

ТВОЙ РЕПЕТИТОР
ПО БИОЛОГИИ

ПОЛНЫЙ КУРС ПОДГОТОВКИ К ЕГЭ

А. В. ПИМЕНОВ

МУЛЬТИМЕДИЙНЫЙ
ТРЕНАЖЕР

ЭКЗАМЕН
НА 100 БАЛЛОВ!



БИОЛОГИЯ

Яндекс
ege.yandex.ru

Аванта



Полный курс подготовки к ЕГЭ +
мультимедийный репетитор Яндекс

А. В. Пименов

БИОЛОГИЯ

**Полный курс
подготовки к ЕГЭ**

АСТ
Москва

УДК 373:57
ББК 28я7
П32

П32 **Пименов, А. В.**
Биология. Полный курс подготовки к ЕГЭ + мультимедийный репетитор Яндекс/ А. В. Пименов — Москва: АСТ, 2014. — 384 с. (+СД).

Пособие подготовлено в соответствии с обязательным минимумом содержания основного общего и среднего (полного) общего образования по биологии, кодификатором элементов содержания по биологии для составления контрольных измерительных материалов единого государственного экзамена и содержит весь материал, необходимый школьнику для самостоятельной подготовки к ЕГЭ. Прилагаемый компакт-диск, содержащий тесты по биологии в формате ЕГЭ, позволит школьнику организовать самостоятельную работу по проверке собственных знаний. Программа автоматически проверяет правильность выполнения экзаменационных заданий, что позволяет контролировать уровень готовности к экзамену.

УДК 373:57
ББК 28я7

ISBN 978-5-17-079484-3

© Пименов А. В., 2014
© ООО «Издательство АСТ», 2014

Содержание

Введение.....	6
1. ЦАРСТВО РАСТЕНИЙ (Plantae)	
1.1. Введение. Растительные ткани.....	7
1.2. Корень и корневые системы	12
1.3. Побег	18
1.4. Стебель	21
1.5. Лист.....	24
1.6. Вегетативное размножение растений	29
1.7. Цветы, соцветия	32
1.8. Плоды, семена	40
1.9. Многообразие растений. Водоросли.....	44
1.10. Высшие растения. Моховидные	52
1.11. Папоротникообразные.....	55
1.12. Отдел Голосеменные.....	60
1.13. Отдел Цветковые, или Покрытосеменные	63
1.14. Грибы, лишайники.....	71
2. ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ	
2.1. Подцарство Простейшие	79
2.2. Подцарство Многоклеточные, тип Кишечнополостные	85
2.3. Тип Плоские черви	89
2.4. Тип Круглые черви	95
2.5. Тип Кольчатые черви	98
2.6. Тип Моллюски	102
2.7. Тип Членистоногие, класс Ракообразные	107
2.8. Подтип Хелицеровые, класс Паукообразные	111
2.9. Подтип Трахейные, класс Насекомые	115
2.10. Тип Хордовые, подтип Бесчерепные, класс Головохордовые	121
2.11. Подтип Позвоночные, надкласс Рыбы	124
2.12. Надкласс Наземные позвоночные, класс Земноводные	132
2.13. Класс Пресмыкающиеся	138
2.14. Класс Птицы	145
2.15. Класс Млекопитающие	215

3. ЧЕЛОВЕК

3.1. Ткани. Общее знакомство с организмом человека	163
3.2. Нервная система	166
3.3. Эндокринная система	172
3.4. Опорно-двигательная система (ОДС)	176
3.5. Кровь.....	181
3.6. Кровообращение	186
3.7. Дыхательная система	191
3.8. Пищеварительная система.....	194
3.9. Выделительная система	199
3.10. Обмен веществ и энергии. Витамины	201
3.11. Анализаторы. Органы зрения	204
3.12. Органы слуха, равновесия. Кожа	207
3.13. Высшая нервная деятельность	210
3.14. Размножение и развитие человека	213

4. ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ. ЭВОЛЮЦИЯ

4.1. Теория эволюции Ч. Дарвина	217
4.2. Факторы эволюции. Приспособленность	222
4.3. Вид. Популяция	225
4.4. Направления и пути эволюции	227
4.5. Доказательства эволюции. СТЭ	231
4.6. Возникновение жизни на Земле.....	235
4.7. Архей – палеозой.....	239
4.8. Мезозой – кайнозой.....	242
4.9. Предшественники человека	244
4.10. От человека прямоходящего к человеку разумному	249
4.11. Экология. Абиотические факторы	253
4.12. Биотические факторы. Характеристика популяций.....	257
4.13. Биогеоценоз	261
4.14. Сукцессия. Агроценоз.....	265
4.15. Характеристика биосферы	268
4.16. Антропогенное влияние	272

4. КЛЕТКИ

5.1. Химический состав клеток. Вода, соли	275
5.2. Органические вещества. Белки	278

5.3. Углеводы, липиды	284
5.4. Нуклеиновые кислоты. ДНК	290
5.5. РНК. АТФ	294
5.6. Клеточная теория. Клеточная оболочка	296
5.7. Одномембранные органоиды.....	301
5.8. Немембранные органоиды.....	304
5.9. Двумембранные органоиды	308
5.10. Прокариоты	313
5.11. Вирусы	318
5.12. Код ДНК. Транскрипция	321
5.13. Трансляция	325
5.14. Оперон прокариот.....	327
5.15. Фотосинтез, хемосинтез	329
5.16. Энергетический обмен	332
5.17. Митоз	335
5.18. Мейоз	338
5.19. Формы размножения	340
5.20. Гаметогенез.....	344
5.21. Онтогенез	348
5.22. Первый и второй законы Г. Менделя.....	352
5.23. Третий закон Г. Менделя	356
5.24. Закон Моргана	359
5.25. Генетика пола	362
5.26. Взаимодействие генов.....	364
5.27. Генетика человека	369
5.28. Генетика популяций.....	373
5.29. Изменчивость	276
5.30. Наследственная изменчивость.....	379

ВВЕДЕНИЕ

Пособие составлено в соответствии с действующей программой по биологии для средней школы, федеральным компонентом государственных образовательных стандартов среднего (полного) общего образования и кодификатором элементов содержания по биологии для составления КИМ единого государственного экзамена.

Книга написана на основе тридцатилетнего опыта подготовки абитуриентов к поступлению в высшие учебные заведения России и содержит сведения по биологии растений, животных, биологии человека и общей биологии, необходимые и достаточные для успешной сдачи ЕГЭ и поступления в вуз.

Материал изложен на современном уровне, по всем разделам информация дается с «запасом», что позволит более основательно подготовиться к экзамену. Особое внимание в пособии обращено на изложение тех тем курса биологии, которые обычно вызывают у школьников наибольшие затруднения. Прослеживаются основные этапы эволюции органического мира, эволюционные изменения в строении и функциях организмов. При написании книги использовались классические и последние достижения в области биологических наук, актуальные данные в области молекулярной биологии, эволюции, экологии.

Пособие предназначено для старшеклассников, абитуриентов, слушателей подготовительных отделений, учащихся колледжей, лицеев, гимназий с углубленным изучением биологии, учителей биологии.

Дорогие друзья! При работе с книгой обязательно делайте записи в рабочих тетрадях, используйте текстовыделитель для обозначения наиболее важного фактического материала. После изучения темы желательно составить краткий план и пересказать усвоенную информацию.

Успехов Вам!

1. ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ (Plantae)

1.1. Введение. Растительные ткани

Все организмы, имеющие клеточное строение, объединены в империю Клеточные. В зависимости от наличия ядра империю делят на два надцарства: надцарство Прокариоты (Доядерные) и надцарство Эукариоты (Ядерные). К прокариотам относятся различные бактерии, объединенные в царство Дробянки. Эукариоты разделены на три царства: царство Растения, царство Животные и царство Грибы. Царство растений объединяет около 350 тыс. видов организмов, существенно отличающихся от других эукариотических организмов.

Строение и жизнедеятельность. Клетка растений покрыта плазмалеммой окружена целлюлозной клеточной стенкой, имеет пластиды, крупные, постоянно существующие вакуоли, заполненные клеточным соком, центриоли в клетках высших растений отсутствуют, основным запасным веществом является крахмал или близкие по строению и химическим свойствам углеводы (например багрянковый крахмал). Рост растений неограничен (т. е. могут расти в течение всей жизни) и происходит в определенных участках тела. Отсюда и название. Растения не способны активно передвигаться, ведут в основном прикрепленный образ жизни. Для растений характерны особые ростовые движения — тропизмы и настии. Тропизмы — движения, связанные с ростом частей тела растения, вызванные односторонним воздействием какого-либо фактора среды (например, рост стебля в сторону света). Настии — движения в ответ на изменение факторов среды, действующих ненаправленно (например, движения лепестков цветка при смене дня и ночи).

Растения — фотоавтотрофные организмы, способные за счет энергии солнечного света образовывать органические вещества из неорганических. Иногда встречаются виды со смешанным (миксотрофным) и гетеротрофным питанием (растения-паразиты). Процессы жизнедеятельности регулируются растительными гормонами — фитогормонами. Без растений невозможно существование гетеротрофных организмов, так как они способны аккумулировать солнечную энергию и синтезировать органические вещества, необходимые для других живых организмов. Как первичные продуценты органического вещества, растения являются начальным звеном цепей питания гетеротрофных организмов. При создании органического вещества растения извлекают из атмосферы углекислый газ и выделяют кислород, создавая тем самым условия для существования большинства живых организмов на нашей планете.

Многообразие растений. Все ныне живущие растения для удобства изучения подразделяют на две группы — низшие и высшие растения. По современным представлениям к низшим растениям относятся водоросли, а к высшим — все остальные. Тело низших растений не дифференцировано, не разделено на органы и ткани. Однородное тело низших растений называют таллом, или слоевище. Дифференциация тела растений произошла в связи с их выходом на сушу. Попав в более контрастные условия окружающей среды, растения были вынуждены

вырабатывать специальные приспособления для водоснабжения, защиты от высыхания, фотосинтеза, размножения. Тело растения разделилось на подземную и надземную части, выполняющие разные функции. Разделение функций привело к возникновению специализированных групп клеток — тканей и органов.

Жизненные формы растений. Многообразие условий на нашей планете обусловило появление огромного разнообразия жизненных форм растений. Жизненная форма — внешний вид растения, возникший в результате естественного отбора в определенных условиях среды. Например, ель в лесной зоне — дерево, а на севере и в высокогорье — кустарник или стланник. Основными жизненными формами растений являются: *дерево* — многолетнее растение с одним одревесневшим стволом, сохраняющимся на протяжении всей его жизни; *кустарник* — многолетнее растение с большим количеством равных по размерам стволов (калина, бузина); *кустарничек* — низкорослое многолетнее растение с древеснеющими, сильно ветвящимися побегами, обычно не имеющими явно выраженного главного ствола (черника, брусника); *полукустарник, полукустарничек* — многолетние растения, у которых нижние части надземных побегов одревесневают и сохраняются несколько лет, а верхние части ежегодно отмирают (полынь, астрагал); *травы* — жизненная форма растения, несущего один или несколько недревесневающих стеблей. Травянистые растения могут быть однолетними, двулетними и многолетними. Однолетние растения весной развиваются из семян, цветут, образуют плоды и семена и отмирают. Зимуют у них только плоды и семена. Двулетние растения в первый год в вегетативных органах накапливают питательные вещества, на второй год происходит их цветение, образование плодов и семян, и осенью растения отмирают. Многолетние травянистые растения обычно образуют подземные зимующие органы — корневища, клубни, луковицы.

Растительные ткани. Ткани появились у высших растений в связи со специализацией клеток. Ткань — совокупность клеток и межклеточного вещества, сходных по происхождению, строению и выполняемым функциям. Различают простые и сложные ткани. Если ткань состоит из одинаковых клеток, как, например, паренхима, то это простая ткань. Сложные ткани имеют общее происхождение и выполняют единую функцию, но различные клетки сложной ткани сильно отличаются друг от друга. Например, древесина (ксилема) — сложная ткань, в состав которой входит проводящая (трахеи и трахеиды), механическая (древесные волокна) и основная (древесная паренхима) ткани. Клетки, образующие ткани, могут быть по форме округлыми, более или менее равными по длине и ширине — это паренхимные клетки. Если клетки сильно вытянуты в длину — их называют прозенхимными клетками.

У растений различают шесть основных групп тканей: образовательные, покровные, основные, механические, проводящие, выделительные.

Образовательные ткани (меристемы). Растения обладают неограниченным ростом благодаря наличию образовательных тканей, которые дают начало остальным видам тканей. Меристемы образованы недифференцированными (паренхимными) округлыми или многогранными клетками. По происхождению различают: первичные и вторичные меристемы. Первичные — меристемы заро-

дыша, они обуславливают развитие проростка и первичный рост органов. Вторичные меристемы возникают на базе первичных и обеспечивают рост органов преимущественно в ширину.

По местоположению различают верхушечные, боковые и вставочные меристемы. Верхушечные (апикальные) находятся на концах главных и боковых осей стебля и корня, определяют, главным образом, рост органа в длину. Боковые (латеральные) меристемы возникают за счет деятельности первичных меристем и, как правило, обуславливают утолщение осевых органов. К латеральным меристемам относятся камбий и пробковый камбий — феллоген. Вставочные (интеркалярные) меристемы — участки интенсивно делящихся клеток, расположенные обычно в узлах побегов или в основаниях листовых пластинок. Они представляют собой остатки верхушечной меристемы. Когда рост междоузлий или листа прекращается, интеркалярная меристема превращается в постоянные ткани, то есть их деятельность кратковременна. Но иногда эти меристемы могут функционировать достаточно долго (например, у оснований междоузлий хвощей, злаков). К вторичным меристемам относятся и раневые (травматические) меристемы. Появляются в местах механического разрушения тканей из живых клеток различных паренхимных тканей, образуя раневую ткань — каллус. Обеспечивают зарастание раны, перекрывают доступ возбудителям болезней.

Покровные ткани. Как правило, покровными тканями называют ткани, покрывающие тело растения и взаимодействующие с внешней средой. Они защищают внутренние ткани от действия неблагоприятных факторов среды, регулируют газообмен и транспирацию. К собственно покровным тканям относятся первичная покровная ткань — кожаца, вторичная покровная ткань — перидерма и третичная покровная ткань — корка.

Первичная покровная ткань. Кожицу листьев и стеблей называют эпидермой, кожицу корня — эпиблемой. Основные функции эпидермы — защита молодых органов от высыхания, механическая защита и газообмен. Эпидерма, как правило, представлена одним слоем плотно сомкнутых клеток, на внешней поверхности жироподобное вещество кутин образует защитную пленку — кутикулу. На поверхности кутикулы часто имеется восковой налет. Стенки клеток обычно извилистые, наружные стенки толще остальных. Для газообмена и транспирации в эпидерме имеются специальные образования — устьица. Устьице представляет собой щелевидное отверстие в эпидерме, ограниченное двумя клетками бобовидной формы. Это замыкающие клетки. В отличие от остальных клеток эпидермы они содержат хлоропласты. Стенки замыкающих клеток, обращенные в сторону устьичной щели, утолщены. Клетки эпидермы, окружающие замыкающие, называют побочными или прилегающими. Под устьищем находится газовойдушная камера. Замыкающие и побочные клетки, устьичная щель и газовойдушная камера образуют устьичный аппарат. Устьица чаще располагаются на нижней стороне листа. Иногда клетки эпидермы образуют различные придатки, волоски и чешуйки (трихомы). Волоски выполняют защитную функцию, сильное опушение защищает растение от перегрева и потери влаги. Железистые волоски выполняют защитную функцию (например у крапивы).

Эпиблема (ризодерма) покрывает молодые корни и выполняет всасывательную функцию. На поверхности клеток образуются боковые выросты — корневые волоски. Устьица и кутикула у эпіблемы отсутствуют.

Вторичная покрывная ткань, перидерма. Состоит из феллемы — собственно пробки, феллогена — пробкового камбия и феллодермы — пробковой паренхимы. Она сменяет эпидерму, которая постепенно отмирает и слущивается. Закладывается преимущественно в стеблях и корнях. Вторичная образовательная ткань феллоген может образовываться как из клеток кожицы, так и из клеток паренхимы. Наружу феллоген откладывает клетки пробки, содержимое клеток отмирает. Пробка непроницаема для воды и газов, и для газообмена и транспирации в пробке формируются чечевички. Внутри феллоген откладывает клетки, которые остаются живыми, клетки феллодермы.

Третичная покрывная ткань, ритидом, или корка. У большинства древесных растений пробка заменяется коркой. При образовании корки новый слой феллогена и перидермы закладывается в основной ткани, лежащей глубже первой наружной перидермы. Вновь образовавшиеся слои пробки отклоняют к периферии органа не только перидерму, но и часть лежащей под ней паренхимы коры. Так возникает толстое многоклеточное и мертвое образование. Так как корка не может растягиваться, при утолщении ствола она лопается, и образуются трещины.

Механические ткани. Основное назначение — обеспечить механическую прочность различным органам растения. Они очень хорошо развиты у растений, растущих в воздушной среде. Состоят из клеток с толстыми стенками, часто одревесневшими. Различают два вида механической ткани — колленхиму и склеренхиму.

Колленхима, первичная механическая ткань, развита, главным образом, в растущих стеблях, черешках и листьях двудольных растений. Образована живыми, вытянутыми в длину клетками, часто содержащими хлоропласты. Клеточные стенки неравномерно утолщены.

Склеренхима — наиболее важная механическая ткань высушенных растений. Образована клетками с равномерно утолщенными, часто одревесневшими стенками. Протопласт отмирает рано, и опорную функцию выполняют мертвые клетки, которые называют волокнами. Волокна образованы прозенхимными клетками с равномерно утолщенными стенками. Концы клеток часто заострены. Живое содержимое полностью отмирает после окончания их роста в длину. Длина клетки в сотни и тысячи раз превышает их диаметр. Различают лубяные волокна (во вторичном приросте луба, или флоэмы) и древесинные волокна (во вторичной древесине, или ксилеме).

Проводящие ткани. Обеспечивают транспорт веществ в растении. Одна группа проводящих тканей обеспечивает проведение в основном воды и минеральных солей и называется ксилема, другая — проводит раствор органических веществ и называется флоэма.

Ксилема (древесина) — сложная ткань, которая включает в себя проводящую, механическую и основную ткани. Проводящая ткань ксилемы состоит из сосудов (трахей) и трахеид, осуществляющих восходящий ток воды и минеральных веществ; механическая ткань представлена древесными волокнами; основ-

ная — древесной паренхимой. Трахеиды — вытянутые клетки с сильно скошенными торцевыми стенками. Проникновение раствора из одной трахеиды в другую происходит через поры. Чаще встречаются у высших споровых и голосеменных растений. Сосуды (трахеи) — образованы из отдельных члеников, бывших ранее клетками. Это длинные микроскопические трубки. Торцевые стенки члеников сосудов почти полностью растворяются и возникают сквозные отверстия (перфорации). Просвет сосудов шире, чем у трахеид. Это более совершенная проводящая ткань, достигающая наибольшего развития у покрытосеменных.

Флоэма (луб) также сложная ткань, которая включает в себя проводящую, механическую и основную ткани. Проводящая ткань флоэмы состоит из ситовидных клеток и ситовидных трубок с сопровождающими их клетками-спутницами, основная ткань представлена лубяной паренхимой, механическая — лубяными волокнами. Ситовидные клетки и ситовидные трубки — важнейшая часть флоэмы. Они обеспечивают нисходящий ток органических веществ. Клетки ситовидных элементов имеют живой протопласт, по которому и происходит передвижение воды и органических веществ. Протопласты соседних клеток сообщаются друг с другом через особые мелкие отверстия — перфорации. Перфорации собраны в группы — ситовидные поля. Ситовидные клетки характерны для высших споровых и голосеменных растений. Представляют собой сильно вытянутые клетки с заостренными концами. Ситовидные поля рассеяны по боковым стенкам. В зрелых клетках сохраняется ядро. Рядом с ситовидными клетками находятся специализированные клетки паренхимы — альбуминовые клетки, выполняющие, видимо, вспомогательные функции. Ситовидные трубки характерны для покрытосеменных растений. Перфорации собраны группами и образуют ситовидные пластинки, которые располагаются на торцевых концах клеток. В зрелых члениках ситовидных трубок ядро отсутствует, центральная вакуоль рассасывается, клеточный сок соединяется с цитоплазмой. Однако клетка остается живой. Протопласт принимает вид удлинённых тяжей, проходящих через перфорации из членика в членик. Рядом с каждым члеником ситовидной трубки располагаются клетки-спутницы. Они принимают участие в транспорте веществ по ситовидным трубкам.

Основные ткани. Они составляют основу органов, заполняя пространства между другими тканями, обеспечивают все стороны внутреннего обмена веществ у растений. Их называют клетками паренхимы. Различают несколько разновидностей основной паренхимы.

Ассимиляционная, или хлорофиллоносная, паренхима (хлоренхима) наиболее типична для листьев и зеленых ассимилирующих стеблей. Содержит хлоропласты и выполняет функцию фотосинтеза. Клетки округлой или несколько удлинённой овальной формы. Стенки их тонкие, никогда не одревесневают, иногда бывают складчатыми. Клетки почти полностью заполнены хлоропластами, только в центре имеется вакуоль. Ядро и цитоплазма занимают пристенное положение. Подразделяют на столбчатую, или палисадную, и губчатую хлоренхиму. Клетки столбчатой хлоренхимы располагаются в один или несколько слоев под верхней кожицей. Клетки губчатой хлоренхимы располагаются под столбчатой хлоренхимой рыхло, с большими межклетниками.

Запасающая паренхима преимущественно развита в осевых органах, органах репродуктивного и вегетативного размножения. Служит для сохранения питательных веществ. Образована тонкостенными клетками, хлоропласты отсутствуют. При фотосинтезе сначала образуется первичный крахмал непосредственно в хлоропластах, затем в форме сахарозы транспортируется в запасающие органы, в клетках которых образуется вторичный крахмал, который накапливается в амилопластах (специализированных лейкопластах). Лейкопласты, запасающие масла, называются элайопластами. Запасные белки откладываются обычно в вакуолях, которые после обезвоживания превращаются в алейроновые зерна. В засушливых районах у растений встречаются водозапасающие ткани. В клетках такой ткани содержится много слизи, помогающей удерживать воду. У водных растений часто хорошо развита воздухоносная паренхима, между клетками которой находятся большие воздухоносные полости, обеспечивающие газообмен и обеспечивающие плавучесть растений.

Выделительные ткани. Выделительные ткани служат для накопления и выделения продуктов обмена. Секреты, образуемые этими тканями, могут играть защитную роль — защищают от микроорганизмов (смолы, эфирные масла, фитонциды), защищают от поедания животными, привлекают насекомых опылителей или распространителей плодов и семян. Различают наружные и внутренние выделительные ткани.

К *наружным выделительным* тканям относят нектарники — специализированные железистые выросты, вырабатывающие нектар; гидатоды — многоклеточные образования, выделяющие капельно-жидкую воду и растворенные в ней соли; осмофоры — специализированные клетки эпидермы или особые железки, секретирующие ароматические вещества.

К *внутренним выделительным* структурам относятся вместилища выделений. Они разнообразны по форме, величине и происхождению. Образуются в основной паренхиме разных органов растений недалеко от их поверхности. К ним, например, относятся: смоляные ходы и млечники. Смоляные ходы — длинные трубчатые межклетники, заполненные смолой. Млечники — живые клетки, часто пронизывающие все растение, в центральных вакуолях содержащие млечный сок. У членистых млечников перегородки между клетками иногда разрушаются, и образуется сеть длинных каналов, соединенных боковыми выростами. Нечленистые млечники состоят из отдельных клеток, которые разрастаясь могут достигать в длину нескольких метров. Отдельные млечники не соединяются между собой. К выделительным тканям относятся и отдельные клетки, в которых содержатся продукты выделения — кристаллы оксалата кальция, слизистые вещества.

1.2. Корень и корневые системы

Корень — осевой орган, обладающий способностью к неограниченному росту и свойством положительного геотропизма.

Функции корня. Корень выполняет несколько функций: укрепление растения в почве и удержание надземной части растения; поглощение воды и минеральных веществ; проведение веществ; место накопления запасных питательных веществ; орган вегетативного размножения.

Морфология корня. По происхождению корни делят на главный, боковые и придаточные. Главный корень — корень, развивающийся из зародышевого корешка. Для него характерен неограниченный рост и положительный геотропизм. Главный корень обладает наиболее активной верхушечной меристемой. Боковые корни — корни, развивающиеся на другом корне любого происхождения и являющиеся образованиями второго и последующих порядков ветвления. Образование этих корней начинается с деления клеток специальной меристемы — перикарды, расположенного на периферии центрального цилиндра корня. Придаточные корни — корни, развивающиеся от стеблей, листьев, старых корней. Появляются за счет деятельности вторичных меристем.

Зоны корня. Зоны молодого корня — это разные части корня по длине, выполняющие неодинаковые функции и характеризующиеся определенными морфологическими особенностями. У молодого корня обычно различают 4 зоны (рис. 1).

Зона деления. Верхушка корня длиной 1–2 мм называется зоной деления. Здесь и находится первичная апикальная меристема корня. За счет деления клеток этой зоны происходит постоянное образование новых клеток. Апикальная меристема корня защищена корневым чехликом. Он образован живыми клетками, постоянно образующимися за счет меристемы.

Часто содержат зерна крахмала (обеспечивают положительный геотропизм). Наружные клетки продуцируют слизь, которая облегчает продвижение корня в почве.

Зона роста, или растяжения. Протяженность зоны — несколько миллиметров. В этой зоне клеточные деления практически отсутствуют, клетки максимально растягиваются за счет образования вакуолей.

Зона всасывания, или зона корневых волосков. Протяженность зоны — несколько сантиметров. Здесь происходит дифференциация и специализация клеток. Здесь уже различают наружный слой эпидермы (ризодермы) с корневыми волосками, слой первичной коры и центральный цилиндр. Корневой волосок представляет собой боковой вырост клетки эпидермы (ризодермы). Почти всю клетку занимает вакуоль, окруженная тонким слоем цитоплазмы. Вакуоль создает высокое осмотичес-

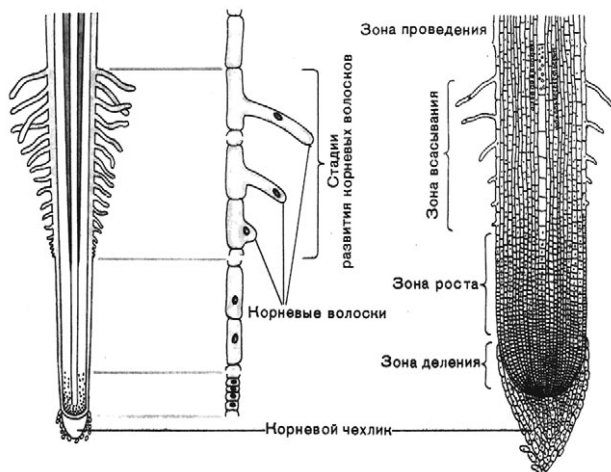


Рис 1. Зоны корня

кое давление, за счет которого вода с растворенными солями поглощается клеткой. Длина корневых волосков до 8 мм. В среднем на 1 мм² поверхности корня образуется от 100 до 300 корневых волосков. В результате суммарная площадь зоны всасывания больше площади поверхности надземных органов (у растения озимой пшеницы в 130 раз, например). Корневые волоски недолговечны, отмирают через 10–20 дней. На смену отмершим (в верхней части зоны) приходят новые (в нижней части зоны). За счет этого зона всасывания всегда находится на одинаковом расстоянии от кончика корня и все время перемещается на новые участки почвы.

Зона проведения находится выше зоны всасывания. В этой зоне вода и минеральные соли, извлеченные из почвы, передвигаются от корней вверх к стеблю и листьям. Здесь же за счет образования боковых корней происходит ветвление корня.

Первичное строение корня. Формируется за счет первичных меристем, характерно для молодых корней всех групп растений. На поперечном срезе корня в зоне всасывания можно различить три части: эпиблему, первичную кору и центральный осевой цилиндр (стелу). У плаунов, хвощей, папоротников и однодольных растений сохраняется в течение всей жизни.

Эпиблема, или кожица, — первичная покровная ткань корня. Состоит из одного ряда плотно сомкнутых клеток, в зоне всасывания имеющих выросты — корневые волоски. *Первичная кора* представлена тремя четко отличающимися друг от друга слоями: непосредственно под эпиблемой располагается экзодерма, наружная часть первичной коры. По мере отмирания эпиблемы она оказывается на поверхности корня и в этом случае выполняет роль покровной ткани: происходит утолщение и опробковение клеточных оболочек и отмирание содержимого клеток. Под экзодермой располагается мезодерма, основной слой клеток первичной коры. Здесь происходит передвижение воды в осевой цилиндр корня, накапливаются питательные вещества. Самый внутренний слой первичной коры — эндодерма, образованная одним слоем клеток. У двудольных растений клетки эндодермы имеют утолщения на радиальных стенках (пояски Каспари), пропитанные непроницаемым для воды жироподобным веществом — суберином. У однодольных растений в клетках эндодермы образуются подковообразные утолщения клеточных стенок. Среди них встречаются живые тонкостенные клетки — пропускные клетки, также имеющие пояски Каспари. Клетки эндодермы с помощью живого протопласта контролируют поступление воды и растворенных в ней минеральных веществ из коры в центральный цилиндр и обратно органических веществ.

Центральный цилиндр, осевой цилиндр, или стела. Наружный слой стелы, примыкающий к эндодерме, называется перицикл. Его клетки долго сохраняют способность к делению. Здесь происходит заложение боковых корешков. В центральной части осевого цилиндра находится сосудисто-волокнистый пучок. Ксилема образует звезду, а между ее лучами располагается флоэма. Количество лучей ксилемы различно — от двух до нескольких десятков. У двудольных до пяти, у однодольных — пять и более пяти. В самом центре цилиндра могут находиться элементы ксилемы, склеренхима или тонкостенная паренхима.

Вторичное строение корня. У двудольных и голосеменных растений первичное строение корня сохраняется недолго. В результате деятельности вторичных меристем формируется вторичное строение корня. Процесс вторичных изменений начинается с появления прослоек камбия между флоэмой и ксилемой. Камбий возникает из слабо дифференцированной паренхимы центрального цилиндра. Внутрь он откладывает элементы вторичной ксилемы (древесины), наружу — элементы вторичной флоэмы (луба). Сначала прослойки камбия разобщены, затем смыкаются, образуя сплошной слой. При делении клеток камбия исчезает радиальная симметрия, характерная для первичного строения корня. В перидерме возникает пробковый камбий (феллоген). Он откладывает наружу слои клеток вторичной покровной ткани — пробки. Первичная кора постепенно отмирает и слущивается.

Корневая система — это совокупность всех корней растения. В образовании корневой системы участвуют главный корень, боковые и придаточные корни. По форме различают 2 основных типа корневых систем: стержневая корневая система — корневая система с хорошо выраженным главным корнем, характерна для двудольных растений. Мочковатая корневая система — корневая система, образованная боковыми и придаточными корнями. Главный корень растет слабо и рано прекращает свой рост. Типична для однодольных растений.

Физиология корня. Корень обладает неограниченным ростом. Растет он верхушкой, на которой располагается апикальная меристема. Возьмем 3–4 дневные проростки семян фасоли, нанесем на развивающийся корень тушью тонкие метки на расстоянии 1 мм друг от друга и поместим их во влажную камеру. Через несколько дней можно обнаружить, что расстояние между метками на кончике корня увеличилось, в то время как в более высоко расположенных участках корня оно не меняется. Этот опыт доказывает верхушечный рост корня. Данный факт используется в практической деятельности человека. При пересадке рассады культурных растений проводят пикировку — удаление верхушки корня. Это приводит к прекращению роста главного корня и вызывает усиленное развитие боковых корней. В результате всасывающая площадь корневой системы значительно увеличивается, все корни располагаются в верхних наиболее плодородных слоях почвы, что приводит к увеличению урожайности растений.

Поглощение из почвы и передвижение к наземным органам воды и минеральных веществ. Эта функция возникла у растений в связи с выходом на сушу. Строение корня приспособлено для поглощения воды и элементов питания из почвы. Вода попадает в тело растения через ризодерму, поверхность которой сильно увеличена благодаря наличию корневых волосков. В этой зоне в стеле корня формируется проводящая система корня — ксилема, необходимая для обеспечения восходящего тока воды и минеральных веществ. Поглощение воды и минеральных веществ растением происходит независимо друг от друга, так как эти процессы основаны на различных механизмах действия. Вода проходит в клетки корня пассивно, а минеральные вещества поступают в клетки корня в основном в результате активного транспорта, идущего с затратами энергии. Вода поступает в растение в основном по закону осмоса. Корневые волоски

имеют огромную вакуоль, обладающую большим осмотическим потенциалом, который обеспечивает поступление воды из почвенного раствора в корневой волосок.

Горизонтальный транспорт веществ. В корне горизонтальное движение воды и минеральных веществ осуществляется в следующем порядке: корневой волосок, клетки первичной коры (экзодерма, мезодерма, эндодерма), клетки стелы — перикцикл, паренхима осевого цилиндра, сосуды корня. Горизонтальный транспорт воды и минеральных веществ происходит по двум основным путям: апопластному и симпластному. Апопластный путь включает в себя все межклеточные пространства и клеточные стенки. Данный путь является основным для транспорта воды и ионов неорганических веществ. Путь через симпласт — систему протопластов клеток, соединенных посредством плазмодесм, служит для транспортировки минеральных и органических веществ. В корне вода передвигается по апопласту до эндодермы. Здесь ее дальнейшему продвижению мешают водонепроницаемые клеточные стенки, пропитанные суберином (пояски Каспари), поэтому вода попадает в стелу по симпласту через пропускные клетки. Благодаря этому происходит регуляция движения воды и минеральных веществ из почвы в ксилему. В стеле вода уже не встречает сопротивления и поступает в проводящие элементы ксилемы.

Вертикальный транспорт веществ. Вертикальное перемещение воды происходит по мертвым клеткам, которые не способны толкать воду к листьям. Вертикальный транспорт воды и растворенных веществ обеспечивается деятельностью самого корня и листьев. Корень представляет собой нижний концевой двигатель, подающий воду в сосуды стебля под давлением, называемым корневым. Под корневым давлением понимают силу, с которой корень нагнетает воду в стебель. Корневое давление возникает, главным образом, в результате повышения осмотического давления в сосудах корня над осмотическим давлением почвенного раствора. Оно является следствием активного выделения клетками корня минеральных и органических веществ в сосуды. Величина корневого давления обычно — 1–3 атм. Верхний концевой двигатель, обеспечивающий вертикальный транспорт воды, — присасывающая сила листьев. Она возникает в результате транспирации — испарения воды с поверхности листьев. При непрерывном испарении воды создается возможность для нового притока воды к листьям. Сосущая сила листьев у деревьев может достигать 15–20 атм. В сосудах ксилемы вода движется в виде непрерывных водяных нитей.

Видоизменения корней. Часто корни выполняют и другие функции, при этом возникают различные видоизменения корней. Запасные корни. Часто корень выполняет функцию накопления запаса питательных веществ. Такие корни называют запасными. От типичных корней они отличаются сильным развитием запасной паренхимы, которая может находиться в первичной (у однодольных) или вторичной коре, а также в древесине или сердцевине (у двудольных). Среди запасных корней различают корневые клубни и корнеплоды.

Корневые клубни характерны как для двудольных, так и для однодольных растений, и образуются в результате видоизменения боковых или придаточных корней (чистяк, ятрышник, любка). Вследствие ограниченного роста в длину

они могут иметь овальную, веретеновидную форму и не ветвятся (батат, георгина, лилейник).

Корнеплод образуется в основном в результате утолщения главного корня, но в его образовании принимает участие и стебель. Корнеплоды характерны и для многих культурных овощных, кормовых и технических двулетних растений и для дикорастущих травянистых многолетних растений (цикорий, одуванчик, женьшень, хрен). Чаще всего корнеплоды образуются в результате вторичного утолщения корней (морковь, пастернак, петрушка, сельдерей, репа, редька, редис). При этом запасающая ткань может развиваться как в ксилеме, так и в флоэме. В утолщении главного корня может принимать участие и перидерма, формируя добавочные камбиальные кольца (у свеклы).

Растения, растущие на болотах, часто образуют корни, растущие вверх, — дыхательные корни, пневматофоры. В таких корнях хорошо развита воздухоносная паренхима. Таким образом, корни болотных растений получают достаточное количество кислорода.

Растения-эпифиты, произрастающие на других растениях высоко над землей (но не паразитирующие на них, например, многие виды орхидей), образуют воздушные корни, которые полностью находятся в воздухе. Такие воздушные корни образуют на поверхности веламен — слой губчатой гигроскопической ткани, поглощающей влагу, находящейся в воздухе.

У индийского дерева баньян корни, которые образуются на ветвях, достигают земли и служат опорой ветвям, такие корни называют корнями-подпорками. У мангровых деревьев в связи с приливами и отливами сформировались ходульные корни. Интересны досковидные корни, выполняющие функцию опоры, корни-прицепки у плюща, с помощью которых это растение может подниматься по вертикальной стене. Корни-присоски растений паразитов и полупаразитов врастают в корни растения-хозяина. У многих луковичных растений корни способны сокращаться на 10–70% от первоначальной длины и осенью втягивать луковицу глубже в почву. Такие втягивающие корни спасают луковицу от промерзания в зимний период. В корнях многих растений (бобовых, березовых, лоховых и др.) могут поселяться клубеньковые бактерии, которые вызывают разрастание клеток паренхимы и образование клубеньков. Эти бактерии — активные азотфиксаторы, они поглощают из воздуха атмосферный азот, который становится доступен растениям. В воздухе около 79% азота, но растения не способны его использовать для синтеза аминокислот, азотистых оснований и поглощают азот из почвы. Растения, живущие в симбиозе с клубеньковыми бактериями, не испытывают недостатка в азоте, содержат много белка и при отмирании обогащают почву азотом. Клевер или люцерна, например, накапливают в клубеньках до 300 кг/га азота в год.

Удобрения. Для улучшения роста растений в почву вносят минеральные вещества и органические соединения — удобрения. Удобрением называются органические или минеральные вещества, применяемые для улучшения условий питания растений. К органическим удобрениям относят навоз, торф, птичий помет, фекалии, компосты. Достоинством органических удобрений является, прежде всего, их комплексность. Они соединяют в себе и минеральные соли и ор-

ганические вещества, постепенно образующиеся при разложении минеральных соединений. Одним из основных органических удобрений является навоз — отход животноводства, состоящий из выделений животных и подстилки. Органические вещества навоза становятся доступными растениям лишь после минерализации. Этот процесс протекает медленно, поэтому в течение нескольких лет растения обеспечиваются необходимыми им веществами.

К минеральным удобрениям относятся азотные, фосфорные, калийные и другие промышленные удобрения, а из местных удобрений — зола. Минеральные удобрения в зависимости от содержания основных питательных элементов делятся на простые — удобрения, содержащие в своем составе лишь один из трех важнейших питательных элементов (N, P или K) — азотные, фосфорные, калийные и комплексные, или комбинированные, — удобрения, содержащие в своем составе два или три элемента: азотно-калийные, азотно-фосфорные, азотно-фосфорно-калийные (нитрофоски). Азотные удобрения — аммиачная селитра, карбамид (синтетическая мочеви́на), сульфат аммония, хлористый аммоний, натриевая селитра, кальциевая селитра — усиливают рост стеблей и листьев. Фосфорные удобрения — суперфосфат, фосфоритная мука, костяная мука — продлевают цветение, ускоряют созревание плодов. Калийные удобрения — сульфат калия, карбонат калия, сернокислый калий — усиливают рост подземных органов растений корней, луковиц, клубней. Кроме N, P, K, требующихся растениям в значительных количествах, растениям необходимы и некоторые другие элементы, такие как бор, марганец, медь, молибден, цинк и другие. Эти элементы требуются в незначительных количествах и получили название микроэлементов, а удобрения, их содержащие, — микроудобрениями.

1.3. Побег

Побег — надземный осевой орган растения, обладающий способностью неограниченного роста и отрицательным геотропизмом. Побег представляет собой стебель с расположенными на нем листьями и почками.

Место прикрепления основания листа к стеблю называется узлом, угол между черешком листа и стеблем — пазухой листа, почка, находящаяся в пазухе, — пазушной почкой. Расстояние между двумя узлами называется междуузлем. В зависимости от степени развития междуузлий различают укороченные побеги — побеги со слабо развитыми короткими междуузлиями, у которых узлы сильно сближены — например, плодушки яблони. К укороченным побегам относятся и побеги, несущие близко расположенные листья, называемые розеткой (у одуванчика). Удлиненные побеги — побеги с длинными междуузлиями. Удлиненные побеги могут состоять из одного сильно вытянутого в длину междуузлия, заканчивающегося цветком или соцветием. Такой побег называют цветочной стрелкой (у лука, тюльпана). На побеге можно обнаружить почечные кольца — следы от почечных чешуй и листовые рубцы — следы, остающиеся на стебле после опадания листьев.

По характеру расположения в пространстве побеги бывают: прямостоячие, с растущим вертикально вверх стеблем, приподнимающиеся — побеги, сначала

растущие в горизонтальном, а затем вертикальном направлении, стелющиеся — растущие более или менее горизонтально. Ползучие побеги похожи на стелющиеся, но в отличие от них укореняются с помощью придаточных корней, образующихся в узлах (земляника). Вьющиеся побеги способны обвиваться вокруг других растений или каких-либо опор (вьюнок полевой, хмель), лазающие побеги имеют приспособления (усики, присоски, крючки и т.д.) для удержания на опорах или на других растениях (горох, виноград, плющ).

Почки. Помимо листьев, на стеблях располагаются почки. Почка представляет собой укороченный зачаточный побег. Почки могут быть вегетативными, из них развиваются побеги с листьями, генеративными, из них развиваются цветки или соцветия, и вегетативно-генеративными (смешанными), из которых развиваются облиственные побеги с цветками. Снаружи почка защищена почечными чешуями, которые представляют собой видоизмененные листья. Внутри почки находится зачаточный стебель, заканчивающийся конусом нарастания, и зачаточные листья. В пазухах зачаточных листьев закладываются зачатки пазушных почек. За счет верхушечных почек, находящихся на концах главного и боковых побегов, происходит удлинение побегов. Верхушечная почка с помощью особого фитогормона (растительного гормона) тормозит развитие боковых почек. Из боковых, или пазушных, почек развиваются боковые побеги. Если почка образуется на взрослых частях стебля, корня и листа, то такая почка называется придаточной.

Некоторые почки остаются нераскрытыми много лет. Их называют спящими почками. В случае повреждения растения почки «просыпаются», давая начало новым побегам. Побеги из спящих почек можно видеть на пеньке спеленного дерева или на стволах старых деревьев. На листьях некоторых растений образуются придаточные почки, похожие на маленькие растения, они падают на землю и развиваются во взрослое растение (каланхоэ или бриофиллум). Такие почки называют выводковыми.

Развитие побега из почки. Ветвление. Развитие побега из почки начинается с деления клеток конуса нарастания, разрастания листовых зачатков и роста междоузлий. Почечные чешуи быстро засыхают и опадают при разворачивании почки. От оснований чешуек на побегах остаются рубцы, так называемые почечные кольца. Они располагаются на границе годичных приростов. Рост побега из почки осуществляется за счет апикальной меристемы — конуса нарастания и за счет роста междоузлий почки, вставочных меристем, располагающихся в узлах побега. Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, называют годичными побегами или годичными приростами.

Ветвление — образование системы разветвленных побегов. За счет ветвления происходит увеличение поверхности растения. Ветвление побега может быть двух типов: верхушечное и боковое. Верхушечное ветвление, при котором конус нарастания делится на два зачатка, — дихотомическое (многие многоклеточные водоросли, мхи, плауны). У большинства растений чаще встречается боковой тип ветвления, при котором на главной оси образуются боковые оси. Система побегов возникает за счет их развития из боковых почек.

Различают несколько типов бокового ветвления: моноподиальное — если побег неопределенно долго растет за счет одной и той же верхушечной меристемы, от главного стебля отходят боковые побеги второго порядка, на которых образуются побеги третьего и более высоких порядков. Характерно для голосеменных растений, так растут ель, сосна. Но при гибели верхушечной почки рост вверх у таких растений практически прекращается.

Если верхушечная меристема функционирует в течение одного вегетационного периода, и на следующий сезон удлинение побега происходит за счет меристемы ближайшей боковой почки, такое боковое ветвление называют симподиальным (береза, тополь). Вариантом симподиального ветвления является ложнодихотомическое: верхушечная почка отмирает, а две супротивно расположенные боковые почки образуют два верхушечных побега (конский каштан, сирень). Особый тип ветвления — кущение. При этом только у основания стебля (в зоне кущения) образуются боковые побеги, ветвление происходит или под землей, или в приземном участке (многие злаки, кустарники).

Побеги могут быть и неветвящимися, если боковые почки недоразвиты и нарастание идет за счет одной или нескольких верхушечных почек (драцена, юкка, алоэ, пальмы).

Видоизменения побега. Видоизменения побега возникают в связи с приобретением им специальных, дополнительных функций. Существует множество видоизменений, в основном они носят приспособительный характер, связаны с накоплением запаса питательных веществ, вегетативным размножением, защитой от поедания животными и др. Различают надземные и подземные видоизменения побегов. К надземным видоизмененным побегам относятся столоны — побеги с длинными тонкими междоузлиями и чешуевидными бесцветными, реже зелеными листьями (лютик ползучий). Они недолговечны, служат для вегетативного размножения и расселения. Столоны земляники называют усами.

Колодки побегового происхождения выходят из пазух листьев и выполняют, главным образом, защитную функцию. Они могут быть простыми, неветвящимися, как у боярышника, и сложными, ветвящимися, как у гледичии. Усы также образуются из почки и развиваются у растений с тонким и слабым стеблем, не способным самостоятельно поддерживать вертикальное положение (арбуз, виноград). Кладодии — боковые побеги с зелеными плоскими длинными стеблями, способными к неограниченному росту и фотосинтезу (спаржа), листья редуцируются до чешуек. Филлокладии — боковые побеги с зелеными плоскими короткими стеблями (похожи на листья), имеющие ограниченный рост (иглица). На них образуются чешуевидные листья и соцветия. Стеблевые суккуленты — мясистые побеги кактусов, молочаев. Выполняют водозапасающую и ассимиляционную функции. У многих растений развиваются укороченные побеги, междоузлия у них сильно сближены, на них образуются цветы и плоды — плодушки яблони.

У одуванчика листья укороченного побега образуют прикорневую розетку, соцветие выносятся вверх цветочной стрелкой. Видоизмененным побегом является и кочан капусты — гигантская видоизмененная почка, развивается в первый год, накапливает питательные вещества в листьях. Цветет, образует плоды и семена на следующий год, осенью отмирает (капуста двулетнее растение).

Цветы покрытосеменных растений и стробилы голосеменных — также видоизмененные побеги, выполняющие функцию полового размножения.

Подземные видоизмененные побеги. Корневище — многолетний подземный побег (ландыш, пырей ползучий), выполняет функции возобновления, вегетативного размножения и накопления запаса питательных веществ. Внешне напоминает корень, но имеет верхушечную и пазушные почки, редуцированные листья в виде бесцветных чешуй. Узлы обнаруживаются по листовым рубцам и остаткам сухих листьев или по живым чешуевидным листьям. Из стеблевых узлов развиваются придаточные корни. Запасные питательные вещества откладываются в стеблевой части побега. Клубень — видоизмененный побег, выполняет запасающую функцию, часто служит для вегетативного размножения. Клубень представляет собой утолщения подземного побега (картофель). Формирование клубня происходит на верхушке подземного stolона, верхушечная почка stolона утолщается, ее ось разрастается. Маленькие пленчатые чешуевидные листья быстро отмирают и опадают, а на их месте образуются листовые рубцы — бровки. В пазухе каждого листа в углублениях возникают группы из трех-пяти почек — глазков. Верхушечная и боковые почки располагаются на клубне спирально.

Луковица. Представляет собой укороченный, главным образом подземный побег (лук, чеснок, лилии). Стеблевая часть луковицы (донце) с сильно укороченными междоузлиями несет многочисленные сочные видоизмененные листья — чешуи. Наружные чешуи быстро истощаются, подсыхают и выполняют защитную функцию. В сочных чешуях откладываются запасные питательные вещества. В пазухах луковичных чешуй находятся почки, из которых формируются надземные побеги или новые луковицы. На донце образуются придаточные корни. Клубнелуковица представляет собой укороченный побег, внешне похожий на луковицу (гладиолус). Является промежуточной формой между клубнем и луковицей. Основную массу клубнелуковицы составляет утолщенная стеблевая часть, покрытая чешуевидными сухими листьями. Образуется клубнелуковица путем разрастания и утолщения одного или нескольких междоузлий. Фактически клубнелуковица — это облиственный клубень. На оси клубнелуковицы хорошо заметны узлы, междоузлия и пазушные почки.

1.4. Стебель

Стеблем называют осевую часть побега, несущую на себе листья, почки, цветы и плоды. Основные функции стебля — опорная, проводящая, запасающая. Дополнительные функции: орган вегетативного размножения, орган фотосинтеза.

Стебель, как и корень, развивается из зародыша семени, характеризуется радиальной симметрией и неограниченным ростом. Но в отличие от корня стебель обладает свойством отрицательного геотропизма и положительного фототропизма. Продолжительность жизни стеблей различна. У основной массы травянистых растений стебли живут в течение одного вегетационного периода (лен, гречиха, горох), у эфемеров и эфемероидов — от 2–6 недель до 5–6 месяцев (мокрица, бурачок пустынный, пролеска сибирская, тюльпаны). Наибольшая долговечность характерна для стеблей древесных растений: сосна — до 500, дуб,

ель — до 1200, кипарис — до 3000, секвойя — до 5000, драцена, баобаб — до 6000 лет. Размеры стеблей колеблются в широких пределах: у ряски — несколько мм, а у ротанговой пальмы-лианы — до 300 м.

Выделяют два основных типа стебля: деревянистый и травянистый. Деревянистый — обычно многолетний, утолщающийся неопределенно долго, образованный одревесневающими тканями (береза, виноград, смородина). Травянистый — обычно существующий один вегетационный период, как правило, не утолщающийся (или слабо утолщающийся) и не одревесневающий (или слабо одревесневающий) (крапива, лебеда).

Анатомия стебля. Различают первичное и вторичное строение стебля. Первичное строение стебля сохраняется всю жизнь у растений, лишенных камбия, снаружи стебель таких растений покрыт эпидермой, под ней — первичная кора, окружающая стелу. Прокамбий, первичная латеральная образовательная ткань, образующийся из конуса нарастания, полностью расходуется на формирование первичной флоэмы и ксилемы. Камбий в пучках отсутствует, такие пучки называют закрытыми. У голосеменных и двудольных часть клеток прокамбия преобразуется в клетки камбия. Вторичное строение стебля формируется за счет деятельности вторичной боковой меристемы — камбия, формирующего вторичную ксилему и вторичную флоэму.

Первичное строение стебля. Первичное строение стебля сохраняется всю жизнь у растений, лишенных камбия, снаружи стебель таких растений покрыт эпидермой, под ней — первичная кора, окружающая стелу. Камбий в пучках отсутствует, такие пучки называют закрытыми. Внутренний слой первичной коры — эндодерма — носит название крахмалоносного влагалища, так как в ее клетках много крахмальных зерен. Наружный слой клеток стелы, так же как и у корня, называется перцикл и сохраняет функцию меристематической активности — здесь могут закладываться придаточные почки и придаточные корни. Отличительной особенностью стебля является образование в центре сердцевины из паренхимных клеток.

Вторичное строение стебля. Если прокамбий закладывается в виде отдельных групп клеток, то в дальнейшем, после образования ксилемы и флоэмы формируется пучковый тип строения стебля. После образования камбия будет закладываться вторичная ксилема и флоэма, и такие пучки называются открытыми, межпучковый камбий образует клетки паренхимы стебля. Для древесных растений характерен непучковый тип строения стебля, когда прокамбий образуется сплошным кольцом, формируя первичную ксилему и флоэму, а затем образуется камбий, и происходит вторичный рост стебля. Под эпидермой закладывается пробковый камбий — феллоген. Он откладывает наружу клетки пробки, а внутрь — клетки феллодермы. Пробка, феллоген и феллодерма образуют общий вторичный покров — перидерму. Под некоторыми устьицами закладываются чечевички. У двух-трехлетней ветви липы под перидермой находятся кора (первичная и вторичная), камбий, древесина и сердцевина (рис. 2).

Под первичной корой находится флоэма (луб) — вторичная кора, содержащая проводящие ткани — ситовидные клетки и ситовидные трубки с клетками

спутницами, механические ткани — лубяные волокна и основные ткани — клетки лубяной паренхимы, выполняющие запасочную функцию. Во вторичной коре хорошо просматриваются сердцевинные лучи. На срезах сердцевинные лучи имеют вид светлых треугольников. Они чередуются с трапецевидными участками флоэмы.

Под корой находится камбий, вторичная латеральная меристема. Большая часть стебля образована клетками, возникшими в результате деятельности камбия, располагающегося между вторичной корой и древесиной. Именно благодаря ему происходят вторичные изменения в строении стебля. Обычно в древесину камбий откладывает большее число производных, чем наружу, соотношение 4:1 соответственно. Весной клетки камбия активно делятся, с приближением осени деятельность камбия ослабевает, и зимой он вступает в период покоя.

Древесина. Внутри от камбия откладываются клетки древесины (вторичной ксилемы), в состав которой входят сосуды, трахеиды, древесная паренхима и древесная склеренхима (волокна). Особенностью ксилемы является одревеснение клеточных стенок (за исключением клеток древесной паренхимы). Вторичная ксилема составляет основную массу (9/10 объема) древесного стебля.

В результате периодической деятельности камбия в древесине образуются годовые кольца — прирост древесины за один вегетационный период.

Весной камбий откладывает широкопросветные и тонкостенные сосуды и трахеиды, к которым примыкают клетки древесной паренхимы. Осенью в древесине преобладают узкопросветные и толстостенные сосуды, трахеиды и древесные волокна. Переход от весенней древесины к осенней постепенный, от осенней к весенней всегда резкий. Весенняя древесина более светлая, чем осенняя. Поэтому между годовыми кольцами возникает хорошо заметная граница. По годичным кольцам можно определить возраст дерева. Ширина годичных колец неодинакова: в благоприятные годы образуются более широкие кольца,

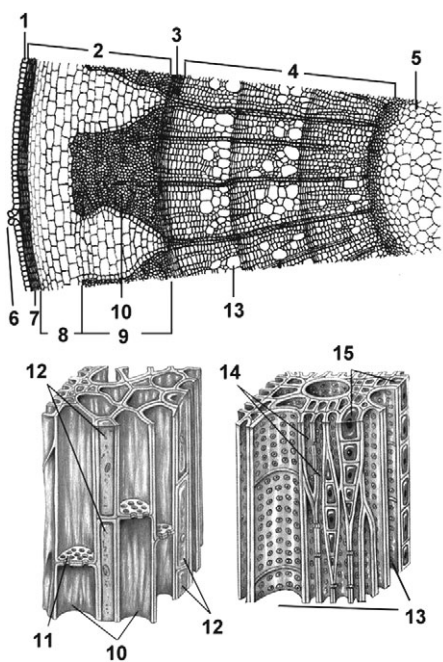


Рис. 2. Внутреннее строение стебля липы:

1 — эпидерма; 2 — кора; 3 — камбий; 4 — древесина; 5 — сердцевина; 6 — чечевичка; 7 — перидерма; 8 — первичная кора; 9 — вторичная кора; 10 — ситовидные трубки; 11 — ситовидные поля; 12 — клетки-спутницы; 13 — трахеи, сосуды; 14 — трахеиды; 15 — клетки древесной паренхимы

чем в неблагоприятные. У тропических растений, растущих непрерывно в течение года, годовые кольца не образуются.

Сердцевина. В центре стебля находится сердцевина, образованная округлыми паренхимными клетками. Она окружена небольшим количеством сосудов первичной ксилемы.

Транспорт веществ по стеблю. Одна из основных функций стебля — транспорт воды, минеральных и органических веществ. Вода и минеральные вещества поглощаются растением из почвы корнями, поступают в сосуды и трахеиды ксилемы стебля и поднимаются вверх за счет корневого давления и транспирации, нижнего и верхнего концевых двигателей.

Функцию транспорта органических веществ выполняет флоэма, основные элементы которой (ситовидные трубки и клетки-спутницы) образуют единую транспортную систему. По флоэме растворенные органические вещества перемещаются в двух направлениях — вверх и вниз (в отличие от ксилемы, по которой вода и минеральные вещества транспортируются только вверх). По-видимому, одновременный разнонаправленный ток органических веществ осуществляется по разным ситовидным трубкам. Горизонтальный транспорт органических веществ в клетки сердцевинки и обратно осуществляется по сердцевинным лучам.

1.5. Лист

Лист — вегетативный, уплощенный, боковой (латеральный) орган побега, характеризующийся ограниченным ростом и двусторонней симметрией. У большинства растений лист живет, как правило, в течение одного вегетационного периода, а у вечнозеленых — 1–5 лет (иногда 10–15 лет, как у ели, араукарии). Впервые листья появляются у спорофитов и образуются двумя различными путями. Одни развиваются как боковой вырост стебля и имеют одну центральную жилку, такие листья называются микрофиллами. Такие листья характерны для плауновидных. Другие листья возникают из боковых побегов, которые уплощаются и сливаются в листовую пластинку. Это макрофиллы, они характерны для большинства растений. Главные функции листа: фотосинтез, газообмен, транспирация. Дополнительные функции — запасная, защитная, вегетативное размножение.

Морфология листа. Лист большинства растений состоит из листовой пластинки, черешка, у многих листьев есть прилистники. Листовая пластинка — расширенная, обычно плоская часть листа, выполняющая функции фотосинтеза, транспирации и газообмена. По форме листовые пластинки бывают округлые, овальные, эллиптические, яйцевидные, линейные, ланцетные, стреловидные, копьевидные и другие. Форма края листовой пластинки бывает: цельнокрайной, зубчатой, пильчатой, городчатой, выемчатой и т.д. Пластинка листа может быть цельной и рассеченной. Рассечение может быть пальчатым и перистым. Если рассеченность края не превышает одной четверти ширины полупластинки, то листья называются цельными, если же надрезанность пластинки больше, то такие листья называются расчлененными. По степени расчленения листовой пластинки различают: лопатные листья — выемки не доходят до половины полупласт-

тинки (дуб), раздельные — выемки заходят глубже половины полупластинки (герань), рассеченные листья — выемки достигают главной жилки листа (картофель, гусятая лапка).

Черешок — суженная часть листа, соединяющая листовую пластинку с основанием и регулирующая положение листа по отношению к свету. Листья с черешками называют черешковыми, без черешков — сидячими. Если основание листа в виде трубки охватывает часть стебля (пшеница), то такие листья называют влагалищными. Прилистники — листовидные образования у основания листа, которые служат для защиты молодого листа и пазушной почки. У большинства растений у взрослых листьев прилистники отсутствуют (дуб). Иногда прилистники достигают значительного развития, их размеры превышают размеры листовых пластинок (горох). В этом случае прилистники выполняют роль фотосинтезирующих органов. Листорасположение может быть очередное, когда на каждом узле располагается по одному листу, причем основания листьев можно соединить условной спиральной линией, растянутой вдоль оси побега (береза, липа); супротивное — от узла отходят два сидящих друг против друга листа (клен, сирень); мутовчатое — от узла отходит более двух листьев (олеандр, вороний глаз).

Сложные листья. Листья, имеющие одну пластинку, называются простыми. Простые листья при листопаде опадают целиком. Такие листья свойственны подавляющему большинству растений (береза, клен, одуванчик). Сложные листья — листья, состоящие из нескольких четко обособленных листовых пластинок (листочков), каждый из которых своим черешком прикреплен к общему черешку (рахису). Часто сложный лист опадает по частям: сначала листочки, а потом черешок. В зависимости от расположения листочков различают перистосложные листья — листья, у которых листочки располагаются по бокам рахиса. Когда верхушка рахиса заканчивается одним непарным листочком, такие листья называются непарноперистыми (шиповник). У парноперистого листа все листочки имеют себе пару (акация желтая). Пальчатосложные листья — листья, у которых листочки располагаются не по длине рахиса, а лишь на его верхушке в одной плоскости, классический пример лист конского каштана. Частным случаем сложного листа является тройчатый лист — лист, имеющий только три листочка (клевер, кислица).

Если на рахисе сложных листьев образуются боковые ответвления, тогда возникают дважды-, триждыперистосложные листья. Например, у мимозы дваждыперистосложный лист.

Жилкование листьев. В зависимости от расположения сосудисто-волокнистых пучков (жилок) в листовой пластинке различают несколько типов жилкования. Для двудольных растений характерно сетчатое жилкование — обычно из черешка в листовую пластинку входит одна жилка, которая затем дает ответвления — боковые жилки, образующие густую сеть. Сетчатое жилкование может быть перистым и пальчатым. У однодольных растений дуговое или параллельное жилкование. Дуговое — листовую пластинку от основания до верхушки пронизывает несколько одинаковых жилок, располагающихся дугообразно (ландыш, чемерица), параллельное — листовую пластинку от основания до верхушки про-

низывает несколько одинаковых жилок, располагающихся параллельно (рожь, осока).

Анатомия листа. На поперечном срезе листовой пластинки видно, что сверху и снизу лист покрыт эпидермой (кожицей). Поверх эпидермы располагается слой кутина. Как правило, на верхней эпидерме почти полностью отсутствуют устьица. Нижняя поверхность листа покрыта эпидермой с множеством устьиц. На 1 мм² листа приходится от 50 до 500 устьиц. У плавающих на поверхности воды листьев устьица располагаются на верхней эпидерме, а у погруженных листьев обычно отсутствуют.

Между верхней и нижней эпидермой располагается мезофилл, образованный столбчатой и губчатой хлоренхимой (рис. 3). Столбчатая (палисадная) хлоренхима располагается под верхней кожицей листа.

В основном в ней осуществляются процессы фотосинтеза. У растений средних широт столбчатая паренхима обычно образована одним рядом клеток, у светолюбивых растений чаще образуется 2–3 ряда. Ближе к нижней эпидерме располагается губчатая хлоренхима, осуществляющая преимущественно функции газообмена и транспирации. Клетки губчатой паренхимы (иногда неправильной формы) расположены рыхло, между ними хорошо развита система межклетников, с помощью которых осуществляется газообмен и транспирация. Клетки губчатой паренхимы принимают участие и в фотосинтезе, но в меньшей степени, чем клетки столбчатой паренхимы, так как число хлоропластов в них в 2–6 раз меньше.

Жилки, сосудисто-волокнистые пучки, образуют проводящую систему листа. В проводящих пучках ксилема обращена к верхней стороне листа, а флоэма — к нижней. В центральном цилиндре древесины расположена с внутренней стороны от камбия, а флоэма с наружной, поэтому при образовании листового следа ксилема в жилке оказывается сверху.

Крупные проводящие пучки образованы сосудами и ситовидными трубками. В мелких пучках сосуды сменяются трахеидами, а ситовидные трубки — паренхимными клетками. Проводящие пучки окружены склеренхимой, выполняющей механическую функцию, и обкладочной паренхимой. Обкладка увеличивает площадь контакта мезофилла с проводящими элементами ксилемы и флоэмы. Механическую функцию выполняет и колленхима, находящаяся сверху и снизу крупных жилок.

Функции листа. Одна из основных функций листа — фотосинтез. Сущность фотосинтеза заключается в том, что зеленые растения за счет солнечной энергии из воды и углекислого газа при участии минеральных веществ создают сложные органические соединения, этот процесс идет с выделением кислорода. Подробнее о процессе фотосинтеза см. раздел «Общая биология».

Дыхание. Как и любой орган, лист интенсивно дышит, то есть поглощает кислород и выделяет углекислый газ. Причем процесс дыхания осуществляется постоянно как на свету, так и в темноте. Если поместить в сосуд побег с большим количеством листьев, плотно закрыть его и поставить в темное теплое место, то на следующий день можно обнаружить, что состав воздуха в сосуде изменился. Если поместить в него свечу, то она погаснет, а известковая вода

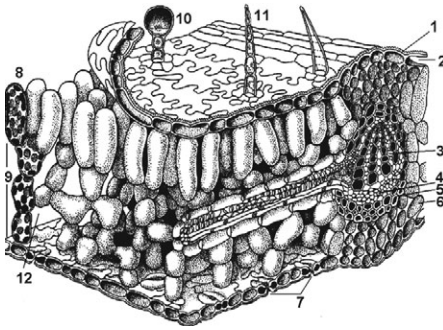


Рис. 3. Внутреннее строение листа:

1 — кутикула; 2 — эпидерма; 3 — склерема; 4 — флоэма; 5 — волокна; 6 — колленхима; 7 — устьица; 8 — столбчатая хлоренхима; 9 — губчатая хлоренхима; 10 — железистый волосок; 11 — кроющий волосок; 12 — межклетник

регулируется температура растения и осуществляется деятельность верхнего концевое двигателя водного тока. Постоянное испарение воды с поверхности листьев приводит к повышению концентрации растворенных веществ в клетках листа. Создается перепад концентраций, разность осмотического давления. Многометровые нити воды в трахеях и трахеидах не разрываются благодаря силам когезии — сцеплению молекул воды друг с другом водородными связями и адгезии — сцеплению молекул воды со стенками трахей и трахеид. Испарение воды создает отрицательное давление настолько большое, что может поднять вверх даже ртуть. Различают два вида транспирации — кутикулярную и устьичную. Кутикулярная транспирация представляет собой процесс испарения воды с поверхности кутикулы, покрывающей лист. Кутикулярная транспирация составляет порядка 10–20% общего испарения воды взрослыми листьями. Устьичная транспирация является основным механизмом водообмена между растением и атмосферой. Сначала происходит испарение воды с поверхности клеток в межклетники; затем осуществляется выход паров воды из межклетников через устьичную щель на поверхность листа и диффузия паров воды от поверхности листа в более далекие слои атмосферы. Открытие устьиц связано с закачиванием ионов калия из сопутствующих клеток эпидермы в замыкающие клетки устьиц, что повышает осмотическое давление в замыкающих клетках, и в них поступает вода. Замыкающие клетки растягиваются неравномерно, между утолщенными брюшными клетками открывается устьичная щель. В создании осмотического давления в замыкающих клетках играют роль ионы калия, которые закачиваются в них, и образующаяся на свету глюкоза. Определенную роль играет и концентрация CO_2 . Избыток CO_2 ночью, когда растения дышат, а фотосинтез отсутствует, вызывает подкисление цитоплазмы, изменение pH приводит к закрыванию устьиц. При недостатке поступления воды в растение устьица тоже закрываются, сберегая таким образом то небольшое количество влаги, которое доступно растению.

мутнеет. Этот простой опыт доказывает, что в сосуде уменьшилось количество кислорода и увеличилось количество углекислого газа, то есть листья дышат. Дыхание осуществляется с помощью митохондрий, во время дыхания происходит окисление органических веществ до воды и углекислого газа и освобождение энергии. Углекислый газ или используется для фотосинтеза, или выводится из растения с помощью устьиц. Механизм клеточного дыхания рассмотрен в разделе «Общая биология».

Транспирация. Под транспирацией понимают испарение воды листьями. С помощью транспирации регулируется температура растения и осуществляется деятельность верхнего концевое двигателя водного тока.

Потери воды были бы менее значительными, если бы растение для поглощения углекислого газа не вынуждено было открывать часть устьиц. При повышении влажности почвы и воздуха устьица открываются, при понижении концентрации углекислого газа в воздухе устьица открываются, а вот при температуре выше 35°C — закрываются. Скорость испарения зависит также от ветра, который сдувает с поверхности листа пленку влажного воздуха, поэтому растения засушливых мест часто густо опушены. Интересно, что у многих суккулентов устьица днем закрыты, ночью — открыты. Углекислый газ ночью связывается и запасается в форме органических кислот, а днем используется для фотосинтеза, а устьица днем закрыты, и потери воды минимальны. Различно и количество устьиц у растений разных мест обитания — чем суше, тем меньше устьиц на мм².

Видоизменения листа. В процессе приспособления к условиям среды обитания у всего листа или его части могут возникнуть изменения во внешнем облике и внутреннем строении, то есть возникают видоизменения или метаморфозы листа. Колючки характерны для растений, обитающих в сухом и жарком климате, хотя нередко они возникают и у растений других климатических зон. Колючки уменьшают транспирацию и защищают растения от поедания животными. Усики — это нитевидные образования, чувствительные к прикосновению и приспособленные для лазания. У вики, чечевицы, гороха в усик преобразуются верхняя часть рахиса и несколько верхних листочков. Ловчие аппараты встречаются у растений, произрастающих на болотистых, торфяных, бедных минеральными веществами почвах. При помощи ловчих аппаратов росянка, венерина мухоловка, непентес используют богатую азотом и фосфором органическую пищу, переваривая животных. Сочные чешуи лука и зубчики чеснока — это тоже видоизмененные листья, выполняющие функцию запасаания питательных веществ. У алоэ, агавы листья сочные и выполняют функцию запасаания воды. Листья могут видоизменяться в чешуйки, например, на корневищах, на почках, листьях хвощей. Листья могут выполнять и функцию размножения, например, на листьях папоротников (спорофиллах) образуются спорангии со спорами. Все элементы цветка, в частности тычинки и пестики, — тоже спорофиллы, споросные листья.

Листопад. Для уменьшения транспирации в зимний период времени растения освобождаются от листьев, происходит листопад. Сигналом к листопаду служит уменьшение продолжительности светового дня. Это явление получило название фотопериодизма. Органические вещества оттекают из старых тканей листа. Одновременно с этим в листьях накапливаются некоторые соли, например кристаллы оксалата кальция. Листья теряют зеленую окраску в результате разрушения хлорофилла в хлоропластах. Становятся заметны вспомогательные пигменты — каротиноиды желтого или оранжевого цвета, накапливаются особые растительные пигменты — флавоноиды. У однодольных и травянистых двудольных листья постепенно отмирают и разрушаются, оставаясь на стеблях. У деревьев и кустарников листья опадают. У основания черешка в поперечном направлении образуется специальный отделительный слой, состоящий из легко расслаивающейся паренхимы. Со стороны стебля ближайшие к основанию черешка клетки пробковеют и образуют защитный слой, сохраняющийся после

опадания листа в виде листового рубца. Некоторое время лист держится за счет жилок. Но под действием силы тяжести листа и порывов ветра они разрываются, и листья опадают.

1.6. Вегетативное размножение растений

Размножение является неотъемлемым свойством живых организмов воспроизводить себе подобных. Благодаря размножению обеспечивается непрерывность и преемственность жизни. Различают бесполое и половое размножение, рассмотрим основные формы бесполого размножения.

Бесполое размножение. Размножение, в котором принимает участие один организм, не происходит образования и слияния гамет, не происходит слияния генетического материала в любой форме. Это наиболее древняя форма размножения, широко распространенная во всех группах растений, происходит путем митотического деления или с помощью спор, особой формой бесполого размножения является вегетативное размножение. *Размножение путем деления* характерно для одноклеточных водорослей. Деление происходит путем митоза, в результате образуются особи, генетически идентичные друг другу и материнскому организму. *Размножение спорами.* Споры растений — репродуктивные, одноклеточные образования, служащие для образования новых особей. У большинства обитающих в воде водорослей споры подвижны, так как имеют жгутики. Такие споры называют зооспорами. У наземных растений и грибов они не имеют специальных приспособлений для активного передвижения. Споры образуются в органах бесполого размножения — спорангиях или зооспорангиях. У водорослей практически любая клетка может стать спорангием, у высших растений спорангий — многоклеточный орган. У растений споры всегда гаплоидны. Если они возникают на диплоидном растении, то их образованию предшествует мейоз, если на гаплоидном — митоз. Споры, образующиеся в результате мейоза, генетически неодинаковы, организмы, которые из них развиваются, генетически неравноценны. Размножение спорами имеет большое биологическое значение — в результате мейоза происходит рекомбинация генетического материала, в спорах возникают новые комбинации аллелей генов, попадающие под контроль отбора; обычно у растений споры образуются в огромных количествах, что обеспечивает высокую интенсивность размножения. Благодаря малым размерам и легкости споры разносятся на большие расстояния, обеспечивая расселение растений; плотная оболочка споры служит надежной защитой от неблагоприятных условий среды.

Вегетативное размножение растений. При этой форме размножения происходит увеличение числа особей за счет отделения жизнеспособных частей вегетативного тела и их последующей регенерации (восстановления до целого организма). Данный способ размножения широко распространен в природе. Вегетативным способом размножаются как водоросли, так и высшие растения. Вегетативное размножение бывает естественным и искусственным. Благодаря естественному вегетативному размножению в природе происходит быстрое увеличение числа особей вида, их расселение и, как следствие, — успех в борьбе за существование.

Способы вегетативного размножения. Фрагментацией называют разделение особи на две или несколько частей, каждая из которых регенерирует в новую особь. Такое размножение характерно для нитчатых и пластинчатых водорослей (обрывки нитей или части таллома), некоторых цветковых растений (например, элодея канадская). В Европу попали только женские экземпляры элодеи, не способные образовывать семена из-за отсутствия мужских растений, и единственным способом размножения оказалась фрагментация.

Размножение надземными побегами. В сельскохозяйственной практике *усами* размножают клубнику и землянику. В узлах усов образуются боковые почки и придаточные корни. После засыхания междоузлий растения обособляются. В природе усам размножаются такие растения, как лютик ползучий, камнеломка отпрысковая. *Деление кустов.* Смородина, крыжовник, примулы, ревень хорошо размножаются частями кустов. Растение выкапывают, делят на части и высаживают отдельно друг от друга. Кусты обычно делят весной или во второй половине лета. *Размножение отводками.* Отводки — это участки побегов, которые специально прижимаются к земле и присыпаются землей, а после развития придаточных корней отделяются от материнского растения. Для лучшего укоренения побег можно надрезать. Это нарушает отток питательных веществ и их скопление в месте надреза, что создает благоприятные условия для образования придаточных корней. Отводками размножаются крыжовник, смородина, виноград. *Размножение стеблевыми черенками.* Стеблевой черенок представляет собой участок надземного побега. Стеблевыми черенками размножают виноград, смородину, крыжовник, декоративные виды спиреи, красный перец, баклажан и другие. Для размножения берут черенки длиной от 2—3 до 6—8 см, состоящие из одного междоузлия и двух узлов. На верхнем узле листья оставляются (если листовые пластинки крупные, то их наполовину срезают). Черенки высаживают в специальные парнички, а после укоренения — в открытый грунт.

Прививка (или трансплантация) — искусственное сращивание части (черенка, почки) одного растения с побегом другого. Черенок или почка с прилегающим к ней участком коры и древесины (глазок), привитые на другое растение, называют привоем. Подвой — растение или его часть, на котором осуществлена прививка. Прививка позволяет использовать корневую систему подвоя для сохранения или размножения определенного сорта, замены сорта, получения новых сортов, ускорения плодоношения, получения морозоустойчивых растений, ремонта или омоложения старых взрослых деревьев. Известно много способов прививки, однако все их можно свести к двум основным типам — прививка сближением или прививка отделенным привоем. Прививка сближением — когда привой и подвой остаются на своих корнях, прививка отделенным привоем — когда корни имеет только подвой. Прививку в расщеп или в полурасщеп применяют в том случае, если привой тоньше подвоя. Поперечный срез подвоя полностью или частично разделяют и вставляют в него привой, косо срезанный с двух сторон. Прививка под кору. Привой также тоньше подвоя. На подвое делают горизонтальный срез под стеблевым узлом, кору надрезают в вертикальном направлении и осторожно отворачивают ее края. На привое делают срез в виде

полуконуса, вставляют его под кору, зажимают отворотами коры и обвязывают. Копулировка. Применяется в том случае, если привой и подвой имеют одинаковую толщину.

На привое и подвое делают косые срезы и совмещают их, обеспечив плотность соединения. Окулировка (рис. 4). Прививка почки-глазка. На подвое делается Т-образный разрез, края коры отгибаются, и за кору вставляют почку с небольшим участком древесины и плотно забинтовывают.

Размножение подземными побегами. *Размножение клубнями.* Из сельскохозяйственных растений, размножающихся клубнями, наиболее известны картофель и топинамбур. Их можно размножать, высаживая целые клубни или их части с почками-глазками. Клубни как хранилище запаса питательных веществ образуются у таких дикорастущих растений, как сыть, седмичник.

Размножение корневищем. В сельском хозяйстве корневищами размножают ревеня, мяту, спаржу, бамбук, в декоративном садоводстве — ландыш, ирис и другие. Они легко размножаются делением корневища на части, каждая из которых должна содержать вегетативную почку. К корневищным растениям относятся пырей, тимopheвка, белоус, купена, кислица, хвощ полевой и другие дикорастущие растения.

Размножение луковичками. В сельскохозяйственной практике луковичками размножают лук, чеснок, декоративные растения: тюльпаны, нарциссы, гиацинты и другие. В природе луковичками размножаются многие растения: тюльпаны, гусиный лук, пролеска, подснежник и т.д. Вегетативное размножение луковичных растений осуществляют разросшимися взрослыми луковичками, детками, отдельными чешуями.

Размножение клубнелуковичками. Запасные питательные вещества клубнелуковички расходуются на цветение, но к концу сезона формируется новая клубнелуковичка. Кроме того, может образоваться одна или несколько клубнелуковичек — мясистых почек, развивающихся между старой и новой клубнелуковичками. К клубнелуковичным растениям относятся гладиолус, крокус.

Размножение корнями. Корневые клубни представляют собой утолщения боковых корней. В декоративном садоводстве корневыми клубнями размножают георгины, батат. При размножении георгинов необходимо брать корневые клубни с основанием стебля, несущим почки, так как корневые клубни почек

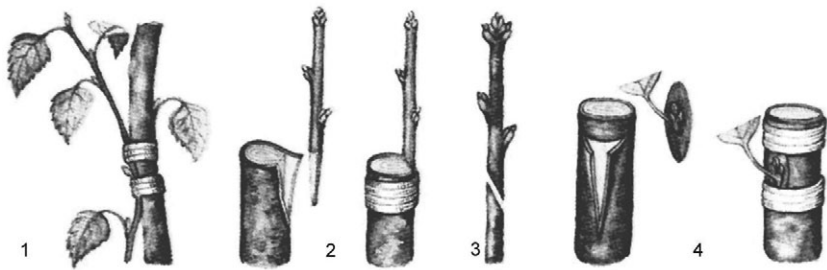


Рис. 4. Способы прививок:

1. Прививка сближения. 2. Под кору. 3. Копулировка. 4. Окулировка

не образуют. Корневыми клубнями размножаются чистяк весенний, любка двулистная. Корневые отпрыски — побеги, возникающие из придаточных почек на корнях. Корневыми отпрысками размножаются растения, легко образующие на корнях придаточные почки, — вишня, слива, малина.

Размножение корневыми черенками. Корневой черенок представляет собой часть корня. Ими размножаются виды, на корнях которых легко развиваются придаточные почки: хрен, малина, вишня, розы. Для этого используют боковые корни первого порядка в возрасте 2–3 лет. Длина черенка до 10–15 см, диаметр — 0,6–1,5 см. Черенки высаживают в почву на глубину 2–3 см. Таким образом размножаются и многие дикорастущие растения: ива, тополь, осина, одуванчик.

Размножение листьями. У некоторых растений возможно размножение целыми листьями. Многие цветковые растения размножают листьями, например сенполии, бегонии. Лист достаточно поставить в воду, появляются придаточные корни и придаточные почки, через некоторое время растение пересаживают в почву.

Размножение листовыми черенками. Иногда достаточно даже части листа для вегетативного размножения. У бегонии королевской вырезают часть листа с крупной жилкой, лист сансевиеры можно разрезать на несколько листовых черенков и поставить их в воду.

Размножение придаточными почками на листьях, детками. У бриофиллума на листьях образуются придаточные почки, похожие на маленькие растения. Падая, они становятся самостоятельными растениями.

Размножение культурой ткани. Культура тканей представляет собой рост группы растительных клеток на искусственных средах. Растительные клетки обладают свойством тотипотентности — отдельная клетка может развиваться в нормальное растение при использовании определенных фитогормонов. Метод культуры тканей позволяет получать клоны некоторых высших растений. Клонирование — получение совокупности особей из одной материнской вегетативным путем. Клонирование используется для размножения ценных сортов растений и для оздоровления посадочного материала.

1.7. Цветы, соцветия

Цветок — это видоизмененный, укороченный, ограниченный в росте, неразветвленный побег, предназначенный для образования спор, гамет и полового процесса, завершающегося образованием семян и плода. Таким образом, цветок является органом бесполого и полового размножения покрытосеменных растений.

Морфология цветка. Поскольку цветок — это видоизмененный побег, у него различают части, имеющие стеблевое и листовое происхождение. Цветоножка и цветоложе имеют стеблевое происхождение, чашечка и венчик — видоизмененные листья, тычинки — микроспорофиллы, так как на этих видоизменениях листа образуются микроспорангии, пестик образован одним или несколькими мегаспорофиллами (плодолистиками), там происходит образование мегаспорангиев. У цветка различают цветоножку, цветоложе, околоцветник, образованный

чашечкой из чашелистиков и лепестками венчика, тычинки и один или несколько пестиков. У некоторых цветков отдельные части могут отсутствовать. Цветки могут иметь различную симметрию, которая определяется, главным образом, венчиком. В зависимости от типа симметрии различают правильные цветки — цветки, через которые можно провести несколько плоскостей симметрии, (капуста, лилия). Цветки, через которые можно провести одну плоскость симметрии, называются неправильные (горох, астра), цветки, не имеющие ни одной плоскости симметрии, — асимметричные цветки (валериана, канна).

Если цветки имеют и тычинки, и пестики, их называют обоеполыми, их свыше 70% (вишня, горох). Однополые цветки могут быть пестичными (женские), имеют только пестики, или тычиночными (мужские), имеют только тычинки. В зависимости от нахождения однополых цветков на растениях различают однодомные растения — растения, у которых на одних и тех же экземплярах располагаются и женские, и мужские цветки (огурец, кукуруза, дуб), или двудомные растения — растения, у которых на одних экземплярах располагаются женские, а на других — мужские цветки (крапива двудомная, конопля, облепиха).

Строение цветка. *Цветоножка* — это междоузлие под цветком. Цветки, лишенные цветоножки, называются сидячими (цветки в соцветии корзинка у подсолнечника, астры, одуванчика). *Цветоложе* — укороченная стеблевая часть цветка. На ней располагаются все остальные части цветка. Форма цветоложа может быть различной: плоской, выпуклой, вогнутой в форме чаши, образуя при этом особую структуру — гипантий. Околоцветник выполняет функцию защиты главных частей цветка — пестиков и тычинок, функцию привлечения опылителей. Простой околоцветник не дифференцирован на чашечку и венчик, образован совокупностью однородных листочков, имеющих одинаковые размеры и окраску. Если он образован ярко окрашенными листочками (тюльпан, лилия) — это венчиковидный околоцветник, если образован зелеными листочками (крапива, конопля) — это чашечковидный околоцветник. Двойной околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик, отличающиеся друг от друга размерами и окраской (картофель, горох). Встречаются так называемые голые цветки — цветки, лишенные околоцветника (ива, тополь).

Чашечка — наружная часть двойного околоцветника. Чашечка образована совокупностью чашелистиков. Обычно чашелистики имеют небольшие размеры и зеленую окраску. Они сходны с обычными листьями, но устроены проще. Обычно чашечка образована одним кругом чашелистиков. Различают раздельнолистную чашечку, образованную свободными, несросшимися чашелистиками (капуста, лютик). Чашечка, образованная частично или полностью сросшимися чашелистиками (картофель, табак, горох), называется сростнолистной. Главная функция — защита внутренних частей цветка до раскрытия бутона.

Венчик — внутренняя, обычно окрашенная часть двойного околоцветника. Представляет собой совокупность лепестков, часто имеющих яркую окраску. Лепестки могут быть более или менее одинаковыми (лютик, яблоня), либо отличаться размерами и формой (фиалка, горох). В результате венчик может быть правильным, неправильным или асимметричным. Венчик, как и чашечка, может быть раздельнолепестным и сростнолепестным. Раздельнолепестный

венчик состоит из свободных, несросшихся лепестков. Сростнолепестный венчик состоит из сросшихся в той или иной степени лепестков. Главная функция венчика — привлечение опылителей. У некоторых растений венчик защищает главные части цветка от неблагоприятных воздействий.

Андроцей (дом для мужчин) — это совокупность тычинок (микроспорофиллов) одного цветка. Количество тычинок в цветке — от одной (орхидные) до нескольких сотен (некоторые кактусы). У большинства растений тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. Тычиночная нить — нижняя, как правило, суженная стерильная часть тычинки. Пыльник — верхняя расширенная часть тычинки, состоит из двух половинок, соединенных связником. Каждая половинка имеет два пыльцевых гнезда, или пыльцевых мешка (микроспорангия), в которых происходит образование микроспор, а впоследствии пыльнок.

Гинецей (дом для женщин) — совокупность плодолистиков в цветке, образующих один или несколько пестиков. Пестик — закрытое вместилище для семязачатков (семяпочек, или мегаспорангиев), образованное в результате смыкания или срастания краев плодолистика или плодолистиков. В пестике различают завязь, столбик и рыльце. Завязь — наиболее важная часть пестика (замкнутая, нижняя, полая), несущая и защищающая семязачатки. Завязь называют верхней, если пестик полностью располагается на цветоложе (мак, чистотел, гвоздика). Если пестик свободен, но его окружает гипантий из цветоложа, то это верхняя завязь, окруженная гипантием. Завязь может быть приблизительно до половины расположена в цветоложе (жимолость, бузина, камеломка), это полунижняя завязь, если завязь полностью расположена в цветоложе, из цветоложа выступает столбик с рыльцем (яблоня, груша, огурец), то это нижняя завязь. В завязи может располагаться от одного (пшеница, вишня) до нескольких тысяч (мак) семязачатков. Стенки завязи выполняет функцию защиты семязачатков от неблагоприятных факторов среды (высыхание, колебание температур, поедание насекомыми и т.д.). Столбик — средняя более или менее удлиненная стерильная часть пестика, отходящая обычно от верхушки завязи. Он соединяет завязь и рыльце. У одних растений столбик отсутствует (мак, пшеница), у других — достигает значительной длины (лилия). Рыльце — верхняя расширенная часть пестика. Предназначено для восприятия пыльцы. При отсутствии столбика рыльце называют сидячим.

Семязачаток. Семязачаток — многоклеточное образование семенных растений, из которого развивается семя (рис. 5). Место возникновения или прикрепления семязачатка к плодолистуку называется плацентой. Сформированный семязачаток состоит из нуцеллуса (ядра) — центральной части, являющейся мегаспорангием, двух покровов — интегументов, которые при смыкании образуют узкий канал — микропиле, или пыльцевход, через который пыльцевая трубка проникает к зародышевому мешку. С помощью семяножки семязачаток прикрепляется к плаценте. Место прикрепления семязачатка к семяножке называют рубчиком. Противоположную микропиле часть семязачатка, где сливаются нуцеллус и интегументы, называют халазой.

В семязачатках происходит образование мегаспор — мегаспорогенез. Затем из каждой споры формируется «цветочная женщина», женский гаметофит, в

котором происходит образование женской гаметы яйцеклетки — мегagamетогенез — и процесс оплодотворения.

После оплодотворения из семязачатка формируется семя. Цветки некоторых растений имеют особые железки, выделяющие нектар, — нектарники. Они имеют различное происхождение и развиваются на лепестках, тычиночных нитях, стенках завязи, цветоложе. Нектар — сахаристая питательная жидкость, привлекающая животных-опылителей.

Формула и диаграмма цветка. Удобной краткой формой характеристики цветка являются его формула и диаграмма. Условные обозначения, которые используются для составления формулы цветка: чашечка (Calyx) — Ca; венчик (Corolla) — Co; простой околоцветник (Perigonium) — P; андроцей (Androceum) — (A); гинецей (Gynoeceum) — G; тычиночный цветок — ♂, пестичный цветок — ♀, актиноморфный (правильный) цветок — *, зигоморфный цветок — ↑. Число элементов цветка обозначают цифрами, сросшиеся части цветка заключают в скобки. Если части цветка расположены несколькими кругами, обозначают число элементов в каждом круге. Черта под цифрами говорит о том, что завязь верхняя, над цифрами — нижняя.

Например: $*Ca_2 +_2Co_4A_2 +_4G_{(2)}$ — цветок актиноморфный, чашечка из четырех чашелистиков, расположенных в два круга, венчик из 4 лепестков, тычинок 6, две во внешнем и четыре во внутреннем круге, пестик из двух сросшихся плодолистиков, завязь верхняя. Диаграмма (рис. 6) — схематическая проекция поперечного среза цветка на плоскость, перпендикулярную цветку и проходящую также через кроющий лист и ось цветка. Знаки, обозначающие на диаграмме срастание между собой отдельных частей цветка, соединяют дугами или прямыми линиями.

Микроспорогенез и микрогаметогенез. Микроспорогенез — процесс образования микроспор в микроспорангиях (гнездах пыльника). Микроспоры формируются из материнских клеток — микроспороцитов, имеющих диплоидный набор хромосом (рис. 7). В результате редукционного деления (мейоза) каждая материнская клетка образует четыре гаплоидных микроспоры (тетраду). Эта стадия очень кратковременна.

Микроспоры быстро обособляются друг от друга. Сформированная микроспора представляет собой тонкостенную клетку с одним гаплоидным ядром. Микрогаметогенез — процесс образования мужского гаметофита из микроспоры. Ядро микроспоры митотически делится, что приводит к возникновению

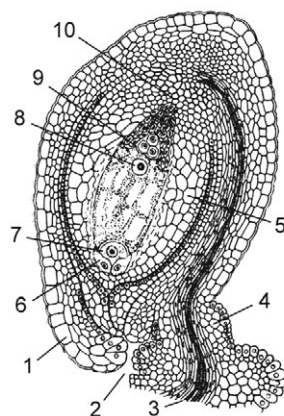


Рис. 5. Семязачаток:

1 — интегументы; 2 — микропиле; 3 — плацента с проводящим пучком; 4 — семяножка; 5 — нуцеллус; 6 — синергиды; 7 — яйцеклетки; 8 — центральная клетка; 9 — антиподы; 10 — халаза

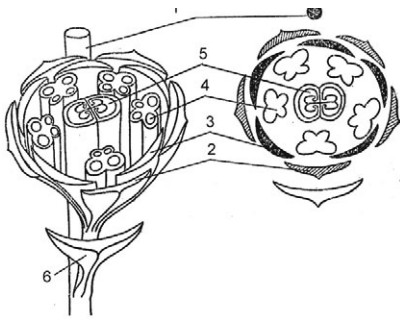


Рис. 6. Диаграмма цветка с формулой $*Ca_5Co_5A_5G_{(2)}$:

1 — ось соцветия; 2 — чашелистики; 3 — лепестки; 4 — тычинки (андроцей); 5 — завязь (гинейей); 6 — кроющий лист

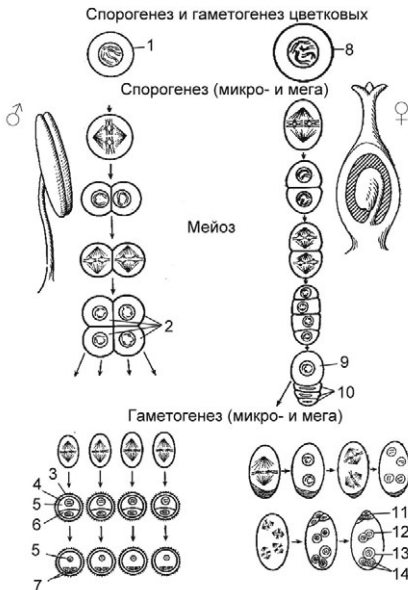
гаметы, лишенные жгутиков — спермии.

Так формируется «цветочный мужчина», мужской гаметофит, состоящий из трех клеток, две из которых половые.

Мегаспорогенез — процесс формирования мегаспор. Он происходит в мегаспорангии — нуцеллусе семязачатки. В области микропиля начинается разрастаться одна из клеток нуцеллуса — мегаспороцит, или материнская клетка мегаспор. Мегаспороцит имеет диплоидный набор хромосом. У большинства покрытосеменных из нее путем мейоза формируется 4 гаплоидных мегаспоры. Из четырех мегаспор три отмирают, а оставшаяся даст начало женскому гаметофиту. Формирование женского гаметофита начинается с того, что мегаспора разрастается и отодвигает ткань нуцеллуса к интегументам. Ядро мегаспоры подвергается трехкратному митотическому делению. В результате первого деления образуются два ядра, которые расходятся к полюсам разросшейся клетки. Каждое из этих ядер еще дважды делится, и у каждого полюса образуется по 4 ядра (8-ядерная стадия развития зародышевого мешка). С каждого полюса к центру зародышевого мешка отходит по одному ядру, которые называются полярными. Оставшиеся ядра обособляются, около них формируются клеточные оболочки. На микропилярном полюсе две рядом расположенные вспомогательные клетки называются синергидами, третья клетка отличается большими размерами и преобразуется в яйцеклетку. На противоположном, халазальном полюсе образуется группа из трех клеток, называемых антиподами. Два полярных ядра в центре зародышевого мешка сливаются, образуя диплоидное вторичное ядро зародышевого мешка. Таким образом, сформированный женский гаметофит включает 6 гаплоидных клеток (яйцеклетка, 2 клетки-синергиды и 3 клетки-антиподы) и диплоидное вторичное ядро. Женский гаметофит внешне напоминает мешочек, в котором после оплодотворения развивается зародыш. Поэтому он и назван зародышевым мешком.

Опыление. Опыление — это перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Естественное опыление бывает двух видов: самоопыление и перекрест-

двух клеток — генеративной и вегетативной (или «клетки пыльцевой трубки») — крупной клетки, принимающей впоследствии участие в образовании пыльцевой трубки. Формируется оболочка пыльцевого зерна, состоящая из двух главных слоев: интины — внутренней, тонкой и экзины — наружной, толстой. У большинства пыльцевых зерен оболочка пыльцевого зерна имеет утонченные места или даже сквозное отверстие в экзине, служащее для выхода пыльцевой трубки. Впоследствии генеративная клетка митотически делится, в результате образуются две мужские



**Рис. 7. Спорогенез и гаметоге-
нез цветковых растений:**

1 — микроспорозит; 2 — микроспоры; 3 — эскина; 4 — интина; 5 — вегетативная клетка; 6 — генеративная клетка; 7 — спермии; 8 — мегаспорозит; 9 — мегаспора; 10 — отмирающие мегаспоры; 11 — антиподы; 12 — слияние полярных ядер; 13 — яйцеклетка; 14 — синергиды

Различают две формы перекрестного опыления: соседственное опыление — опыление, происходящее в пределах одного растения, то есть пыльца с одного цветка попадает на пестик другого цветка, находящегося на том же растении. С генетической точки зрения эта форма перекрестного опыления равноценна самоопылению. Собственно перекрестное опыление — опыление, при котором пыльца тычинки цветка одной особи переносится на рыльце пестика цветка другой особи. Перекрестное опыление может быть связано как с абиотическими факторами: анемофилия — опыление с помощью ветра, гидрофилия — опыление с помощью воды, так и с биотическими: энтомофилия — опыление насекомыми, орнитофилия — опыление птицами.

Наиболее часто опыление происходит с помощью ветра и насекомых. Ветроопыляемые растения (рожь, кукуруза, хмель, тополь, береза, осина) имеют, как правило, мелкие, невзрачные цветки (околоцветник может быть вообще редуцирован), лишены в большинстве случаев запаха и нектара, образуют многоцветковые соцветия. Тычинки и рыльца пестиков выступают за пределы околоцветника. Часто рыльца пестиков пушистые. Пыльца мелкая, лег-

ное опыление. *Самоопыление, или автогамия*, — опыление, при котором пыльца с тычинок переносится на рыльце пестика того же самого цветка. Оно происходит только у растений с обоеполыми цветками. Самоопыление происходит у многих культурных растений (рис, горох, помидор). Чаще всего оно происходит в еще не раскрывшихся цветках. Самоопыление встречается реже, чем перекрестное. Лишь у немногих растений происходит строгое самоопыление (горох), у большинства самоопыляющихся растений хотя бы небольшой процент растений способен к перекрестному опылению. При самоопылении происходит стабилизация видовых признаков. Однако самоопыление может привести и к вырождению вида в результате возникновения явления депрессии. *Перекрестное опыление, или аллогамия*, — опыление, при котором пыльца с пыльника тычинки одного цветка переносится на рыльце пестика другого. Данный способ опыления характерен для большинства (90%) покрытосеменных растений.



Рис. 8. Простые соцветия:

1 — кисть; 2 — щиток; 3 — колос; 4 — початок; 5 — зонтик; 6 — головка; 7 — корзинка

кая, гладкая, образуется в огромных количествах. Такие растения, как правило, произрастают на открытых пространствах или группами. Деревья и кустарники часто цветут до разворачивания листьев. У насекомоопыляемых растений (сирень, липа, белая акация) цветки яркоокрашенные. Одиночные цветки крупные, мелкие собраны в хорошо заметные соцветия. Они выделяют нектар и имеют запах. Пыльца обычно крупная с шероховатой поверхностью, часто липкая. Искусственное опыление используется человеком для повышения урожайности растений или для выведения новых сортов.

Оплодотворение, образование плодов и семян. Попав на рыльце пестика, под воздействием веществ, выделяемых пестиком, пыльца начинает прорастать. Она набухает, и ее содержимое, одетое интиной, начинает выплываться через поры экзины. В результате образуется пыльцевая трубка, внедряющаяся в ткань рыльца. Кончик пыльцевой трубки выделяет вещества, растворяющие ткань рыльца и столбика, тем самым облегчая ее продвижение. По мере роста в пыльцевую трубку переходят вегетативная и генеративная клетки. У некоторых растений генеративная клетка еще до прорастания пыльцы дает начало двум спермиям, а у других — в процессе прорастания. Пыльцевая трубка продвигается по столбику пестика и врастает в зародышевый мешок, как правило, через микропиле. После проникновения в зародышевый мешок кончик пыльцевой трубки разрывается, и спермии попадают внутрь зародышевого мешка. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой, образуя диплоидную зиготу, из которой развивается зародыш семени, а второй — с центральным ядром зародышевого мешка, образуя триплоидное ядро, из которого формируется эндосперм (питательная ткань) — часть семени, накапливающая вещества, обеспечивающие питание зародыша. Этот процесс получил название двойного оплодотворения. Синергиды и антиподы дегенерируют. Двойное оплодотворение у цветковых растений было открыто в 1898 году русским ботаником С. Г. Навашиным. Таким образом, после двойного оплодотворения из зиготы формируется зародыш семени, из центрального ядра зародышевого мешка — эндосперм, из интегументов — семенная кожура, из всего семязачатка — семя, а из стенок завязи — околоплодник. В целом из завязи пестика формируется плод с семенами.

Соцветия. Цветки на побегах очень редко располагаются одиночно (мак, тюльпан). У большинства растений они образуют группы — соцветия (морковь, пшеница, сирень). Соцветие — это система видоизмененных побегов покрытосеменного растения, несущих цветки.

Простые соцветия. Любое соцветие имеет главную ось (ось соцветия) и бо-

ковые оси, которые могут быть ветвящимися и неветвящимися. Главную ось называют осью первого порядка, боковые оси — осями второго, третьего и т.д. порядков. Конечные ответвления осей (цветоножки) несут цветки. В зависимости от степени ветвления соцветия делят на простые и сложные. Соцветие, имеющее только главную ось, на которой располагаются цветки на цветоножках или сидячие, называется простым (рис. 8).

Кисть — соцветие, у которого главная ось удлинена, а цветки располагаются на хорошо выраженных цветоножках более или менее одинаковой длины (ландыш, черемуха). Это основной вариант простых соцветий. *Щиток* — соцветие, у которого на главной оси располагаются цветоножки разной длины, причем нижние значительно длиннее верхних, и все цветки располагаются в одной плоскости (груша, боярышник, калина). *Колос* — соцветие с хорошо выраженной главной осью и сидячими цветками (подорожник, ятрышник, ослинник). *Початок* — соцветие с хорошо выраженной толстой мясистой главной осью и сидячими цветками (белокрыльник, аир). *Зонтик* — соцветие с укороченной главной осью и цветками на цветоножках одинаковой длины (лук, чистотел, примула). *Головка* — соцветие с укороченной булавовидно расширенной главной осью и сидячими или почти сидячими (цветоножки очень короткие) цветками (клевер, люцерна).

Корзинка — соцветие с укороченной блюдцеобразно расширенной или конусовидной главной осью, на которой располагаются плотно сомкнутые сидячие цветки (подсолнечник, астра, одуванчик). Такую главную ось называют ложем соцветия. Снизу и с боков ложе соцветия окружено оберткой.

Сложные соцветия. Сложными называют соцветия, у которых, помимо главной, имеются и боковые оси, несущие цветки (рис. 9). Можно говорить, что в сложных соцветиях на главной оси располагаются не цветки, а простые (элементарные) соцветия. В сложном соцветии цветков, расположенных на главной оси, нет.

Сложная кисть — соцветие, у которого на главной оси располагаются соцветия простые кисти. *Сложный колос* — соцветие, у которого на главной оси располагаются соцветия простой колос (пшеница, рожь, ячмень). *Сложный зонтик* — соцветие, у которого на укороченной главной оси располагаются соцветия простой зонтик (укроп, морковь, петрушка). *Метелка* — соцветие, имеющее большое количество боковых осей, причем нижние оси ветвятся и развиты сильнее верхних (мятлик, гортензия метельчатая, сирень). Из-за особенности ветвления метелка имеет пирамидальную форму. Биологическое значение соцветий заключается в повышении вероятности опыления.

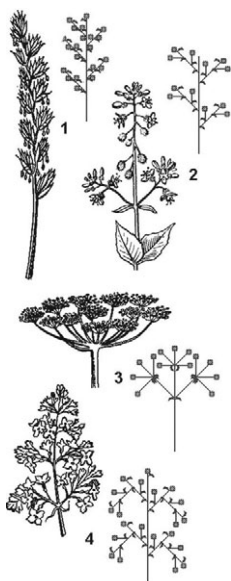


Рис. 9. Сложные соцветия:

- 1 — сложный колос; 2 — сложная кисть;
- 3 — сложный зонтик;
- 4 — метелка

1.8. Плоды, семена

Плод — репродуктивный орган покрытосеменных растений, внутри которого образуются семена. Красивое образное определение дал американский ботаник Артур Имс — «Плод — это зрелый цветок». Функции плода: формирование, защита и распространение семян. Плоды характерны только для цветковых растений. Плод образуется из цветка, как правило, после оплодотворения. Главную роль в образовании плода играет гинецей. Нижняя часть пестика — завязь, содержащая семязачатки, разрастается и превращается в плод. Плод состоит из околоплодника и семян, число которых соответствует числу семязачатков. Иногда в образовании плода принимают участие и другие части цветка (цветоложе, тычинки, околоцветник).

Околоплодник, или перикарпий, — это стенка плода, развивающаяся из стенки завязи. Как правило, перикарп составляет основную массу плода. В нем обычно различают три слоя: экзокарпий — наружный слой околоплодника, мезокарпий — средний слой околоплодника, эндокарпий — внутренний слой околоплодника. У различных плодов слои околоплодника выражены по-разному. Например, у костянки (плод вишни) экзокарпий — тонкий кожистый, мезокарпий — толстый сочный и мясистый, эндокарпий — твердый деревянистый (косточка). У ореха лещины слои околоплодника практически неразличимы.

Общепринятой классификации плодов нет. Различные классификации строятся на основе различных признаков и являются искусственными. Если в образовании плода участвует один пестик, вне зависимости, образован он одним или несколькими плодолистиками, это простой плод (горох, вишня, мак). Если плод образован из нескольких пестиков, его называют сложным или сборным (малина, ежевика, лютик). У некоторых растений может образовываться соплодие — более или менее сросшиеся в единое целое плоды, образовавшиеся из цветков одного соцветия (инжир, ананас, шелковица, сахарная свекла). По консистенции околоплодника плоды делятся на сухие — плоды с сухим, деревянистым или кожистым околоплодником (фасоль, лещина, белена) и сочные — плоды, у которых весь околоплодник или его часть сочная или мясистая (груша, смородина, арбуз). По числу семян плоды делятся на односемянные плоды (слива, пшеница) и многосемянные (крыжовник, дыня, помидор).

Односемянные сухие плоды. Орех — плод с деревянистым околоплодником, не срастающимся с семенной кожурой, образованный из двух плодолистиков (лещина). У лещины орехи заключены в плюску — листовидную обертку, развивающуюся из трех сросшихся прицветников. Орешек — отличается от ореха меньшими размерами (гречиха, липа). Крылатка — семянка, околоплодник которой имеет крыло (клен, ясень, береза, ольха). Желудь — плод с деревянистым околоплодником, не срастающимся с семенем, имеет чашевидную плюску, характерен для различных видов дуба. Семянка — плод с кожистым околоплодником, не срастающимся с семенем, образованный чаще всего из двух плодолистиков, характерен для сложноцветных (астра, одуванчик). Зерновка — плод с тонким пленчатым околоплодником, срастающимся с семенной кожурой, характерен для злаков.

Многосемянные сухие плоды. Коробочковидные плоды (рис. 10). Боб — образован одним плодолистиком, чаще многосемянный плод (иногда односемян-

ный, например, у клеверов), вскрывающийся одновременно по брюшному и спинному швам, семена прикрепляются к створкам плода вдоль брюшного шва (акация белая, люпин, душистый горошек). Стручок, стручочек — многосемянный плод, образованный двумя плодолистиками, семена располагаются на перегородке между створками (левкой, сурепка, капуста). У стручка длина в четыре и более раз превышает ширину (горчица, капуста), у стручочка — в два-три раза или равна ей.

Коробочка — многосемянный плод, образованный двумя или более плодолистиками (табак, хлопчатник). Коробочки могут быть одногнездными и многогнездными.

Односемянные сочные плоды. Костянка — плод с мясистым сочным мезокарпием и деревянистым эндокарпием (косточка) (слива, вишня, черешня), наружный слой околоплодника, экзокарпий, — тонкий, кожица. Встречается и сухая костянка — по строению плод сходен с сочной костянкой, но при полном созревании мезокарпий подсыхает (миндаль, грецкий орех).

Многосемянные сочные плоды. Сборная костянка состоит из множества отдельных плодов-костянок, каждый из которых образован из отдельного пестика, и все они собраны на одном цветоложе. Ягода — как правило, многосеменной плод с сочным мясистым эндо- и мезокарпием, в мякоть которых погружены семена, и тонким пленчатым или кожистым экзокарпием (виноград, томаты, брусника, черника, клюква). Померанец, или гесперидий, — плод цитрусовых растений (апельсин, лимон). Экзокарпий ярко окрашен, содержит большое количество вместилищ эфирных масел. Мезокарпий рыхлый, белый, губчатой консистенции, сухой и безвкусный. Клетки эндокарпа образуют соковые мешочки на длинных ножках, заполненных клеточным соком, из которых состоит съедобная мякоть плода. Гранатина — плод, мякоть которого образуется из сочного наружного слоя семенной кожуры многочисленных семян. Околоплодник у зрелого плода подсыхает и образует твердую кожистую кожуру.

Ложные плоды — плоды, образованные не только из завязи пестика, но и из других частей цветка (чаще цветоложа). Обычно ложные плоды развиваются у растений, имеющих цветки с нижней завязью.

Яблоко (рис. 11) — многосемянный ложный плод, у которого мякоть развивается из разросшегося цветоложа. Собственно околоплодник образует стенки гнезд с семенами (яблоня, груша, рябина, боярышник). Тыквина — многосемянный ложный плод с твердым, жестким, одревесневающим или кожистым экзокарпием и сочным мезо- и эндокарпием. Тыквина образуется из цветков с нижней завязью, плод тыквину имеют тыква, дыня, арбуз, огурец.

Земляничина, или фрага, — ложный плод (земляника, клубника), образованный из выпуклого сочного цветоложа, на котором находятся настоящие плоды-орешки. Цинародий — также ложный плод, характерный для шиповника.

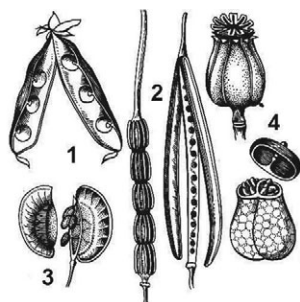


Рис. 10. Простые коробочковидные плоды:

1 — боб; 2 — стручок;
3 — стручочек; 4 — коробочка

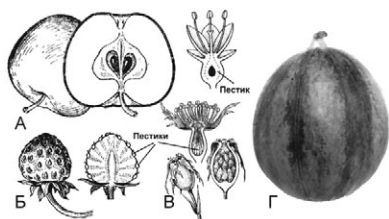


Рис. 11. Ложные плоды:

А — яблоко; Б — земляничина;

В — цинародий; Г — тыкваина

Бокаловидное окрашенное цветоложе скрывает настоящие плоды орешки, густо покрытые волосками.

Семена. Семя — высокоспециализированный орган полового размножения, расселения и переживания неблагоприятных условий жизни у семенных растений, развивающийся обычно после оплодотворения из семязачатка. Типичное семя состоит из покровов (кожуры), зародыша и питательной ткани. Главная

функция семенной кожуры — защита зародыша от высыхания, механических повреждений. Формируется кожура из покровов семязачатка, интегументов. Зародыш семени развивается из оплодотворенной яйцеклетки, имеет диплоидный набор хромосом. Зародыш в зачаточной форме имеет все основные органы растения: зародышевый корешок, стебелек, почечку и первые зародышевые листья — семядоли. У двудольных — две семядоли, у однодольных — одна. Запасные ткани семени — эндосперм, перисперм и основная ткань семядолей. Эндосперм развивается из оплодотворенного центрального ядра зародышевого мешка (имеет триплоидный набор хромосом), перисперм — из нуцеллуса (имеет диплоидный набор хромосом). Они состоят из тонкостенных паренхимных клеток, обычно целиком заполненных питательными веществами.

Строение семян двудольных растений. Многие двудольные растения имеют запасные вещества в эндосперме (мак), но наличие эндосперма считается признаком примитивного строения. Кроме того, многие двудольные растения накапливают питательные вещества в перисперме. Перисперм образуется из клеток женского спорангия — нуцеллуса. Есть семена, содержащие и эндосперм, и перисперм (перец). У эволюционно более продвинутых растений питательные вещества накапливаются в тканях самого зародыша — в корешке, стебельке, семядолях. У этих растений запасные питательные вещества эндосперма поглощаются зародышем и откладываются в органах зародыша.

Строение семени двудольных растений рассмотрим на примере семени фасоли, состоящего из двух частей — семенной кожуры и зародыша (рис. 12). Семенная кожура, спермодерма, состоит из нескольких слоев клеток, тонкая, кожистая. На вогнутой части семени фасоли, на поверхности семенной кожуры можно заметить маленькое отверстие — бывший семявход, или микропиле, отвечающее за дыхание, а также рубчик — место бывшего прикрепления семязачатка в завязи. Зародыш — главная часть семени, состоящая из корешка, стебелька, почечки с листочками и двух очень крупных семядолей (первых зародышевых листьев).

Питательная ткань эндосперма в самом начале формирования семени поглощается развивающимся зародышем, и запасные питательные вещества откладываются в самом зародыше, в двух семядолях.

Строение семян однодольных растений. Рассмотрим строение семян с эндоспермом на примере зерновки пшеницы (рис. 13), но зерновка пше-

ницы — плод, околоплодник которого прочно срастается с семенной кожурой. В зерновке различают три основные части: семенную кожуру, сросшуюся с околоплодником, зародыш семени и питательную ткань — эндосперм, с одной стороны прилегающую к зародышу. Эндосперм составляет основную часть семени. В центральной части эндосперма находятся триплоидные клетки с запасом питательных веществ в виде зерен крахмала. По периферии эндосперм окружен особыми клетками алейронового слоя с запасным белком в виде алейроновых зерен. К эндосперму прилежит зародыш. В зародыше хорошо различимы корешок, стебелек, почечка с листочками и одна семядоля, которая преобразована в щиток (вторая семядоля редуцирована). Щиток обеспечивает всасывание питательных веществ из эндосперма в период прорастания семени.

Корешок прикрыт колпачком — колеоризой, почечка защищена колпачком — колеоптилем.

Условия прорастания семян. Для прорастания семян необходимы определенные условия, главными из которых являются: наличие воды, кислорода, определенная температура, живой зародыш семени. Перед прорастанием семени должны набухнуть. При этом семена поглощают большое количество воды. Это необходимо для активизации ферментов, которые переводят запасные вещества семени в легкоусвояемую и доступную для зародыша форму. Прорастающие семена более интенсивно дышат, при этом выделяют больше тепла. Сырое зерно, собранное в кучу, «горит», внутри быстро повышается температура, что приводит к гибели зародышей. Поэтому хранить семена нужно сухими, в хорошо проветриваемых помещениях. Температура имеет большое значение для прорастания семян, так как от нее зависит протекание биохимических процессов синтеза и разложения в прорастающих семенах. Семена многих растений способны прорасти в довольно широком диапазоне температур. Однако для каждого вида существуют определенные верхний и нижний пределы. Для большинства растений минимальное значение температуры — 0–5°C, а максимальное — 45–48°C. Оптимальной для прорастания семян многих растений считается температура 25–35°C.

Развитие семян и плодов без оплодотворения. У некоторых растений плоды и

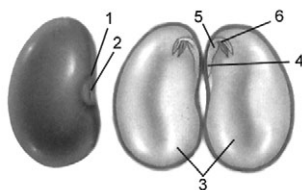


Рис. 12. Строение семени фасоли:

1 — микропиле; 2 — рубчик; 3 — две семядоли; 4 — зародышевый корешок; 5 — зародышевый стебелек; 6 — зародышевая почечка

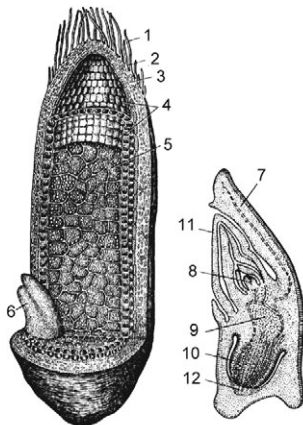


Рис. 13. Строение зерновки и зародыша:

1 — хохолок; 2 — околоплодник; 3 — семенная кожура; 4 — алейроновый слой; 5 — эндосперм; 6 — зародыш; 7 — щиток; 8 — почка; 9 — стебелек; 10 — корешок; 11 — колеоптиль; 12 — колеориза

семена развиваются без оплодотворения, это явление называется апомиксис (отсутствие смешения). Развитие яйцеклетки без оплодотворения называется партеногенезом и характерно, например, для таких растений, как ястребинка, одуванчик. Зародыш может образовываться и из синергид или антипод. У цитрусовых зародыш образуется из клеток нуцеллуса без образования спор (апопория). Партенокарпия — образование плодов, лишенных семян. Это явление имеет большое хозяйственное значение и известно у таких растений, как виноград, банан, груша, апельсин, мандарин. Такие растения размножают вегетативным путем.

1.9. Многообразие растений. Водоросли

Систематика растений занимается изучением многообразия видов растений и распределением их по группам на основе сходства строения и родственных связей между ними, созданием классификации. Основными таксономическими категориями при классификации растений являются вид, род, семейство, порядок, класс, отдел, царство.

Общая характеристика водорослей. Водоросли — большая сборная группа фотосинтезирующих, преимущественно водных, фотоавтотрофных эукариотических растений. Для большинства водорослей характерна в основном водная среда обитания, но большое число видов встречается и на суше (на поверхности почвы, влажных камнях, коре деревьев и т.д.).

Большинство водорослей находится в толще воды во взвешенном состоянии или активно плавает (фитопланктон), некоторые ведут прикрепленный образ жизни (фитобентос). Зеленые водоросли обитают в прибрежной зоне на небольшой глубине, бурые содержат пигменты, позволяющие им жить на глубине до 50 м, а набор фотосинтетических пигментов красных водорослей позволяет им обитать на глубине 100–200 м, а отдельные представители обнаружены на глубине до 500 м. Тело водорослей может быть одноклеточным, колониальным или многоклеточным. Если это многоклеточный организм, то его тело не дифференцировано на органы и ткани и называется таллом, или слоевище. У сложно организованных водорослей может наблюдаться элементарная дифференцировка тела, имитирующая органы высших растений — появляются ризоиды, стеблевидные и листовидные образования.

Строение клеток. Клетки большинства водорослей имеют клеточную стенку, образованную целлюлозой и пектином (только у примитивных подвижных одноклеточных и колониальных водорослей, у зооспор и гамет клетки ограничены лишь плазмалеммой), клеточная стенка почти всегда покрыта слизью. Протопласт клеток состоит из цитоплазмы, одного или нескольких ядер и хроматофоров (пластид), содержащих хлорофилл и другие пигменты; в хроматофорах имеются особые образования — пиреноиды — белковые тельца, вокруг которых накапливается крахмал, образующийся в процессе фотосинтеза. Вакуоли, как правило, хорошо развиты; иногда (особенно в подвижных клетках) имеются особые сократительные вакуоли; большинство подвижных водорослей имеют жгутики и светочувствительное образование — глазок, или стигму, благодаря

которому водоросли обладают фототаксисом (способностью к активному движению всего организма по направлению к свету). Питание автотрофное, но имеются виды сапрофиты и паразиты.

Размножение бесполое и половое. Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор (подвижных) или спор (неподвижных). Бесполое размножение также может осуществляться с помощью вегетативного размножения путем фрагментации таллома, деления клеток одноклеточных водорослей, у колониальных водорослей — за счет распада колоний.

Половое размножение происходит путем образования множества специализированных половых клеток — гамет и их слияния (оплодотворения), что представляет собой половой процесс. В результате слияния образуется зигота, которая покрывается толстой защитной оболочкой. После периода покоя (реже сразу же) зигота прорастает в новую особь, образующуюся в основном путем мейотического деления (зиготическая редукция). Этим завершается половое размножение. Формы полового процесса водорослей — изогамия, гетерогамия, оогамия. Для некоторых водорослей половой процесс осуществляется в форме конъюгации. У высокоорганизованных водорослей гаметы развиваются в специальных органах полового размножения: яйцеклетки — в оогониях, сперматозоиды — в антеридиях. Редукция генетического материала у гаплоидных водорослей происходит после образования зиготы — зиготическая редукция. У диплоидных водорослей происходит спорическая редукция — мейоз происходит при образовании зооспор, из которых развиваются гаметофиты. Гаметофиты митотически образуют гаметы, и при образовании зиготы образуется диплоидная водоросль, формирующая споры — спорофит. У гаплоидных водорослей споры и гаметы могут развиваться в клетках одной и той же особи митотически.

Происхождение водорослей обычно связывают с поглощением эукариотической аэробной клеткой цианобактерий, которые стали хлоропластами. В последнее время появилась гипотеза, которая дает объяснение, почему у различных отделов водорослей хлоропласты резко отличаются по строению и набору фотосинтетических пигментов — предками хлоропластов у разных групп водорослей, возможно, были различные фотосинтезирующие бактерии. С другой стороны, одни и те же фотосинтезирующие бактерии могли захватываться разными организмами-носителями, находящимися на разных стадиях эволюционного развития. А сходство митохондрий у всех эукариотических организмов свидетельствует о том, что митохондрии произошли от единого предка, наиболее близкого к современной аэробной несерной пурпурной бактерии, и симбиоз анаэробного гетеротрофного прокариота и бактерии-окислителя сложился раньше, чем в состав симбиотического организма вошли фотосинтезирующие бактерии.

Многообразие. Обычно водоросли подразделяют на несколько отделов: красные (выделяемые в самостоятельное подцарство Багрянки), бурые, зеленые, золотистые, желто-зеленые, диатомовые, харовые и эвгленовые водоросли (образуют подцарство Настоящие водоросли).

Красные водоросли, или багрянки. Одно из подцарств царства Растения. Среди багрянок встречаются как одноклеточные, так и многоклеточные нитчатые и пластинчатые водоросли. Из 4000 видов только 200 приспособились к

жизни в пресных водоемах и на почве, остальные — обитатели морей. Окраска красных водорослей разнообразна, она определяется различным количественным содержанием пигментов: хлорофиллы *a* и *d*, каротиноиды и фикобилилины: красный (фикоэритрин) и синий (фикоцианин). Причем окраска водорослей различна на разной глубине, на мелководье они желто-зеленые, затем розовые и на глубине более 50 м становятся красными. Максимальная глубина, на которой находили багрянки, — 500 м, где они используют сине-фиолетовые длины волн солнечного света. Чем короче длина волны, тем больше ее энергия, поэтому на самую большую глубину проникают световые волны с наиболее короткой длиной волны. Причем водолазам они кажутся черными, настолько эффективно они поглощают весь падающий на них свет, красными они выглядят на поверхности. Пигменты сосредоточены в хроматофорах, имеющих вид зерен или пластинок, пиреноидов нет.

Клеточная стенка — пектиново-целлюлозная, способная к сильному ослизнению, в результате чего у некоторых водорослей весь таллом приобретает слизистую консистенцию. В стенках у многих может откладываться углекислый кальций (CaCO_3) или магний (MgCO_3). Продуктом ассимиляции является багрянковый крахмал, по строению близкий к гликогену. В отличие от обычного крахмала при окрашивании йодом он приобретает буро-красный цвет. Наблюдается чередование полового (гаплоидного, *n*) и бесполого (диплоидного, $2n$) поколений. Бесполое размножение красных водорослей осуществляется с помощью гаплоидных безжгутиковых спор, развивающихся мейотически в спорангиях (спорическая редукция). Для багрянок характерен оогамный половой процесс. Из спор развиваются гаметофиты, на гаметофитах образуются безжгутиковые мужские и женские гаметы. Большинство багрянок — двудомные растения. Из зиготы развивается диплоидный спорофит. Гаметофит и спорофит по внешнему виду неразличимы. Вегетативное размножение частями таллома характерно лишь для низкоорганизованных багрянок. Отсутствие жгутиковых форм — характерный признак багрянок. Предполагают, что багрянки произошли от эукариот, еще не имеющих жгутиков, на этом основании их выделяют в отдельное подцарство.

Багрянки имеют большое практическое значение. Из них получают агар-агар, использующийся в кондитерской и микробиологической промышленности, многие из них являются сырьем для получения клея. Из золы багрянок получают йод и бром. Некоторые красные водоросли используются на корм скоту. В Японии, Китае, на островах Океании и в США багрянки используются в пищу. Порфира считается деликатесом. Красная водоросль хондрус используется для получения каррагенов — особых полисахаридов, подавляющих размножение вируса ВИЧ.

Отдел Зеленые водоросли. Отдел объединяет около 13 000 видов, это самый обширный отдел среди водорослей. Отличительная особенность — чисто зеленый цвет слоевищ, вызванный преобладанием хлорофилла над другими пигментами. Распространены повсеместно. В основном зеленые водоросли — обитатели пресных водоемов, но есть и морские виды. Некоторые обитают на суше. Есть виды, вступающие в симбиотические отношения с некоторыми животными (губками, кишечнополостными, оболочниками) и грибами.

Строение. Зеленые водоросли представлены одноклеточными, колониальными и многоклеточными формами. Клетки имеют плотную целлюлозно-пектиновую оболочку, бывают одноядерные или многоядерные. В цитоплазме находятся хроматофоры с пигментами (в основном хлорофилл *a* и *b*). Кроме хлорофилла в клетках содержатся каротиноиды, ксантофиллы и другие пигменты. Хлоропласты сходны с пластидами высших растений. Основным запасным веществом, накапливающимся в хлоропластах, является крахмал.

Размножение. Большинство зеленых водорослей гаплоидны. Редукция генетического материала происходит после образования зиготы — зиготическая редукция. Но часто наблюдается и правильное чередование полового и бесполого поколений. Зеленые водоросли считаются предками наземных растений: они имеют одинаковые наборы фотосинтетических пигментов, оболочка содержит не только целлюлозу, но и пектин, запасное вещество — крахмал, накапливаются запасные питательные вещества не в цитоплазме (как у других водорослей), а в пластидах.

Род Хламидомонада. В переводе — единичный организм, покрытый древнегреческой одеждой — хламидой. Одноклеточные водоросли, обитающие преимущественно в мелких водоемах, загрязненных органическими веществами. Клетка хламидомонады имеет округлую или овальную форму, передний конец заострен в виде носика (рис. 14). На нем располагаются два одинаковой величины жгутика, с помощью которых хламидомонада передвигается в воде. Оболочка клетки пектиново-целлюлозная. В центре клетки располагается чашевидный хроматофор с крупным пиреноидом.

В углублении хроматофора располагается ядро. На переднем конце клетки находятся стигма и пульсирующие вакуоли. Размножается хламидомонада как бесполом, так и половым путем. В жизненном цикле преобладает гаплоидная фаза. При бесполом размножении хламидомонада теряет жгутики, содержимое клетки дважды делится митотически, и под оболочкой материнской клетки образуются четыре дочерние. Каждая из них выделяет оболочку и образует жгутики, превращаясь в зооспоры. Под воздействием ферментов оболочка материнской клетки разрушается, и они выходят наружу, растут до размеров материнской и тоже переходят к бесполому размножению. Половой процесс у многих видов хламидомонады происходит по типу изогамии. Содержимое клетки делится, образуя от 8 до 32 гамет, которые напоминают зооспоры, но имеют более мелкие размеры. Клетки с разным половым знаком сливаются. Образовавшаяся зигота покрывается толстой оболочкой и впадает в период покоя. При наступлении благоприятных условий содержимое зигоспоры делится мейотически, и образуются четыре гаплоидные клетки, каждая из которых становится новой хламидомонадой.

Род Хлорелла. Одноклеточная водоросль, обитающая в пресных и соленых водоемах, на влажной почве, скалах. Клетки имеют вид зеленых шариков диаметром до 15 мкм. Жгутиков, глазков и сократительных вакуолей не имеет. В клетках имеется чашевидный хроматофор с пиреноидом или без него и мелкое ядро. Хлорелла гораздо более эффективно использует солнечную энергию для фотосинтеза. Если наземные растения используют около 1 % солнечной

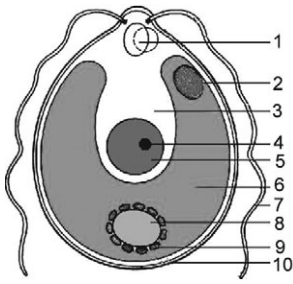


Рис. 14. Строение хламидомонады:

1 — две пульсирующие вакуоли; 2 — стигма; 3 — цитоплазма; 4 — ядрышко; 5 — ядро; 6 — хроматофор; 7 — жгутик; 8 — пиреноид; 9 — зерна крахмала; 10 — клеточная стенка

энергии, то хлорелла — 10%. Половой процесс для этой водоросли не известен. Бесполое размножение происходит путем митотического деления содержимого материнской клетки дважды или трижды. В результате деления формируется четыре или восемь неподвижных спор (апланоспоры). После разрыва материнской оболочки клетки выходят наружу, увеличиваются в размерах и делятся вновь. Хлорелла интересна тем, что ее клетки содержат большое количество питательных веществ — 50 полноценных белков, жирные масла, углеводы, витамины А, В, С и К и даже антибиотики (причем витамина С в ней в 2 раза больше, чем в соке лимона). Она размножается так интенсивно, что за сутки происходит тысячекратное увеличение числа ее клеток. Хлорелла стала первой водорослью, которую человек стал выращивать в культуре.

Она использовалась в качестве экспериментального объекта для изучения некоторых этапов фотосинтеза. В некоторых странах (США, Япония, Израиль) созданы опытные установки для выращивания хлореллы и изучалась возможность использования хлореллы как источника питания для человека. Японцы научились перерабатывать хлореллу в белый порошок, богатый белками и витаминами. Его можно добавлять в муку для выпечки хлебобулочных изделий. Кроме того, хлорелла используется как источник дешевых кормов для скота и при биологической очистке сточных вод.

Класс Улотриковые. Многоклеточные водоросли, слоевище которых нитевидное или пластинчатое. Наиболее известные представители относятся к роду Улотрикс и роду Ульва. Неветвящиеся нити улотрикса, прикрепляясь к подводным предметам — камням, сваям, корягам и т. д., образуют зеленые дерновинки. Все клетки (за исключением вытянутой в длину бесцветной ризоидальной клетки, с помощью которой происходит прикрепление водоросли) имеют сходное строение. В центре клетки находится ядро и хроматофор, имеющий форму незамкнутого кольца. В хроматофоре находится несколько пиреноидов.

Рост нити в длину происходит за счет деления клеток в поперечном направлении. Произрастает в быстротекущих реках, ведет прикрепленный образ жизни (рис. 15). При благоприятных условиях улотрикс размножается зооспорами, имеющими по четыре жгутика. Они образуются в четном количестве (2, 4, 8 и более). Зооспоры бывают разных размеров — крупные и мелкие. Способность к активному перемещению зооспор способствует расселению улотрикса. Половой процесс происходит по типу изогамии. Отдельные клетки нити превращаются в гаметангии, в которых образуются двужгутиковые гаметы. При слиянии гамет образуется четырехжгутиковая зигота. Затем она отбрасывает жгутики и переходит в состояние покоя. В дальнейшем зигота редуционно делится, давая начало четырем клеткам, каждая из которых образует новую нить.

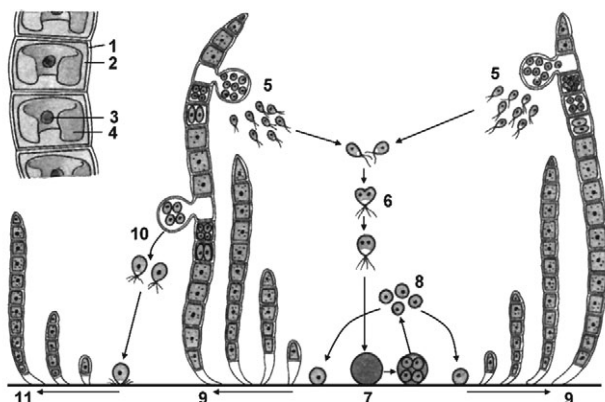


Рис. 15. Улотрикс:

1 — клеточная оболочка; 2 — цитоплазма; 3 — ядро; 4 — хроматофор; 5 — образование гамет; 6 — копуляция гамет; 7 — зигота; 8 — мейоз и образование четырех гаплоидных клеток; 9 — развитие улотрикса; 10 — образование четырехжгутиковых зооспор; 11 — развитие улотрикса из зооспор

Род Спирогира. Зеленые нитчатые водоросли длиной до 8–10 см. Многочисленные виды спирогиры обитают в пресных водоемах, в стоячей воде. Скопления нитей спирогиры образуют тину. Нити неветвящиеся, образованные рядом цилиндрических клеток. Жгутиковые стадии отсутствуют.

В центре клеток находится крупное ядро. Оно окружено цитоплазмой, расходящейся в виде тяжей от центра клетки к периферии. Здесь они соединяются с постенным слоем цитоплазмы. Тяжи пронизывают крупную вакуоль. В клетках находятся лентовидные, закрученные в виде спирали хроматофоры. Они располагаются постенно с внутренней стороны оболочки. У разных видов спирогиры количество хроматофоров колеблется от 1 до 16. В хроматофорах в большом количестве располагаются крупные бесцветные пиреноиды. Снаружи водоросль окружена слизистым чехлом. Размножается спирогира бесполом и половым способом. Бесполое размножение осуществляется частями нитей при их случайном разрыве. Половой процесс осуществляется путем конъюгации. Конъюгация может быть лестничной и боковой. При лестничной конъюгации (рис. 16) две нити располагаются параллельно друг другу. У рядом расположенных клеток образуют куполообразные выросты, растущие навстречу друг другу. В месте соприкосновения перегородки, разделяющие клетки, растворяются, и образуется канал, связывающий обе клетки. Содержимое одной клетки (мужской) округляется и перетекает по трубке в другую (женскую), и их содержимое (в первую очередь ядра) сливается. При боковой конъюгации оплодотворение происходит в пределах одной нити. При этом наблюдается слияние протопластов двух рядом расположенных клеток. Зигота, образовавшаяся в результате оплодотворения, окружается толстой клеточной стенкой и впадает в период покоя. Весной зигота редукционно делится и образует четыре гаплоидных ядра. Три ядра дегенерируют, а четвертое делится митотически и дает начало новой

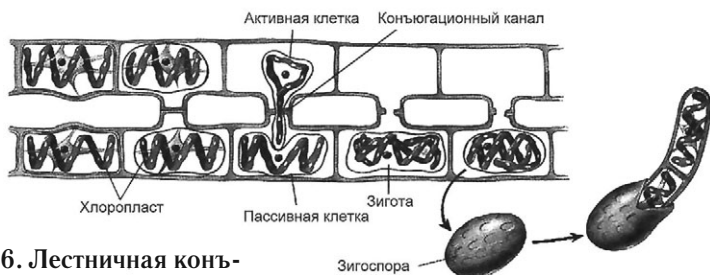


Рис. 16. Лестничная конъюгация спирогиры

гаплоидной нити. Таким образом, спирогира проходит жизненный цикл в гаплоидной фазе, диплоидна у нее только зигота.

Отдел Бурые водоросли. Отдел включает около 1500 видов многоклеточных, преимущественно макроскопических (до 60–100 м) водорослей, ведущих прикрепленный (бентосный) образ жизни. Чаще всего они встречаются в прибрежных мелководьях всех морей и океанов, иногда вдали от берега (например, в Саргассовом море). Талломы бурых водорослей имеют наиболее сложное строение среди водорослей. Одноклеточные и колониальные формы отсутствуют. У высокоорганизованных клетки таллома отчасти дифференцируются, образуя тканеподобные анатомические структуры (например, ситовидные трубки с косыми перегородками). В субстрате водоросли закрепляются с помощью ризоидов. Клетки бурых водорослей одноядерные с многочисленными хроматофорами, имеющими вид дисков или зерен. Бурая окраска водорослей обусловлена смесью пигментов (хлорофилла, каротиноидов, фукоксантина). Основным запасным веществом является ламинарин (полисахарид с иными, чем у крахмала, связями между остатками глюкозы), откладывающийся в цитоплазме. Клеточные стенки сильно ослизняются. Слизь помогает удерживать воду и тем самым препятствует обезвоживанию, что важно для водорослей приливно-отливной зоны. Размножение половое и бесполое. Формы полового процесса различны — изогамия, гетерогамия, оогамия. Происходит чередование бесполого поколения — спорофита и полового — гаметофита. Спорофит и гаметофит по размеру и форме могут быть как одинаковыми, так и различными. Бесполое размножение происходит с помощью многочисленных двужгутиковых зооспор, мейотически образующиеся в одноклеточных, реже многоклеточных зооспорангиях спорофита.

На гаметофитах (n) образуются оогонии и антеридии, в которых образуются гаметы, из зиготы развивается спорофит. Вегетативное размножение осуществляется частями таллома.

Ламинария. Представители рода ламинария известны под названием «морская капуста» (рис. 17).

Они широко распространены в северных морях. Зрелый спорофит ламинарии — диплоидное растение длиной от 0,5 до 6 и более метров. Слоевидная ламинария имеет одну или несколько листовидных пластинок, располагающихся на простом или разветвленном стеблевидном образовании, прикрепленном к

субстрату ризоидами. Стеблевидное образование с ризоидами многолетнее, а пластинка ежегодно отмирает и весной вновь отрастает.

Размножение. На поверхности пластинок формируются зооспорангии, в которых в результате мейотического деления образуются гаплоидные зооспоры с двумя неравными жгутиками. Они прорастают в микроскопические нитчатые гаметофиты, на которых образуются половые органы. Половой процесс oogамный. В oogониях и антеридиях образуется по одной гамете, после оплодотворения из зиготы без периода покоя развивается диплоидный спорофит. Таким образом, у ламинарии наблюдается чередование поколений, диплоидный спорофит образует зооспоры, из которых развиваются гаплоидные гаметофиты.

Типичными представителями бурых водорослей является ламинария, макроцистис (его громадное слоевище достигает в длину 50–60 м), фукус, саргассум.

Значение. Будучи автотрофами, водоросли являются основными продуцентами (т. е. производителями) органических веществ в различных водоемах. Кроме того, в процессе фотосинтеза они выделяют кислород, создавая тем самым благоприятные условия для жизни не только водных, но и наземных организмов. Водоросли играют огромную роль в жизни человека: являются кормом для многих промысловых рыб и других животных, служат добавками в различных питательных смесях, входят в состав комбикормов, некоторые водоросли (например, «морскую капусту») употребляют в пищу. Клетки бурых водорослей покрыты целлюлозной клеточной стенкой порывты пектином, состоящим из альгиновой кислоты или ее солей, при смешивании с водой (в соотношении 1/300) альгинаты образуют вязкий раствор. Альгинаты используются в пищевой промышленности (для получения пастилы, мармеладов), в парфюмерии (изготовление гелей), в медицине (для изготовления мазей), в химической промышленности (для изготовления клеев, лаков). В текстильной промышленности с их помощью делают невыцветающие и непромокаемые ткани. Морские водоросли используются для получения удобрений, йода, брома. Йод получали раньше исключительно из бурых водорослей. Бурые водоросли могут служить в качестве индикатора местонахождения золота, они способны накапливать его в клетках слоевища.

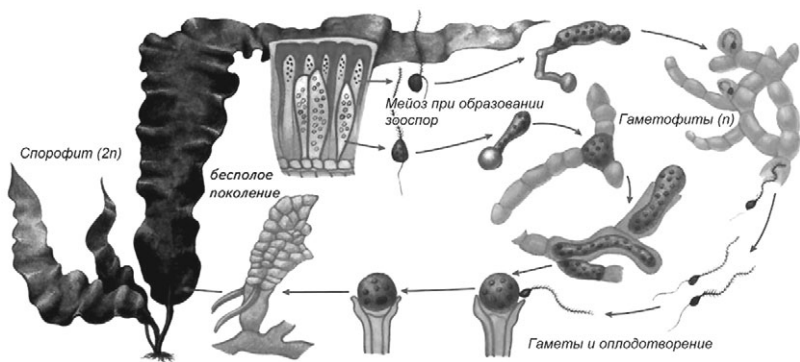


Рис. 17. Чередование поколений у ламинарии

1.10. Высшие растения. Моховидные

Общая характеристика. Если у низших растений (водорослей) отсутствовали ткани и органы, то в воздушной среде у псилофитов силурийского периода палеозоя появляются механические, покровные и проводящие ткани, обеспечивающие возможность жизни в воздушной среде. Появление тканей привело к появлению высших наземных растений, самой примитивной группой среди которых являются моховидные. Считается, что моховидные и сосудистые растения произошли независимо друг от друга от различных групп зеленых водорослей. Родство зеленых водорослей и высших растений подтверждается одинаковым набором фотосинтетических пигментов и накоплением питательных веществ в пластидах, а не в цитоплазме клеток, как у других групп водорослей. У моховидных, так же как водорослей, корни отсутствуют, их функцию выполняют нитевидные выросты в нижней части стебля — ризоиды. Воду они поглощают слабо, вода захватывается всей поверхностью тела, поэтому они предпочитают места обитания с повышенной влажностью. Жизненные формы моховидных — однолетние и многолетние травянистые растения.

Основная особенность, отличающая моховидные растения от высших споровых растений, это преобладание в жизненном цикле гаплоидного гаметофита, на котором развивается диплоидный спорофит. «Стебель» и «листья» мхов — это не настоящие стебель и листья, это образования гаметофита, спорофит (коробочка на ножке) развивается на гаметофите и полностью от него зависит. У всех остальных высших сосудистых растений в жизненном цикле доминирует диплоидный спорофит, гаплоидные гаметофиты все больше редуцируются.

Проводящие ткани — наиболее примитивные среди всех высших растений, настоящая ксилема и флоэма отсутствуют. Только у наиболее сложно устроенных моховидных появились клетки, напоминающие проводящие ткани ксилемы и флоэмы. Размножение, как и у водорослей, тесно связано с водой, мужские половые клетки развиваются в мужских гаметангиях гаметофита — антеридиях, яйцеклетки образуются в женских гаметангиях — архегониях. Сперматозоиды по воде добираются до яйцеклеток, происходит оплодотворение, и из диплоидной зиготы на гаметофите развивается небольшой спорофит.

Споры образуются путем мейоза, и из спор (одноклеточных образований) в благоприятных условиях вновь формируются гаметофиты. Споры морфологически одинаковы, это тоже примитивный признак, все моховидные — равноспоровые растения. Но у многих моховидных споры физиологически неравноценны, из одних развиваются гаметофиты, образующие антеридии, из других — образующие архегонии, то есть у многих моховидных гаметофиты двудомные. Отдел объединяет около 25 тыс. современных видов и делится на три класса: Антоцеротовые мхи, Печеночники и Листостебельные мхи.

Класс Листостебельные мхи. Кукушкин лен. Кукушкин лен — один из наиболее широко распространенных представителей подкласса Зеленые мхи. Произрастает на влажных местах, в болотах, заболоченных лесах. Это многолетнее растение, достигающее высоты 15–40 см. Произрастает группами, образуя крупные подушковидные дернины. «Стебель» мха прямостоячий, неветвящийся. В центре располагаются более вытянутые клетки, соответствующие ксилеме

и флоэме. «Стебель» густо покрыт узкими линейно-ланцетными «листьями». Они состоят из нескольких слоев клеток. У основания стебля развиваются многоклеточные нитевидные аналоги корней — ризоиды.

Кукушкин лен относится к двудомным растениям (рис. 18.). На мужском гаметофите, на верхушке, между красноватыми «листочками», образующими розетку, располагаются мужские половые органы — антеридии, в которых образуются двужгутиковые сперматозоиды. Антеридии имеют вид продолговатых или округлых мешочков на ножке. На женском гаметофите образуются женские гаметангии (половые органы) — колбовидные архегонии. В брюшке архегония развивается яйцеклетка. Как и антеридии, архегонии располагаются на верхушке растения. При созревании архегония шейковые и брюшные клетки ослизняются, и на их месте формируется узкий канал, по которому сперматозоиды могут проникнуть к яйцеклетке. Оплодотворение происходит в дождливую погоду, так как для передвижения сперматозоидов необходима водная среда.

Сперматозоиды обладают положительным хемотаксисом к содержимому слизи архегония, передвигаясь по воде, проникают внутрь архегония, в котором происходит слияние одного из них с яйцеклеткой. Через несколько месяцев из зиготы прорастает спорофит. Спорофит кукушкина льна состоит из гаустории, ножки и коробочки. Гаустория (присоска) служит для внедрения в тело гаметофита. На ранней стадии спорофит зеленый и способен к фотосинтезу, позднее желтеет, затем становится оранжевым и, наконец, бурым и полностью переходит к питанию за счет гаметофита. На верхнем конце коробочки до созревания находится колпачок, калиптра. Он развивается из стенки брюшка архегония и остается гаплоидным. В коробочках путем мейотического деления происходит образование спор (спорическая редукция). Все споры морфологически одинаковы, но физиологически отличаются.

После созревания колпачок и крышечка опадают, и споры легко рассеиваются с помощью ветра. При благоприятных условиях спора прорастает в тонкую ветвящуюся зеленую нить — протонему, или предросток. С нее начинается развитие нового гаметофита. На протонеме образуются почки, из которых развиваются гаметофиты — взрослые растения мха какого-либо одного пола, имеющие гаплоидный набор хромосом. Таким образом, у кукушкина льна, как и всех остальных моховидных, да и для всех остальных наземных растений характерно чередование гаплоидного (n)

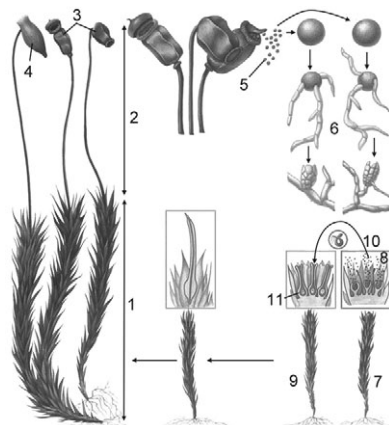


Рис. 18. Цикл развития мха кукушкин лен:

1 — гаметофит; 2 — спорофит; 3 — коробочка; 4 — колпачок; 5 — споры; 6 — протонема; 7 — мужской гаметофит; 8 — антеридии; 9 — женский гаметофит; 10 — движение сперматозоидов к архегониям; 11 — архегонии

и диплоидного (2n) поколений (гаметофита и спорофита). Спорофит, как правило, паразитирует на гаметофите (исключение составляют Антоцеротовые).

Торфяной мох сфагнум. К сфагновым мхам относится свыше 300 видов единственного рода сфагнум, распространенных преимущественно на севере Евразии и Америки. Здесь они занимают обширные площади, являясь основными образователями торфяных болот.

Мох сфагнум — небольшое растение (до 15—20 см), белесоватого цвета, боковые побеги которого густо покрыты узкими длинными листьями (рис. 19). Растет обычно плотными дернинами. Стебель взрослого растения ризоидов не имеет. Он ежегодно нарастает верхушкой, в то время как его нижняя часть постоянно отмирает. Спрессованные слои отмершего сфагнума образуют залежи торфа.

Листья сфагнума яйцевидной формы, без средней жилки. Они образованы одним слоем клеток двух типов: узкими длинными живыми, содержащими хлоропласты — ассимилирующими, образующими как бы сетку, и широкими мертвыми гиалиновыми водоносными клетками со спиральными утолщениями, располагающимися между живыми. Мертвые клетки имеют отверстия, поры и способны накапливать и удерживать большое количество воды (в 25—37 раз больше своего веса). Сфагнум — однодомное растение, антеридии и архегонии формируются на боковых веточках в верхней части стебля. Оплодотворение яйцеклеток двужгутиковыми сперматозоидами происходит при наличии воды. Из зиготы развивается спорофит, представленный круглой коробочкой. Гаустория спорофита врастает в подставку из тканей гаметофита — ложную ножку. К моменту созревания спор (в результате мейоза) подставки удлиняются и коробочки поднимаются над облиственной частью стебля. Во влажную погоду через устьица проникает воздух, при подсыхании коробочки устьица закрываются, давление в коробочке повышается, и с отчетливым хлопком крышечка срывается, и облачко спор поднимается над коробочкой. Попав в благоприятные условия, споры прорастают

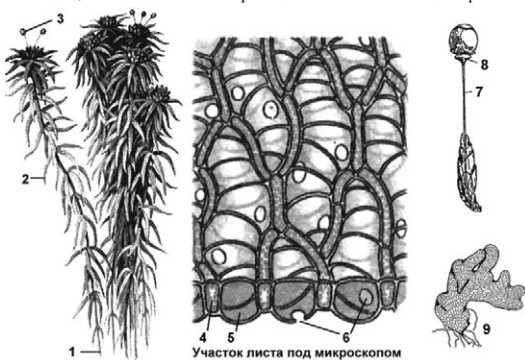


Рис. 19. Сфагновый мох:

1 — вертикальный побег; 2 — горизонтальный побег; 3 — коробочка со спорами; 4 — ассимилирующая (хлорофиллоносная) клетка; 5 — гиалиновая (водоносная) клетка; 6 — пора; 7 — ложная ножка; 8 — гаустория; 9 — молодая протонема

условия, споры прорастают в однослойную пластинчатую протонему, на которой возникают почки, дающие начало новым побегам мха.

Сфагнум в четыре раза гигроскопичнее ваты и содержит вещество сфагнол, обладающее бактерицидным действием. Кроме того, сфагнум не только заболачивает, но и подкисляет почву до pH ниже 4. В кислой бактерицидной среде бактерии гниения погибают, а остатки растений оседают на дно и спрессовываются, превращаясь в торф.

Значение мхов. Моховидные в природе часто поселяются на таких субстратах и в таких местообитаниях, которые недоступны для других растений. В этом случае они выступают в роли пионерной растительности, играя большую роль в почвообразовательных процессах. Моховидные играют существенную роль в регуляции водного баланса суши. Они регулируют испарение влаги из почвы.

На лугах мхи препятствуют семенному возобновлению трав, в лесах — прорастанию семян деревьев. Аккумулируя воду, мхи вызывают заболачивание почв. Сфагновые и зеленые мхи являются основными торфообразователями. Наличие мохового покрова является одним из основных стабилизирующих факторов в условиях вечной мерзлоты.

Хозяйственное значение. Животные мхи не поедают. Торф применяют в качестве топлива, подстилки для домашних животных, удобрения. Путем сухой перегонки торфа получают метиловый спирт, сахарин, воск, парафин, краски и т. д. Из торфа изготавливают бумагу и картон. В строительстве торф используется как теплоизолирующий и звукоизолирующий материал. Сфагнум имеет и медицинское значение — используется как прекрасный перевязочный материал.

1.11. Папоротникообразные

Общая характеристика. Самые древние сосудистые растения на Земле — риниофиты. Они появились в силурийском периоде палеозойской эры, около 440 млн. лет назад и росли в прибрежной зоне. Настоящих корней они еще не имели, в почве находился горизонтальный побег, от которого поднимались вверх вертикальные, дихотомически ветвящиеся оси, многие из которых заканчивались спорангиями. Все риниофиты были равноспоровыми растениями. Листья еще отсутствовали, роль корней выполняли ризоиды. Но это уже были сосудистые растения, у них уже сформировалась ксилема, проводящая воду вверх по стеблю, и флоэма, проводящая органические вещества, окружала центральный тяж ксилемы. Центральный проводящий пучок был окружен механической тканью и клетками коры, снаружи уже была покровная ткань — эпидерма, имеющая устьица. Механическая, проводящая и покровная ткани позволили растениям приспособиться к жизни в воздушной среде и начать освоение суши.

Дальнейшее освоение суши сопровождалось появлением корней и листьев. От одной из групп риниофитов (зостерофиллофитов) произошли плауновидные, причем листья у них образовывались как уплощенные боковые стебли с единственной жилкой (проводящим пучком), такие листья называют микрофиллами. Папоротниковидные и, возможно, хвощевидные растения произошли от другой группы риниофитов — псилофитов. Листья у них образовывались из системы боковых разветвленных уплощенных побегов, называются мегафиллами и имеют сложную систему жилок. Проводящая система папоротникообразных представлена пока еще не сосудами (трахеями), а трахеидами, и во флоэме ситовидные клетки без клеток-спутниц, ситовидные трубки появятся позже, у цветковых.

Важнейшее преимущество папоротникообразных еще и в том, что в жизненном цикле полностью доминирует диплоидный (2n) спорофит. Происходит

накопление мутаций, и их комбинации в потомстве попадают под контроль естественного отбора. Гаметофиты имеют небольшие размеры, развиваются независимо от спорофита и образуют яйцеклетки и сперматозоиды, для слияния которых нужна вода. Таким образом, папоротникообразные — «земноводные растения», спорофиты приспособлены к жизни на суше, а для развития гаметофитов еще нужна вода.

Отдел Плауновидные. В настоящее время этот отдел высших споровых растений объединяет около 1 тыс. видов. Современные плауновидные — многолетние травянистые, обычно вечнозеленые растения, в тропиках встречаются и кустарники. Предками плауновидных считают зостерофиллофитов. В жизненном цикле преобладает спорофит, представляющий собой листостебельное растение с подземными органами — корневищем и придаточными корнями, стебли в основном стелющиеся, дихотомически ветвящиеся, листья мелкие с одной жилкой (микрофиллы). Листорасположение спиральное, супротивное или мутовчатое. Плауновидные — равноспоровые и разноспоровые растения, спорангии собраны в спороносные колоски — стробилы. Гаметофит равноспоровых — обоопольный, многолетний, разноспоровых — раздельнополюый, быстро созревающий.

Плаун булавовидный. Плаун булавовидный произрастает преимущественно в лесной зоне, особенно в хвойных лесах. Это вечнозеленое травянистое многолетнее растение с ползучим стеблем, достигающим длины 3 метров (рис. 20). В центральной части стебля находится проводящий пучок, в котором ксилема окружена флоэмой. В периферической части стебля развита механическая ткань, покрытая снаружи эпидермой. В междоузлиях стебель укореняется с помощью тонких придаточных корней.

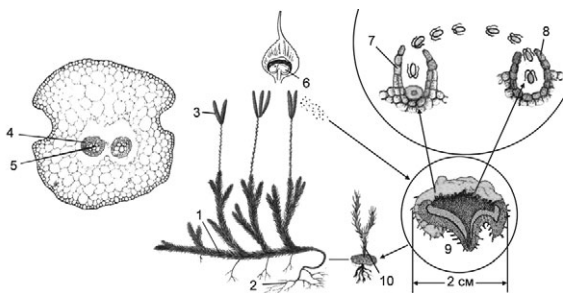
От стелющегося по земле основного стебля вертикально вверх отходят дихотомически ветвящиеся побеги высотой до 25 см. Поверхность стебля густо покрыта спирально расположенными мелкими ланцетно-линейными листьями. В середине лета у взрослых растений на боковых побегах стебля образуются булавовидные спороносные колоски (стробилы), каждый из которых состоит из оси и сидящих на ней листочков — острокопечных спорофиллов. В основании спорофилла на его верхней части находится почкообразный спорангий, в котором мейотически образуются гаплоидные споры. Из спор при благоприятных условиях в течение 10—20 лет развивается гаплоидный гаметофит — маленький беловатый (около 2 см в диаметре) заросток, углубленный в почву и прикрепленный к ней ризоидами.

Заросток развивается в симбиозе с грибом-симбионтом и живет, как сапрофит. На верхней стороне заростка образуются архегонии и антеридии, погруженные в ткань заростка. Двужгутиковый сперматозоид оплодотворяет яйцеклетку, и образуется зигота, из которой развивается зародыш. Он внедряется в ткань гаметофита и питается за его счет. Лишь после образования корней он переходит к самостоятельному существованию и дает начало новому спорофиту — бесполому поколению плауна.

Значение плаунов. Животные обычно их не едят. Некоторые виды плаунов содержат яд, сходный по действию с ядом кураре. Споры плауна, или ликоподий, — тончайший светло-желтый порошок, бархатистый, жирный на ощупь,

Рис. 20. Плаун булавовидный:

1 — общий вид спорофита; 2 — корни; 3 — стробилы, спороносные колоски; 4 — поперечный срез стебля; 5 — спорофилл и высывание спор; 6 — антеридий; 7 — архегоний; 8 — заросток; 9 — заросток с молодым спорофитом



содержит до 50% невысыхающего масла и используется при обсыпке пилюль, в качестве детской присыпки (натуральный тальк), иногда в промышленности при фасонной литье для обсыпания моделей. Плаун-баранец используют для получения желтой краски для шерсти, а плаун обоюдоострый — для получения зеленой краски. Плауны известны с палеозойской эры, появились в девоне, доминировали в лесах каменноугольного периода — известны древовидные плауны лепидодендроны, достигавшие размеров 35–40 м. Лепидодендроны были разноспоровыми растениями.

Отдел Хвощевидные. Отдел высших споровых растений, включающий в себя в настоящее время лишь один род, представленный 25 видами. Жизненная форма — многолетние, корневищные травянистые растения, в жизненном цикле преобладает спорофит — листостебельное растение, корни придаточные, образуются в узлах корневища, стебли имеют хорошо выраженное метамерное строение, обычно однолетние, выполняющие функцию фотосинтеза, листья сильно редуцированы, имеют вид бурых чешуек, мутовчато расположенных в узлах побегов. Хлорофиллоносная ткань располагается непосредственно под эпидермой стебля, стенки клеток кожицы пропитаны кремнеземом. В стебле имеется механическая ткань, проводящие пучки образуют кольцо. Ксилема образована трахеидами, флоэма — ситовидными элементами и паренхимой. Все хвощи — равноспоровые растения, спорангии собраны группами (по 8–10) на видоизмененных спороносных боковых побегах, образующих спороносные колоски, развивающиеся на верхушках фотосинтезирующих или на специализированных спороносных бесхлорофилльных побегах. Из спор развиваются одно- или обоопольные заростки — гаплоидные гаметофиты, имеющие вид небольших зеленых рассеченных пластинок с ризоидами, на которых образуются антеридии и архегонии, из зиготы сначала развивается зародыш, а из него — взрослый диплоидный спорофит.

Хвощ полевой. Широко распространенное в умеренной зоне растение, часто встречающееся на песчаных откосах, залежах, пашнях, в посевах, на лугах. Это многолетнее травянистое прямостоячее растение высотой до 50 см (рис. 21). Подземная часть хвоща — тонкое длинное членистое ветвящееся корневище с клубеньками, в которых откладывается крахмал. От узлов корневища пучками отходят придаточные корни. Имеют два типа побегов: весенние — спороносные и летние — фотосинтезирующие, образующиеся на одном корневище. Рано вес-

ной от корневища отрастают серо-розовые неветвящиеся бесхлорофилльные спороносные побеги, на верхушке которых развиваются спороносные колоски. В спорангиях развиваются темно-зеленые шаровидные споры, у которых по мере созревания формируются спирально скрученные лентовидные выросты — элатеры. Они обеспечивают сцепление спор в небольшие рыхлые комочки. Это облегчает распространение спор, при прорастании которых образуется целая группа заростков, что облегчает оплодотворение.

После спороношения весенние побеги отмирают и позднее их сменяют летние вегетативные побеги. Эти побеги членистые, ветвистые, боковые ветви расположены в виде мутовок. Мелкие чешуевидные листья образуют в узлах стебля трубчатые влагалища.

Попав в благоприятные условия, споры прорастают. Заростки хвоща — маленькие зеленые растения с выростами-лопастями. На мужских заростках с антеридиями формируются многожгутиковые сперматозонды. Женские заростки имеют более рассеченную форму. На них развиваются архегонии, в которых происходит созревание яйцеклеток, а затем оплодотворение и образование зиготы. Женский заросток обеспечивает прорастание зародыша, из которого постепенно развивается спорофит.

Значение хвощей. Большинство хвощей несъедобно. Хвощ полевой — злостный сорняк. Хвощ болотный, хвощ приречный, хвощ дубравный — ядовитые растения.

Хвощ полевой используют в медицине в качестве кровоостанавливающего и мочегонного средства при отеках, связанных с сердечной недостаточностью. Жесткие стебли хвоща зимующего можно использовать в качестве абразивного материала. В позднем девоне и каменно-угольном периоде среди хвощевидных были крупные деревья — каламиты, достигавшие в высоту 15—30 м.

Отдел Папоротниковидные. Отдел, объединяющий около 12 тыс. современных видов. Папоротниковидные широко распространены в самых разнообразных климатических зонах, наибольшее число видов характерно для тропиков, жизненные формы разнообразны — многолетние травянистые, древовидные растения, лианы, эпифиты. Корни всегда придаточные, стебли хорошо развиты у древовидных форм; у травянистых папоротников побеги чаще всего представлены корневищами, часто покрытые различными волосками и чешуйками, в коре стебля имеется механическая ткань, в центре — несколько концентрических проводящих пучков; ксилема, образованная трахеидами, окружена флоэмой из ситовид-

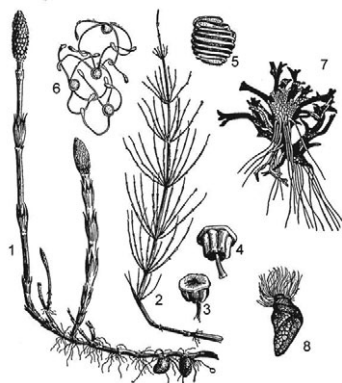


Рис. 21. Хвощ полевой:

1 — спороносный побег; 2 — вегетативный побег; 3, 4 — укороченные боковые побеги, спорангиофоры; 5, 6 — спора с завернутыми и развернутыми элатерами; 7 — гаметофиты, заростки; 8 — многожгутиковый сперматозоид

ных клеток без клеток-спутниц. Листья (вайи) — мегафиллы, длительное время, как и побеги, сохраняют способность к верхушечному росту; могут быть как цельными, так и перистыми; типичный цельный лист дифференцирован на черешок и листовую пластинку, у подавляющего большинства папоротников листья перистые. Часто листья совмещают функцию фотосинтеза и спороношения, именно на них образуются спорангии. Спорангии располагаются на нижней поверхности листьев и чаще всего собраны в сорусы, каждый сорус покрыт покрывальцем — индузием.

Споры образуются мейотически (спорическая редукция), у наземных папоротников морфологически одинаковые (равноспоровые), среди водных папоротников есть разноспоровые растения. Из гаплоидных спор у подавляющего большинства равноспоровых папоротников развивается обоеполый гаметофит (называемый также заростком), имеющий вид небольшой (около 1 см) зеленой пластинки, прикрепляющийся к субстрату ризоидами, на нижней поверхности заростка развиваются архегонии и антеридии. Для оплодотворения необходима вода, и из зиготы сначала развивается диплоидный зародыш, а затем взрослый спорофит, листостебельное растение, доминирующее в жизненном цикле.

Щитовник мужской. Один из наиболее широко распространенных в Европе видов папоротников (рис. 22). Произрастает преимущественно в тенистых лесах. Спорофит представлен крупным многолетним травянистым растением высотой до 1 метра. Корневище мощное, обильно покрытое остатками черешков листьев прошлых лет и ржаво-бурыми чешуйками. От нижней части корневища отходят тонкие придаточные корни.

Два года листья — вайи (плосковетки) — развиваются в почках под землей и только на третий год весной появляются над поверхностью почвы. Молодые листья закручены в плоскую спираль, разворачиваются и нарастают верхушкой, как побеги. Пластинка листа дважды перисторассеченная. На нижней поверхности листьев вдоль средних жилок к осени образуются спорангии, собранные в сорусы. В результате мейотического деления клеток спорогенной ткани образуются гаплоидные споры. Спорангии обладают катапультующим эффектом — посередине спорангия расположено кольцо особых клеток, внутренняя часть которых сильно утолщена. У основания кольца есть особый участок, группа тонкостенных клеток — стомиум. При созревании клетки кольца сначала разрывают в области стомиума спорангий и разворачиваются, а затем, возвращаясь в исходное положение, выбрасывают споры как катапульта.

Попав в благоприятные условия, спора прорастает, и из нее формируется гаплоидный гаметофит, который имеет вид сердцевидной пластинки длиной 1,5–5 мм. Заросток однослойный и только в средней части многослойный. На нижней, обращенной к земле стороне образуется большое количество ризоидов. Здесь образуются архегонии и антеридии. Архегонии располагаются на утолщенной части заростка, ближе к сердцевидной выемке, а антеридии — ближе к заостренной части, часто среди ризоидов. В антеридиях образуются лентовидные многоягутиковые (несколько десятков) сперматозоиды. Попав в воду, они устремляются к архегонию и через шейку проникают в его брюшко. Здесь происходит оплодотворение яйцеклетки и образование зиготы. Диплоидный зародыш спорофита питается за счет гаметофита с помощью гаустории. До образова-

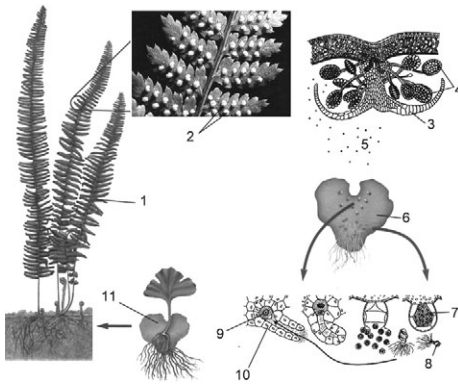


Рис. 22. Щитовник мужской:

1 — общий вид спорофита; 2 — сорусы; 3 — индустий; 4 — спорангии; 5 — споры; 6 — заросток; 7 — антеридий; 8 — сперматозоиды; 9 — яйцеклетка; 10 — архегоний; 11 — развивающийся спорофит на гаметофите

используются в декоративном цветоводстве. В каменноугольном периоде (карбоне) древовидные папоротники составляли значительную часть растительного сообщества, достигая размеров 8–20 м. Среди них появились и семенные папоротники, первые семенные растения Земли.

1.12. Отдел Голосеменные

Голосеменные. В настоящее время голосеменные — отдел высших семенных растений, объединяющий около 800 современных видов, для которых характерно: широкое распространение по поверхности суши; они встречаются во всех климатических зонах — от тропиков до лесотундры; предпочитают местообитания с относительно прохладным или холодным климатом и достаточным количеством влаги. Жизненные формы — преимущественно деревья или кустарники с моноподиальным ветвлением. Корни имеют обычное для деревьев и кустарников строение, очень часто для нормального развития голосеменным растениям необходим симбиоз с грибами, и на корне развивается микориза (грибокорень). За счет камбия происходит вторичное утолщение корня и стебля, образуется дополнительная вторичная ксилема и вторичная флоэма, древесина почти целиком состоит из трахеид, флоэма представлена ситовидными клетками, у многих образуется вторичная и третичная покровная ткань — перидерма и корка. У большинства голосеменных листья игловидные (хвоя) или чешуевидные — приспособление к недостатку влаги, преимущественно вечнозеленые растения, приспособленные к суровому климату.

Размножение. В жизненном цикле преобладает спорофит, представляющий собой листостебельное растение. На спорофите происходит образование микро- и мегаспор, все голосеменные — разноспоровые растения. Из спор развиваются гаметофиты. Мужские гаметофиты редуцированы до микроскопически малень-

ния зеленого листа и собственных корней он зависит от гаметофита.

Значение папоротников.

Папоротники являются важным компонентом многих растительных сообществ, особенно в тропических, субтропических, а также северных (преимущественно широколиственных) лесах. Многие папоротники являются индикаторами различных типов почв. Некоторые виды папоротников применяются в медицине как глистогонное средство, для лечения открытых ран, кашля и болезней горла. Виды азолы используются в качестве зеленого удобрения, обогащающего почву азотом. Некоторые папоротники

ких пыльцевых зерен, у которых отсутствуют даже антеридии. Пыльцевые зерна развиваются в микроспорангиях, расположенных на чешуйках шишек. Женские гаметофиты представлены первичным эндоспермом, в котором развиваются по два архегония. Образуются они в мегаспорангиях — нуцеллусах семязачатков. Голосеменные — разноспоровые растения. Семязачатки располагаются открыто (голо) на семенных чешуях; из семязачатка развиваются открыто лежащие семена. Оплодотворению предшествует опыление, оплодотворение осуществляется мужскими гаметами без жгутиков — спермиями, доставляемыми к архегониям пыльцевой трубкой. Только некоторые голосеменные сохранили подвижные сперматозоиды (саговниковые и гингговые). Среди современных голосеменных господствующее положение занимают хвойные.

Сосна обыкновенная. Высокое (до 50 м) светолюбивое вечнозеленое растение. Сосна неприхотлива к почвам: растет и на песках, и на болоте. Продолжительность жизни — до 400 лет. Корневая система хорошо выражена, уходит в почву на большую глубину, правда на болотистых почвах развивается поверхностно. Корни вступают в симбиотические отношения с грибами, образуя микоризу. Корневые волоски развиты слабо и локализованы в узкой зоне верхушки корня. Сосны имеют хорошо развитый, одревесневающий, моноподиально ветвящийся стебель. Основную массу стебля составляет древесина, кора и сердцевина развиты слабо. В древесине и коре имеется большое количество смоляных ходов (каналов). Нарастание в толщину осуществляется за счет латеральных меристем — камбия и феллогена. В ксилеме — трахеиды, сосуды отсутствуют, во флоэме ситовидные клетки, ситовидные трубки с клетками-спутницами появляются только у цветковых. Листья — хвоинки, длинные, уплощенные, попарно располагаются на укороченных побегах и живут 2–3 года, но опадают постепенно, поэтому сосна — вечнозеленое растение. Эпидерма хвоинок покрыта толстым слоем кутикулы. Под ней располагается несколько слоев толстостенной гиподермы. Устьица располагаются в углублениях на поверхности листа. В центре листа проходит два проводящих пучка. Листья, как кора и древесина, пронизаны смоляными ходами.

Сосна — однодомное растение. Весной на молодых побегах появляются шишки: мужские, собранные в группы — у основания, женские — на верхушках годовых побегов. Зеленовато-желтая мужская шишка длиной 4–5 см представляет собой побег, к оси которого спирально прикреплены чешуи — микроспорофиллы, на нижней стороне которых формируются по два микроспорангия. Красноватые женские шишки располагаются одиночно. На главной оси женской шишки располагаются боковые побеги, представленные крючочными чешуями, в пазухах которых сидят семенные чешуи, несущие по два семязачатка.

Размножение сосны. На мужской шишке в микроспорофиллах (листьях с микроспорангиями) внутри микроспорангиев развивается большое количество диплоидных материнских клеток микроспор. Они мейотически делятся и образуют многочисленные тетрады гаплоидных микроспор (спорическая редукция). Каждая микроспора одета наружной плотной оболочкой (экзиной), под которой позже формируется внутренняя оболочка (интина). У сосны экзина отстает от интины, и образуется два воздушных мешка, увеличивающих поверхность пыльцы и способствующих ее распространению ветром. Мужской гаметофит

начинает формироваться еще в микроспорангиях. Ядро микроспоры дважды делится митотически. При этом происходит образование двух мелких проталлиальных клеток и антеридиальной. Проталлиальные клетки быстро отмирают, а антеридиальная делится с образованием генеративной и сифоногенной (клетки трубки). В таком двухклеточном состоянии незрелые мужские гаметофиты называются уже пыльцой, которая переносится ветром на женские шишки. Позже из генеративной клетки образуются клетка-ножка и сперматогенная, которая митотически образует два спермия. Покровы микроспоры (экзина и интина) становятся покровами пыльцы.

В конце весны или начале лета пыльца созревает, микроспорангии вскрываются и пыльца высыпается наружу. К этому времени чешуи женских шишек раздвигаются, и пыльца с помощью ветра попадает в промежутки между семенными чешуями, где задерживается, благодаря выделяющейся здесь жидкости. После опыления семенные чешуи смыкаются. Оплодотворение происходит лишь спустя 12–14 месяцев после опыления, так как в момент опыления ни мужской, ни женский гаметофиты еще не сформированы. Развитие мужского гаметофита заканчивается уже после опыления внутри семязачатка. Лишь через месяц после опыления в женских шишках начинается мегаспорогенез (рис. 23). Семязачаток состоит из мегаспорангия — нуцеллуса (центральная многоклеточная часть семязачатка) и одного интегумента (покров семязачатка).

В средней части нуцеллуса обособляется одна материнская клетка мегаспоры. Делясь мейотически, она образует четыре гаплоидные мегаспоры,

три из которых дегенерируют. Ядро оставшейся клетки многократно делится митотически и дает начало женскому гаметофиту — гаплоидному (первичному) эндосперму, в котором формируются два архегония.

После опыления пыльцевое зерно начинает прорастать. За счет сифоногенной клетки происходит образование пыльцевой трубки, врастающей в ткань нуцеллуса и продвигающейся по направлению к развивающемуся архегонию. Около 15 месяцев растет пыльцевая трубка по направлению к семязачатку, за-

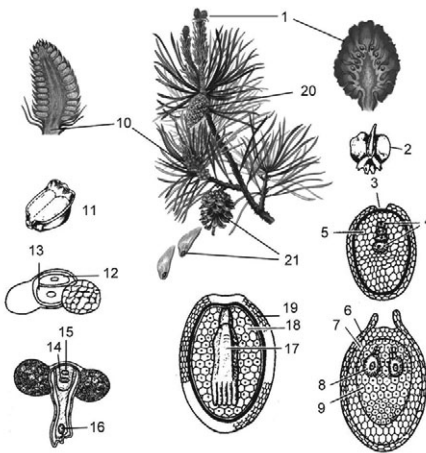


Рис. 23. Цикл размножения голосеменных:

1 — женская шишка; 2 — семенная чешуя с двумя семязачатками; 3 — микропиле; 4 — мегаспоры; 5 — нуцеллус семязачатка; 6 — интегумент, один листочек; 7 — нуцеллус, образующий перисперм; 8 — архегоний; 9 — первичный эндосперм; 10 — мужская шишка; 11 — микроспорофилл с двумя микроспорангиями; 12 — антеридиальная клетка; 13 — сифоногенная клетка, клетка трубки; 14 — ядро сперматогенной клетки; 15 — ядро клетки-ножки; 16 — клетка трубки; 17 — зародыш семени; 18 — первичный эндосперм; 19 — семенная кожура; 20 — шишка, возраст которой один год; 21 — шишка, возраст которой — два года

тем через микропиле попадает в нуцеллус и проникает в архегоний. Прежде чем пыльцевая трубка достигнет женского гаметофита, антеридиальная клетка дает начало двум спермиям. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой, а другой дегенерирует, разрушается и второй архегоний. Полноценный зародыш развивается лишь из одной зиготы. Зрелый зародыш состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей и почечки. Семена у сосны обыкновенной созревают лишь на второй год после опыления. Они состоят из семенной кожуры (образованной из интегументов семязачатка), зародыша и запаса питательных вещества — гаплоидного (первичного) эндосперма. Семя снабжено крылышком, формирующимся из тканей семенной кожуры. В период формирования семян женские шишки сильно разрастаются, одревесневают и из зеленых становятся бурыми. Лишь через полтора года после опыления происходит созревание семян. В конце зимы в солнечные дни шишки растрескиваются, их чешуи раздвигаются, и семена высыпаются. Благодаря наличию крыловидных придатков семена разносятся на большие расстояния. Весной, попав в благоприятные условия, зрелые семена прорастают, образуя сначала проросток, а затем молодое растение.

Значение голосеменных. Хвойные имеют водоохранное и противоэрозионное значение. Хвоя и молодые побеги составляют основу питания лосей и глухарей в зимнее время, семенами кедра сибирского питаются многие животные. Велико значение голосеменных в хозяйственной деятельности человека. Хвойные растения дают основную массу строительной древесины, используются как топливо, являются сырьем для деревообрабатывающей и целлюлозно-бумажной промышленности. Из них получают вискозу, шелк, целлюлозу, штапель, бальзамы и смолы, сосновую шерсть и камфару, спирт и уксусную кислоту, дубильные экстракты, скипидар и канифоль, деготь и древесный уголь, сосновое эфирное масло и т. д., а также пищевые продукты и витамины. Древесина хвойных является хорошим поделочным материалом.

1.13. Отдел Цветковые, или Покрытосеменные

Характеристика цветковых. Цветковые относятся к высшим семенным растениям. Широко распространены во всех климатических зонах Земли с самыми разнообразными экологическими условиями, этому способствует огромное многообразие жизненных форм: древесные формы — деревья, кустарники и кустарнички, полудревесные — полукустарники и полукустарнички, однолетние, двулетние и многолетние травы; лианы, подушковидные и стелющиеся формы, эпифиты. Способны образовывать сложные многоярусные сообщества, многие цветковые приспособились жить в пресных водоемах. Среди них появились паразитические (повилика) и полупаразитические формы (омела). Проводящая система наиболее совершенна, в силеме появились настоящие сосуды (трахеи), во флоэме формируются ситовидные трубки с клетками-спутницами. Усложняется строение фотосинтетического аппарата — листьев, листья простые и сложные, уплощенная форма листьев значительно увеличивает поверхность и эффективность фотосинтеза.

Размножение. В жизненном цикле доминирует разноспоровый спорофит, представляющий собой листостебельное растение; гаметофит крайне редуци-

рован (мужской — до пыльцевого зерна, женский — до зародышевого мешка); архегонии и первичный эндосперм в женском гаметофите и антеридии в мужском отсутствуют. Редукция гаметофитов имеет большое значение — они очень быстро развиваются (у голосеменных от опыления до оплодотворения проходит два—три года). Отсутствие первичного эндосперма в женском гаметофите цветковых компенсировалось вторым оплодотворением и образованием уже в семени триплоидной питательной ткани — эндосперма. Органом бесполого и полового размножения является цветок, за счет идиоадаптаций появляются цветы, опыляемые ветром, водой, самоопыляющиеся, опыляющиеся насекомыми и другими животными. Появление цветка облегчает процесс опыления. Семязачатки небольшие, защищены стенками завязи. Оплодотворение не зависит от наличия воды; двойное, после которого образуется не только диплоидный зародыш, но и триплоидный эндосперм. После оплодотворения образуются семена, имеющие зародыш, запас питательных веществ и кожуру, они защищены тканями околоплодника от внешних воздействий, в дальнейшем околоплодник обеспечивает распространение семян тем или иным способом.

Многообразие. Растения отдела Цветковые систематики делят на два класса — двудольные и однодольные, главным признаком является количество семядолей в зародыше семени. Более древними растениями считают растения класса Двудольные, цветы у них более примитивные. Примитивными признаками в строении цветка считается большое количество элементов цветка (тычинок, пестиков, лепестков), двойной околоцветник, несросшиеся элементы цветка (чашелистики, тычинки), правильная форма цветка. Древесные жизненные формы также считаются примитивными признаками. Специализация цветка по отношению к какой-то конкретной группе опылителей, редукция или срастание элементов цветка, травянистые жизненные формы и неправильный цветок считаются прогрессивными признаками. Однодольные растения произошли или от одной из групп примитивных двудольных на ранних стадиях эволюции двудольных или, возможно, от разных групп примитивных двудольных.

Характеристика классов цветковых растений. Отличительные признаки двудольных и однодольных растений сведены в таблице.

Важнейшие отличительные признаки однодольных и двудольных.

Двудольные растения. Класс двудольные объединяет около 200 000 видов, объединенных в 280 семейств, которые, в свою очередь, объединены в порядки. Из 280 семейств рассмотрим характеристику пяти семейств школьной программы.

Семейство Крестоцветные. Около 3000 видов, в основном однолетние, двулетние и многолетние травянистые растения, редко полукустарники (рис. 24). В это семейство объединены растения с цветками, формула которых $*C_2 + 2C_4 A_2 + 4G_{(2)}$ и плодами — стручками, или стручочками. Листья простые, без прилистников; листорасположение очередное, иногда листья собраны в прикорневые розетки. Цветки обоеполые, правильные (актиноморфные). Околоцветник двойной, четырехчленный. Чашечка из четырех свободных чашелистиков, венчик из четырех свободных лепестков, расположенных накрест и чередующихся с чашелистиками. Тычинок шесть, во внешнем круге — две короткие, во внутреннем — четыре длинные (андроцей четырехсильный). Пестик один,

Класс Двудольные	Класс Однодольные
Семя	
Зародыш обычно с двумя семядолями	Зародыш с одной семядолей
Корень	
Уже у проростка формируется главный корень и его система (преимущественно стержневая)	Зародышевый корешок задерживается в росте, рано отмирает; главный корень и его система обычно не развиты; развивается система придаточных корней (в основном мочковатая)
Наблюдается вторичное утолщение корня	Вторичное утолщение корня отсутствует
Стебель	
Проводящие пучки открытого типа (содержат камбий) одного размера и располагаются в виде кольца	Проводящие пучки закрытого типа (камбия нет) разного размера и расположены беспорядочно
Наблюдается вторичное утолщение	Вторичное утолщение отсутствует
Лист	
Листья простые и сложные	Листья только простые
Листья обычно расчленены на листовую пластинку и черешок	Листья обычно не расчленены на листовую пластинку и черешок, часто имеется влагалище
Листовая пластинка часто более или менее расчленена	Листовая пластинка, как правило, цельная
Жилкование обычно перистое или пальчатое	Жилкование обычно параллельное или дуговое
Цветок	
Цветок, как правило, пятичленный (реже четырех- или многочисленный)	Цветок обычно трехчленный (реже четырех- или двучленный), никогда не бывает пятичленным
Околоцветник чаще двойной	Околоцветник чаще простой
Жизненные формы	
Представлены все жизненные формы	Обычно травянистые растения, редко древовидные формы

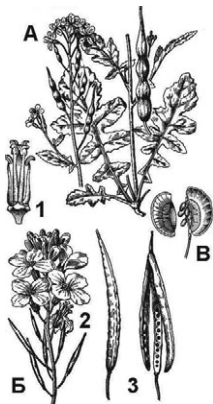


Рис. 24. Семейство Крестоцветные:

А — редька посевная;
 Б — капуста (1 — андроцей и гинецей; 2 — соцветие; 3 — плод); В — стручок ярутки

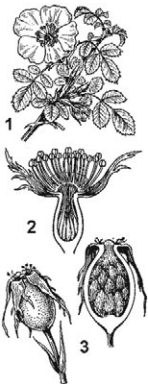


Рис. 25. Роза собачья:

1 — ветвь с цветком;
 2 — цветок в разрезе;
 3 — плод

ствовка или коробочка, у розовых — многоорешек или многокостянка, у яблоневых — яблоко, у сливовых — костянка. Листья как простые, так и сложные, с прилистниками (иногда рано опадают). Листорасположение очередное, реже супротивное. *Значение.* Среди розоцветных растений много плодовых и ягодных культур, лекарственных и декоративных растений. Вишня, абрикос, слива,

образован двумя плодолистиками, завязь верхняя. Цветки собраны в простые и сложные кистевидные соцветия. Плод — стручок или стручок. *Значение.* Большое количество овощных, масличных, декоративных, кормовых и медоносных видов.

Есть лекарственные виды (пастушья сумка, желтушник, сердечник луговой). Много злостных сорняков полей и огородов (сурепка, ярутка, пастушья сумка). На Средиземноморье до настоящего времени можно встретить дикорастущую капусту огородную, которая культивируется уже около 5000 лет. К крестоцветным относится репа, которая была до картофеля вторым хлебом, редька, разновидность редьки — редис. Горчица используется в качестве острой приправы, масло горчицы используется как пищевое, в качестве приправы используется и хрен. Наиболее урожайное масличное растение умеренных широт — рапс, его масло используется в технической промышленности. Из декоративных крестоцветных наиболее известны левкоя, ночная красавица.

Семейство Розоцветные. До 3500 видов, жизненные формы — деревья, кустарники и травы (рис. 25). В это семейство объединены растения с цветками, формула которых $*C_5C_0C_5A_{\infty}G_{\infty}$ или $*C_5C_0C_5A_{\infty}G_1$, есть розоцветные и с другими формулами цветков. Плоды очень разнообразны — орешки, коробочки, костянки, многокостянки, яблоки, земляничины. Цветки обычно правильные (актиноморфные), обоополье. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка из пяти чашелистиков (свободных или сросшихся основаниями), венчик — пяти (реже четырех) лепестков, всегда раздельнолепестной. Иногда имеется подчашие.

Тычинок обычно неопределенное количество, расположенных кругами по пять-десять. Пестик один или много. Завязь нижняя, полунижняя или верхняя. Одна из особенностей цветка — наличие гипантия в виде блюдца, чаши или бокала. Цветки часто собраны в соцветия: кисть, метелку, простой зонтик, щиток и другие. Разнообразны и плоды. У спирейных —

клубника, черешня, малина, яблоня, груша, айва, алыча — все это плодовые и ягодные культуры розоцветных. Много лекарственных растений (шиповник, малина обыкновенная, лапчатка прямостоячая, кровохлебка лекарственная, черемуха и др.). Лепестки некоторых видов роз используют для получения розового масла. Среди декоративных на первом месте, конечно, розы, в настоящее время известно около 25 000 сортов роз.

Семейство Бобовые (или Мотыльковые). Около 18 000 видов, многолетние и однолетние травы, реже деревья, кустарники, лианы (рис. 26). В это семейство объединены растения с цветками, формула которых $\uparrow C_{a(5)} C_{o1+2} +_{(2)} A_{(9)} +_1 G_1$ или $\uparrow C_{a(5)} C_{o1+2} +_{(2)} A_{(10)} G_1$, есть бобовые и с другими формулами цветков. Плод у мотыльковых боб. Характерная особенность бобовых — наличие клубеньков на корнях, возникающих в результате возникновения симбиоза с азотфиксирующими клубеньковыми бактериями. Листья тройчатые, перисто- и пальчатосложные, реже простые, с прилистниками, листорасположение очередное. Цветки зигоморфные (неправильные), обоеполые, напоминающие мотылька. Чашечка состоит из пяти сросшихся чашелистиков; венчик пятилепестной, «мотылькового» типа: самый крупный, верхний лепесток — парус или флаг, два боковых — крылья или весла, два нижних срослись в лодочку.

Тычинок десять, пестик один, образованный одним плодолостиком. Завязь верхняя. Цветки чаще собраны в соцветия кисть, головку, колос, иногда одиночные. Плод — боб. *Значение.* Среди мотыльковых много пищевых (фасоль, горох, чечевица, бобы, соя, арахис) растений. Вика, люцерна, чина, клевер — прекрасные кормовые растения. Солодка, вязель, дрок, донник лекарственный и многие другие используются как лекарственные растения. Софора японская уменьшает хрупкость капилляров. В результате симбиотических отношений с клубеньковыми бактериями являются накопителями азотистых веществ в почве, в семенах и зеленой массе содержится большое количество белка. За эти особенности бобовые получили названия «растительная телятина», «живые удобрения». При запашке в почву зеленой массы бобовых они обогащают ее соединениями азота, доступными для других растений. Поэтому их используют в качестве зеленых удобрений (седератов). Имеются декоративные виды — люпин, душистый горошек, глициния, робиния (белая акация), карагана (желтая акация), акация серебристая, которую в быту называют мимозой.

Семейство Пасленовые. Около 3000 видов, в основном это травянистые растения, изредка древовидные формы — полукустарники, кустарники, деревья (рис. 27). Объединяет растения, формула цветка которых $*C_{a(5)} C_{o(5)} A_5 G_{(2)}$, плоды у которых ягода или коробочка. Листья простые, с цельной или рассеченной листовой пластинкой, без прилистников. Листорасположение очередное. Цветки обоеполые, пятичленные, правильные. Околоцветник двойной, образованный



Рис. 26. Горох:

1 — побег с цветками и плодами; 2 — цветок; 3 — лепестки; 4 — андроцей; 5 — гинейей; 6 — семя



Рис. 27.

Картофель:

1 — цветущий побег; 2 — цветок; 3 — плод

чашечкой из пяти сросшихся чашелистиков и венчиком из пяти сросшихся лепестков. Андроцей: тычинок обычно пять. Они чередуются с зубцами венчика и прирастают к его трубке. Гинецей: пестик один, чаще всего образован путем сращения двух плодолистиков (ценокарпный), завязь верхняя. Соцветия: цветки чаще собраны в соцветия завиток или одиночные. Плод — коробочка, ягода.

Значение. Все пасленовые ядовиты, так как содержат разные алкалоиды. К этому семейству относятся овощные (томат, баклажан, перец, картофель, табак). Картофель или паслен клубневой — многолетнее травянистое растение, которое культивируют как однолетнее. Родина — Южная Америка. В Россию картофель попал с помощью Петра I, он прислал мешок картофеля, попробовав блюда из картофеля в Голландии. В растениях семейства Пасленовые содержится

большое количество различных алкалоидов, поэтому среди них много ядовитых и лекарственных (белена, дурман, красавка) растений. Анестезирующий и спазмолитический эффекты дурмана позволяют использовать его при лечении язвы желудка, кишечника, заболеваний желчного пузыря, бронхиальной астмы.

Из декоративных пасленовых наиболее известны петуния гибридная, душистый табак, физалис. Табак настоящий и табак махорка являются техническими культурами. Некоторые пасленовые (паслен черный и красный) являются сорными растениями.

Семейство Астровые (или Сложноцветные). Самое большое семейство класса Двудольные, насчитывающее около 25 000 видов. Представлено многолетними или однолетними травами, в тропиках встречаются полукустарники, реже кустарники, лианы или небольшие деревья. В это семейство объединяют растения, цветы которых всегда собраны в соцветие корзинку, плод — семянка.

Листья простые, цельные или рассеченные, без прилистников. Листорасположение очередное, реже супротивное или мутовчатое. Цветки, как правило, мелкие, правильные или неправильные, обоеполые, однополые или бесполое. Околоцветник двойной, но типичной чашечки нет, чашелистики превратились в волоски, которые образуют хохолок. Венчик пятичленный, сростнолепестной. Тычинок пять, сросшихся пыльниками, пестик один. Различают четыре типа цветков (рис. 28). Трубочатый цветок правильный, имеет двойной околоцветник. Чашечка развита слабо, часто имеет вид хохолка. Лепестки венчика срастаются в трубку. Формула цветка $*Ca_0-\infty Co_{(5)} A_{(5)} G_{(2)}$.

Рис. 28. Цветки сложноцветных:

1, 2 — трубчатые; 3, 4 — язычковые; 5, 6 — воронковидные; 7, 8 — ложноязычковые

Язычковый цветок неправильный, околоцветник двойной. Чашечка развита слабо, в виде хохолка или зубчиков. Лепестки венчика сростаются. В нижней части образуется короткая трубка, которая с одной стороны расщеплена, а с другой — образует язычок, заканчивающийся пятью зубчиками. Цветок обоеполюй, формула цветка $\uparrow Ca_0-\infty Co_{(5)} A_{(5)} G_{(2)}$. У ложноязычкового цветка венчик состоит из трех сростшихся лепестков (два редуцированы), имеет вид более или менее длинного язычка, заканчивающегося тремя зубцами. Эти цветки чаще пестичные, иногда бесполое. Формула цветка $\uparrow Ca_0-\infty Co_{(3)} A_0 G_{(2)}$. Венчик у воронковидного цветка по форме напоминает воронку, цветок бесполой, служит для привлечения насекомых. Формула цветка $\uparrow Ca_0-\infty Co_{(5-7)} A_0 G_0$. Самая характерная особенность растений семейства — простое соцветие корзинка, нижняя часть корзинка, снизу соцветие окружено оберткой и зелеными листьями. Корзинки могут быть собраны в сложные соцветия щиток или метелку. Плод — семянка. У одуванчика развитие плодов происходит партеногенетически — без оплодотворения. Такое явление называется апомиксисом. Среди сложноцветных встречаются пищевые (топинамбур), масличные (подсолнечник), кормовые (латук дикий), медоносные (девясил), лекарственные (мать-и-мачеха) и декоративные (георгины, астры,) растения. Многие являются сорняками (полынь, бодяк, осот, горчак).

Однодольные растения. Класс Однодольные растения включает 80–85 семейств и около 64 000 видов. Жизненные формы — в основном однолетние, двулетние и многолетние травы. Но есть небольшое количество древесных форм — деревьев, кустарников, лиан. Из этого класса рассмотрим два семейства школьной программы — лилейные и злаки.

Семейство Лилейные. Около 1300 видов, многолетние корневищные, клубнелуковичные или луковичные травянистые растения (рис. 29). Листья простые, цельные, с параллельным жилкованием, часто сидячие, влагалищные. Листорасположение очередное. Цветки правильные, обоеполюе. Околоцветник простой, венчиковидный, шестичленный, сростно- или раздельнолепестной. Тычинок шесть. Пестик один. Цветки часто собраны в соцветия кисть, метелка, колос, зонтик, реже одиночные. Формула большинства цветков $*P_3 + A_3 + G_{(3)}$. Плод — коробочка, ягода. Пищевое значение имеют лук, чеснок, спаржа. Среди лилейных много красивоцветущих декоративных растений: лилия, тюльпан, рябчик.

Семейство Мятликовые (или Злаковые). Известно около 10 000 видов, в основном это многолетние, реже однолетние или двулетние травы. Лишь представители подсемейства Бамбуковые имеют одревесневший стебель (но не способный к вторичному утолщению). Это растения-космополиты, то есть виды, встречающиеся на большей части обитаемых областей Земли.

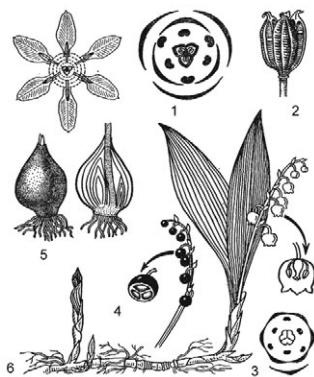


Рис. 29. Лилейные:

1,3 — диаграммы простых околоцветников; 2 — плод коробочка; 4 — плод ягода; 5 — луковичка; 6 — корневище

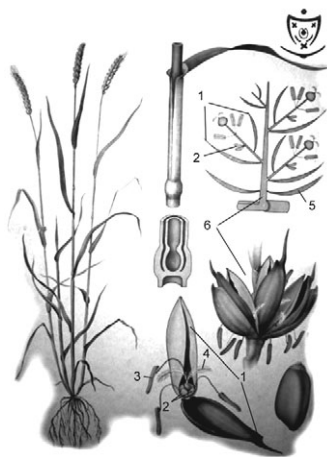


Рис. 30. Строение цветка и колоска злаков:

1 — цветковые чешуи;
2 — цветковые пленки; 3 — андроец; 4 — завязь и рыльце пестика; 5 — две колосковые чешуи; 6 — колосок, в колоске три цветка нормальных и один цветок неразвитый

ми) междоузлиями. Для злаков характерно кущение — ветвление под- и над поверхностью почвы.

Листья простые, влагалищные. Листовая пластинка состоит из влагалища, листовой пластинки и язычка, с параллельным жилкованием. Прорастающие листья пробивают почву твердой верхушкой первого листа, который имеет форму колпачка и называется колеоптилем. Листорасположение очередное. *Значение.* Пшеница, рожь, ячмень, овес, кукуруза, рис, сахарный тростник составляют основу нашего питания. Пшеница — одно из древнейших культурных растений, возделывается около 10 000 лет. Все виды (около 30) — однолетние травянистые растения. Соцветие — сложный колос, большинство культурных пшениц — самоопылители. Твердые сорта пшениц содержат 20–26% белка и используются для изготовления макаронных изделий. Сорта мягкой пшеницы содержат 11–15% белка и используются для изготовления хлебобулочных изделий. Яровые сорта высеваются весной, озимые — осенью. Среди злаков много кормовых растений — пырей, овсяницы, костры, мятлики, лисохвосты, тимофеевки и т. д., некоторые злаки используются в текстильной и химической промышленности, в строительстве. Много сорных растений — овсюг, пырей ползучий, куриное просо и т. д. Некоторые злаки используются как лекарственные растения.

По видовому разнообразию злаки уступают только орхидным и сложноцветным (около 25 000 видов). Цветки сильно редуцированные, обоеполые, редко однополые, собранные в соцветия колоски, которые в свою очередь образуют сложные соцветия: сложный колос, метелка, ложный колос (султан), реже початок. Каждый колосок представляет собой укороченное соцветие, в основании которого находятся две колосковые чешуи (видоизмененные листья), часто заканчивающиеся остью. Цветок состоит из двух цветковых чешуй, двух цветковых пленочек — лодикул, трех тычинок и одного пестика с двумя перистыми рыльцами (рис. 30). Одна из формул цветка $\uparrow P_{(2)+2}A_3G_{(2)}$. Соцветия — сложный колос, метелка, початок или кисть. Плод — пестик злаков состоит из 2 плодолистиков, но один из них редуцируется, вследствие чего возникает псевдомонокарпный плод зерновка. Корневая система, как и у всех однодольных, мочковатая, интересно, что у большинства злаков (пшеница, рожь) образуется сразу несколько первичных корешков. Стебель — соломина, цилиндрический, членистый, с хорошо выраженными узлами и полыми (реже сплошными) междоузлиями.

1.14. Грибы, лишайники

Грибы. Общая характеристика. Древняя группа организмов, которые появились в протерозойскую эру (около 1 млрд. лет назад) от древних одноклеточных аэробных эукариот. В настоящее время царство Грибы насчитывает около 100 тыс. видов. Тело, мицелий, большинства грибов состоит из разветвленных нитей, которые называются гифами; мицелий низших грибов лишен перегородок и представляет собой как бы одну сильно разветвленную гигантскую многоядерную клетку (нечленистый, несептированный мицелий). Мицелий высших грибов разделен поперечными перегородками (септами) на отдельные клетки, содержащие одно или несколько ядер (членистый, септированный мицелий), причем септы имеют отверстия — поры, иногда настолько крупные, что через них проходят ядра вдоль всей гифы. В оболочке клеток есть клеточная стенка (как у растений), но состоит не из целлюлозных, а из хитиновых волокон. Хитин характерен также для членистоногих животных. Под клеточной стенкой находится плазмалемма, ограничивающая внутреннее пространство клетки, заполненное цитоплазмой с органоидами: ядром (или ядрами), митохондриями, эндоплазматическим ретикулумом, аппаратом Гольджи, рибосомами; у грибов крупные вакуоли. Пластиды, характерные для растительных клеток, отсутствуют. Многие грибы образуют плодовые тела, представляющие собой тесно переплетенные гифы мицелия.

Грибы — гетеротрофные организмы, не способны к фото- или хемосинтезу, тип питания гетеротрофный: сапротрофный (неживой органикой), паразитический и даже хищнический (в ловушки грибов попадают круглые черви — нематоды). Характерны симбиозы с растениями. Ферменты, переваривающие органические вещества, грибы выделяют наружу, поглощение питательных веществ происходит всей поверхностью тела осмотически. Растут всю жизнь, что характерно и для растений. Большинство грибов — аэробные организмы, лишь немногие способны получать энергию путем брожения в анаэробных условиях. Основным запасным веществом, как и у животных, является гликоген, один из продуктов белкового обмена — мочевины (как и у животных).

Необычно происходит и деление клеток грибов — митоз и мейоз осуществляются без разрушения ядерной оболочки, веретено деления образуется под ядерной оболочкой, после распределения хромосом ядро разделяется перетяжкой; центриоли, как и у высших растений, отсутствуют. Бесполое размножение осуществляется при помощи спор, образующихся в специальных органах — спорангиях (эндогенное спороношение), у некоторых споры образуются непосредственно на вертикальных гифах — конидиеносцах (экзогенное спороношение). Вегетативное размножение происходит частями мицелия или почкованием. Половое размножение встречается практически у всех грибов, формы полового процесса очень разнообразны: соматогамия — слияние двух клеток вегетативного мицелия; гаметангиогамия — слияние двух половых структур, не дифференцированных на гаметы; хологамия — слияние клеток одноклеточных грибов. У настоящих грибов отсутствуют жгутиковые стадии, поэтому сперматозоиды отсутствуют. Кроме бесполого спороношения у грибов происходит и половое спороношение — образование спор путем мейоза после слияния генетического материала гамет или ядер.

Царство Грибы делится на два подцарства — подцарство Грибообразные и подцарство Настоящие грибы. В школьном курсе изучаются только настоящие грибы. Настоящие грибы включают 4 класса — зигомицеты (из низших грибов) и все высшие грибы: аскомицеты, базидиомицеты и несовершенные грибы или дейтеромицеты. Настоящие грибы не образуют подвижных клеток ни на одной стадии жизненного цикла.

Класс Зигомицеты. В классе около 400 видов, мицелий у зигомицетов не-септированный, ветвящийся, многоядерный (ядра содержат гаплоидный набор хромосом). По типу питания — большинство сапротрофы, есть паразиты насекомых, некоторые симбионты, образуют микоризу на корнях высших растений. Наиболее известный представитель зигомицетов — мукор, имеющий вид белой плесени. Обычно мицелий погружен в субстрат, на котором он развивается. На поверхности субстрата мицелий образует многочисленные вертикальные спорангиеносцы со спорангиями. В спорангиях эндогенно образуется до 10 тыс. многоядерных спор бесполого спороношения. Широко распространенный сапротрофный гриб, поселяющийся на пищевых продуктах. К моменту созревания спор спорангии чернеют и споры высыпаются. Попадая в подходящие условия, споры прорастают и дают начало новому мицелию мукора. Так происходит бесполое размножение мукора. При истощении субстрата мукор переходит к половому размножению по типу гаметангиогамии. Гифы разных мицелиев (обычно одну нить обозначают знаком «-», считая ее мужской, а другую знаком «+», считая женской) сближаются вздутыми концами — гаметангиями, которые отделяются от мицелия перегородками, оболочки между ними растворяются, и происходит слияние цитоплазмы и ядер разных знаков. Образуется зигота с многочисленными диплоидными ядрами, покрывающаяся толстой шиповатой оболочкой. После периода покоя ядра претерпевают мейоз, наружная оболочка зиготы лопается, и она прорастает в короткую гифу, заканчивающуюся небольшим спорангием. В нем в результате мейотического деления образуются «+» и «-» споры, споры полового спороношения. Из этих спор развивается вегетативные «+» и «-» мицелии. Мукоровые принимают участие в круговороте органических (особенно азотосодержащих) веществ почвы. Нередко вызывают порчу продуктов. Некоторые вызывают заболевание легких у птиц, поражают органы слуха и центральную нервную систему человека, вызывают дерматомикозы.

Класс Аскомицеты. Около 30 000 видов сапротрофных почвенных и плесневых грибов, поселяющихся на хлебе, овощах и других продуктах. К этому классу относятся пеницилл, дрожжи, сморчки, строчки, спорынья. Мицелий гаплоидный, септированный, ветвящийся. Через поры цитоплазма и ядра могут переходить в соседние клетки. Бесполое размножение осуществляется экзогенно, с помощью конидий — спор (в переводе с греческого «конидии» — мелкая пыль), отшнуровывающихся от особых клеток конидиеносца. При половом размножении образуются сумки — аски, в которых формируются гаплоидные споры полового спороношения. К аскомицетам относятся пеницилл и дрожжи.

Пеницилл (кистевик) сначала имеет вид белого паутинного налета, а затем приобретает зеленоватый или голубоватый оттенок. От мицелия вверх поднимаются конидиеносцы, концы которых образуют кисточку. На кончике каждого

ответвления экзогенно образуется цепочка округлых спор — конидий. Они разносятся токами воздуха и дают начало новому мицелию. Половое размножение происходит редко. При этом происходит слияние гаметангиев и образование плодовых тел, содержащих аски (сумки), в которых после слияния ядер, образования зигот и мейоза развиваются гаплоидные аскоспоры. Образование плодовых тел можно обнаружить по появлению лимонно-желтой окраски, появляющейся там, где наблюдается скопление плодовых тел. Сапротрофные виды пеницилла минерализуют органические вещества почвы. Некоторые виды используются для приготовления антибиотика пенициллина. В 1928 году английский ученый и врач Александр Флеминг обратил внимание на то, что вокруг колонии пеницилла, выросшей на чашке Петри с культурой стафилококка, все клетки стафилококка погибли. Только в 1941–1942 году в Англии и США началось промышленное производство пенициллина. В 1942 году сотрудники Института эпидемиологии и микробиологии (ИЭМ) им. Н. Ф. Амалеи во главе с З. В. Ермольевой наладили производство отечественного пенициллина.

Дрожжи. Одноклеточные грибы, вегетативное тело которых состоит из одиночных овальных клеток с одним ядром. Дрожжи представлены большим числом видов, широко распространенных в природе. Только в культуре существуют пекарские дрожжи, представленные сотнями рас: винными, хлебопекарными, пивными. Винные встречаются в природе на поверхности плодов. Дрожжи характеризуются сильно выраженным аэробным обменом веществ. В качестве источника углерода они используют различные сахара, простые и многоатомные спирты, органические кислоты и другие вещества. Способность сбраживать углеводы, расщепляя глюкозу с образованием этилового спирта и углекислого газа, послужила основой для введения дрожжей в культуру: $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2$.

При благоприятных условиях (наличие в среде углеводов и нужной температуры) дрожжи длительное время размножаются вегетативным способом — почкованием. Почка возникает на одном конце клетки, начинает разрастаться и отделяется от материнской клетки. Часто дочерняя клетка не теряет связи с материнской и сама начинает образовывать почки. В результате образуются короткие цепочки клеток. Однако связь между ними непрочная, и при встряхивании такие цепочки распадаются на отдельные клетки.

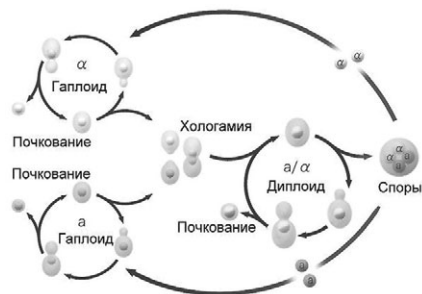


Рис. 31. Размножение дрожжей

Клетки дрожжей могут пребывать в одном из двух стабильных состояний (фаз): гаплоидном (сфероида) и диплоидном (эллипсоиды), которые считаются различными поколениями (рис. 31). В течение каждой фазы пекарские дрожжи размножаются вегетативно почкованием. По продолжительности у пекарских дрожжей преобладает диплоидная фаза. Она переходит в гаплоидную фазу путем образова-

ния гаплоидных аскоспор в результате мейоза. Гаплоидная фаза переходит в диплоидную путем слияния образовавшихся из аскоспор гаплоидных клеток.

Дрожжи используют в хлебопечении, пивоварении, виноделии. Дрожжи содержат до 50% белка, жиры, углеводы, в большом количестве синтезируют витамины (особенно B_2). Поэтому они обладают ценными пищевыми и кормовыми свойствами. Пивные дрожжи используются при лечении малокровия. Кормовые дрожжи используют для производства кормовых белков.

Класс Базидиомицеты. Шляпочные грибы. Около 30 000 высших грибов, вегетативное тело которых представляет собой разветвленный мицелий, состоящий из членистых гиф. К этому классу относятся практически все съедобные и ядовитые грибы, трутовики и две группы паразитических грибов — головневые и ржавчинные грибы. Отличительная особенность базидиомицетов — наличие в каждой клетке мицелия двух гаплоидных ядер. Такую клетку называют дикарионной, а развивающийся из нее мицелий — дикарионическим.

Для большинства базидиомицетов характерно образование плодовых тел. Они копытообразных выростов, но чаще всего состоят из шляпки и ножки. Именно их в обывденной жизни называют грибами. Как правило, шляпка покрыта окрашенными гифами, образующими кожицу. Функция плодовых тел — образование спор. На нижней стороне шляпки находится спорообразующий слой, гименофор, на котором образуются особые структуры — базидии. Зрелые базидии напоминают надутую перчатку с 4 пальцами (рис. 32).

У молодых базидий происходит слияние гаплоидных ядер и образуется диплоидное ядро, которое вскоре делится путем мейоза, в результате образуются 4 ядра, которые мигрируют к концевым выростам базидии. При созревании базидиоспор давление внутри базидии повышается и базидиоспоры «отстреливаются» и распространяются с помощью воздушных потоков. Для увеличения поверхности спороношения нижняя часть шляпки может быть пластинчатой (у сыроежек, лисичек, груздей, шампиньонов) или трубчатой (у подберезовиков, маслят). Края пластинок или внутренняя поверхность трубок

представлена слоем из базидий. В базидиях завершается дикарионная фаза развития базидиомицетов. Ядра дикариона сливаются, образуя диплоидное ядро. Оно мейотически делится, и гаплоидные ядра переходят в базидиоспоры, образующиеся на поверхности базидия. Базидиоспоры — споры полово-

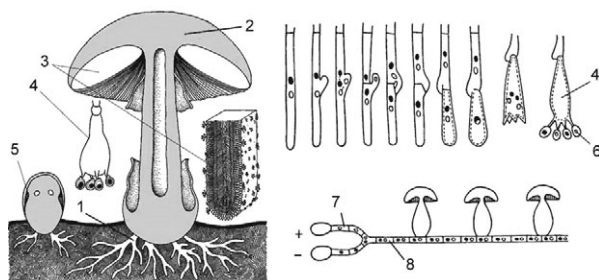


Рис. 32. Размножение шляпочных грибов:

1 — мицелий гриба; 2 — плодовое тело; 3 — пластинки с гименофором; 4 — базидия; 5 — молодое плодовое тело гриба, покрытое покрывальцем; 6 — базидиоспоры; 7 — одноядерный мицелий; 8 — дикарионический мицелий

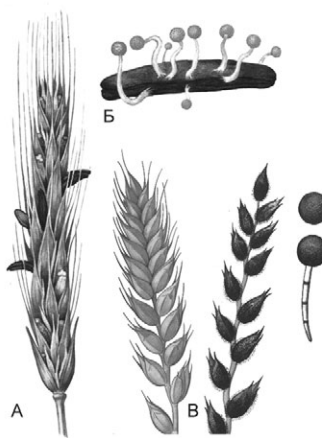


Рис. 33. Грибы-паразиты:

А — спорынья; Б — проросший рожок; В — нормальный колос и колос, пораженный головней.

го размножения — прорастают в первичный одноядерный мицелий. Но для образования плодовых тел необходимо, чтобы встретились два первичных мицелия (соматогамия) и образовались клетки с двумя ядрами. Причем сливаются только протопласты клеток, а ядра образуют пары — дикарионы, которые начинают синхронно делиться. В результате образуется вторичный дикарионический мицелий.

Основная масса шляпочных грибов — сапротрофы, но встречаются и паразиты (например опенки). Шляпочные грибы часто вступают в симбиотические отношения с корнями высших растений, особенно древесных, образуя микоризу — грибокорень. Грибница при этом оплетает корни деревьев, грибы получают от растений органические вещества, растения — воду и минеральные соли. Для многих грибов такой симбиоз обязателен, так как их грибница может развиваться и без участия корней дерева, но плодовые тела в этом случае не образуются.

Около 200 форм грибов съедобны. Наиболее известны белый гриб, подосиновик, подберезовик, масленок, шампиньон, вешенка, рыжик, груздь и другие. Среди несъедобных грибов есть и ядовитые. Наиболее опасны бледная поганка, красный мухомор, мухомор вонючий.

Грибы-паразиты растений. Большое количество болезней растений возникает в результате их поражения разнообразными грибами-паразитами. Споры грибов, образующиеся в огромных количествах, распространяются водой и воздушными потоками и проникают в тело растения через повреждения покровов. Вместе с тем, многие грибы способны активно внедряться в растения. Головневые грибы и ржавчинные грибы относятся к классу Базидиомицеты. *Головневые грибы* — злостные паразиты злаков (рис. 33). Головневые грибы поражают цветы и соцветия злаков. При поражении головней вместо зерна получается черная пыль, представляющая собой споры гриба. Колосья становятся похожими на обугленные головешки. Заражение некоторыми видами происходит на стадии цветения злаков, когда споры с пораженного растения попадают на рыльца пестиков здоровых растений. Они прорастают, гифы гриба проникают в зародыш семени, и образуется зерновка, внешне здоровая. На следующий год к моменту цветения начинается спороношение гриба, цветки не образуются, и соцветие приобретает вид обугленного.

Спорынья относится к классу Аскомицеты. Легко обнаруживается осенью: на колосьях среди зерновок хорошо заметны черно-фиолетовые рожки — склероции, выступающие из колоса. Они состоят из плотно переплетенных гифов. Это стадия покоя гриба. В период созревания ржи они опадают на землю и

зимуют под снегом. Весной на них образуются шаровидные головки красноватого цвета на длинных ножках. По периферии головки расположено множество плодовых тел — перитециев, напоминающих кувшинчики, здесь и находятся сумки, аски с аскоспорами. Созревание спор происходит во время цветения ржи. Созревшие споры попадают на рыльце пестика ржи и прорастают, образуя мицелий. Гифы мицелия внедряются в завязь и разрушают ее. На концах грибных нитей образуются в огромном количестве округлые конидиоспоры. При этом нити гриба выделяют сладкую жидкость — медвяную росу, привлекающую насекомых, в первую очередь мух.

Перелетая с одного колоса на другой, насекомые разносят споры гриба на незараженные колосья. Конидии, попав на завязь, образуют грибницу, которая к осени уплотняется, наружные слои ее окрашиваются, и вместо зерновки в колосе формируются рожки. Рожки спорыньи содержат ядовитые алкалоиды, которые, попадая в организм человека, вызывают отравление (иногда со смертельным исходом), называемое эрготизм. Алкалоиды спорыньи вызывают сильные судороги («злые корчи»), спазмы кровеносных сосудов настолько сильные, что ткани отмирают, и начинается гангрена — «антонов огонь». Один из алкалоидов спорыньи — близкий химический аналог наркотика ЛСД, сильнейший галлюциноген. Некоторые из алкалоидов спорыньи применяются в медицине.

Грибы-трутовики относятся к базидиомицетам. Гименофор трубчатый, ежегодно нарастает снизу. Трутовики поражают многие листовые породы. Спора трутовика, попав на ранку в дереве, прорастает в грибницу и разрушает древесину. Через несколько лет образуются многолетние копытообразные плодовые тела. Трутовики выделяют ферменты, разрушающие древесину и превращающие ее в труху. Даже после гибели дерева гриб продолжает жить на мертвом субстрате (как сапротроф), ежегодно производя большое количество спор и заражая здоровые деревья. Поэтому погибшие деревья и плодовые тела трутовиков рекомендуется удалять из леса.

Грибы играют большую роль в круговороте веществ в природе, являясь редуцентами остатков растительного происхождения. Участвуют в процессах почвообразования. Грибы улучшают условия питания растений (образуя микоризу с корнями высших растений). Велика и отрицательная роль грибов. Они вызывают различные заболевания, паразитируя на растениях, животных и человеке, портят продукты питания. Дереворазрушающие грибы наносят большой ущерб лесному хозяйству, уничтожают большое количество заготовленной древесины, разрушают деревянные постройки, деревянные части строений. Важна их роль и в хозяйственной деятельности человека. Они используются в хлебопекарной, пивоваренной, молочной и винодельной промышленности для производства вина, спирта, пива, кваса, кефира. Шляпочные грибы имеют пищевое значение, так как содержат в большом количестве белки, жиры, углеводы, витамины, ценные соли и ароматические вещества. Используются для получения антибиотиков (пенициллин), гиббереллина — ростового вещества, препаратов для уничтожения вредных насекомых. Дрожжи используются как лечебный продукт, так как богаты витаминами.

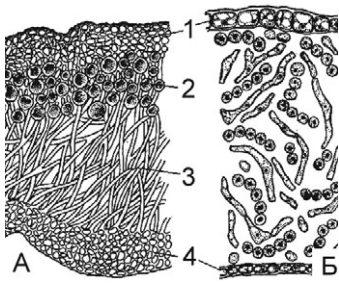


Рис. 34. Слоевище лишайника:

А — гетеромерное слоевище; Б — гомеомерное слоевище (1 — верхний корковый слой; 2 — слой водорослей; 3 — сердцевинный слой из гиф; 4 — нижний корковый слой)

янным, но не совсем равноправным — ведущую роль в симбиозе играет гриб.

У низкоорганизованных лишайников некоторые гифы гриба проникают внутрь водорослей и используют их содержимое, у высокоорганизованных гифы образуют особые структуры, которые не проникают, а плотно прижимаются к оболочке клетки водоросли и, поглощая необходимые вещества, не так сильно мешают жизнедеятельности фикобионта. Тело лишайника — слоевище (таллом), не дифференцировано на органы. Основу слоевища составляют переплетения гиф гриба, среди которых располагаются водоросли. Различаются два основных типа строения слоевища лишайников — гомеомерное и гетеромерное слоевища (рис. 34). В гомеомерном лишайнике клетки водорослей более или менее равномерно распределены по всей толще слоевища, в гетеромерном гифы гриба с верхней и нижней стороны образуют плотное сплетение — верхний и нижний корковый слой, между которыми имеется сердцевина из рыхло расположенных гиф и слой водорослей.

По форме различают накипные, листоватые и кустистые лишайники. Накипные лишайники расположены на поверхности субстрата в виде накипи, корочки. Субстратом для них служат кора деревьев и кустарников, различные горные породы. Выделяя лишайниковые кислоты, они разрушают поверхность скальной породы, подготавливая почву для заселения этой поверхности листоватыми и кустистыми лишайниками, мхами и затем цветковыми растениями. Они являются пионерами растительных сообществ. Листоватые лишайники имеют тело в виде листовидных пластинок, прикрепленных к почве или деревьям при помощи пучков гиф (пармелия, ксантория). Кустистые лишайники имеют вид более или менее разветвленных кустиков, высотой до 12–15 см. Самые известные из кустистых лишайников — ягель, или олений мох, и уснея. Ягелем называют три вида из рода кладония — кладония лесная, кладония альпийская, кладония оленья. Уснея, лишайник-бородач, имеет слоевище в виде борода, тонкие нити которой в несколько десятков сантиметров свисают с деревьев.

Отдел Лишайники включает в себя около 20 000 видов. Лишайники представляют собой симбиотические организмы, в состав которых входят микобионты — грибы (чаще аскомицеты, реже — базидиомицеты) и фикобионты — фотоавтотрофные организмы: водоросли (зеленые) или цианобактерии. Микобионты обеспечивают фототрофный компонент водой и минеральными солями, создают микроклимат для нормального существования, а фикобионт синтезирует органические вещества не только для себя, но и для гриба. Между симбионтами возникает такая тесная взаимосвязь, что в результате формируется морфологически и физиологически целостный организм. Такое сосуществование гриба и водоросли является постоянным, но не совсем равноправным — ведущую роль в симбиозе играет гриб.

Гриб является гетеротрофным компонентом, а водоросль — автотрофным. Водоросли создают органическое вещество, которое использует и сама водоросль, и гриб. Грибы защищают водоросли от высыхания и действия крайних температур и снабжают их водой и минеральными солями. Взаимоотношения гриба и водоросли достаточно сложны. Гриб может питаться сапротрофно отмершими водорослями и продуктами их обмена или как паразит, проникая внутрь клетки и поглощая ее содержимое. Поэтому партнерство в лишайнике является скорее не симбиозом, а контролируемым паразитизмом гриба на водоросли. Лишайники способны поглощать воду как из субстрата, так и из воздуха всем талломом, светолюбивы, нетребовательны к субстрату. Большинство лишайников не выдерживают даже малейшего загрязнения воздуха, их можно использовать для общей оценки степени загрязненности окружающей среды. На этом основано одно из направлений индикационной экологии — лишайоиндикация. Растут лишайники крайне медленно, особенно накипные — до 1 мм в год. Прирост за год у листоватых — 1–8 мм, у кустистых — 1–35 мм. Размножение лишайников как половое, так и бесполое. Половое размножение осуществляется за счет грибного компонента, который образует плодовые тела (например, апотеции, перитеции), в которых образуются сумки со спорами. Прорастающие споры должны встретить соответствующую водоросль, только в этом случае сформируется новый лишайник. Клетки водорослей могут размножаться только вегетативно. В основном лишайники размножаются бесполом путем, частями таллома или специальными образованиями — соредиями или изидиями. Соредии — специальные образования, состоящие из гиф гриба, оплетающих клетки водорослей. Они образуются внутри слоевища и освобождаются в результате разрыва коркового слоя. Изидии — выросты слоевища, формирующиеся на поверхности лишайника и содержащие под корковым слоем группу водорослей.

Лишайники могут существовать в самых неблагоприятных условиях. Они поселяются в самых бесплодных местах, где не способны существовать другие организмы. Поскольку лишайники очень неприхотливы, они встречаются на скалах среди вечных льдов и снегов в высокогорьях, во внутренних районах Антарктиды, на безжизненных арктических островах, в бесплодных пустынях, на совершенно голых вулканических образованиях. Вместе с тем, они хорошо себя чувствуют и во влажном тропическом лесу. Являясь первыми поселенцами незаселенных пространств, лишайники играют существенную роль в почвообразовательном процессе, постепенно разрушая горные породы и подготавливая условия для заселения данной территории высшими растениями. На обширных территориях Арктики лишайники являются основным кормом для северных оленей (ягель). Лишайники играют немалую роль и в жизни человека. Благодаря наличию лишайниковых кислот многие из них обладают выраженным бактерицидным действием. В парфюмерии лишайники используются как фиксаторы запаха духов, для получения лакмуса. Есть лишайники (лишайниковая манна), которые можно использовать в пищу. Лишайники не являются паразитами, но их присутствие на стволах деревьев нарушает газообмен и создает условия для размножения насекомых-вредителей. Поэтому с ветвей и стволов плодовых деревьев лишайники следует счищать.

2. ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ

2.1. Подцарство Простейшие

Общая характеристика животных. Царство Животные делят на подцарство Простейшие (Одноклеточные) и подцарство Многоклеточные. Основой строения всех животных является клетка, состоящая из оболочки, цитоплазмы и ядра. Жидкая часть цитоплазмы, гиалоплазма, содержит органоиды, выполняющие определенные функции (митохондрии, рибосомы, эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, центриоли и др.). У одноклеточных животных клетка является целым организмом, у многоклеточных происходит специализация клеток, появляются ткани, органы, системы органов. В последнее время животных подцарства Простейшие разделяют на 7 типов, подцарства Многоклеточные — на 20 типов. В отличие от растений большинство животных активно передвигается, большинство многоклеточных животных имеют нервную систему.

Для животных характерен голозойный и гетеротрофный тип питания, то есть использование готовых органических веществ, которые захватываются внутрь тела, а не поглощаются осмотическим путем. Но среди одноклеточных животных есть организмы со смешанным, миксотрофным типом питания: на свету они способны с помощью фотосинтеза образовывать органические вещества, используя углерод неорганических соединений (автотрофное питание), могут питаться и готовыми органическими веществами. Подавляющее большинство животных — аэробные организмы, которым необходим кислород для процессов окисления, но есть организмы, которые получают энергию путем брожения, кислород им не нужен, это анаэробные животные. В результате жизнедеятельности в организмах образуются вещества, для организма ненужные. Выведение таких веществ происходит с помощью многих систем органов — дыхательной, пищеварительной, через покровы, но, кроме того, формируется специальная, выделительная система, которая отвечает за выведение продуктов метаболизма (обмена веществ).

У животных существует два типа размножения — половое и бесполое. При различных формах бесполого размножения происходит быстрое увеличение численности популяции, но дочерние особи генетически не отличаются (или редко отличаются) от материнского организма. При половом размножении каждый дочерний организм имеет уникальный генотип, попадает под контроль естественного отбора, при этом выживают особи с наиболее удачными генотипами для конкретных условий существования. Это помогает приспособиться к изменяющимся условиям среды.

Известно около 1,5 млн. видов животных, изучением многообразия животных занимается наука систематика. Главная задача систематики — распределение видов по таксонам на основе единства происхождения и сходства строения, то есть их классификация. В основе классификации — вид, родственные виды объединяются в роды, родственные роды — в семейства, семейства в отряды, отряды в классы, классы в типы, типы в подцарства, подцарства в царство.

Первые живые организмы появились на Земле 3,5–4 млрд. лет назад. Эукариоты — около 2 млрд. лет назад. Основные этапы эволюции животных можно представить следующим образом: первыми были простейшие, затем незеленые колониальные жгутиконосцы дали начало низшим многоклеточным, к которым относятся пластинчатые и губки. От низших многоклеточных произошли высшие многоклеточные животные с радиальной и двусторонней симметрией. Двухслойное строение тела сменяется трехслойным, паренхима между внутренними органами заменяется первичной, а затем вторичной полостью тела. Вторичнополостные развивались в нескольких направлениях, главные из которых привели к появлению трохофорных животных с первичным ртом и вторичноротых животных — иглокожих, полухордовых и хордовых. Среди хордовых наиболее сложное строение у позвоночных животных, особенно у теплокровных — птиц и млекопитающих.

Подцарство Простейшие. К этому подцарству относятся одноклеточные животные, каждой особи присущи все основные жизненные функции: обмен веществ, раздражимость, движение, размножение. Есть и колониальные виды. Среда обитания: морские и пресные водоемы, почва, организмы растений, животных и человека. Клетка простейших является самостоятельным организмом, имеющим одно или несколько ядер. В цитоплазме находятся как органоиды, характерные для клеток многоклеточных животных (митохондрии, рибосомы, комплекс Гольджи и др.), так и органоиды, свойственные только этой группе животных (стигмы, трихоцисты, аксостиль и другие органоиды). Цитоплазма ограничена наружной мембраной, которая может образовывать пелликулу (эластичная и прочная клеточная стенка). Наружный слой цитоплазмы обычно более светлый и плотный — эктоплазма, внутренний — эндоплазма, содержащая различные включения. У некоторых простейших над мембраной имеется раковинка.

Питание гетеротрофное: у одних пища может поступать в любом месте тела, у других она поступает через специализированные органоиды: клеточный рот, клеточную глотку. Пищеварение внутриклеточное с помощью пищеварительной вакуоли. Непереваренные остатки выделяются или в любом месте тела, или через специальное отверстие — порошицу. Есть миксотрофные организмы, питающиеся на свету с помощью фотосинтеза и имеющие хроматофоры, а при отсутствии света переходящие на гетеротрофный тип питания. Часто эти организмы имеют сократительные вакуоли. Подавляющее большинство простейших — аэробные организмы. Ответная реакция на воздействия внешней среды — раздражимость — проявляется в виде таксисов — движений всего организма, направленных либо в сторону раздражителя, либо от него. Например, эвглена зеленая проявляет положительный фототаксис — движется в сторону света. При наступлении неблагоприятных условий большинство простейших образуют цисты. Инцистирование — способ переживания неблагоприятных условий. Бесполое размножение: или митотическое деление вегетативной особи на две дочерние клетки, или множественное деление, при котором образуется несколько дочерних клеток. Существуют половой процесс — конъюгация (у инфузорий) и половое размножение (у инфузорий, вольвокса, малярийного плазмодия).

Тип Корнежгутиковые. Одни виды образуют пелликулу, другие секретируют раковинки или скелетные образования; есть организмы, не имеющие постоянной формы тела. Органоиды движения — ложноножки или жгутики, или то и другое одновременно. Ядер от одного до нескольких. Некоторые виды способны к фотосинтезу. Размножение бесполое, у некоторых — половое (фораминиферы, вольвокс). Есть колониальные формы (вольвокс, гониум, эвдорина). Среди представителей типа имеются паразиты животных, растений и человека.

Класс Корненожки, или Саркодовые. Форма тела непостоянная, некоторые виды образуют раковинки. Органоиды движения и захвата пищи — ложноножки. У большинства видов одно ядро. В цитоплазме различают два слоя — эктоплазму (светлый наружный слой) и эндоплазму (внутренний зернистый слой). Захват пищи происходит с помощью ложноножек. Выделение непереваренных остатков происходит в любом участке клетки. При наступлении неблагоприятных условий способны к инцистированию. Большинство видов размножается бесполом способом (митотическое деление клетки). Представители — амeba обыкновенная, амeba дизентерийная, раковинные амебы. Среди животных этого класса имеются виды, паразитирующие в организме человека и животных.

Амeba протей — одна из самых крупных свободноживущих амев (до 0,5 мм), обитает в пресных водоемах. Имеет длинные ложноножки, одно ядро, оформленного клеточного рта и порошицы нет. Передвигается с помощью движения цитоплазмы в определенном направлении. Происходит образование ложноножек, с их помощью захватывается пища. Этот процесс захвата твердых пищевых частиц называется фагоцитозом. Вокруг захваченной пищевой частицы образуется пищеварительная вакуоль, в которую поступают ферменты. Кроме пищеварительной вакуоли образуется сократительная вакуоль, которая удаляет излишки воды из организма амевы. Осмотическое давление внутри амевы выше, чем осмотическое давление пресной воды, поэтому вода постоянно поступает в амebu. Для удаления избытка воды и существует сократительная вакуоль. У паразитических и морских видов, среда обитания которых имеет осмотическое давление такое же, как и внутри простейших, сократительные вакуоли отсутствуют. Амeba размножается путем митотического деления пополам. При неблагоприятных условиях она способна к инцистированию, цисты вместе с пылью переносятся на большие расстояния. Ряд амев обитает в кишечнике человека, например, кишечная амeba и дизентерийная амeba. Дизентерийная амeba может жить в кишечнике, не причиняя вреда хозяину, такое явление называется носительством. Но иногда дизентерийные амебы проникают под слизистую кишечника, вызывают его изъязвление. В результате развивается амebная дизентерия — расстройство кишечника с кровавыми выделениями, кишечные боли (колиты). Распространение дизентерийных амев происходит с помощью цист, переносчиками могут быть мухи.

Класс Растительные жгутиконосцы. Форма тела постоянная, имеется пелликула. Ядро обычно одно, но есть двуядерные виды, например лямблия, и многоядерные, например опалина. Органоиды движения — один или несколько жгутиков. Представителей делят на два подкласса: Растительные жгутиконосцы и Животные жгутиконосцы. Растительные жгутиконосцы способны к смешан-

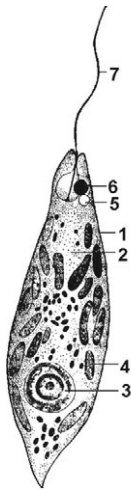


Рис. 35.
Строение эвглены:

1 — пелликула; 2 — запасные питательные вещества; 3 — ядро; 4 — хроматофоры; 5 — сократительная вакуоль; 6 — стигма; 7 — жгутик

ному (миксотрофному) питанию. К ним относится эвглена зеленая, вольвокс, эвдорины, пандорины. Имеют одно ядро. Бесполое размножение происходит с помощью продольного митотического деления клетки, половое размножение осуществляется с образованием и слиянием гамет (у вольвокса).

Эвглена зеленая обитает в пресных водоемах. Имеет один жгутик, одно ядро, постоянную форму тела вследствие наличия пелликулы (рис. 35). В передней части клетки расположены стигма (органويد световосприятости) и сократительная вакуоль, в цитоплазме — около двадцати хроматофоров. Эвгленам свойствен миксотрофный способ питания. В цитоплазме накапливаются зерна запасных питательных веществ. В передней части тела имеется глотка. Размножение — только бесполое, продольным митотическим делением. Вольвокс — колония жгутиковых животных, имеющая шаровидную форму размером около 3 мм. Клетки колонии называются зооидами, число зооидов может достигать 60 тыс. Они располагаются по периферии колонии и связаны друг с другом цитоплазматическими мостиками. Центральная часть колонии заполнена студенистым веществом, образующимся в результате ослизнения клеточных стенок.

Среди клеток имеется специализация: они могут быть вегетативными и генеративными. Генеративные зооиды связаны с воспроизведением. Весной генеративные зооиды погружаются внутрь колонии и там митотически делятся, образуя дочерние колонии. Затем материнская колония разрушается, а дочерние колонии начинают самостоятельное существование. Осенью из генеративных зооидов образуются макрогаметы и микрогаметы. Происходит копуляция гамет, зигота зимует, делится мейотически, и гаплоидные зооиды образуют новую колонию.

Класс Животные жгутиконосцы. У Животных жгутиконосцев питание осуществляется путем захвата твердых частиц. Среди них имеются как сапротрофные, так и паразитические организмы. Сапротрофные организмы — это бесцветные жгутиковые, питающиеся продуктами распада органических веществ. Некоторые свободноживущие жгутиковые простейшие питаются бактериями, одноклеточными водорослями, простейшими.

К паразитическим Животным жгутиконосцам относятся, например, лейшмании и трипаносомы. Эти животные вызывают болезни, которые относятся к категории трансмиссивных. Трансмиссивные болезни — заболевания, возбудитель которых передается через укусы кровососущего насекомого или клеща. Некоторые виды лейшманий вызывают кожный лейшманиоз («пендинскую язву»), переносчиком возбудителей являются москиты, источником инвазии — дикие грызуны или больные люди. Трипаносомы вызывают «сонную болезнь», на начальных этапах паразитируют в крови больного, затем переходят в спинномозговую жидкость, вызывают сонливость, затем наступает смерть больного от

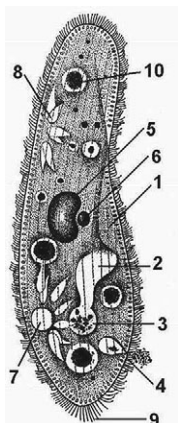


Рис. 36.

Строение инфузории туфельки:

1 — цитостом; 2 — клеточная глотка; 3 — пищеварительная вакуоль; 4 — порошица; 5 — большое ядро (вегетативное); 6 — малое ядро (генеративное); 7 — сократительная вакуоль; 8 — приводящие каналы сократительной вакуоли; 9 — реснички; 10 — пищеварительная вакуоль

месе происходит разрушение пелликулы, и образуется цитоплазматический мостик, соединяющий обе инфузории. Затем макронуклеусы разрушаются, микронуклеусы претерпевают мейотическое деление, образуются четыре гаплоидных ядра.

Три ядра разрушаются, четвертое делится митотически. В это время в каждой инфузории по два гаплоидных ядра, женское (стационарное) ядро остается на месте, мужское мигрирует по цитоплазматическому мостику в другую инфузорию. После этого происходит слияние мужских и женских ядер. Конъюгация продолжается несколько часов, затем инфузории расходятся. В каждом из экс-конъюгантов диплоидное ядро претерпевает ряд митотических делений, происходит деление самих экс-конъюгантов, в результате образуются 8 инфу-

истощения. Переносчиком возбудителя болезни являются мухи цеце, источником инвазии — копытные животные и больные люди. В настоящее время заболевание лечится.

Тип Инфузории, или Ресничные. К типу относятся более 7 тыс. видов наиболее высокоорганизованных простейших, особенности строения рассмотрим на примере инфузории туфельки (рис. 36). Форма тела постоянная благодаря эластичной и прочной пелликуле. Активно передвигается с помощью ресничек. Другой важный признак — наличие двух качественно различных ядер: крупного полиплоидного вегетативного ядра — макронуклеуса и мелкого диплоидного генеративного ядра — микронуклеуса. В эктоплазме многих инфузорий находятся особые защитные приспособления — трихоцисты. При раздражении животного они выстреливают длинную упругую нить, парализующую добычу.

Питание. Захват пищи осуществляется с помощью клеточного рта и клеточной глотки, куда пищевые частицы направляются с помощью биения ресничек. Глотка открывается непосредственно в эндоплазму. Непереваренные остатки выбрасываются через порошицу. Дыхание происходит через всю поверхность тела.

Избыток воды удаляется с помощью двух сократительных вакуолей с приводящими канальцами, их содержимое поочередно изливается через выделительные поры. При неблагоприятных условиях способны к инцистированию.

Бесполое размножение — поперечное деление, при котором микронуклеус делится митотически, а макронуклеус — с помощью амитоза. Бесполое размножение чередуется с половым процессом — конъюгацией и половым размножением. Следует помнить, что половое размножение сопровождается увеличением числа особей.

Конъюгация и половое размножение инфузорий туфелек происходят при неблагоприятных условиях. Две инфузории соединяются друг с другом окологротовыми областями, в этом месте происходит разрушение пелликулы, и образуется цитоплазматический мостик, соединяющий обе инфузории. Затем макронуклеусы разрушаются, микронуклеусы претерпевают мейотическое деление, образуются четыре гаплоидных ядра.

зорий, в каждой из которых один полиплоидный макронуклеус и один диплоидный микронуклеус. Таким образом, в конъюгации принимали участие две особи, размножение закончилось образованием восьми особей. У человека в толстом кишечнике может паразитировать инфузория балантидий, которая вызывает тяжелое заболевание — балантидиаз. Заболевание проявляется в колитах (болях в кишечнике), кровавом стуле, лихорадочном состоянии. Основным источником заражения являются свиньи, зараженные балантидиями. Заражение происходит на стадии цист.

Тип Апикомплексы (Споровики). К типу относятся исключительно паразитические простейшие. В связи с паразитическим образом жизни происходит упрощение организации (исчезновение органоидов захвата и приема пищи, пищеварительных и сократительных вакуолей). Происходит усложнение жизненного цикла — смена хозяев, чередование бесполого и полового размножения. Представитель типа — малярийный плазмодий. Малярийный плазмодий вызывает у человека заболевание малярией. Заражение происходит через укусы малярийным комаром (рода *Anopheles*), который содержит возбудителя на стадии спорозитов (рис. 37).

Спорозиты — тонкие, червеобразные клетки, с током крови попадают в клетки печени, где превращаются в шизонтов, которые размножаются множественным делением — шизогонией. При этом ядро многократно делится, затем из каждой клетки образуется большое количество дочерних клеток. Образовавшиеся мерозоиты выходят из клеток печени и внедряются в эритроциты. Здесь они питаются, затем вновь происходит шизогония. Таким образом, различают две формы шизогонии: в клетках печени — тканевая и в эритроцитах — эритроцитарная.

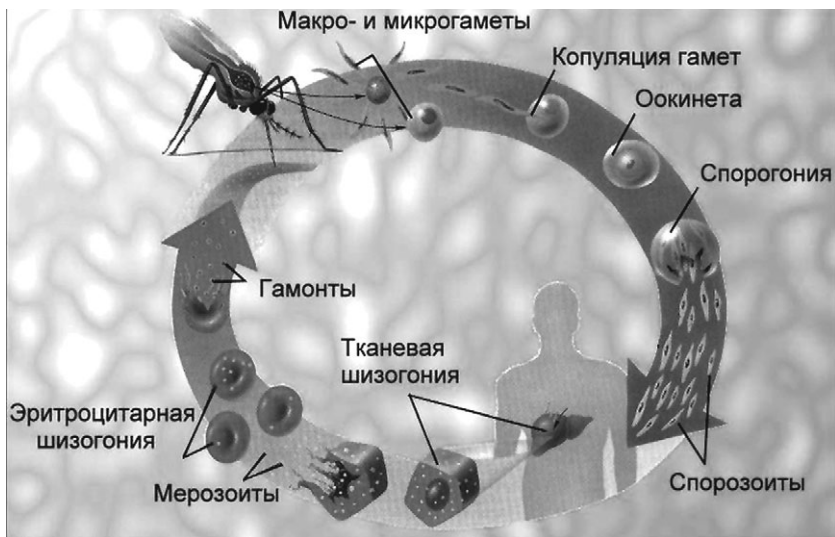


Рис. 37. Жизненный цикл малярийного плазмодия

В результате эритроцитарной шизогонии образуются 10—20 мерозоитов, которые разрушают эритроцит, выходят в кровь и заражают следующие эритроциты. Цикличность приступов малярии обусловлена цикличностью выходов мерозоитов и продуктов их метаболизма из эритроцитов в плазму крови. После нескольких циклов шизогонии в эритроцитах образуются гамонты, которые в организме комара превратятся в макрогаметы и микрогаметы. Когда гамонты попадают в желудок комара, они превращаются в гаметы, происходит копуляция, слияние гамет. Зигота подвижна и называется оокинета. Оокинета мигрирует через стенку желудка комара и превращается в ооцисту. Ядро ооцисты многократно делится, и ооциста распадается на огромное количество спорозоитов — до 10 000. Этот процесс называется спорогония. Спорозоиты мигрируют в слюнные железы комара. Мейоз происходит после образования зиготы, спорозоиты гаплоидны. Таким образом, в жизненном цикле малярийного плазмодия человек является промежуточным хозяином (тканевая шизогония, эритроцитарная шизогония, начало гаметогонии), а малярийный комар — окончательным (завершение гаметогонии, оплодотворение и спорогония).

2.2. Подцарство Многоклеточные, тип Кишечнополостные

Общая характеристика типа. К кишечнополостным животным относятся более 9 тыс. видов, ведущих исключительно водный образ жизни. Представителей типа делят на три класса: класс Гидрозои, класс Сцифоидные медузы и класс Коралловые полипы. Среди них встречаются свободно плавающие и сидячие животные. Кишечнополостные — двуслойные животные, в большинстве своем имеющие лучевую симметрию. Наружный слой клеток называется эктодерма, внутренний слой — энтодерма. Полость тела, открывающаяся наружу одним ротовым отверстием, называется гастральной. Между эктодермой и энтодермой находится или тонкая базальная мембрана, или мезоглея — студенистый неклеточный слой. В эктодерме произошла дифференциация клеток на эпителиально-мускульные, стрекательные, промежуточные (интерстициальные), нервные и железистые. Наличие стрекательных клеток — характернейшая черта типа Кишечнополостные. Энтодерма подразделяется на эпителиально-мускульные и железистые клетки. В небольшом количестве имеются нервные клетки, которые своими отростками соединяются в диффузную нервную систему. Морфологически кишечнополостных делят на полипов — сидячие формы и медуз.

Пищеварение происходит в гастральной полости, становится полостным, но сохраняется и внутриклеточное пищеварение, так как клетки энтодермы имеют жгутики и способны к фагоцитозу. Непереваренные остатки пищи удаляются из организма через ротовое отверстие. Железистые клетки секретируют в гастральную полость пищеварительные ферменты. Дыхание всей поверхностью тела. Бесполое размножение — почкование. Половое размножение происходит обычно осенью. Для многих кишечнополостных характерно чередование поколений. У одного поколения размножение бесполое, у другого половое. Полипы

размножаются почкованием и могут давать 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.

Класс Гидроидные полипы. Представители этого класса имеют наиболее простое строение по сравнению с другими кишечнополостными. Биологические особенности животных этого класса рассмотрим на примере пресноводного полипа гидры (греч. *Polipus* — многоногий). Тело гидры (рис. 38) около 1 см, нижняя его часть — подошва — служит для прикрепления к субстрату, на противоположной стороне находится ротовой конус, вокруг которого располагается 6—12 щупалец. В эктодерме имеются эпителиально-мускульные клетки, в основании которых находятся мускульные волокна, расположенные вдоль оси тела.

При их сокращении тело гидры укорачивается. В эктодерме присутствуют стрекательные клетки, имеющие чувствительный волосок — книдоциль, внутри клетки находится стрекательная капсула, в которой расположена стрекательная нить. На конце стрекательной нити находятся обращенные назад шипики. При прикосновении к чувствительному волоску нить выбрасывается. Одни нити предназначены для того, чтобы парализовать добычу, другие закручиваются вокруг выступов на теле жертвы, третьи приклеиваются к ее поверхности. Промежуточные клетки способны превращаться в клетки других типов и отвечают за регенерацию. Нервные клетки расположены на базальной мембране и имеют звездчатое строение из-за своих длинных отростков. С их помощью они соединяются и образуют примитивную нервную систему диффузного типа. Здесь же, в эктодерме, развиваются половые клетки, сперматозоиды образуются ближе к ротовому полюсу, яйцеклетки — ближе к подошве. Некоторые виды гидр раздельнополы, но есть и гермафродитные виды. Клетки энтодермы

выстилают гастральную полость. Эпителиально-мускульные клетки в своем основании имеют мускульное волокно, расположенное поперечно относительно оси тела, при их сокращении тело гидры становится узким. На противоположном конце клеток, обращенном в гастральную полость, расположены от 1 до 3 жгутиков, поверхность способна

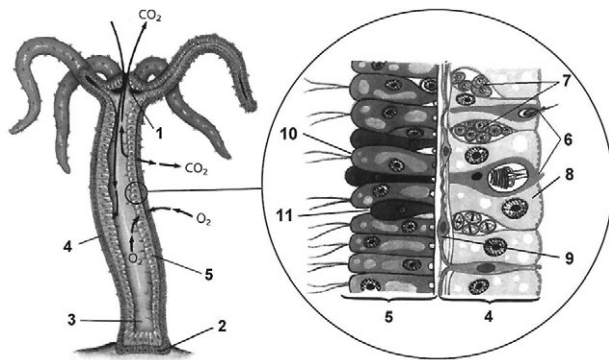


Рис. 38. Строение гидры:

1 — ротовое отверстие; 2 — подошва; 3 — кишечная полость; 4 — эктодерма; 5 — энтодерма; 6 — стрекательные клетки; 7 — промежуточные клетки; 8 — эпителиально-мускульные клетки эктодермы; 9 — нервные клетки; 10 — эпителиально-мускульные клетки энтодермы; 11 — железистые клетки

образовывать ложноножки и захватывать пищевые частицы. Кроме эпителиально-мышечных имеются железистые клетки, секретирующие пищеварительные ферменты в гастральную полость.

Гидра питается мелкими животными, которых парализует и обездвиживает с помощью стрекательных клеток и направляет в гастральную полость. Там происходит кишечнополостное и внутриклеточное пищеварение, непереваренные остатки выводятся через ротовое отверстие. Продукты обмена веществ так же выводятся в гастральную полость. Весной и летом гидры размножаются с помощью почкования, когда на ее теле, обычно ближе к середине, формируются почки, на конце которых прорываются ротовые отверстия и образуются щупальца. Через некоторое время молодые гидры отделяются от материнского организма и начинают вести самостоятельную жизнь. Осенью образуются половые клетки, происходит оплодотворение, оплодотворенное яйцо покрывается плотными оболочками. Гидра погибает, а из яйца весной развивается новая гидра. В яйце происходит дробление и гастрюляция, затем молодая гидра выходит из яйцевых оболочек.

Класс Сцифоидные медузы. Эти медузы значительно крупнее гидромедуз, цианея, например, может достигать 2 м в диаметре и 30 м по длине щупалец. Тело имеет эктодерму и энтодерму, между которыми находится студенистый слой — мезоглея, содержащий до 98% воды. Медузы имеют вид колокола. В центре, с вогнутой стороны тела находится ротовое отверстие, окруженное щупальцами и открывающееся в гастральную полость. По краю зонтика находятся многочисленные щупальца, некоторые из них видоизменены и образуют краевые тельца, или ропали, и несущие органы чувств.

Каждый ропалий содержит «обонятельную ямку», орган равновесия и стимуляции движения зонтика — статоцист, светочувствительные глазки. Нервная система испытывает усложнение и по периметру, около каждого ропалия, возникают 8 скоплений нервных клеток, ганглиев, первый пример образования значительных нервных узлов. Медузы раздельнополы (рис. 39). Созревшие половые клетки выделяются через рот медузы. Из оплодотворенного яйца образуется типичная планула. Проплавав некоторое время, планула прикрепляется к морскому дну и превращается в одиночный полип — сцифистому. Сцифистома размножается почкованием, через некоторое время сцифистома начинает отпочковывать молодых медуз, которые называются эфиры. Эфиры постепенно превращаются во взрослых медуз, и все повторяется. Все медузы хищники, однако глубоководные виды питаются также погибшими организмами. Интересен способ передвижения — реактивный, за счет сокращений зонтика. Одна из самых распространенных медуз *Aurelia aurita*, она обитает почти во всех морях, кроме Каспийского и Аральского. В Японии и Китае некоторых медуз (аурелий и рапиллем) употребляют в пищу. Для человека опасны такие медузы, как крестовичок, обитающая в южной части Сахалина и Курильских островов, и корнерот, обитающая в теплых водах Черного и Азовского морей. Контакт с ними вызывает поражения кожи и нарушения работы внутренних органов.

Класс Коралловые полипы. Коралловые полипы — морские колониальные, иногда одиночные полипы. Кишечная полость разделена перегородками на каме-

ры. Особенность коралловых полипов — наличие наружного (образованного эктодермой) или внутреннего (образованного мезоглеей) скелета. Отсюда — важнейшая роль коралловых полипов в образовании рифов. Встречаются коралловые полипы, лишенные скелета. Большая часть видов — раздельнополые животные. Размножение бесполое — почкованием, и половое — с метаморфозом, через стадию свободно плавающей личинки — планулы. Чередования поколений нет, поскольку медузоидная стадия отсутствует. К коралловым полипам относятся актинии, мадрепоровые кораллы. Актинии — крупные одиночные полипы, лишенные скелета. Имеют самую разнообразную окраску, часто яркую, за что их называют морскими анемонами. Могут медленно перемещаться на мускулистой подошве. Некоторые виды актиний вступают в симбиоз с раками-отшельниками, рак-отшельник служит для актинии средством передвижения, а актиния своими щупальцами со стрекательными клетками защищает рака от врагов.

Мадрепоровые кораллы — как одиночные, так и колониальные полипы, для которых характерно наличие мощного известкового скелета. Представители этого отряда — основные рифообразователи. Коралловые рифы образуются вследствие жизнедеятельности коралловых полипов, имеющих известковый скелет. Рифообразующие кораллы обитают только в тропических областях Мирового океана, так как нуждаются в высокой и постоянной температуре воды, чувствительны к освещенности, солености воды и ее насыщенности кислородом. Зависимость распределения от освещенности обусловлена симбиозом коралловых полипов с одноклеточными водорослями (зооксантеллами). Рифы бывают трех типов: береговые, барьерные и атоллы. Атолл — коралловый ос-

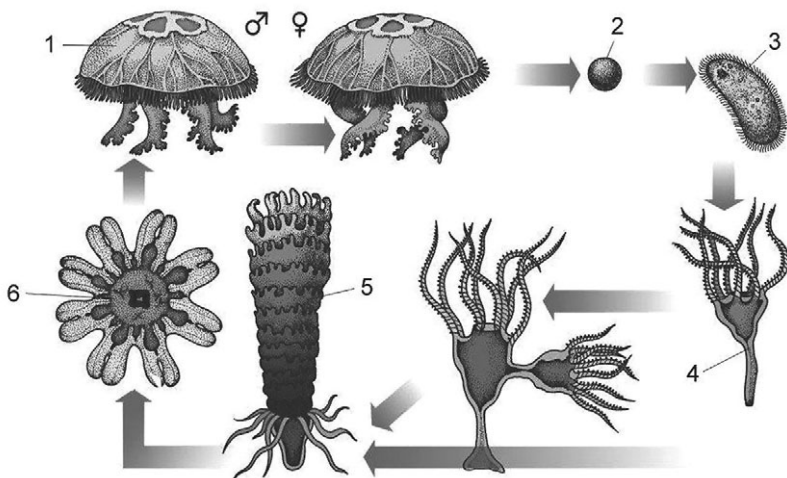


Рис. 39. Цикл развития сцифоидных медуз:

1 — раздельнополые медузы; 2 — оплодотворенное яйцо; 3 — личинка (планула); 4 — сидячий полип сцифистома; 5 — поперечное деление (стробилиция); 6 — отпочковавшаяся эфйра

тров кольцевидной формы. Согласно гипотезе Ч. Дарвина, исходным типом является береговой риф. Барьерные рифы и атоллы образуются в результате постепенного опускания суши.

2.3. Тип Плоские черви

Общая характеристика типа. Тип Плоские черви делится на три класса: класс Ресничные черви, класс Сосальщикообразные и класс Ленточные черви. Описано около 12 500 видов плоских червей. Часть из них живет в морях, пресных водоемах и во влажной почве, но большинство ведут паразитический образ жизни. Многие причиняют значительный вред животноводству, вызывая заболевания, а иногда и гибель скота. Некоторые плоские черви служат причиной серьезных заболеваний людей. Большинство имеет листообразную или лентовидную двусторонне-симметричную форму тела. Покровы. Тело плоских червей защищено однослойным эпителием. У свободноживущих ресничных червей клетки покровов несут многочисленные реснички, у паразитических червей клетки эпителия сливаются, образуя синцитий, причем ядра уходят под базальную мембрану. Такой покров носит название гиподермы, его верхняя безъядерная пластинка называется тегументом. Эпителий и мускулатура формируют кожно-мускульный мешок. Мышцы кожно-мускульного мешка состоят из нескольких слоев мышечных волокон. В наружном слое эти волокна тянутся поперек тела (кольцевые), а во внутреннем они направлены вдоль тела (продольные). Кроме них имеются еще спинно-брюшные и диагональные мышцы. Такое строение мускулатуры позволяет червям совершать сложные движения. Полость тела отсутствует, пространство внутри кожно-мускульного мешка, в котором находятся внутренние органы, заполнено рыхлой массой соединительно-тканых клеток — паренхимой. В промежутках между клетками циркулирует тканевая жидкость. В паренхиме находятся пищеварительные, выделительные и половые органы. Пищеварительная система свойственна не всем плоским червям. У ленточных червей, в связи с паразитическим образом жизни, редуцируется. У других плоских червей пищеварительная система состоит из двух отделов: переднего и среднего. Передний начинается ртом, который ведет в глотку. Из глотки пища переходит в пищевод, а затем в кишечник, ветви которого заканчиваются слепо.

Выделительная система представлена протонефридиями (рис. 40). Среди клеток паренхимы расположены крупные клетки, в которые вдаются пучки длинных ресничек, колеблющихся, как пламя свечи. За счет осмоса в них поступает тканевая жидкость, с помощью ресничек она направляется в каналы, которые соединяются в более крупные протоки. Пока жидкость движется по каналцам,

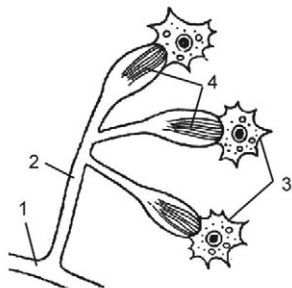


Рис. 40. Схема строения протонефридиев:

1 — главный выделительный канал; 2 — разветвления каналцев; 3 — звездчатые клетки; 4 — мерцательное пламя

происходит реабсорбция — обратное всасывание в эпителий канальцев воды, витаминов, глюкозы. Канальцы открываются наружу выделительными порами. Специальные органы дыхания отсутствуют. Свободноживущие черви и эктопаразиты дышат через покровы, эндопаразиты, живущие в среде бедной кислородом, получают энергию за счет гликолиза. Кровеносная система отсутствует.

Кишечник у подавляющего большинства червей сильно разветвлен, питательные вещества из стенок кишечника диффундируют по тканевой жидкости в клетки органов. Нервная система решетчатого типа, напоминает решетку. Состоит из парного мозгового ганглия и идущих от него нервных стволов, соединенных кольцевыми перемышками. Обычно особого развития достигают два продольных ствола. Органы чувств наиболее хорошо развиты у свободноживущих, у турбеллярий. Некоторые имеют органы равновесия — статоцисты, почти всегда имеются глаза. Есть рецепторы для восприятия механических и химических раздражений. Плоские черви — гермафродиты. Обычно в эту систему, помимо семенников и яичников, входят различные придаточные образования, обеспечивающие процесс оплодотворения, снабжение яйцеклеток необходимыми питательными веществами для развития эмбриона и создания вокруг яйца защитных оболочек. Развитие плоских червей проходит в большинстве случаев с метаморфозом, через ряд личиночных стадий.

Появление первых плоских червей относят к протерозойской эре. В своем происхождении плоские черви связаны с предками примитивных кишечнополостных. Наиболее древняя группа плоских червей — ресничные черви, как и кишечнополостные, произошли, по-видимому, от подвижных многоклеточных предков. Предками сосальщиков были, вероятно, примитивные ресничные черви, ставшие паразитами. Происхождение же ленточных червей ученые связывают с древними сосальщиками, которые паразитировали сначала на жабрах древних рыб, а потом перешли в рот, глотку, а затем в кишечник хозяина. Из 12,5 тыс. видов плоских червей около 10 тыс. ведут паразитический образ жизни. Остальные — обитатели водоемов и почвы. Активное передвижение привело к ряду крупных ароморфозов, которые позволили повысить общий уровень организации животных: 1. Они стали двустороннесимметричными, появляется передняя часть тела, на которой концентрируются нервные клетки, формируются органы чувств. Появляется спинная — дорсальная, брюшная — вентральная и боковые — латеральные стороны тела. 2. Нервная система усложняется, нервные клетки концентрируются и объединяются в нервные узлы и нервные стволы, что обеспечивает более сложное поведение. 3. Формируется третий зародышевый листок — мезодерма, из которого образуются внутренние органы. Появляется мышечная ткань, с помощью которой животные получают возможность быстро передвигаться. 4. Усложняется пищеварительная система, формируется кишечник, обеспечивающий более эффективное пищеварение. 5. Образуется выделительная система, состоящая из специализированных клеток — протонефридиев.

Класс Ресничные черви объединяет более 3 000 видов свободноживущих плоских червей. Живут в морях, пресной воде, влажной почве. Тело покрыто однослойным ресничным эпителием (рис. 41). В эпителии находятся различные кожные железы, разновидностью которых являются рабдитные клетки, содер-

жащие рабдиты — образования в форме палочек, находящиеся в клетках перпендикулярно поверхности. При раздражении они выбрасываются и образуют слизь, которая играет защитную функцию. Эпителий находится на базальной мембране, под которой располагается гладкая мускулатура — кольцевые, диагональные и продольные мышцы. Кроме этого, имеются спинно-брюшные мышцы. Таким образом, ресничные черви передвигаются за счет биения ресничек и благодаря сокращениям кожно-мускульного мешка. Внутри кожно-мускульного мешка находится паренхима, в которой расположены внутренние органы турбеллярий. Рот у типичного представителя — молочной планарии — находится на брюшной стороне, ближе к задней части тела. Планария — хищник, питается мелкими животными, размеры самой планарии — около 2 см. Мускулистая глотка способна высовываться из глоточного кармана и захватывать добычу.

Кишечник сильно разветвлен, что способствует доставке питательных веществ ко всем клеткам тела. Непереваренные остатки выбрасываются через ротовое отверстие. Внутриклеточное пищеварение, наряду с кишечнополостным, имеет большое значение в усвоении питательных веществ. Выделительная система протонефридиального типа. С помощью протонефридиев жидкость из паренхимы направляется в каналы, открывающиеся выделительными порами наружу. Реабсорбция в каналах сохраняет вещества, необходимые для организма планарии. Нервная система представлена двойным ганглием на передней части тела и отходящими от него парными нервными стволами. Мозговой ганглий является примитивным мозгом планарии. Из органов чувств следует отметить глаза, которые имеются у большинства ресничных червей. Ресничные черви — гермафродиты, мужские половые органы, семенники, находятся в паренхиме, по семяпроводам сперматозоиды попадают в семяизвергательный канал совокупительного органа, который находится в половой клоаке. Кроме мужских органов они имеют и яичники (их два у молочной планарии), яйца по яйцеводам попадают в половую клоаку. Оплодотворенные яйцеклетки окружаются яйцевыми оболочками, и образуются яйца, из которых у пресноводных планарий выйдут молодые планарии. Некоторые способны к бесполому размножению путем поперечного деления — фрагментации.

Класс Сосальщикои. Этот класс объединяет более 4 000 видов паразитических червей. Форма тела листовидная. Имеются две присоски — брюшная и ротовая. Брюшная присоска необходима только для фиксации, ротовая — для

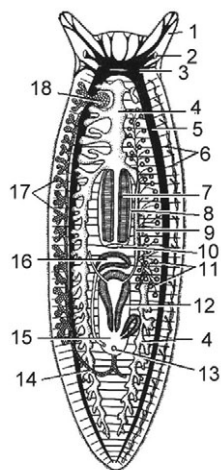


Рис. 41. Строение планарии:

1 — щупальцевидные выросты; 2 — глаза; 3 — мозговой ганглий; 4 — ветви кишечника; 5 — продольный нервный ствол; 6 — поперечные нервные перемиčky; 7 — глотка; 8 — глоточный карман; 9 — семяпровод; 10 — ротовое отверстие; 11 — семенники; 12 — совокупительный орган; 13 — половое отверстие; 14 — яйцевод; 15 — половая клоака; 16 — копулятивная сумка; 17 — желточники; 18 — яичник

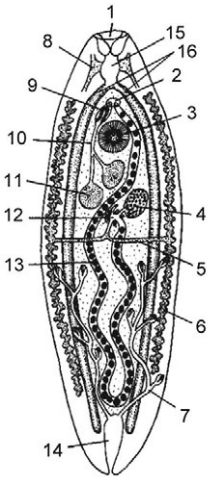


Рис. 42.
Строение сосальщика:

1 — ротовая присоска; 2 — половое отверстие; 3 — брюшная присоска; 4 — яичник; 5 — желточный проток; 6 — желточник; 7 — протонефридий; 8 — мозговой ганглий; 9 — пенис; 10 — семяизвергательный канал; 11 — семенник; 12 — скорлуповая железа; 13 — матка; 14 — мочевой пузырь; 15 — глотка; 16 — ветви кишечника

питания. Размеры печеночного сосальщика (*Fasciola hepatica*) около 2 см. Кожно-мускульный мешок сосальщиков построен по такому же плану, что и у ресничных червей. Но ресничек в эпителиальных клетках нет, цитоплазма с ядрами клеток эпителия погружены под базальную мембрану, в паренхиму, а их внешняя часть сливается и представляет безъядерную цитоплазматическую пластинку — тегумент. Пищеварительная система начинается ротовой присоской и глоткой сосущего типа (рис. 42). Затем идет пищевод и кишечник, обычно двуветвистый. Поверхность кишечника сильно ветвится, что важно для доставки питательных веществ ко всем клеткам тела. Анальное отверстие отсутствует. Выделительная система протонефридиального типа, то есть начинается протонефридиями, каналы соединяются в два главных канала, которые на задней части тела открываются в мочевой пузырь, и через выделительное отверстие продукты выделения удаляются из организма. Нервная система представлена окологлоточным нервным кольцом и отходящими от него тремя парами нервных стволов, которые соединены перемычками. Из этих трех пар наиболее развита пара брюшных стволов. Органы чувств в связи с паразитическим образом жизни развиты слабо, у взрослых сосальщиков органы зрения отсутствуют.

Половая система устроена сходно с таковой у ресничных червей; сосальщики — гермафродиты, но паразитический образ жизни привел к смене хозяев (в промежуточном хозяине возможно размножение по типу полиэмбрионии на личиночных стадиях развития). Оплодотворенные яйца печеночного сосальщика по желчным протокам хозяина попадают в кишечник и вместе с фекалиями выходят во внешнюю среду. Для дальнейшего развития они должны попасть в воду, где из яйца выходит покрытая ресничками личинка — мирацидий. Она активно ищет промежуточного хозяина — малого прудовика — и внедряется в его внутренние органы. Здесь мирацидий теряет реснички и превращается в бесформенный мешок — спороцисту. Из зародышевых клеток в теле спороцисты развивается дочернее поколение личинок — множество редий. Редия имеет ротовое отверстие и пищеварительную систему. Из зародышевых клеток редии образуется внучатое поколение личинок — церкарии (рис. 43). У них имеется длинный хвост, две присоски, пищеварительная система. Церкарии покидают организм промежуточного хозяина и активно плавают. Затем они прикрепляются к траве, теряют хвост, инцистируются и превращаются в неподвижный адолескарий. Вместе с водой или травой адолескарии попадают в пищеварительную систему крупного рогатого скота, оболочка цист растворя-

ется, и паразиты по кишечным венам попадают в печень, где достигают половозрелого состояния. Заражение человека происходит при питье сырой воды из природных водоемов, в которых обитает малый прудовик.

Класс Ленточные черви насчитывает более 3 000 видов червей, ведущих исключительно паразитический образ жизни. Лентовидное тело может достигать в длину от 1 мм до 10 м и более. На передней части тела находится головка с органами фиксации — присосками или крючками, за которой следует нерасчлененная шейка и затем тело, состоящее из члеников. Самые маленькие и самые молодые членики — около шейки, самые крупные — в задней части тела. Новые членики постоянно образуются в задней части шейки. Покровы и кожно-мускульный мешок принципиально не отличаются от таковых у сосальщиков, но тегумент образует огромное количество волосковых выростов, увеличивающих площадь всасывания питательных веществ. Пищеварительная система полностью отсутствует. Питательные вещества поглощаются с помощью тегумента, расщепление их и получение необходимой энергии происходит в результате бескислородного окисления — гликолиза. Выделительная система представлена протонефридиями и каналами. Самые крупные — боковые выделительные каналы — открываются на последнем членике. Нервная система развита слабо, как и у сосальщиков. Представлена нервными ганглиями, которые находятся в головке, и нервными стволами, из которых боковые развиты сильнее и соединены поперечными нервными перемычками. Органы зрения не развиты. Половая система гермафродитного типа. В молодых члениках половые органы не развиты, их развитие начинается после 200 членика, в последних члениках атрофируются семенники, семяпроводы, яичники и яйцеводы, и очень сильно развивается матка, в которой находятся оплодотворенные яйца. Оплодотворение у цепней или перекрестное, или происходит самооплодотворение между различными члениками. Последние членики стробилы отрываются целыми группами и с фекалиями выводятся наружу.

Бычий цепень. Окончательным хозяином является человек, червь паразитирует в его тонком кишечнике, достигая 10 метров в длину. Органы фиксации — 4 присоски. Промежуточный хозяин — крупный рогатый скот, который вместе с травой может проглотить членики или яйца бычьего цепня. В яйцах развивается личинка с тремя парами крючьев. В желудке оболочка яйца рас-

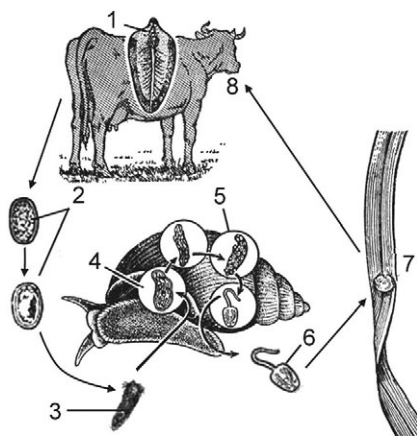


Рис. 43. Развитие печеночного сосальщика:

1 — взрослый червь; 2 — яйцо; 3 — мирацидий; 4 — спороциста; 5 — редия; 6 — церкарий; 7 — адолескарий; 8 — окончательный хозяин

творяется, и личинка с помощью крючьев попадает в кровь. В мышцах личинки превращаются в следующую личиночную стадию — финну. Финна — пузырек, заполненный жидкостью, с свернутой внутрь головкой, размером с рисовое зерно. Заражение человека происходит при употреблении финнозного мяса, прошедшего недостаточную термическую обработку. При попадании в кишечник человека головка выворачивается, и шейка начинает продуцировать членики.

Свиной цепень. И у свиного цепня (рис. 44) окончательным хозяином также является человек. Паразитирует цепень в тонком кишечнике, достигая размеров 2–3 м. Кроме 4 присосок на головке находится венчик с крючьями — дополнительный орган фиксации. В последних члениках формируются яйца с личинками, с фекалиями выводятся из организма. Промежуточным хозяином является свинья, в ее желудке оболочка яйца растворяется, и личинки попадают в кровь и в мышцы, где превращаются в финны. Человек заражается при употреблении финнозного свиного мяса при недостаточной тепловой обработке последнего. Человек может стать и промежуточным хозяином свиного цепня, если яйца цепня после посещения туалета попадут на продукты питания, или если зрелые членики из кишечника попадут в желудок человека (например, при рвоте), тогда оболочка яиц растворяется, и личинки с током крови могут попасть в любые органы, где сформируются финны.

Эхинококк. Наиболее опасен для человека эхинококк. Окончательным хозяином эхинококка могут быть волки, лисы, собаки. Эхинококк паразитирует у них в тонком кишечнике, размеры тела 3–5 мм, тело состоит из головки, шейки и 3–4 члеников. Вместе с травой яйца попадают в организм травоядных животных, в желудках которых из них выходят личинки. Током крови они заносятся в различные органы, где превращаются в финны. Финны развиваются очень долго, на их боковых стенках образуются дочерние пузыри с многочисленными головками. В печени коровы находили пузыри эхинококка массой 60 кг. Эти пузыри разрушают органы, в которые они попали, сдавливают соседние органы, кровеносные сосуды, нервы. Удаление возможно только хирургическим путем. Заражение человека чаще всего

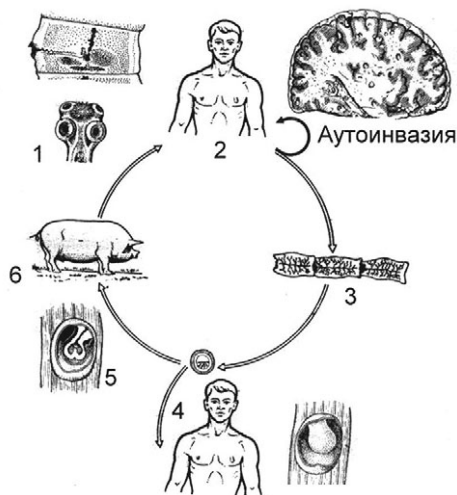


Рис. 44. Развитие свиного цепня:

1 — головка и членик цепня; 2 — человек, окончательный хозяин; 3 — выделенные членики; 4 — аутоинвазия и финна в организме человека; 5 — финна в свином мясе (частично вскрытая); 6 — промежуточный хозяин цепня

происходит при отсутствии гигиены в обращении с собаками (собаки любят валяться на траве и яйца могут попасть на их шерсть). Заражение хищных млекопитающих происходит при поедании финнозного мяса животных.

2.4. Тип Круглые черви

Общая характеристика типа. Тип Круглые черви объединяет животных, имеющих круглое в поперечном сечении тело, часто оно нитевидно вытянуто. В настоящее время известно более 20 тыс. видов круглых червей, обитающих на дне морей, в пресных водоемах, почве, а также ведущих паразитический образ жизни. Тип делится на несколько классов, наиболее многочисленный среди них класс Нематоды. Форма тела веретеновидная или нитевидная, круглая в поперечном сечении. Тело цельное, несегментированное, снаружи покрыто кутикулой. Первичнополостные животные. Внутри кожно-мускульного мешка развивается первичная полость тела, межклеточная жидкость замещает паренхиму. Внутренние органы находятся в этой первичной полости тела. Пищеварительная система состоит из трех отделов: передний, средний и задний отделы кишечника. Передний отдел и задняя кишка имеют эктодермальное происхождение, а средний отдел — энтодермальное. Появляется анальное отверстие, и пища начинает двигаться в одном направлении. Выделительная система протонефридиального типа, у некоторых представителей имеются видоизмененные гиподермальные (кожные) железы, их называют «шейные железы». Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца, окружающего глотку, и отходящих вперед и назад 6 нервных стволов, из которых спинной и брюшной развиты наиболее сильно. Преимущественно раздельнополые организмы, развитие прямое.

Появление круглых червей сопровождалось рядом ароморфозов, повысивших уровень организации: 1. Образовалась первичная полость, схизоцель, которая сформировалась путем замещения паренхимы жидкостью, жидкость является гидроскелетом и участвует в обмене веществ внутри организма, транспортируя различные вещества. 2. Появилась задняя кишка и заднепроходное отверстие, что позволило сделать процесс пищеварения поэтапным. 3. Произошла дальнейшая концентрация нервных клеток, образовались нервные стволы, сформировалось окологлоточное нервное кольцо. 4. Произошло разделение полов, что обеспечило комбинативную изменчивость и генетическое разнообразие потомков.

Строение и жизнедеятельность нематод. Тело цельное, несегментированное, веретеновидное или нитевидное, круглое в поперечном сечении, снаружи покрыто кутикулой. Кутикула обычно достигает большой толщины и прочности, во время роста червей она периодически сбрасывается, затем возобновляется. Под кутикулой находится гиподерма, которая представляет собой продукт слияния клеток. Под гиподермой расположены продольные мышцы, разделенные валиками гиподермы на 4 ленты. При сокращении спинные и брюшные ленты действуют как антагонисты, и тело червя может изгибаться в спинно-брюшном направлении. Внутри кожно-мускульного мешка имеется первичная полость

(рис. 45), она не имеет собственной мезодермальной выстилки, и в ней находятся внутренние органы тела. Полость заполнена жидкостью, которая находится под давлением и играет роль «гидроскелета». Пищеварительная система состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего. Передний отдел начинается на переднем конце тела ротовым отверстием, окруженном губами, затем пища попадает в ротовую полость, глотку, пищевод и в среднюю кишку.

Пищеварение происходит в средней части кишки. Задняя кишка заканчивается анальным отверстием. Органы дыхания отсутствуют. У свободноживущих и паразитов растений газообмен происходит через покровы тела. У паразитов животных дыхание анаэробное. Кровеносная система отсутствует, транспортную функцию выполняет полостная жидкость.

Выделительная система своеобразна (рис. 46). Имеется шейная железа, представленная одной или двумя секреторными клетками, расположенными снизу передней части тела. От них отходят один или два канала, проходящие в боковых валиках гиподермы. Сзади они слепо замкнуты, спереди соединяются в выводной проток, открывающийся выделительной порой. На стенках выделительных каналов в передней части тела находятся четыре крупные фагоцитарные клетки. Они захватывают и накапливают в цитоплазме остаточные продукты обмена.

Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца, окружающего глотку и пищевод, и отходящих вперед и назад 6 нервных стволов. Из них спинной и брюшной наиболее развиты, такая нервная система — ортогон, лестничного типа. Нервная система образована небольшим числом нервных клеток, что свидетельствует о ее примитивности. Органы чувств развиты слабо. Имеются органы осязания, органы химического чувства.

Органы размножения имеют трубчатое строение. Мужские половые органы имеют форму непарной трубки, тонкая часть которой является семенником, средняя часть — семяпроводом, наиболее толстый отдел — семяизвергательным каналом, открывающимся в конечный отдел кишечника — клоаку. У самки парные яичники продолжаются в яйцеводы, которые, расширяясь, переходят в две матки, открывающиеся в непарное влагалище, заканчивающееся половым отверстием на брюшной стороне тела. Оплодотворение яиц происходит в матке.

Аскарида человеческая. К нематодам относят аскариду человеческую, паразитирующую в тонком кишечнике. Это крупный гельминт: самки — до 40 см,

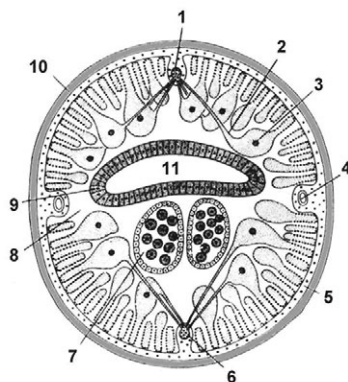


Рис.45. Поперечный срез через тела аскариды:

1 — спинной нервный тяж; 2 — мускульная клетка; 3 — ядро мускульной клетки; 4 — боковой валик гиподермы с выделительным каналом; 5 — гиподерма; 6 — брюшной нервный тяж; 7 — матка с яйцами; 8 — первичная полость тела, схизоцель; 9 — почка; 10 — кутикула

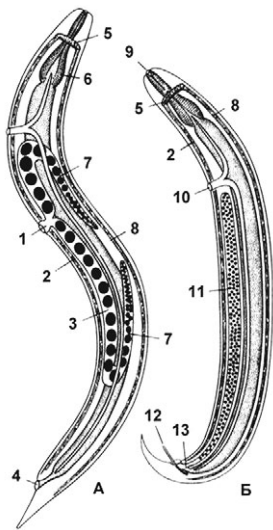


Рис. 46. Схема строения самки (А) и самца (Б) нематоды:

1 — влагалище; 2 — брюшной нервной тяж; 3 — матка; 4 — анус; 5 — нервное кольцо; 6 — глотка; 7 — яичник; 8 — дорсальный нервный тяж; 9 — рот; 10 — выделительный канал; 11 — семенник; 12 — спикулы, хитиновые щетинки, входящие во влагалище самки при копуляции; 13 — клоака.

органов и полости, механически повреждает их. Большое их количество может вызвать закупорку кишечника.

Острица человеческая. К круглым червям относят также человеческую острицу, паразитирующую в нижних отделах тонкого и в толстом кишечнике, заболевание называется энтеробиоз. Взрослые черви имеют небольшие размеры, самки — до 12 мм, самцы — до 5 мм. Самки откладывают яйца на коже около анального отверстия, вызывая зуд. Оказавшись под ногтями, яйца легко могут попасть в рот ребенка. Инвазионными они становятся уже через 4–6 часов. В тонком кишечнике из них выходят личинки, которые мигрируют в начальные отделы толстого кишечника и через 2 недели достигают половой зрелости.

Ришта — биогельминт, опасный паразит человека, образующий подкожные нарывы. Достигает в длину до 1 м. Длина самцов не превышает 2 см. При попадании в кишечник личинка пробуравливает его стенку и попадает в лимфатические сосуды, а оттуда проникает в полость тела, где достигает половой

самцы — до 25 см. У самок задний конец прямой, у самцов — заострен и загнут на брюшную сторону. Самка аскариды откладывает более 200 000 яиц в сутки. Яйцам аскариды нужно попасть во внешнюю среду, для развития личинок внутри яйца необходим кислород, определенная влажность, достаточно высокая температура. Яйца покрыты несколькими защитными оболочками и способны сохранять жизнеспособность до 10 лет. При благоприятных условиях в течение 15–20 суток в яйце формируется личинка. Такое яйцо называется инвазионным. Заражение людей происходит при употреблении овощей и фруктов, загрязненных яйцами аскариды. Развитие аскариды происходит без смены хозяев. В тонком кишечнике личинки освобождаются от оболочек, пробивают упругим телом слизистую кишечника и попадают в кровь. С током крови они попадают в сердце, а оттуда — в легкие. В альвеолах легких они некоторое время находятся в среде, богатой кислородом. Из легочной ткани они проникают в бронхи, из них — в трахею, а затем — в глотку и вторично проглатываются. Миграция личинок продолжается 9–12 суток. За это время личинки растут, несколько раз линяют. Попав вторично в кишечник, личинки в течение 3 месяцев растут и превращаются в половозрелых особей. Продолжительность жизни аскарид около 1 года. Аскарида — опасный паразит человека. Она управляет организм человека ядовитыми продуктами своего метаболизма и, проникая в различные

зрелости. После спаривания самцы гибнут, а самки мигрируют в подкожную клетчатку, где образуются язвы, через отверстие в которых ришта сообщается с внешней средой. Заболевание — дракункулез. Личинки должны попасть в воду, где проникают в промежуточного хозяина — циклопа, в котором образуются личинки нового типа — микрофилярии. Заражение человека происходит при питье сырой воды, содержащей зараженных циклопов. Суданские подростки пьют воду через специальные трубки с фильтром, который не пропускает циклопов с личинками ришты, червя-паразита, вызывающего дракункулез.

Нитчатка Банкрофта вызывает у человека «слоновую болезнь», паразитируя в лимфатических сосудах и закупоривая их, они препятствуют оттоку лимфы. Это приводит к разрастанию подкожной клетчатки и межмышечных пространств. Длина самки до 10 см, самцы — 4 см при толщине 0,3 мм. Самки производят громадное количество личинок, каждая около 0,3 мм длиной. Они получили название «ночных микрофилярий», так как появляются по ночам в периферической крови. Когда комары сосут вечером или ночью кровь носителей филярий, личинки попадают в организм комара. Там они несколько вырастают и в конце концов скопляются у основания колющего хоботка насекомого. При сосании крови здорового человека личинки филярий выходят из хоботка и попадают в кровь.

Среди паразитов растений наиболее известны свекловичная, луковая, картофельная, пшеничная и другие нематоды. Они угнетают рост, снижают урожайность сельскохозяйственных культур, а в случае их сильного поражения вызывают и их гибель.

Большой вклад в развитие паразитологии внес академик К. И. Скрябин, под руководством которого изучался видовой состав, биология паразитических червей, были разработаны санитарные мероприятия по ликвидации наиболее опасных глистных заболеваний. К ним относятся очистка воды, ветеринарно-санитарный контроль за качеством мяса, очистка населенных пунктов, недопущение использования в качестве удобрений необезвреженных фекалий. Большой положительный эффект дают систематические медосмотры, особенно в детских учреждениях. Ведется большая разъяснительная работа среди населения о необходимости соблюдения правил личной и общественной гигиены.

2.5. Тип Кольчатые черви

Общая характеристика типа. Тип Кольчатые черви включает около 9 тыс. видов ныне живущих животных. Это первичноротые, двусторонне-симметричные черви, имеющие вторичную полость. Распространены в соленых и пресных водах, встречаются в почве. Делятся на три класса: класс Многощетинковые, класс Малощетинковые, класс Пиявки. Тело сегментировано, различают головную лопасть, сегменты туловища и анальную лопасть. Снаружи кожно-мускульного мешка находится несбрасываемая кутикула, однослойный эпидермис, затем наружный слой кольцевых мышц, под которым располагается внутренний слой продольных мышц. Появляется вторичная полость тела — целом, разделенный перегородками на сегменты, каждый сегмент имеет пару целомических

мешков. Для большинства видов характерно появление замкнутой кровеносной системы, образовавшейся из остатков первичной полости тела. Выделительная система представлена попарно расположенными в каждом членике метанефридиями. Нервная система состоит из надглоточных и подглоточных ганглиев, связанных нервами (комиссурами) в окологлоточное кольцо, от которых отходит брюшная нервная цепочка, состоящая из попарно сближенных брюшных нервных узлов в каждом сегменте. Половая система у ряда видов гермафродитная, некоторые виды раздельнополы.

Происхождение кольчатых червей связывают с низшими плоскими червями. Так, у личинки кольцецов — трохофоры — имеются первичная полость тела, протонефридии, ортогональная нервная система и на ранних стадиях — слепой кишечник. Центральной группой кольчатых червей считаются многощетинковые, от которых в связи с переходом к пресноводному и наземному образу жизни произошли малощетинковые черви, давшие начало пиявкам. Появление аннелид сопровождалось рядом крупных ароморфозов: 1. Произошло расчленение тела на сегменты (метамеры) с повторяющимися наборами внутренних органов. 2. Появилась вторичная полость — целом, имеющий собственную мезодермальную выстилку. 3. Произошло дальнейшее усложнение нервной системы: концентрация нервных клеток на брюшной стороне в каждом сегменте (образовалась брюшная нервная цепочка), значительное увеличение мозговых ганглиев (надглоточный, подглоточный, нервные ганглии, окологлоточное кольцо). 4. Возникла замкнутая кровеносная система, обеспечившая быстрый транспорт веществ по организму. 5. Появились органы дыхания, увеличившие дыхательную поверхность и интенсивность газообмена. 6. Усложнилась пищеварительная система: произошла дифференцировка средней кишки на отделы, что привело к поэтапному процессу пищеварения. 7. Образовались параподии — конечности для передвижения. 8. Произошло дальнейшее усложнение органов выделения: сформировалась метанефридиальная многоклеточная выделительная система.

Строение и жизнедеятельность. Тело червей состоит из сегментов. Наружной сегментации соответствуют разделение полости тела перегородками на отдельные камеры и посегментное расположение ряда внутренних органов. У многощетинковых червей на сегментах находятся примитивные конечности — параподии, несущие пучки щетинок. Кожно-мышечный мешок образован кутикулой, однослойным эпителием и двумя слоями мышц — наружными кольцевыми и внутренними продольными. Внутренняя сторона продольных мышц выстлана эпителием мезодермального происхождения. Таким образом, полость тела ограничена не мышцами, как у круглых червей, а имеет свою эпителиальную выстилку (рис. 47). Таковую полость называют вторичной (целомической). За счет целомического эпителия образуются двуслойные поперечные перегородки между сегментами.

Вторичная полость разделяется на камеры, у полихет в каждом сегменте находится пара целомических мешков, у малощетинковых сохраняется только брюшной мезентерий, который соединяет кишечник с брюшным кровеносным сосудом и брюшной нервной цепочкой, а спинной отсутствует. В отличие от

полихет, у малощетинковых сохраняется только брюшной мезентерий, который соединяет кишечник с брюшным кровеносным сосудом и брюшной нервной цепочкой, а спинной отсутствует. Мезентерий (брыжейка) — двойная мезодермическая прослойка, образуемая при схождении правой и левой полостей тела и срастании ниже кишечника стенками. Целомическая жидкость находится под давлением и играет роль гидроскелета.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. В переднем и среднем отделах кишечника имеются дифференцированные участки (например, зоб, желудок), отсутствовавшие у предыдущих типов червей (рис. 48). Дыхание осуществляется или всей поверхностью тела (малощетинковые черви), или с помощью жабр, расположенных на конечностях (многощетинковые черви). Жабры представляют собой выросты кожи, пронизанные кровеносными сосудами.

Кровеносная система замкнутая, то есть кровь движется по сосудам, не выливаясь в полость тела. Движение крови обуславливается пульсацией крупных сосудов, главным образом, опоясывающих пищевод. Кровь обеспечивает снабжение всех органов и тканей питательными веществами, транспортируя их от кишечника, и кислородом, поступающим в капилляры кожи из внешней среды. Важно запомнить, что по спинному сосуду кровь движется от заднего конца тела к переднему, а по брюшному сосуду — в обратном направлении. Оба сосуда по сегментно соединены кольцевыми сосудами, охватывающими кишечник. Из них выделяются своей толщиной сосуды, окружающие пищевод, называемые сердцами. Железосодержащий белок, близкий к гемоглобину позвоночных и транспортирующий кислород, содержится в растворенном состоянии в плазме крови, эритроциты отсутствуют.

Нервная система более сложная, чем у плоских и круглых червей. Она состоит из нервного окологлоточного кольца с ганглиями и брюшной нервной цепочки. Надглоточный парный ганглий выполняет функции головного мозга и развит сильнее, чем подглоточный. Нервная цепочка берет начало от подглоточного узла и представляет собой по сегментно расположенные пары нервных узлов, соединенных между собой поперечными и продольными комиссурами. От ганглиев отходят нервы к различным органам. Органы чувств развиты у кольчатых червей в различной степени. У почвенных дождевых червей глаза и щупальца отсутствуют, но в их коже заложены многочисленные чувствующие клетки и нервные окончания. Органы выделения представлены по сегментно расположенными парными

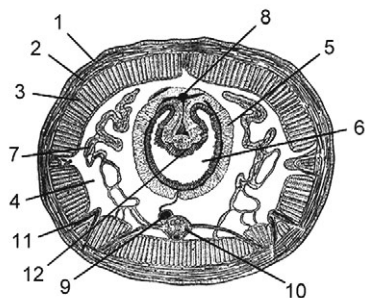


Рис. 47. Внутреннее строение кольчатых червей:

1 — кутикула и однослойный эпителий; 2 — кольцевые мышцы; 3 — продольные мышцы; 4 — целом; 5 — стенка кишечника; 6 — полость кишечника; 7 — метанефридий; 8 — спинной кровеносный сосуд; 9 — брюшной кровеносный сосуд; 10 — брюшная нервная цепочка; 11 — щетинка; 12 — тифлозоль.

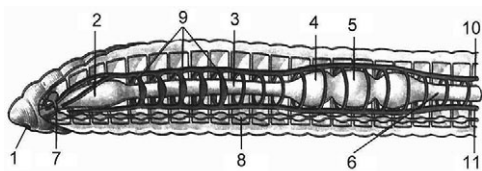


Рис. 48. Продольный разрез тела дождевого червя:

1 — рот; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — зоб; 5 — желудок; 6 — кишка; 7 — окологлоточное кольцо; 8 — брюшная нервная цепочка; 9 — «сердца»; 10 — спинной кровеносный сосуд; 11 — брюшной кровеносный сосуд.

метанефридиями. Они имеют вид извитых трубочек, начинаются в полости тела воронкой с ресничками. От воронки отходит канал, который пронизывает поперечную перегородку, проходит в полость следующего сегмента. Конечный отдел метанефридия имеет расширение — мочевой пузырь, который открывается наружу. Размножаются половым способом и бесполом путем — фрагментацией.

Класс Малощетинковые кольчатые черви. Малощетинковые черви в основном обитают в почве, но есть и пресноводные формы. Типичный представитель, обитающий в почве, — дождевой червь. Имеет вытянутое, цилиндрическое тело. Мелкие формы — около 0,5 мм, наиболее крупный представитель достигает почти 3 м (гигантский дождевой червь из Австралии). На каждом сегменте по 8 щетинок, располагаются четырьмя парами по боковым сторонам сегментов. Цепляясь ими за неровности почвы, червь с помощью мышц кожно-мускульного мешка продвигается вперед. В результате питания гниющими остатками растений и перегноем пищеварительная система имеет ряд особенностей. Ее передний отдел дифференцирован на мускулистую глотку, пищевод, зоб и мышечный желудок. Для увеличения всасывающей поверхности на верхней части кишечника образовалась складка (тифлозоль). Дождевой червь дышит всей поверхностью своего тела благодаря наличию густой подкожной сети капиллярных кровеносных сосудов. Дождевые черви — гермафродиты. Оплодотворение перекрестное. Черви прикладываются друг к другу брюшными сторонами и обмениваются семенной жидкостью, которая попадает в семяприемники. После этого черви расходятся. В передней трети тела имеется поясок, который образует слизистую муфточку, в нее откладываются яйца. При продвижении муфты через сегменты, содержащие семяприемники, яйца оплодотворяются спермиями, принадлежащими другой особи. Муфта сбрасывается через передний конец тела, уплотняется и превращается в яйцевой кокон, где и развиваются молодые черви. Для дождевых червей характерна высокая способность к регенерации. Еще Ч. Дарвин отметил их полезное влияние на плодородие почвы. Затаскивая в норки остатки растений, они обогащают ее перегноем. Прокладывая в почве ходы, они способствуют проникновению воздуха и воды к корням растений.

Класс Многощетинковые кольчатые черви. Представителей этого класса еще называют полихетами. Обитают они, главным образом, в морях. Членистое тело полихет состоит из трех отделов: головной лопасти, сегментированного туловища и задней анальной лопасти. Головная лопасть вооружена придатками, щупальцами, и несет мелкие глазки. На следующем сегменте

находится рот с глоткой, который может выворачиваться наружу и часто имеет хитиновые челюсти. На члениках туловища имеются двуветвистые параподии, вооруженные щетинками и часто имеющие жаберные выросты. Среди них есть активные хищники, способные плавать довольно быстро, волнообразно изгибая тело (нереиды), многие из них ведут роющий образ жизни, проделывая в песке или в иле длинные норки (пескожил). Оплодотворение обыкновенно наружное, зародыш превращается в характерную для полихет личинку — трохофору, которая активно плавает с помощью ресничек.

Класс Пиявки. Объединяет около 400 видов сильно измененных потомков древних олигохет. У пиявок постоянное число сегментов (33, реже 30), тело вытянутое и сплюснутое в спинно-брюшном направлении. На переднем конце имеется одна ротовая присоска (из четырех слившихся сегментов), на заднем — другая присоска (из семи сегментов). У них нет параподий и щетинок, они плавают, волнообразно изгибая тело, или «шагают» по грунту или листьям. Тело пиявок покрыто кутикулой, разделенной на мелкие кольца, наружная сегментация не соответствует более крупной внутренней сегментации. Главное отличие пиявок от олигохет — исчезновение целома. Он заменяется паренхимой, остатки целома превращаются в незамкнутую ложно-кровеносную систему. Пиявки гермафродиты, постэмбриональное развитие прямое. Подавляющее большинство — пресноводные организмы. Пресноводные пиявки в большинстве случаев способны вести земноводный образ жизни. Известны тропические пиявки, живущие во влажных местах. Пиявки — свободноживущие хищники и эктопаразиты, некоторые из них, например лошадиная пиявка, превращаются в эндопаразитов, забираясь в глотку и дыхательное горло теплокровных животных. Пиявки, особенно медицинские, способны поглощать большое количество крови. Кровь не свертывается благодаря выделению слюнными железами пиявок белка гирудина, препятствующего свертыванию. Гирудин предупреждает развитие тромбов, закупоривающих кровеносные сосуды.

2.6. Тип Моллюски

Общая характеристика типа. Моллюски, или мягкотелые, объединяют около 130 тыс. видов животных, обитающих в пресной и соленой воде, ряд видов приспособились к жизни на суше. Первичноротые, вторичнополостные животные. Животные типа объединяются в несколько классов: класс Брюхоногие, класс Двустворчатые, класс Головоногие. Это двусторонне-симметричные животные, но некоторые виды становятся асимметричными из-за спирального закручивания тела. Метамерия сохраняется только у ряда примитивных видов, у остальных образуется несегментированное тело, состоящее у большинства из головы, туловища и ноги. Вторичнополостные животные, в полостях целома находятся сердце и гонады. Туловище образует мантию, в мантийной полости находятся органы дыхания, в нее открываются выделительная, половая и пищеварительная системы. На спинной стороне обычно располагается защитная раковина, в глотке большинства моллюсков имеется радула, терка для размельчения пищи. Центральная нервная система разбросанно-узлового типа.

Кровеносная система незамкнутая, имеется сердце, состоящее из желудочка и предсердий, иногда появляются дополнительные сердца. Органы дыхания — жабры или легкие. Органы выделения представлены одной или двумя почками метанефридиального типа. Многие моллюски раздельнополы, но встречаются и гермафродиты. Развитие прямое или с превращением, личинка у низших — трохофора, у большинства остальных — личинка велигер.

Появились моллюски в конце протерозойской эры от неспециализированной группы многощетинковых червей. Основные ароморфозы, которые привели к появлению моллюсков, следующие: 1. Сегменты сливаются в небольшое количество отделов тела, каждый из которых обеспечивает определенные функции. 2. Произошла дальнейшая концентрация нервной системы — образование крупных нервных узлов в различных отделах тела. 3. Появилось сердце, увеличившее скорость кровообращения, что существенно повысило интенсивность метаболических процессов. 4. Возникли пищеварительные железы, обеспечившие более быстрое и полное переваривание пищи. 5. Образовались раковины, выполняющие функции наружного или внутреннего скелета и защищающие моллюсков.

Строение и жизнедеятельность. Тело моллюсков чаще всего состоит из трех отделов: головы, туловища и ноги. Основание туловища окружено обширной кожной складкой — мантией. Между мантией и туловищем образуется мантийная полость, в которую открываются заднепроходное отверстие, протоки почек и половых желез, там же находятся органы дыхания, некоторые органы чувств. На спинной стороне, как правило, расположена образуемая мантией защитная раковина. Наружный слой раковины — органический, средний — известковый, внутренний — перламутровый. У некоторых видов моллюсков раковина погружена под кожу (слизни, кальмары, каракатицы) или редуцирована совсем (осьминоги, паразитические виды моллюсков). Мускулатура у моллюсков хорошо развита и состоит из мышечных пучков. Особенно сильно они развиты в ноге животного. На голове находятся ротовое отверстие, органы чувств. Сильно утолщенная брюшная сторона образует различные типы ног. Нога как орган передвижения может иметь различную форму: у плавающих форм превращается в широкие лопасти или в жгуты — «руки», у ползающих — в плоскую подошву. Внутренние органы находятся внутри тела в паренхиме, но имеются полости, заполненные жидкостью. Вторичная полость частично редуцировалась, в остатках целома находится сердце (в перикарде) и половые железы (в полости гонад). Таким образом, полость тела образована остатками первичной полости и сильно редуцированным целомом. Такая полость называется смешанной полостью, или миксоцелью.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. В глотку открываются протоки слюнных желез, в среднюю кишку открываются протоки печени. Органы дыхания у большинства видов представлены жабрами у наземных представителей и у форм, вторично перешедших к водному образу жизни, — легкими. Жабры и легкие — видоизмененные участки мантии, в которых очень много кровеносных сосудов. Для вентиляции легочной полости моллюски, живущие в воде (прудовики, катушки), периодически поднимаются к

ее поверхности. Кровеносная система незамкнутая, состоит из сердца и кровеносных сосудов. Сердце находится в околосердечной сумке перикарде и состоит из одного или нескольких предсердий и одного желудочка. От желудочка отходят артерии, сосуды, по которым кровь течет от сердца ко всем органам. Часть пути кровь проходит не по сосудам, а по полостям между внутренними органами. Затем кровь по венозным сосудам течет к жабрам или легким, происходит газообмен, и обогащенная кислородом кровь возвращается в сердце. Почки представляют собой видоизмененные метанефридии. Каналец каждой почки начинается воронкой в околосердечной сумке (в целомической полости), а другим концом открывается в мантийную полость.

Нервная система у большинства моллюсков представлена несколькими парами нервных узлов, которые расположены в различных частях тела и связаны комиссурами, от них отходят нервы к различным органам. Нервная система такого типа называется разбросанно-узловой. Помимо рефлекторной деятельности нервная система выполняет функции регуляции роста и размножения путем выделения различных нейрогормонов. Из органов чувств — органы химического чувства и равновесия, они встречаются у всех представителей, у многих видов имеются глаза. Размножаются моллюски только половым способом. 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 (парусник), из которой развивается взрослая форма. Среди моллюсков также встречается прямое развитие (многие пресноводные и наземные моллюски, головоногие моллюски). В этом случае из яйца выходит маленький моллюск, похожий на взрослого.

Класс Двустворчатые. В этот класс объединяют малоподвижных морских и пресноводных моллюсков, тело которых заключено в раковину, состоящую из двух створок. Типичным обитателем дна пресных водоемов является беззубка. На спинной стороне створки соединяются с помощью эластичной связки (лигамента), или с помощью замка. Закрываются створки при помощи двух мышц-замыкателей. Голова не обособлена. Нога клиновидной формы, у прикрепленных моллюсков (устрица) нога редуцируется. Передвигаются двустворчатые медленно, обычно выдвигая ногу, а затем подтягивая к ней все тело. Тело покрыто мантией, которая свешивается с боков в виде складок. На спинной стороне мантия срастается с телом моллюска. Нередко свободные края мантии срастаются, оставляя отверстия — сифоны для ввода и вывода воды из мантийной полости.

Внешним эпителием мантии образуются створки раковины. Наружный слой раковины состоит из органического вещества; средний слой образован из углекислой извести и имеет наибольшую толщину. Внутренний слой — перламутровый. По обеим сторонам ноги у большинства видов расположены по две пластинчатые жабры (рис. 49). Жабры, а также внутренняя поверхность мантии снабжены ресничками, движением которых создается ток воды. Через нижний (вводной, или жаберный) сифон вода попадает в мантийную полость,

выводится вода через выводной (клоакальный) сифон, расположенный сверху. Пищевые частицы, попавшие в мантийную полость, склеиваются и отправляются в ротовое отверстие моллюска, находящееся у основания ноги. Такой способ питания называется фильтрационным, а животные — фильтраторами. В пищеварительной системе отсутствует радула и слюнные железы. Пища из ротовой полости попадает в пищевод, открывающийся в желудок. Средняя кишка делает несколько изгибов в основании ноги, затем переходит в заднюю кишку, которая заканчивается порошицей. Печень имеет крупные размеры и со всех сторон окружает желудок. Нервная система двусторчатых моллюсков представлена тремя парами ганглиев, которые связаны нервными тяжами — комиссурами. Первая пара ганглиев находится около пищевода, вторая — в ноге и третья — под задним мускулом — замыкателем раковины. От узлов отходят нервы к различным органам. Органы чувств развиты слабо, имеются специальные клетки, обеспечивающие кожную чувствительность, имеются органы равновесия —статоцисты, органы химического чувства. Кровеносная система незамкнутая и состоит из сердца и сосудов, сердце трехкамерное, имеет два предсердия и один желудочек. Кровь из желудочка выходит в переднюю и заднюю аорты, которые распадаются на мелкие артерии, затем кровь выливается в лакуны и направляется через жаберные сосуды в жабры. Окисленная кровь по выносящим жаберным сосудам попадает от каждой стороны тела в свое предсердие и общий желудочек.

Органы выделения представлены двумя почками, лежащими под сердцем. Каждая из них начинается в полости перикарда воронкой, выстланной мерцательным эпителием. Мочеточники открываются в мантийную полость. Большинство двусторчатых моллюсков раздельнополы. Семенники и яичники парные. Половые протоки открываются в мантийную полость. Оплодотворение наружное, у пресноводных форм в мантийной полости, куда сперматозоиды проникают через жаберный сифон. Развитие происходит с метаморфозом. Личинка морских моллюсков — трохофора, в результате ряда изменений превращается в характерную для многих моллюсков личинку велигер, или парусник. Личинки пресноводных моллюсков (беззубок и перловиц) называются глохидиями, имеют двусторчатую раковинку с зазубренными шипами на краях и липкой бисусуной нитью. Когда над беззубкой проплывает рыба, моллюск выталкивает че-

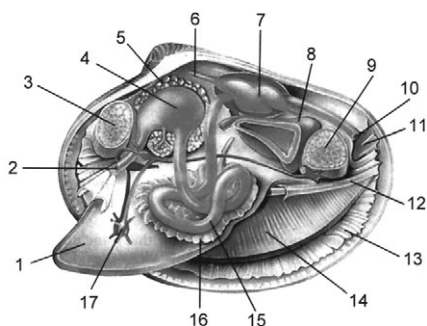


Рис. 49. Схема внутреннего строения двусторчатых моллюсков:

1 — нога; 2 — ротовое отверстие; 3 — передний мускул-замыкатель; 4 — желудок; 5 — печень; 6 — передняя аорта; 7 — сердце; 8 — почка; 9 — задний мускул-замыкатель; 10 — анальное отверстие; 11 — выводной сифон; 12 — вводной сифон; 13 — мантия; 14 — жабры; 15 — средняя кишка; 16 — нога; 17 — pedalный ганглий

рез выводной сифон личинок в окружающую воду. При помощи биссусной нити и шиповатых створок гложидии прикрепляются к коже рыбы. Вокруг личинки образуется небольшая опухоль, внутри которой гложидий питается за счет хозяина и в течение нескольких недель превращается в миниатюрного моллюска. Опухоль лопается, и молодой моллюск опускается на дно. Временный паразитизм выгоден для обеспечения питания и для расселения медлительных моллюсков на далекие расстояния. Отсутствие личинок — трохофор — объясняется тем, что они сносились бы течением, и моллюски не смогли бы расселяться вверх по рекам.

Значение двустворчатых моллюсков достаточно велико. Многие из них употребляются как продукты питания — устрицы, мидии, гребешки. Морских жемчужниц Тихого и Индийского океанов используют для добычи жемчуга: песчинки, попадая в мантийную полость, окружаются слоями перламутра, превращаясь в жемчуг. Самые крупные из двустворчатых моллюсков — гигантские тридакны, масса которых достигает полутонны, длина до 2 м.

Класс Брюхоногие. Животные этого класса обитают в морских и пресных водоемах, многие живут на суше. Характерной чертой является асимметричность строения. Раковина и туловище брюхоногих спирально закручены. У животных, плавающих в толще воды морей, раковина в той или иной мере редуцирована. Она отсутствует также у наземных слизней, прячущихся на день в норки. Раковина состоит из двух слоев: тонкого органического наружного слоя и фарфоровидного известкового слоя. Тело состоит из трех отделов: головы, туловища и ноги. На голове находятся 1—2 пары щупалец, хорошо развитые глаза, которые нередко помещаются на вершине щупалец; нога обычно широкая с плоской подошвой, туловище спирально закручено. Мантия образует раковину, которая на вершине слепо замкнута, на другом конце имеется отверстие — устье, из которого выступают голова и нога животного.

Раковина большого прудовика, обитающего в наших водоемах, достигает 4—5 см в длину. В глотке находится подвижный язычок, который одет роговой кутикулой с зубчиками — радулой. Это терка для соскабливания мягких частей растений, состоящая из роговых зубчиков. Кроме того, имеются «челюсти» — роговые утолщения кутикулы. Есть слюнные железы. У некоторых хищных брюхоногих содержание соляной кислоты в секрете слюнных желез достигает 4 %. Кислый секрет нужен этим хищникам для растворения раковин других моллюсков или панцирей иглокожих, которыми они питаются. Средняя кишка образует желудок, в который открывается печень. Секреты печени растворяют углеводы, кроме этого, печень способна к всасыванию пищи. Средняя кишка делает одну или несколько петель. Задняя кишка у большинства брюхоногих проходит через желудочек сердца.

Органы дыхания у большинства брюхоногих представлены жабрами (рис. 50). У наземных брюхоногих орган дыхания — легкое. Участок мантийной полости у них обособляется и открывается наружу самостоятельным отверстием. Это так называемая легочная полость, в стенках которой расположены многочисленные кровеносные сосуды. Легкое сохранилось в виде дыхательного органа у вторично-водных моллюсков (прудовики, катушки). Такие моллюски дышат воздухом, периодически поднимаясь к поверхности и набирая воздух в легкое. В кровенос-

ной системе находится сердце, состоящее из желудочка и двух предсердий; у ряда видов, например у большого прудовика, в связи с асимметрией тела одно предсердие редуцируется.

От сердца кровь течет по аорте, которая делится на более мелкие артерии и попадает в мелкие лакуны. Кровь отдает кислород и собирается в венозные лакуны, откуда попадает в кровеносные сосуды, несущие кровь к органам дыхания (в легкое или жабры) и, окислившись, возвращается в сердце. Кровь чаще всего бесцветна и содержит амебocyты.

Иногда в крови присутствует вещество, близкое к гемоглобину, у некоторых — гемоцианин, пигмент, содержащий медь и связывающий кислород в небольших количествах. В выделительной системе большого прудовика сохраняется только одна почка. Одним концом, имеющим ресничную воронку, она сообщается с полостью перикарда, другим открывается в мантийную полость рядом с анальным отверстием. Большой прудовик гермафродит, оплодотворение перекрестное. Откладывает яйца в виде слизистых шнуров. Развитие прямое, без личиночной стадии. Из яиц развиваются молодые особи.

Прудовик малый является промежуточным хозяином печеночного сосальщика — опасного паразита человека и сельскохозяйственных животных. Виноградная улитка — наземный брюхоногий моллюск южных и западных районов СНГ. Обедая почки и листья виноградной лозы, наносит вред виноградникам. В ряде стран Европы используется в пищу. Слизни имеют вытянутое, лишнее раковины, покрытое слизью тело. Полевые слизни повреждают озимые посевы, капусту, свеклу, табак, клевер и многие другие культуры.

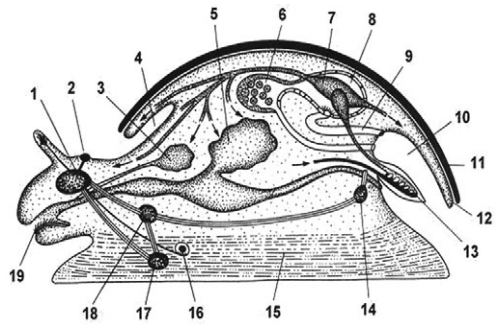


Рис. 50. Внутреннее строение брюхоногого моллюска:

1 — головной мозг; 2 — глаза; 3 — слюнная железа; 4 — мантийная полость; 5 — печень; 6 — гонада; 7 — сердце; 8 — полость перикарда; 9 — почка; 10 — мантийная полость; 11 — раковина; 12 — мантия; 13 — жабра; 14, 17, 18 — нервные узлы; 15 — нога; 16 —статоцист; 19 —радула

2.7. Тип Членистоногие, класс Ракообразные

Общая характеристика типа. Членистоногие животные занимают первое место на Земле по числу видов — их более 1 млн., больше, чем во всех остальных типах вместе взятых. Разнообразны среды обитания членистоногих: почва, вода, воздух, поверхность земли, растительные, животные организмы и человек. Подразделяются на подтипы: Жабродышащие, Хелицеровые, Трахейные. Членистоногие — двусторонне-симметричные, первичноротые животные. Тело сегментировано, в большинстве случаев сегменты объединены в три отдела: голову,

грудь и брюшко. Имеют членистые конечности, расположенные посегментно. Снаружи животные покрыты хитинизированной кутикулой. Мышцы образованы поперечно-полосатой мускулатурой. Смешанная полость тела — миксоцель, образованная из первичной и вторичной полостей. Пищеварительная система состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишок. Появляются сложно устроенные различные типы ротовых аппаратов, усложняются пищеварительные железы. Кровеносная система незамкнутая. Кровь из сосудов попадает в синусы полости тела, смешивается с полостной жидкостью и поэтому называется гемолимфа. Есть сердце, имеющее парные отверстия (остии), снабженные клапанами. Расположено оно на спинной стороне тела. Органы дыхания разнообразны. В соответствии со средой обитания они представлены органами водного дыхания — жабрами, органами воздушного дыхания — легочными мешками и (или) трахеями. Легочные мешки — тонкостенные листовидные выросты стенки тела, вдающиеся в полость, которая сообщается с наружной

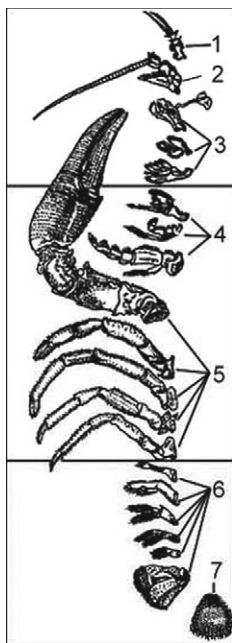


Рис. 51. Конечности рака:

1 — антеннулы; 2 — антенны; 3 — мандибулы и максиллы; 4 — ногочелюсти; 5 — ходильные ноги; 6 — брюшные ножки; 7 — анальная лопасть (тельсон)

средой дыхательной щелью. Трахеи представляют собой систему разветвленных трубочек, внутри которых имеются хитиновые кольца, не дающие стенкам трубочек спадаться. Обмен газами между тканями и трахеями происходит без участия гемолимфы, которая у насекомых теряет дыхательную функцию. Кислород доставляется непосредственно к клеткам различных тканей. Это принципиально отличает трахейное дыхание от жаберного и легочного. Органы выделения представлены антеннальными железами, коксальными железами и мальпигиевыми сосудами, открывающимися в кишку. Они представляют собой замкнутые с одной стороны трубчатые образования, которые из полостной жидкости поглощают продукты метаболизма.

Нервная система сходна по строению с таковой у кольчатых червей. Центральная нервная система представлена головным мозгом, расположенным над глоткой, и брюшной нервной цепочкой. Брюшная нервная цепочка усложняется за счет слияния нервных узлов в головном, грудном и брюшном отделах. Органы чувств хорошо развиты: сложные глаза, органы обоняния, вкуса, слуха и равновесия. Членистоногие — раздельнополые животные с выраженным половым диморфизмом. Развитие как прямое, так и с метаморфозом, полным или неполным. Предками членистоногих считаются примитивные морские кольчатые черви. Появились первые членистоногие в конце протерозойской эры.

Ароморфозы, которые сопровождали появление первых членистоногих, следующие: 1. Параподии

преобразуются в членистые конечности. 2. Происходит слияние сегментов тела и их специализация. 3. Развитие хитинизированной кутикулы, являющейся наружным скелетом. У наземных членистоногих появились органы воздушного дыхания — легкие, а затем и трахеи, появились яичевые оболочки, способные сохранить необходимые условия для развития эмбриона внутри яйца на суше, внутреннее оплодотворение.

Класс Ракообразные. Насчитывается 30–35 тыс. видов ракообразных, ведущих водный образ жизни. Только некоторые виды, такие как мокрицы и сухопутные крабы, способны жить на суше. Размеры тела ракообразных колеблются от долей миллиметра до 3 м. Это самая древняя группа среди членистоногих. Отличительными особенностями класса является дыхание при помощи жабр. У мелких ракообразных жабры отсутствуют, газообмен происходит через поверхность тела. Второй отличительной особенностью является наличие на головном отделе двух пар усиков, выполняющих осязательную и обонятельную функции. Третье отличие ракообразных — двуветвистые конечности.

Подробнее особенности строения класса рассмотрим на примере речного рака. Речные раки водятся в реках, озерах с илистым дном и крутыми берегами. С наступлением темноты раки выходят добывать себе пищу. Тело рака состоит из головогруды и брюшка. Головной отдел несет пять пар конечностей. На головной его лопасти находятся короткие усики — антеннулы (органы обоняния). На первом сегменте имеются длинные усики — антенны (органы осязания). На трех остальных — пара верхних челюстей и две пары нижних челюстей. В состав грудного отдела входит восемь сегментов: первые три несут ногочелюсти, принимающие участие в поддержании и размельчении пищи. Кроме того, на ногочелюстях имеются жабры, которые участвуют в дыхании. За ними расположены пять пар ходильных конечностей, первые три пары заканчиваются клешнями, из которых первая пара очень крупная и служат для защиты и для захвата пищи.

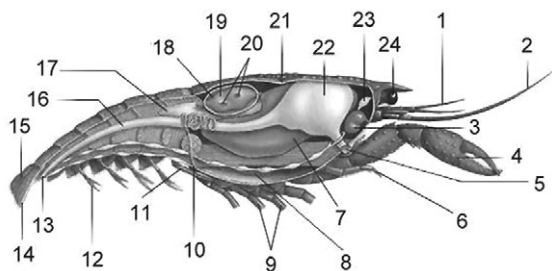
Членистое подвижное брюшко состоит из шести сегментов, на каждом из которых находится по паре конечностей. У самцов первая и вторая пара брюшных конечностей видоизменены в совокупительный орган. У самки первая пара конечностей сильно укорочена, к остальным прикрепляются яйца и молодь. Заканчивается брюшко хвостовым плавником, образованным шестой парой широких двуветвистых пластинчатых конечностей и анальной уплощенной лопастью. Таким образом, тело речного рака начинается головной лопастью, за которой следуют 18 сегментов (рис. 51), и заканчивается анальной лопастью.

Четыре головных и восемь туловищных сегментов срослись и образовали головогрудь, затем идет шесть брюшных сегментов. Покровы тела ракообразных представлены хитинизированной кутикулой. В периферических слоях кутикулы откладывается известь, в результате чего покровы рака становятся жесткими и прочными. Внутренний слой состоит из мягкого и эластичного хитина. Кутикула образует наружный скелет. Панцирь защищает тело от внешних воздействий и служит местом для прикрепления мышц. Мускулатура ракообразных состоит из поперечно-полосатых волокон, формирующих мощные мышечные пучки. Наружный скелет мешает росту животного и периодически происходит линька. В желудке рака образуется пара чечевицеобразных «жерновков» из карбоната

кальция, этот запас позволяет быстрее твердеть покровам рака, «жерновки» исчезают после линьки.

Пищеварительная система состоит из трех частей: переднего, среднего и заднего отделов кишечника. Передняя кишка начинается ротовым отверстием и имеет хитиновую выстилку. Короткий пищевод впадает в желудок, разделенный на две части: жевательный и цедильный (рис. 52). В жевательном отделе происходит механическое измельчение пищи с помощью трех больших утолщений кутикулы — «зубов», а в цедильном пищевая кашка процеживается, уплотняется и поступает далее в среднюю кишку. В нее открывается проток пищеварительной железы, которая выполняет функции печени и поджелудочной железы. Здесь не только выделяются пищеварительные ферменты, но и переваривается жидкая пищевая кашка. Длинная задняя кишка заканчивается анальным отверстием на анальной лопасти.

Хвоста у рака, как у всех членистоногих, нет. Органы дыхания представлены жабрами — пластинчатыми или ветвистыми тонкостенными выростами грудных конечностей и боковых стенок грудной части туловища. Расположены они по бокам груди в жаберных полостях, прикрываемых головогрудным панцирем. У мелких ракообразных жабры отсутствуют. Кровеносная система незамкнутая, состоит из сердца в виде пятиугольного мешочка, расположенного на спинной стороне головогруды, и отходящих от него нескольких крупных кровеносных сосудов — передние и задние аорты. Из них гемолимфа изливается в полость тела, просачивается между органами и поступает к жабрам. Окисленная гемолимфа поступает в околосердечную сумку и через отверстия (три пары) вновь возвращается в сердце. Гемолимфа ракообразных может быть бесцветной, красноватой от гемоглобина и голубоватой от гемоцианина. Выделительная система представлена парой зеленых желез (почек), видоизмененных целомодуктов. Каждый орган состоит из трех частей: концевого мешочка (участок



целома), отходящего от него извитого канала с железистыми стенками и мочевого пузыря. Мочевые пузыри открываются наружу у основания антенн выделительными порами.

Рис. 52. Внутреннее строение рака:

1 — короткие усики, антеннулы; 2 — длинные усики, антенны; 3 — зеленые железы; 4 — клешни; 5 — ротовое отверстие; 6 — ногочелюсти, три пары; 7 — печень; 8 — брюшная нервная цепочка; 9 — ходильные ножки; 10 — половое отверстие; 11 — совокупительный орган; 12 — брюшные ножки; 13 — анальное отверстие; 14 — анальная лопасть, тельсон; 15 — 6 пара брюшных ножек; 16 — задняя кишка; 17 — гонада; 18 — полость перикарда; 19 — сердце; 20 — остии в сердце; 21 — головогрудь; 22 — желудок; 23 — головной мозг; 24 — фасеточные глаза

Нервная система. Центральная нервная система состоит из головного мозга, околوجلочного нервного кольца и пары брюшных нервных стволов с ганглиями в каждом сегменте. Органы чувств развиты хорошо. Чувство осязания связано с волосками на поверхности антеннул, антенн и других конечностей. У большинства десятиногих раков в основании антеннул имеются органы равновесия. Они сообщаются с внешней средой, и внутрь попадают песчинки, за счет давления которых рак воспринимает силу земного тяготения. Глаза у рака сложные, фасеточные. Каждый глаз состоит из множества мелких глазков, у речного рака их более трех тыс. Каждый глазок воспринимает часть предмета, а из их суммы складывается общая картина (мозаичное зрение). Раки раздельнополы, у речного рака выражен половой диморфизм — у самца узкое брюшко. В конце зимы самки откладывают оплодотворенные яйца на брюшные конечности. В начале лета из яиц выходят рачата, которые еще долго находятся под защитой самки, прячась на ее брюшке с нижней стороны. Молодые раки интенсивно растут и несколько раз в году линяют, взрослые линяют лишь раз в году.

Ракообразные имеют большое значение в природе и хозяйстве человека. Бесчисленное множество микроскопических ракообразных, населяющих морские и пресные воды, служат пищей для многих видов рыб, китообразных и других животных. Дафнии, циклопы, диаптомусы, бокоплавы — прекрасный корм для пресноводных рыб и их личинок. Многие мелкие ракообразные питаются фильтрационным способом, процеживают пищевую взвесь. Благодаря их пищевой деятельности осветляется природная вода и улучшается ее качество. Многие ракообразные являются крупными промысловыми видами, например: омары, крабы, langoustы, креветки, речные раки. Есть ракообразные, ведущие паразитический образ жизни. Такова карповая вошь — кожный паразит карповых рыб. Многие жаброногие, например раки, щитень, при массовом развитии наносят ощутимый урон молодым рыбам, выращиваемой в прудовых хозяйствах. Некоторые виды циклопов — промежуточные хозяева ленточных червей (например, лентеца широкого).

2.8. Подтип Хелицеровые, класс Паукообразные

Характеристика класса. От ракообразных хелицеровые отличаются отсутствием антеннул на головной лопасти и наличием двух пар ротовых конечностей — хелицер и ногочелюстей, или педипальп. Остальные четыре пары — ходильные ноги. Класс Паукообразные объединяет около 60 тыс. видов животных, важнейшие отряды — пауки и клещи. Тело пауков состоит из головогруды и брюшка, у клещей все отделы тела слиты. Покровы у паукообразных несут относительно тонкую хитиновую кутикулу, под которой находится гиподерма. Кутикула предохраняет организм от потери влаги при испарении, поэтому паукообразные заселили самые засушливые районы земного шара. Прочность кутикуле придают белки, инкрустирующие хитин. Пищеварительная система типичная, представлена передней, средней и задней кишкой. Ротовые аппараты различные в зависимости от характера пищи. В среднюю кишку, имеющую слепые выросты, открываются протоки пищеварительной железы — пече-

ни. У одних паукообразных органы дыхания — легочные мешки, у других — трахеи, у третьих — и те, и другие одновременно. У некоторых мелких паукообразных, в том числе у части клещей, органы дыхания отсутствуют, дыхание осуществляется через тонкие покровы. Легочные мешки — более древние образования. Считается, что жаберные конечности погрузились внутрь тела, при этом образовалась полость с легочными листочками. Трахеи возникли независимо и позже их как органы, более приспособленные к воздушному дыханию. У пауков сердце находится на спинной стороне брюшка, имеет отверстия — остии (3–4 пары), а у клещей сердце превращается в лучшем случае в мешочек, имеющий одну пару остий, или редуцировано. Выделительная система у паукообразных представлена мальпигиевыми сосудами, которые открываются в кишечник между средней и задней кишкой. Кроме мальпигиевых сосудов некоторые паукообразные обладают еще и коксальными железами — парными мешковидными образованиями, лежащими в головогрудь. От них отходят извитые каналы, заканчивающиеся мочевыми пузырями и выводными протоками, которые открываются у основания конечностей.

Нервная система образована головным мозгом и брюшной нервной цепочкой. У пауков головогрудные нервные ганглии сливаются. У клещей нет четкого разграничения между головным мозгом и головогрудным ганглием, нервная система образует около пищевода сплошное кольцо. Органы зрения представлены простыми глазками, имеющимися у большинства паукообразных. У пауков чаще всего 8 глаз. Имеются органы химического чувства, органы, регистрирующие механические, осязательные раздражения, которые воспринимаются различно устроенными чувствительными волосками. Органы слуха развиты слабо. Паукообразные раздельнополы. Вместо наружного оплодотворения у них развивается внутреннее оплодотворение, сопровождаемое в примитивных случаях сперматофорным осеменением или в более развитых случаях копуляцией. Сперматофор представляет собой мешочек, выделяемый самцом, в котором находится порция семенной жидкости, защищенной паутиной от высыхания во время пребывания на воздухе. Самка захватывает его и помещает в половые пути. Большинство паукообразных откладывают яйца, но у некоторых паукообразных наблюдается живорождение. Развитие чаще прямое, у клещей развитие с метаморфозом — из яйца выходит личинка с тремя парами ног. Появление паукообразных произошло в палеозойскую эру от одной из групп трилобитов, которая вела прибрежный образ жизни. Паукообразные — самые древние наземные членистоногие вышедшие на сушу. От трилобитов появились хелицеро-вые членистоногие, тело разделялось на головогрудь и брюшко. Сами трилобиты просуществовали до конца палеозойской эры и вымерли, оставив после себя хелицеро-вых. Одними из самых удивительных водных животных палеозоя были ракоскорпионы — древние хелицеро-вые членистоногие. Они ближе всего к наиболее древним современным хелицеро-вым — мечехвостам.

Отряд Пауки. Отряд объединяет 30 000 видов. Типичным представителем отряда является паук-крестовик. Самка крупнее самца, у нее крупное округлое брюшко с характерным рисунком в виде светлого крестика на темном фоне. Тело состоит из двух отделов — головогрудь и брюшко. Усики отсутствуют,

на передней части головогруды в два ряда располагаются восемь простых глаз. На головогруды шесть пар конечностей: челюсти (хелицеры), ногощупальца (педипальпы) и четыре пары ходильных ног (рис. 53).

Хелицеры состоят из двух сегментов, конечные сегменты имеют вид изогнутых коготков. В основании хелицер находятся ядовитые железы, протоки которых открываются на остриях коготков. Хелицерами пауки прокалывают покровы жертв и вводят в ранку яд. Педипальпы имеют вид сегментированных конечностей. У самцов на конечном членике педипальп имеется копулятивный аппарат с резервуаром, который самец наполняет семенной жидкостью и при копуляции вводит семенную жидкость в семяприемник самки. На брюшке конечности отсутствуют, есть пара легочных мешков, два пучка трахей и три пары паутинных бородавок. В полости брюшка находится около 1000 паутинных желез, которые вырабатывают различные типы паутины — сухую, влажную, клейкую и др. Разные типы паутины выполняют различные функции, одна — для ловли добычи, другая — для построения жилища, третья используется при образовании кокона. На паутинках молодые пауки расселяются. Паутина у крестовика располагается вертикально, на радиальных нитях находятся многочисленные обороты спиральных нитей. Сам паук прячется в укромном уголке, а когда добыча попадает в сеть, то колебания сети передаются к пауку по сигнальной нити.

Хитинизированная кутикула, образованная гиподермой, является легким и прочным экзоскелетом. Полость тела смешанная — миксоцель. Пищеварительная система начинается передней кишкой с небольшим расширением — глоткой, снабженной сильными мышцами. В переднюю кишку открываются протоки слюнных желез, секрет которых эффективно расщепляет белки. Он вводится в тело добычи и приводит ее содержимое в состояние жидкой кашицы, которая затем всасывается пауком. Здесь имеет место так называемое внекишечное пищеварение. С помощью сосательного желудка частично переваренная пища попадает в среднюю кишку, которая имеет длинные слепые боковые выпячивания, увеличивающие площадь всасывания и служащие местом временного хранения пищевой массы. Сюда же открываются протоки печени (четыре печеночных придатка). Она выделяет пищеварительные ферменты и служит для всасывания питательных веществ. В клетках печени происходит внутриклеточ-

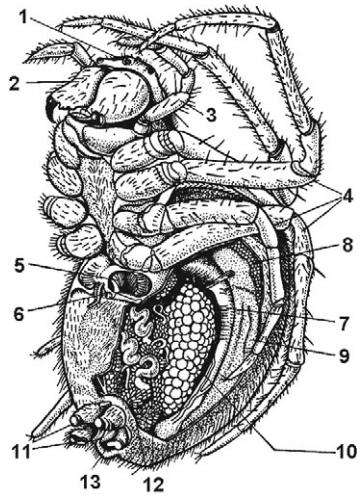


Рис. 53. Строение паука-крестовика:

1 — глаза; 2 — хелицеры; 3 — педипальпы; 4 — ноги; 5 — легочные мешки; 6 — стигмы легочных мешков; 7 — средняя кишка; 8 — печень; 9 — сердце; 10 — яичник; 11 — паутинные бородавки; 12 — паутинные железы; 13 — анальное отверстие

ное пищеварение. На границе среднего и заднего отделов в кишечник впадают мальпигиевы сосуды. Кровеносная система незамкнутая. Сердце находится на спинной стороне брюшка, имеет 3 пары остий. От переднего конца сердца отходит передняя аорта. Концевые веточки артерий изливают гемолимфу в систему полостей, откуда она поступает в брюшную полость, омывающую легочные мешки, оттуда в перикардий, а затем через остии в сердце. Гемолимфа паукообразных содержит дыхательный пигмент синего цвета — гемоцианин, содержащий медь. Дыхательная система — пара легочных мешков, образующих листовидные складки, и два пучка трахей, которые открываются дыхальцами на нижней стороне брюшка. Выделительная система представлена почками или коксальными железами (у молодых животных), протоки которых открываются в сегменте первых ходильных конечностей, и мальпигиевыми сосудами. Из мальпигиевых сосудов в кишечник выделяются зерна гуанина — главного продукта выделения паукообразных. Гуанин обладает малой растворимостью и удаляется из организма в виде кристаллов. Это сохраняет влагу и важно для животных, перешедших к жизни на суше.

У пауков наблюдается дальнейшая концентрация нервной системы, мозг образуется слившимися ганглиями головы и груди, крупный узел находится в брюшке. Зрение у большинства плохое, органы слуха развиты слабо, представлены слуховыми пузырьками. Хорошо развиты органы равновесия (статоцисты), осязания. Спаривание крестовиков происходит в конце лета. Зрение у паучихи слабое, самцу нужно быть очень осторожным, чтобы самка не приняла его за добычу. Сразу после спаривания паук поспешно удаляется, так как поведение паучихи резко меняется, нерасторопные самцы нередко убиваются и съедаются. Осенью самка из особой паутины делает кокон, в который откладывает несколько сотен яиц. Кокон она прячет в достаточно защищенное место, а сама погибает. Весной молодые паучки начинают самостоятельную жизнь. Из 1000 видов пауков Европы для человека опасен лишь один вид — тарантул. Это крупный (3—4 см) паук, живущий в вертикальных норках, стенки и вход которых он оплетает паутиной. Его укус вызывает местное воспаление, как укус пчелы. В Средней Азии, на Кавказе, в Казахстане и в Крыму обитает смертельно опасный для человека, крупного рогатого скота, лошадей и других животных паук — каракурт. А вот овцы к яду каракурта совершенно невосприимчивы. В переводе с тюркского — каракурт — «черная смерть». Это небольшой черный паук с красными точками на брюшке. Самки крупнее, до 20 мм. Яд каракурта в 15 раз сильнее яда гремучей змеи, укус вызывает тяжелое отравление и может привести к смертельному исходу. Но если укушенное место не позднее чем через две минуты, пока яд не успел всосаться в кровь, прижечь воспламеняющей — головкой спички, то яд разрушается.

Отряд Клещи. К этому отряду относятся более 10 000 видов мелких паукообразных длиной от долей миллиметров до 2—3 сантиметров. В этой группе прослеживается тенденция к слиянию всех отделов тела, у многих тело не подразделяется на головогрудь и брюшко, все отделы тела слиты. Развитие клещей происходит с метаморфозом: из яйца выходит шестиногая личинка, которая после ряда линек превращается в восьминогую неполовозрелую нимфу, а та — в

имаго, в стадию взрослого животного. Обычно развитие происходит со сменой нескольких хозяев. Большой вред продуктам питания причиняют растительно-ядные клещи. Мелкие паутинные клещи паразитируют на листьях хлопчатника, картофеля, земляники, огурцов, арбузов, дынь и на других культурах (на 200 видах растений), тем самым существенно ослабляя растения и снижая урожай. На листьях появляются белые пятна; цветки, завязи и плоды опадают. Амбарные клещи портят зерно и муку, луковичные — лук. Многие клещи являются переносчиками возбудителей различных заболеваний животных и человека. Таежный клещ, собачий клещ, пастбищные клещи являются переносчиками возбудителей заболеваний сельскохозяйственных животных: пироплазмоза млекопитающих, спирохетоза кур, гусей, уток. Клещи переносят возбудителей и таких заболеваний человека, как таежный энцефалит, клещевой тиф, туляремия и др. Заболевания, возбудители которых передаются переносчиками, называются трансмиссивными. В 1938—1939 годах коллективу ученых под общим руководством академика Е. Н. Павловского удалось выяснить, что переносчиками вируса клещевого энцефалита являются таежные клещи, а природным резервуаром для этого возбудителя служат бурундуки и некоторые другие виды млекопитающих. Уже в первый день температура больного повышается до 40—41 градуса, наступает паралич различных групп мышц, потеря сознания. Иногда смерть наступает уже через несколько дней, а если больной выживает, его здоровье полностью не восстанавливается.

Зудневые клещи являются эндопаразитами и живут в коже млекопитающих животных, а также человека. Размеры их невелики — 0,2—0,5 мм, они прогрызают в коже ходы, загрязняют их, вызывая заболевание чесотку. Заражение происходит при рукопожатии, через общую постель, одежду. Чесоточный зудень паразитирует на домашних животных и может перейти на человека от коз и лошадей. Пчелиный клещ — варроа, паразитируя на личинках, куколках и взрослых пчелах, приводит к их ослаблению и гибели. Приходится уничтожать целые пчелиные семьи и даже пасеки.

2.9. Подтип Трахейные, класс Насекомые

Строение и жизнедеятельность. Класс Насекомые объединяет более 1 млн. видов членистоногих животных, для которых характерно расчленение тела на три отдела: голову, грудь и брюшко. На груди находится три пары ног, брюшко лишено конечностей. Большинство имеют крылья и способны к активному полету. На голове насекомых имеются сложные (фасеточные) глаза, у некоторых видов, кроме них, имеются и простые глаза. На голове имеются четыре пары придатков: первая пара — усики (антенны), органы обоняния, остальные три пары образуют ротовой аппарат. Верхняя губа прикрывает верхние челюсти. Вторая пара ротовых придатков образует верхние челюсти, третья пара — нижние челюсти, четвертая пара срастается и образует нижнюю губу. На нижней челюсти и нижней губе могут находиться по паре щупиков. К ротовому аппарату относится язык — хитиновое выпячивание дна ротовой полости.

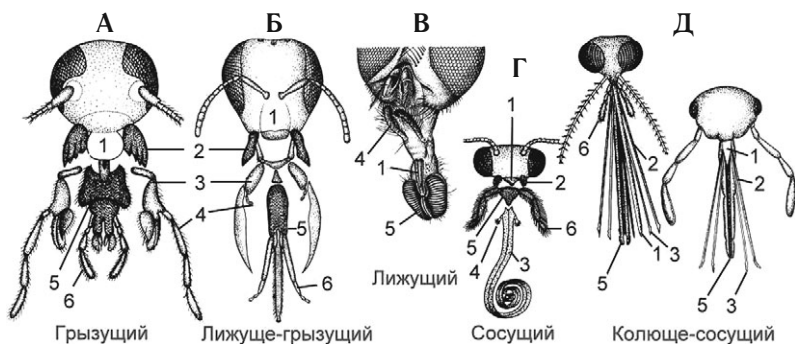


Рис. 54. Ротовые органы насекомых: А – грызущие (таракана), Б – лижуще-грызущие (пчелы), В – лижущие (мухи), Г – сосущие (бабочки), Д – колюще-сосущие (самки комара):

1 – верхняя губа (лабрум); 2 – верхние челюсти (мандибулы); 3 – нижние челюсти (максиллы); 4 – нижнечелюстные щупики; 5 – нижняя губа (лабиум); 6 – нижнегубные щупики

В связи с типом питания ротовые аппараты могут быть различных типов (рис. 54). Ротовой аппарат грызущего типа характерен для насекомых, питающихся жесткой растительной пищей (жуки, прямокрылые, тараканы и др.), это наиболее древний, исходный тип ротовых аппаратов. Грызуще-лижущие ротовые аппараты у пчел; колюще-сосущие ротовые аппараты у клопов, комаров; сосущие ротовые аппараты у бабочек; лижущий ротовой аппарат у мух.

Грудь состоит из трех члеников: передне-, средне- и заднегрудь. На каждом сегменте находится по паре ног, на средне- и заднегрудь у летающих видов находится чаще всего две пары крыльев. Конечности членистые, образующие с помощью суставов систему рычагов. В связи с образом жизни ноги бывают бегательными, прыгательными, плавательными, копательными, хватательными и другими. Крылья являются выпячиваниями кожи, между верхним и нижним слоем находится щель, являющаяся продолжением полости тела. Крыло имеет жилки – утолщения, в которых проходят трахеи и нервы. У жуков передняя пара крыльев выполняет защитную функцию и превращается в прочные надкрылья. Полет осуществляется с помощью второй пары крыльев. У клопов твердеет часть передних крыльев, этих насекомых объединили в отряд Полужесткокрылые. У Двукрылых насекомых вторая пара крыльев превращена в жужжальца. Есть насекомые, никогда не имевшие крыльев, есть вторично утратившие крылья в связи с паразитизмом или по другим причинам. Брюшко у наиболее эволюционно продвинутых характеризуется уменьшением числа сегментов (от 11 до 4–5 у перепончатокрылых и двукрылых). На брюшке у низших насекомых есть парные конечности, у высших насекомых они видоизменяются в яйцеклад или другие органы.

Покровы состоят из кутикулы и гиподермы, которые защищают насекомых от механических повреждений, потери воды, являются наружным скелетом.

Мышцы насекомых по гистологическому строению относятся к поперечнополосатым, они отличаются высокой дифференциацией и способностью к очень высокой частоте сокращений (до 1000 раз в сек.). Пищеварительная система начинается ротовыми конечностями и ротовой полостью, в которую открываются протоки слюнных желез. Слюнные железы могут видоизменяться и вырабатывать шелковистую нить, превращаясь в прядильные железы (у гусениц многих видов бабочек). Передняя кишка включает глотку, пищевод, у некоторых видов насекомых имеется расширение — зоб. У видов, питающихся твердой пищей, за зобом находится жевательный желудок, в котором находятся хитиновые складки — зубцы, способствующие перетиранию пищи. Средняя кишка может иметь слепые выросты, увеличивающие поверхность всасывания. Задняя кишка заканчивается анальным отверстием. На границе между средней и задней кишкой в просвет кишечника открываются многочисленные слепо замкнутые мальпигиевы сосуды (рис. 55).

У многих насекомых в кишечнике поселяются простейшие и бактерии, способные переваривать клетчатку. Среди насекомых существуют всеядные виды (тараканы), растительноядные, хищные. Существуют виды, питающиеся падалью, продуктами гниения — навозом, растительными остатками. Некоторые виды приспособились переваривать такие малопитательные вещества, как воск, волосы. Дыхательная система насекомых начинается отверстиями — дыхальцами, или стигмами, которые находятся по бокам средне- и заднегруди и на каждом членике брюшка. Часто стигмы имеют особые замыкательные клапаны, и воздух попадает в хорошо развитую систему трахей.

Трахей пронизывают все тело насекомого, разветвляются на все более тонкие трубочки — трахеолы и могут образовывать небольшие расширения — воздушные мешки. Трахеи имеют хитиновые кольца и спирали, которые не дают стенкам спадаться. По системе трахей осуществляется транспорт газов, дыхательная функция гемолимфы весьма невелика. Активно передвигающиеся насекомые могут совершать дыхательные движения с помощью расширения и сжатия брюшка. Кровеносная система развита у насекомых сравнительно слабо. Сердце находится в околосоердечном синусе, на спинной стороне брюшка, и представляет

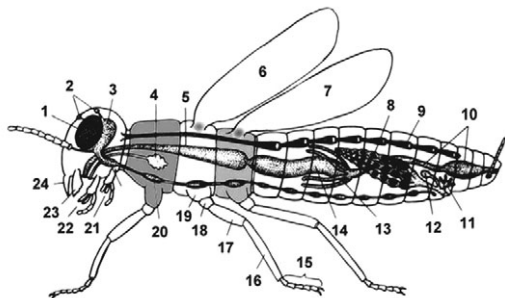


Рис. 55. Схема строения самки насекомого:

1 — сложный глаз; 2 — простые глазки; 3 — головной мозг; 4 — слюнная железа; 5 — передняя кишка; 6 — передняя пара крыльев; 7 — задняя пара крыльев; 8 — яичник; 9 — сердце; 10 — задняя кишка; 11 — придаточные железы женской половой системы; 12 — семяприемник; 13 — мальпигиевы сосуды; 14 — средняя кишка; 15 — лапка; 16 — голень; 17 — бедро; 18 — вертлуг; 19 — тазик; 20 — брюшная нервная цепочка; 21, 22 — максиллы; 23 — мандибулы; 24 — верхняя губа

собой трубку, слепо замкнутую на заднем конце, разделенную на камеры и имеющую по бокам парные отверстия с клапанами — остии. К каждой камере сердца подходят мышцы, обеспечивающие ее сокращение. Гемолимфа движется в переднюю часть тела, в единственный сосуд — в головную аорту — и выливается в полость тела. Через многочисленные отверстия гемолимфа попадает внутрь околосердечного синуса, затем через остии, при расширении сердечной камеры, засасывается в сердце. Гемолимфа не имеет дыхательных пигментов и представляет желтоватую жидкость, содержащую фагоциты. Основная ее функция — транспорт питательных веществ ко всем органам и продуктов обмена к органам выделения. Дыхательная функция гемолимфы незначительна, но у некоторых водных личинок насекомых (у мотыля, личинок комаров-звонцов) гемолимфа имеет гемоглобин, окрашена в ярко-красный цвет и отвечает за транспорт газов. К органам выделения у насекомых относятся мальпигиевы сосуды и жировое тело. Мальпигиевы сосуды (в количестве до 200 и более) поглощают из гемолимфы продукты обмена веществ. Продукты белкового обмена превращаются в кристаллы мочевой кислоты, жидкость активно реабсорбируется эпителием сосудов и возвращается в организм, а кристаллы мочевой кислоты попадают в заднюю кишку. Жировое тело насекомых помимо основной функции — аккумуляции запасных питательных веществ служит еще и «почкой накопления», в ней есть особые экскреторные клетки, которые постепенно насыщаются труднорастворимой мочевой кислотой.

ЦНС насекомых состоит из головного мозга, подглоточного ганглия и сегментарных ганглиев брюшной нервной цепочки. Периферическая нервная система представлена нервами, отходящими от ЦНС, и органами чувств. Продолжается тенденция к слиянию ганглиев, у некоторых насекомых грудные и брюшные сегментарные ганглии сливаются в грудные и брюшные нервные узлы. Наиболее сложный головной мозг развивается у общественных насекомых: муравьев, пчел, термитов. Органы чувств насекомых многообразны и сложны. Они имеют сложные глаза и простые глазки. Сложные глаза состоят из омматидиев, число которых у различных видов насекомых неодинаково. У стрекоз каждый глаз состоит из 28 000 омматидиев, у муравьев, особенно у особей, обитающих под землей, число омматидиев снижается до 8—9. Зрение у некоторых насекомых цветное, цветовосприятие сдвинуто в сторону коротковолновых лучей: они видят ультрафиолетовую часть спектра и не видят красные цвета. Зрение мозаичное. Многие насекомые способны издавать звуки и слышать их. Органы слуха могут располагаться на голених передних ног, у основания крыльев, на передних сегментах брюшка. Органы, издающие звуки, у насекомых также разнообразны. Органы обоняния расположены в основном на антеннах, которые наиболее развиты у самцов. Органы вкуса располагаются не только в ротовой полости, но и на других органах, например на ножках — у бабочек, пчел, мух, и даже на усиках — у пчел, муравьев.

Насекомые раздельнополы. У многих насекомых проявляется половой диморфизм — самцы могут быть мельче (у многих бабочек) или иметь совершенно другую окраску (бабочки непарного шелкопряда), иногда самцы имеют более крупные усики, у некоторых видов сильно развиваются отдельные органы —

верхние челюсти у самца жука-олена. У самцов в брюшке имеются семенники, от которых отходят семяпроводы, заканчивающиеся непарным семяизвергательным каналом. У самок имеются два яичника, они открываются в парные яйцеводы, которые ниже соединяются в непарное влагалище. При спаривании семя самца вводится в совокупительную сумку и семяприемник, откуда попадает во влагалище, где и происходит оплодотворение яиц. У некоторых видов сперматозоиды в семяприемнике сохраняются живыми несколько лет. У пчелиной матки, например, брачный полет бывает раз в жизни, а живет и откладывает яйца она 4–5 лет. У насекомых известны случаи партеногенетического размножения (без оплодотворения). Самки тлей в течение всего лета из неоплодотворенных яичек отрождают личинок, из которых развиваются самки, только осенью из личинок образуются как самцы, так и самки, происходит спаривание, и зимуют оплодотворенные яички. Из гаплоидных партеногенетических яичек общественных перепончатокрылых образуются самцы (у пчел — трутни).

Развитие насекомых делится на два периода — эмбриональное, включающее развитие зародыша в яйце, и постэмбриональное, которое начинается с момента выхода молодого животного из яйца. Постэмбриональное развитие происходит с метаморфозом, по его характеру они делятся на насекомых с неполным превращением и насекомых с полным превращением. К насекомым с полным превращением относятся насекомые, у которых личинка резко отличается от взрослой стадии имаго, присутствует стадия куколки, во время которой происходит перестройка организма личинки и формируются органы взрослого насекомого. Из куколки выходит взрослое насекомое. Насекомые с полным превращением во взрослом состоянии не линяют. К насекомым с полным превращением относятся, например, отряды: Жесткокрылые, Перепончатокрылые, Двукрылые, Чешуекрылые и другие. У насекомых с неполным превращением стадия куколки отсутствует, из яйца выходит личинка (нимфа), похожая на взрослое насекомое, но крылья и половые железы недоразвиты. Личинки несколько раз линяют, и после последней линьки появляются крылатые взрослые насекомые с развитыми гонадами. К насекомым с неполным превращением относятся, например, отряды: Таракановые, Богомолы, Прямокрылые, Вши, Равнокрылые и другие. Насекомые ведут начало от древних многоножек, у которых происходит слияние сегментов тела.

Отряд Жесткокрылые. Насекомые с полным превращением, первая пара крыльев превращена в жесткие надкрылья, ротовой аппарат грызущего типа. У майского жука развитие личинки продолжается под землей несколько лет. Личинка имеет хорошо выраженную голову с ротовым аппаратом грызущего типа, три пары членистых конечностей, совершенно не похожа на жука. Первый год личинка питается перегноем, второй — корнями трав, третий — корнями кустарников и деревьев, чем приносит большой вред молодым древесным насаждениям. На четвертый год в конце весны личинка превращается в куколку, и осенью из куколки выходит молодой жук. На поверхность почвы жук выходит весной следующего года. Личинки жуков-короедов, усачей приносят большой вред лесу и саду, повреждая древесину деревьев, колорадский жук является опасным вредителем картофеля, листьями которого питаются и личинки, и

взрослые жуки. Личинки жуков-шелкунов называют проволочными червями, они приносят вред злаковым культурам, подгрызая корни. Хлебные жуки питаются мягкими зёрнами хлебных злаков, а их личинки грызут корни. Большую пользу приносят хищные жуки жужелицы, божьи коровки и их личинки, питающиеся тлями. Многие жуки являются санитарами, очищая природу от трупов и навоза (скарабеи, навозники, мертвоеды, могильщики).

Отряд Чешуекрылые (бабочки). Развитие с полным превращением, ротовой аппарат сосущего типа, две пары крупных крыльев покрыты хитиновыми чешуйками, которые образуют причудливые и сложные рисунки. Окраска может быть предостерегающей, предупреждающей о несъедобности, покровительственной, выражающейся в сходстве с защищенным животным или несъедобным объектом. В то же время окраска носит опознавательный характер. Личинки бабочек — гусеницы — имеют червеобразную форму, на голове — ротовой аппарат грызущего типа. На грудных сегментах они имеют три пары членистых ножек, остальные — нерасчлененные ложные ножки. Среди чешуекрылых много видов, гусеницы которых являются вредителями лесов и садов. Питаясь листьями, они приносят огромный вред листовым деревьям. Посещая цветки, чешуекрылые играют существенную роль в опылении. Тутовый шелкопряд используется человеком для получения натурального шелка. В настоящее время тутовый шелкопряд в дикой природе не встречается. Многие чешуекрылые стали редкими и занесены в Красные книги.

Отряд Перепончатокрылые. Насекомые с полным превращением, крылья перепончатые, вторая пара меньше, чем первая, при полете сцеплены в единую летательную поверхность при помощи крючков. На голове имеется пара сложных фасеточных глаз и три простых глазка. Среди них есть и вредители (пилильщики, рогахвосты, орехотворки), и полезные для человека виды. Домашние пчелы являются поставщиками меда, воска, прополиса; шмели — прекрасные опылители, муравьи уничтожают огромное количество вредных насекомых. Наездники (трихограмма, теленомус, белянковый наездник) откладывают свои яички в яйца других насекомых (яйцееды), в их личинки (личинкоеды) и даже во взрослых насекомых (имагоеды). Вышедшие из них личинки поедают свою жертву, снижая численность вредных для человека насекомых. Сдерживание вредной деятельности с помощью использования естественных врагов называют биологическим способом борьбы.

Отряд Двукрылые. К этому отряду относятся наиболее высокоорганизованные насекомые с полным превращением, обладающие одной парой крыльев, вторая пара превращена в орган равновесия — жужжальца. Ротовые аппараты колющие или лижущие. Личинки безногие, у мух и безголовые. Велико отрицательное значение двукрылых: они являются механическими переносчиками возбудителей кишечных инфекций и яиц гельминтов; некоторые двукрылые — кровососы, могут переносить возбудителей серьезных заболеваний. Например, муха цеце — переносчик возбудителя сонной болезни, москиты — лейшманиоза, слепни — туляремии и сибирской язвы, малярийный комар (рода *Анофелес*) — переносчик малярии. Большой вред животноводству приносят оводы. Эти крупные мухи не питаются, ротовой аппарат у них не развит. Одни откладывают свои яички или личинки на поверхность

тела овец, лошадей, крупного рогатого скота, другие — в носовые полости животных. Личинки поселяются под кожей, в желудке, носоглотке, лобных и челюстных пазухах, приносят своим хозяевам большие мучения. В конце концов личинка попадает в почву, где и окукливается.

Отряд Прямокрылые. Более 20 000 видов насекомых с неполным превращением. Характерны задние ноги прыгательного типа, грызущий ротовой аппарат. Из этого отряда наиболее известны насекомые из семейства Кузнечики, семейства Сверчки, семейства Медведки, семейства Саранчовые. У кузнечиков длинные усики, питаются растительной и животной пищей, обычно имеют зеленую окраску. Большой вред сельскому хозяйству приносят некоторые виды саранчи, уничтожая посевы на сотнях гектаров. У них усики короткие, яйцеклад короткий, крючкообразный. Ощутимый вред приносят медведки, часто повреждающие подземные органы растений.

2.10. Тип Хордовые, подтип Бесчерепные, класс Головохордовые

Общая характеристика типа. Характерными особенностями общего плана строения хордовых животных являются: вторичноротость, расположение пищеварительной системы под осевым скелетом (хордой или позвоночником). Жабберные щели в глотке сохраняются в течение всей жизни или на одной из стадий эмбрионального развития, нервная трубка всегда располагается над хордой, сердце — на брюшной стороне и прокачивает кровь по брюшному сосуду к голове. Хордовые относятся к вторичноротым животным, у которых из первичного рта образуется анальное отверстие, а рот образуется на другом конце тела вторично. Кроме хордовых к вторичноротым относятся иглокожие (морские звезды и другие) и полухордовые. В настоящее время известно около 42 000 видов этих животных, обитающих как в водной среде, так и на суше. Тип Хордовые включает: подтип Личиночордовые, подтип Бесчерепные (класс Головохордовые), подтип Позвоночные (класс Круглоротые, класс Хрящевые рыбы, класс Костные рыбы, класс Земноводные, класс Пресмыкающиеся, класс Птицы, класс Млекопитающие).

Кожа представлена эпидермисом и дермой. Эпидермис может быть представлен однослойным и многослойным эпителием, дерма — волокнистая соединительная ткань. Чешуйки, перья, волосы, ногти, когти и другие роговые образования — производные эпидермиса. В коже образуются различные железы: образующие слизь, сальные, потовые, пахучие. Скелет внутренний, представлен хордой, у позвоночных хорда замещается позвоночником. Для позвоночных животных характерно развитие двух пар конечностей. Мышечная система представлена гладкой и поперечно-полосатой мускулатурой. Пищеварительная система у головохордовых в виде прямой трубки с печеночным выростом. У позвоночных хорошо развиваются железы, лежащие за пределами пищеварительного тракта, — поджелудочная железа и печень. Пищеварительный канал дифференцируется на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок и кишечник. Дыхательная система образована жабрами у низших хордовых, легкими — у

взрослых амфибий и наземных позвоночных, часть газообмена у хордовых животных происходит через кожу. Кровеносная система замкнутая. У головохордовых сердце отсутствует, у остальных, в связи с увеличением интенсивности метаболизма, происходит появление и усложнение сердца. Нервная система подразделяется на центральную и периферическую. У позвоночных животных вследствие активного образа жизни передняя часть нервной трубки превращается в головной мозг, усложняются органы чувств, формируется спинной мозг. Периферическая нервная система представлена нервами, отходящими от центральной нервной системы.

Выделительная система у ланцетников — нефридии, у остальных хордовых — почки, мочеточники и мочевой пузырь. Половые железы — семенники у самцов и яичники у самок, выводные пути — яйцеводы и семяпроводы. Большинство хордовых — раздельнополые животные. Предковая группа, давшая хордовых, — кальцихордаты, жившие в ордовике палеозойской эры и имевшие в головном отделе жаберные щели и в хвосте — хорду. Это были свободноплавающие, двусторонне-симметричные животные, которые, вероятно, дали две ветви — одна стала вести малоподвижный образ жизни, и от нее произошли личиночно-хордовые и ланцетники, другая дала позвоночных животных. Появление хордовых сопровождалось важнейшими ароморфозами: 1. Появился осевой скелет, хорда. Хорда представляет собой упругий тяж из хрящевидной ткани, образованный из энтодермы и окруженный соединительно-тканной оболочкой. У низших хордовых хорда сохраняется в течение всей жизни, у высших — заменяется позвончиком. 2. Центральная нервная система приобретает вид трубки с каналом (невроцелем) внутри и расположена на спинной стороне тела. Невроцель образуется в результате того, что нервная пластинка, закладывающаяся в эктодерме, свертывается в трубку. Передняя часть нервной трубки у позвоночных усложняется и превращается в головной мозг. Такое трубчатое строение нервной системы способствует обмену веществ не только с поверхности, но и изнутри, что дает возможность увеличить массу мозга. 3. Характерная особенность хордовых проявляется в том, что стенки глотки пронизаны жаберными щелями, что обеспечивает активный газообмен при прокачивании воды ротовым аппаратом через жаберные щели.

Ланцетник. Строение и жизнедеятельность. К подтипу Бесчерепные относится единственный класс Головохордовые, который насчитывает всего около 30 видов морских животных, обитающих на мелководье. Типичным представителем является ланцетник, размеры которого достигают 8 см. Тело ланцетника овальное, суженное к хвосту, сжатое с боков. На задней части тела расположен хвостовой плавник в форме ланцета — древнего хирургического инструмента. Парные плавники отсутствуют, имеется слабо выраженный спинной плавник. По бокам тела с брюшной стороны свисают две складки, которые срастаются на брюшной стороне и образуют околожабрную полость, сообщающуюся с глоточными щелями и открывающуюся отверстием наружу. Покровы представлены кожей, состоящей из однослойного эпидермиса и тонкого слоя дермы.

Вдоль всего тела тянется хорда, утончаясь в передней и задней частях тела. Хорда заходит в переднюю часть тела дальше, чем нервная трубка, отсюда и

название единственного класса — головохордовые (рис. 56). Хорда заключена в соединительно-тканый футляр, который образует опорные элементы для спинного плавника и разделяет мышечные пласты на сегменты с помощью соединительно-тканых прослоек. Мышцы образованы поперечно-полосатой мускулатурой. На передней части тела имеется ротовое отверстие, окруженное щупальцами (до 20 пар). Ротовое отверстие ведет в обширную глотку, сепидельный аппарат.

Через щели в глотке вода выходит в атриальную полость, пищевые частицы улавливаются ресничным эпителием и направляются на дно глотки, где расположен эндостиль — бороздка, имеющая ресничный эпителий, который гонит слизь вперед, затем по спинной бороздке — к кишке. Желудка нет, имеется печеночный вырост, гомологичный печени позвоночных животных. Кишечник не делает петель и открывается анальным отверстием у хвостового плавника. Переваривание пищи происходит в кишечнике и в полом печеночном выросте, который направлен к головному концу тела. Интересно, что у ланцетника сохранилось внутриклеточное пищеварение, клетки кишечника захватывают пищевые частицы и переваривают их в своих пищеварительных вакуолях. Такой способ пищеварения у позвоночных животных отсутствует. В глотке более 100 пар жаберных щелей, ведущих в околожаберную полость. Стенки жаберных щелей имеют кровеносные сосуды, в которых происходит газообмен. С помощью ресничного эпителия глотки вода прокачивается через жаберные щели в околожаберную полость и через отверстие (атриопор) выводится наружу. Кроме того, в газообмене принимает участие и кожа. Кровь ланцетника бесцветная, не содержит дыхательных пигментов. Транспорт газов осуществляется в результате их растворения в плазме крови. Кровеносная система замкнутая, один круг кровообращения. Сердце отсутствует, и кровь движется благодаря пульсации жаберных артерий, которые прокачивают кровь через сосуды в жаберных щелях. Артериальная кровь попадает в спинную аорту, от которой по сонным артериям кровь течет в переднюю часть, а по непарной спинной аорте — в заднюю часть тела. Затем по венам кровь вновь возвращается в венозный синус и по брюшной аорте направляется к жабрам. Вся кровь от пищеварительной системы попадает

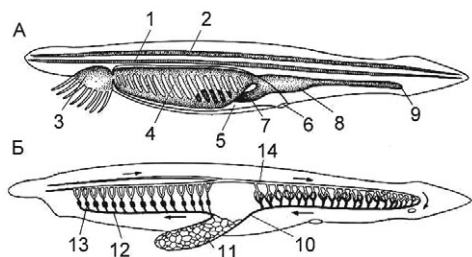


Рис. 56. Строение ланцетника. А — нервная трубка, хорда и пищеварительная система; Б — кровеносная система:

1 — хорда; 2 — нервная трубка; 3 — ротовая полость; 4 — жаберные щели в глотке; 5 — околожаберная полость; 6 — атриопор; 7 — печеночный вырост; 8 — кишка; 9 — анальное отверстие; 10 — подкишечная вена; 11 — капилляры воротной системы печеночного выроста; 12 — брюшная аорта; 13 — луковички артерий, прокачивающих кровь через жаберные щели; 14 — спинная аорта

в печеночный вырост, затем в венозный синус. Печеночный вырост так же, как и печень, обезвреживает ядовитые вещества, попавшие в кровь из кишечника, и, кроме того, выполняет другие функции печени. Такое строение кровеносной системы принципиально не отличается от кровеносной системы позвоночных животных и часто рассматривается как ее «прототип».

Центральная нервная система образована нервной трубкой с полостью внутри. Выявленного головного мозга у ланцетника нет. В стенках нервной трубки, вдоль ее оси, располагаются светочувствительные органы — глазки Гессе. Каждый из них состоит из двух клеток — светочувствительной и пигментной, они способны воспринимать интенсивность освещения. К расширенной части нервной трубки прилегает орган обоняния. Органы выделения ланцетника называются нефридии и напоминают органы выделения плоских червей — протонефридии. Многочисленные нефридии (около ста пар, по одному на две жаберные щели), расположенные в области глотки, представляют собой трубочки, открывающиеся одним отверстием в полость целома, другим — в околожаберную полость. На стенках нефридия расположены булавовидные клетки — соленициты, каждая из которых имеет узкий канал с мерцательным волоском. За счет биения этих волосков жидкость с продуктами метаболизма выводится из полости нефридия в околожаберную полость. Ланцетники раздельнополы, половые железы (гонады, до 26 пар) расположены в полости тела в области глотки. Половые продукты выводятся в околожаберную полость через временно образующиеся половые протоки. Оплодотворение внешнее, зигота претерпевает дробление и превращается по классической схеме в морулу, бластулу, гастролу, нейрулу. Имеется личиночная стадия. Личинка активно передвигается с помощью ресничек, покрывающих все тело, затем — за счет боковых изгибов тела. Личинка до трех месяцев ведет пелагический образ жизни, затем переходит к жизни на дне. Особенности строения, особенности эмбрионального развития, характерные для хордовых животных, были изучены русским ученым А. О. Ковалевским. Но достаточные основания считать ланцетников прямыми предками позвоночных животных отсутствуют. Ланцетники развивались по пути адаптации к придонному образу жизни с фильтраторным типом питания.

2.11. Подтип Позвоночные, надкласс Рыбы

Характеристика подтипа. Животные подтипа Позвоночные подразделяются на две группы: первичноводные — анамнии и первичноназемные — амниоты. К анамниям относятся круглоротые, рыбы и земноводные, развитие их зародышей происходит в водной среде, у них отсутствуют зародышевые оболочки. К амниотам, имеющим зародышевые оболочки (амнион, хорион, аллантоис), относятся пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Общее количество ныне живущих позвоночных животных достигает 40 000 видов. Кожа характеризуется многослойным эпидермисом и хорошо развитой дермой (кориумом, или кутисом), в глубине дермы развивается подкожная жировая клетчатка. В эпидермисе развиваются сальные, потовые железы и другие железы. Эпидермис дает начало роговым образованиям — роговым чешуям, перьям, волосам, ногтям и др.

Эпидермис имеет эктодермальное происхождение, дерма — мезодермальное. У эмбриона позвоночных скелет представлен хордой, окруженной соединительно-тканной оболочкой. Из нее в дальнейшем формируются хрящевые или костные позвонки позвоночника, в передней части образуется скелет головы. Скелет головы состоит из мозгового отдела и лицевого (висцерального) отдела, к которому относятся жаберные дуги и их производные. Уже у рыб появились челюсти (из жаберных дуг), что позволило захватывать и удерживать крупную добычу. У взрослых позвоночных хорда сохраняется только у круглоротых и некоторых низших рыб. Образуются конечности. Происхождение конечностей связывают с метаплевральными складками, которые дали сначала ряд парных плавников, затем произошло увеличение передних и задних плавников и редукция промежуточных. Мышечная система у низших позвоночных животных имеет сегментарное строение, у высших сегментарность отсутствует; в связи с появлением челюстей и конечностей формируется подвижный тип соединения костей — с помощью суставов. За движение в суставе отвечают мышцы-антагонисты, сгибатели и разгибатели.

Нервная система подразделяется на центральную и периферическую. Центральная нервная система образована хорошо развитым головным мозгом и спинным мозгом. Головной мозг закладывается в виде трех пузырей — переднего, среднего и заднего, передний и задний в дальнейшем разделяются, и образуется пять отделов головного мозга: передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый. В головном мозге имеются полости — мозговые желудочки, соединенные со спинно-мозговым каналом. Периферическая нервная система анатомически представлена нервными ганглиями, черепно-мозговыми и спинно-мозговыми нервами. У амниот 10—11 пар черепно-мозговых нервов, у амниот — 12 пар. Физиологически периферическая нервная система подразделяется на автономную, регулирующую работу внутренних органов, и соматическую, регулирующую сокращение скелетной мускулатуры. Активный образ жизни привел к хорошему развитию органов зрения, слуха, обоняния. Традиционно хорошо развиты органы вкуса и осязания. У первичноводных позвоночных имеется особый орган чувств — боковая линия. Происходит дальнейшая дифференциация пищеварительной системы на следующие отделы: ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, тонкий и толстый отделы кишечника. Развиты пищеварительные железы — печень и поджелудочная железа, открывающиеся в передний отдел тонкого кишечника — двенадцатиперстную кишку. Органами водного дыхания являются жабры и кожа, у наземных животных в связи с дыханием атмосферным воздухом из глоточных карманов развиваются легкие.

Кровеносная система позвоночных замкнута, у круглоротых, рыб и личинок земноводных один круг кровообращения, и в двухкамерное сердце попадает венозная кровь, которая затем по брюшной аорте направляется к жабрам. У взрослых амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих появляются легкие и второй круг кровообращения — легочный. В сердце, в зависимости от уровня организации, имеется разное число камер. У земноводных два предсердия и желудочек, у пресмыкающихся в желудочке появляется неполная перегородка, от желудочка отходят правая и левая дуги аорты. У птиц перегородка полная, и

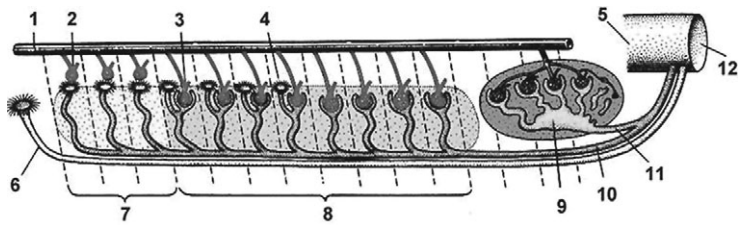


Рис. 57. Схема строения почек позвоночных

1 — спинная аорта; 2 — внешний мальпигиев клубочек; 3 — мальпигиев клубочек в боуеновой капсуле; 4 — воронки канальцев головной и туловищной почек; 5 — задняя кишка; 6 — миоллеров канал; 7 — головная почка; 8 — туловищная почка; 9 — тазовая почка; 10 — проток туловищной почки; 11 — вторичный мочеточник; 12 — клоака

сохраняется только правая дуга аорты, у млекопитающих также полное разделение артериальной и венозной крови полной перегородкой в сердце, но дуга аорты — левая.

Выделительная система представлена парными почками. У рыб и земноводных на личиночной стадии функционируют головные почки, или пронефросы (предпочки). Они представлены большим количеством выделительных канальцев, которые открываются воронками (нефростомами) в полость тела, другие отверстия канальцев открываются в общий выводной проток (рис. 57).

Рядом с нефростомами находятся капиллярные клубочки (мальпигиевы клубочки), из них плазма крови с продуктами метаболизма попадает в полостную жидкость и затем через нефростомы в выделительные канальцы. У взрослых рыб и земноводных сзади от пронефросов закладываются туловищные почки — мезонефросы (первичные почки).

Внутреннее строение мезонефроса отличается тем, что рядом с нефростомом образуется выпячивание (боуенова капсула), в котором оказывается капиллярный клубочек. Такое образование называется мальпигиевым тельцем, а вместе с выделительным канальцем — нефроном. Первичные почки содержат до нескольких сотен нефронов. Некоторые нефроны сохраняют связь с целомом через воронки, некоторые эту связь утрачивают. У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих формируются вторичные почки — метанефросы, или тазовые почки. Почечные канальцы у них не имеют нефростомов и начинаются мальпигиевым тельцем, т.е. боуеновой капсулой и капиллярным клубочком. В канальцах происходит обратное всасывание (реабсорбция) воды, витаминов, глюкозы, аминокислот, гормонов, солей. В результате уменьшается количество выделяемой мочи, но в ней резко возрастает концентрация продуктов диссимиляции. Позвоночные, как правило, раздельнополы. Гермафродитизм как нормальное состояние присутствует у небольшого числа низших позвоночных.

В ордовике — силуре палеозойской эры — появились предшественники рыб — бесчерепные хордовые. Самые древние позвоночные — бесчелюстные, или щитковые. В силурийских морях появляются иглокожие и бесчелюстные панцирные «рыбы», которые только внешне напоминали настоящих рыб и не

имели челюстей. Захват и удержание крупной добычи с помощью такого рта был невозможен. Потомки — круглоротые (миноги и миксины). Современных круглоротых сближает с щитковыми отсутствие челюстей и парных конечностей, что позволило объединить их в один надкласс Бесчелюстные. Около 350 млн. лет назад от бесчелюстных «рыб» появились первые хрящевые и костные рыбы. В результате мутаций и отбора третья пара жаберных дуг у них превратилась в челюсти, с помощью которых можно было питаться крупной добычей. В девонском периоде палеозойской эры вышли на сушу первые земноводные, в каменноугольном периоде появились пресмыкающиеся животные. В мезозойскую эру появляются млекопитающие (звери) и птицы. Ароморфозы: 1. Для позвоночных характерно активное передвижение, в связи с этим у большинства водных сильно развивается хвост; появляются парные конечности — грудные и брюшные плавники. 2. Формируется позвоночник, основа прочного и гибкого внутреннего скелета. 3. У наземных позвоночных парные плавники превратились в передние и задние конечности. Парные конечности отсутствуют только у животных надкласса Бесчелюстные. 4. Активный образ жизни приводит к усложнению головного мозга, пищеварительной, дыхательной и выделительной систем, формированию челюстного аппарата. 5. К амниотам относятся пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие, развитие яйцеклеток и эмбрионов которых происходит внутри яйца или в организме матери в специальных зародышевых оболочках — амнионе, хорионе, аллантоисе. Зародышевые оболочки выполняют функции защиты и обеспечивают обмен веществ эмбриона. 6. Кроме зародышевых оболочек формируются яйцевые оболочки — белочная, подскорлуповые, скорлупа. Они дополнительно обеспечивают развивающийся плод необходимыми органическими и неорганическими веществами, выполняют защитную и дыхательную функции.

Характеристика надкласса. Надкласс Рыбы включает более 20 000 видов рыб, из них около 700 видов относятся к классу Хрящевые рыбы, остальные объединяются в класс Костные рыбы. Тело, как правило, покрыто чешуей, которая выполняет защитную функцию. Скелет хрящевой или костный, состоит из следующих отделов: череп, скелет позвоночника, скелет конечностей и скелет поясов конечностей. В черепе появляются челюсти, жаберный аппарат, появляются парные конечности и пояса конечностей, формируется позвоночник, состоящий из отдельных позвонков. Мышцы туловища сохраняют метамерное строение. Для хрящевых рыб характерной особенностью является наличие спирального клапана в кишечнике, кишечник открывается в клоаку. У костных рыб клоаки нет (кроме двоякодышащих). Впервые появляется морфологически выраженная поджелудочная железа. У наиболее прогрессивных рыб появляется плавательный пузырь, как вырост кишечника, который помогает регулировать плотность тела и связанную с ней плавучесть. Органы дыхания представлены жабрами, у хрящевых рыб есть межжаберные перегородки, на которых располагаются жаберные лепестки. У костных рыб жаберные лепестки прикреплены к жаберным дугам, появляются жаберные крышки. Кровеносная система состоит из двухкамерного сердца и одного круга кровообращения (кроме двоякодышащих). В предсердие кровь попадает из венозного синуса, из желудочка выбрасывается в артериаль-

ный конус (у хрящевых рыб) или в луковицу аорты (у костных рыб). Центральная нервная система — головной мозг, состоящий из пяти отделов, и спинной мозг, находящийся в позвоночном канале; периферическая нервная система представлена черепно-мозговыми и спинно-мозговыми нервами.

Выделительная система представлена туловищными почками. Основным продуктом азотистого обмена у хрящевых рыб является мочеви́на, у костных — аммиак. Рыбы, как правило, раздельнополые организмы. Хрящевые рыбы откладывают яйца, у некоторых встречается живорождение. Костные рыбы выметывают большое количество мелкой икры, есть яйцеживородящие виды. Основные ароморфозы, которые позволили рыбам долгое время господствовать в морях и океанах, следующие: 1. Первые жаберные дуги превратились в челюсти, способные захватывать крупную добычу. 2. Появились парные плавники — грудные и брюшные, которые обеспечили более точные и сложные движения в плотной водной среде. 3. Произошла замена хорды хрящевым, а затем и костным позвоночником, эффективно выполняющим защитную и опорную функции. 4. Образовался череп, защищающий головной мозг. 5. Усложнились органы дыхания, появились жабры, увеличившие поверхность и интенсивность газообмена. 6. Печень стала более крупной, сформировалась поджелудочная железа. Увеличение внутренней поверхности кишечника привело к более полному пищеварению и всасыванию питательных веществ.

Класс Хрящевые рыбы. Имеют ряд особенностей, которые позволяют их выделить в отдельный класс. Скелет у них хрящевой, но хорда остается и проходит через отверстия в телах позвонков. Жаберные крышки отсутствуют, жаберные щели в количестве 5—7 пар открываются наружу каждое самостоятельным отверстием. Грудные и брюшные плавники расположены горизонтально, плавательный пузырь отсутствует. К хрящевым рыбам относятся акулы (около 250 видов), скаты (350 видов) и небольшая группа цельноголовых, или химеровых (около 30 видов). Размеры тела акул от 20 см до 15—20 метров, самый крупный скат — манта — достигает массы до 3 тонн и в размахе плавников до 8 метров. Выживанию и прогрессивному развитию хрящевых рыб в немалой степени способствуют особенности их размножения. Для хрящевых рыб характерно внутреннее оплодотворение. Одни из них откладывают крупные яйца, покрытые прочной роговой скорлупой, надежно защищающей развивающийся эмбрион. Часто яйца напоминают подушку, от углов которой отходят длинные жгуты, с помощью которых яйцо удерживается за водоросли. Яйца китовой акулы — 63 на 40 сантиметров! У других хрящевых рыб яйца не откладываются, они задерживаются в особых расширениях яйцеводов, и молодые акулята дважды «рождаются» — сначала выходят из яйца, затем из организма матери. Такое размножение называется яйцеживорождением. Молодые животные выходят крупными и активными хищниками. Мало того, уже в организме матери они часто пожирают более мелких своих собратьев и еще неоплодотворенные яйца. У третьих наблюдается настоящая живорождение, то есть эмбрионы развиваются в расширении яйцеводов — своеобразной «матке», питаются с помощью «пуповины» и «плаценты», все питательные вещества получают из организма матери. Самые крупные акулы — китовая (до 20 метров) и гигантская (до 15

метров), но они опасности для человека не представляют, т.к. питаются планктонными организмами и мелкими рыбами. Наиболее опасны для человека белая акула — кархародон (она же акула-людоед), размеры тела которой до 8 метров, тигровая акула и акула мако.

Класс Костные рыбы. Скелет всегда костный, межжаберные перегородки редуцируются, жаберные лепестки сидят на костных жаберных дужках, жаберный аппарат снаружи прикрыт жаберными крышками. Имеется плавательный пузырь, который находится в верхней части полости тела, у примитивных видов он пожизненно сохраняет связь с пищеварительной системой. С помощью плавательного пузыря рыбы меняют плотность тела при погружении или всплытии. Тело покрыто чешуей или голое. Оплодотворение у подавляющего большинства наружное, откладывают мелкую икру, без роговых оболочек.

Надотряд Костистые рыбы. К ним относятся около 90% всех современных рыб. Хвостовой плавник у них равнолопастной, скелет костный. Плавательный пузырь служит гидростатическим органом, может отсутствовать у донных видов и у некоторых хищников, хороших пловцов. У некоторых рыб используется как дополнительный орган дыхания. Кожа состоит из эпидермиса и дермы. Дерма у большинства рыб образует чешую. Чешуя костная, состоит из тонких костных пластинок. Нарастание чешуи происходит неравномерно, образуются годовые кольца, по которым можно определить возраст рыбы. Эпидермис выделяет слизь, уменьшающую трение о воду. Окраска рыб покровительственная, спина у большинства окрашена темнее, брюшко серебристое. Скелет костный. Позвоночник образован двояковогнутыми позвонками, между которыми сохраняются остатки хорды. Позвонки туловищного отдела имеют верхнюю дугу и верхний отросток, снизу к ним прилегают ребра. В хвостовом отделе позвонки имеют верхнюю, нижнюю дуги и остистые отростки. Череп состоит из мозгового и лицевого отделов. Лицевой отдел представлен челюстями, подъязычной дугой и жаберным аппаратом. Жаберные дуги имеют жаберные тычинки, процеживающие воду, жаберные крышки активно прокачивают воду через рот и жабры. Скелет плавников представлен костными лучами, пояс передних конечностей соединен с черепом, пояс задних конечностей находится в мускулатуре. Кроме парных плавников — грудных и брюшных, имеются непарные плавники — спинной и анальный. Зубы конические, расположены на челюстях и небных костях, у карповых рыб зубов нет, но на последней паре жаберных дуг имеются костные выросты — глоточные зубы. У планктоноядных жаберные тычинки образуют цедильный аппарат. Глотка и пищевод ведут в желудок, затем следует тонкая кишка, которая у многих видов имеет слепые отростки. Они увеличивают всасывающую поверхность кишечника. В тонкую кишку открываются протоки печени; поджелудочная железа островками разбросана по брыжейке. Толстая кишка заканчивается анальным отверстием. Для большинства костных рыб характерен плавательный пузырь (рис. 58). Открытопузырные рыбы сохраняют связь плавательного пузыря с пищеводом всю жизнь, у закрытопузырных рыб эта связь утрачивается.

Межжаберные перегородки отсутствуют, и на жаберных дужках (5 пар, но последняя без жаберных лепестков, сильно редуцирована) находятся костные

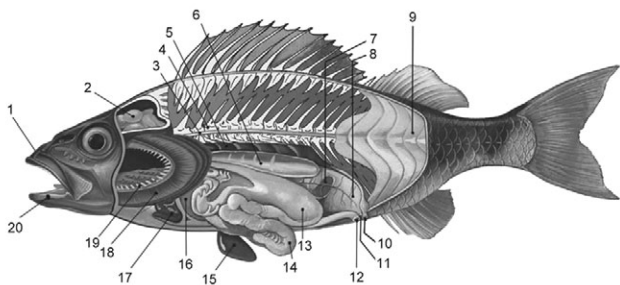


Рис. 58. Строение рыбы:

1 — верхняя челюсть; 2 — головной мозг; 3 — спинной мозг; 4 — позвоночник; 5 — почка; 6 — плавательный пузырь; 7 — икра; 8 — яичник; 9 — мышечные сегменты; 10 — мочевое отверстие; 11 — половое отверстие; 12 — анальное отверстие; 13 — желудок; 14 — кишечник; 15 — селезенка; 16 — печень; 17 — сердце; 18 — жаберные лепестки; 19 — жаберные тычинки; 20 — нижние челюсти

жаберные тычинки и жаберные лепестки, в стенках которых проходят капилляры. С помощью рта и жаберных крышек вода прокачивается через жабры, в которых происходит газообмен. Кроме этого, жабры играют большую роль в регуляции осмотического давления крови рыб.

Кровеносная система замкнутая, один круг кровообращения, сердце двухкамерное и состоит из тонкостенного предсердия и мускулистого желудочка. Венозная кровь собирается сначала в венозный синус — расширение, собирающее кровь от венозных сосудов, затем попадает в предсердие и выталкивается из желудочка. Между предсердием и желудочком имеются створчатые клапаны, не позволяющие крови вернуться в предсердие. Из желудочка кровь попадает в расширенную начальную часть брюшной аорты — луковицу аорты у костистых рыб, у хрящевых рыб — в артериальный конус.

Из сердца венозная кровь попадает по брюшной аорте к жабрам, артериальная кровь собирается в спинную аорту. К голове и передней части туловища кровь движется по сонным артериям, в заднюю часть тела — по непарной спинной аорте, которая проходит под позвоночником. От всех органов венозная кровь по сосудам попадает в общий венозный синус. Рыбы имеют парные туловищные почки, которые находятся в полости тела над плавательным пузырем — темно-красные лентовидные образования, плотно прилегающие к позвоночнику. Очищенная кровь возвращается в кровеносную систему через почечную вену, продукты обмена по мочеточникам попадают в мочевой пузырь и через мочевыделительное отверстие выводятся наружу. Большие полушария головного мозга отвечают только за обоняние, нервной вещества в крыше мозга нет. Промежуточный мозг мал. Средний мозг имеет зрительные бугры и хорошо развит. Мозжечок развивается в зависимости от степени подвижности рыбы. Продолговатый мозг переходит в спинной. От головного мозга отходит 10 пар черепно-мозговых нервов. Такое строение головного мозга обеспечивает образование условных рефлексов и сложное поведение рыб. В течение жизни у них легко образуются рефлексы на зрительные, слуховые, обонятельные раздражи-

тели. Спинной мозг проходит в спинно-мозговом канале позвоночника. Глаза имеют плоскую роговицу и круглый хрусталик. Аккомодация осуществляется за счет передвижения хрусталика относительно сетчатки. Большинство рыб хорошо видят на расстоянии до 1 м, но некоторые — до 10–12 м. Рыбы хорошо слышат и способны издавать звуки. «Переговариваются» между собой они с помощью плавательного пузыря, с помощью звуков, издаваемых жаберными крышками, челюстями, зубами, трением плавников. Внутреннее ухо — перепончатый лабиринт с тремя полукружными каналами; улитка, характерная для наземных позвоночных, еще отсутствует. Органы вкуса представлены вкусовыми почками, которые находятся в ротовой полости и на поверхности тела. Характерна боковая линия — канал, проходящий по бокам тела и сообщаящийся с наружной средой с помощью отверстий, проходящих сквозь чешую. На дне канала находятся рецепторы, воспринимающие тонкие изменения давления воды. Это помогает ориентироваться в темноте, чувствовать приближение других обитателей воды и подводных предметов.

Рыбы раздельнополы, гермафродитные виды встречаются крайне редко. У самок развиваются парные яичники, у самцов — семенники. У гермафродитов гонады функционируют то как семенники, то как яичники, поэтому самооплодотворения не происходит. В оплодотворенной икринке происходит развитие эмбриона. Развитие рыб происходит с превращением, из икринки выходит личинка, которая некоторое время не питается, используя запасы питательных веществ желточного мешка, затем переходит к активному питанию. Обычно речные рыбы на нерест поднимаются вверх по реке, поближе к тем местам, где они появились сами. Проходные рыбы (рыбы, обитающие в морях и океанах, а нерестящиеся в реках) собираются в большие стаи и идут к местам нереста, преодолевая огромные расстояния. У большинства рыб оплодотворение наружное, характерна громадная плодовитость, когда самка выметывает сотни тысяч икринок (самка трески — до 10 млн., луна-рыба — до 300 млн.). У некоторых видов рыб оплодотворение внутреннее, и икра остается в половых путях самки. Развивающийся эмбрион питается только за счет питательных веществ в желтке икринки, такое развитие называется яйцеживорождением. Яйцеживорождение наблюдается у самых популярных аквариумных рыбок — гуппи, меченосцев.

Класс Костные рыбы объединяет более 20 тыс. видов рыб и делится на два подкласса: подкласс Лопастеперые и подкласс Лучеперые. Подкласс Лопастеперые включает два надотряда — Кистеперые и Двоякодышащие. От пресноводных кистеперых рыб в каменноугольном периоде Палеозойской эры произошли земноводные животные. В дальнейшем кистеперые перешли к жизни в море. Считалось, что кистеперые рыбы вымерли в Мезозойскую эру, но в 1938 году в Индийском океане был пойман первый экземпляр целакантовой рыбы, названный латимерией. Размеры рыбы достигают 180 см, масса тела до 95 кг, это единственный представитель замечательной группы животных, доживший до нашего времени. Размножается латимерия с помощью яйцеживорождения, яйца массой до 300 г целый год остаются в яйцеводах, затем рождаются маленькие латимерии. Двоякодышащие появились в девонском периоде палеозойской эры. Характерная особенность — наличие одного или двух легких для дыхания

атмосферным воздухом. В связи с появлением легких появляется и второй круг кровообращения — легочный. К двулегочным относят четыре вида протоптеров и один вид из рода лепидосирен. Австралийский неocerатод — однолегочный.

Подкласс Лучеперые рыбы делится на надотряд Ганоидные и надотряд Костистые рыбы. Ганоидные — древняя группа рыб, сохранившая ряд примитивных признаков. У осетрообразных рыб — рострум и поперечный рот на нижней стороне, гетероцеркальный хвостовой плавник, горизонтальные парные плавники. Хорда у них сохраняется всю жизнь, тела позвонков отсутствуют, в кишечнике сохраняется спиральный клапан, в сердце — артериальный конус. Чешуя толстая, покрыта эмалеподобным веществом — ганоином. Но наряду с древними признаками появились признаки, характерные для высших рыб: появились костные части скелета — костные жаберные крышки, хрящевой мозговой череп снаружи покрыт кожными костями; жаберные крышки, защищающие жабры и играющие роль прокачивающего воду аппарата; плавательный пузырь, регулирующий плотность тела рыб на различных глубинах; оплодотворение у большинства наружное, т.к. рыбы откладывают очень большое количество мелкой икры, не имеющей роговой скорлупы. К ганоидным рыбам относятся Осетрообразные, или Хрящевые ганоиды. Для осетрообразных характерно наличие пяти рядов костных пластинок (жучек), один на спине и две пары рядов по бокам тела, по бокам верхней лопасти гетероцеркального хвостового плавника находится ганоидная чешуя.

2.12. Надкласс Наземные позвоночные, класс Земноводные

Характеристика класса. Земноводные — первые позвоночные животные, вышедшие на сушу, но не потерявшие связи с водной средой. Размножение происходит в воде, имеется водная рыбообразная личинка. Кроме того, тесная связь с водой характерна для большинства видов земноводных и во взрослом состоянии, поэтому они имеют приспособления к жизни и в воде, и на суше. Покровы представлены кожей, мягкой, голой, проницаемой для газов и воды. В скелете происходит ряд преобразований, связанных с наземным образом жизни. Обособляются шейный и крестцовый отделы позвоночника, имеющие по одному позвонку. Череп с помощью двух мышечелков подвижно причленяется к шейному позвонку. Из парных плавников пресноводных кистеперых рыб для передвижения по суше формируются конечности, представляющие собой систему рычагов. Мускулатура утрачивает метамерное строение, представлена множеством отдельных мышц. Дыхательная система амфибий интересна тем, что в процессе развития происходит переход от жаберного дыхания к легочному. Большое значение имеет кожное дыхание. Дыхательные пути развиты слабо.

Так как появились легкие, возникает легочный (малый) круг кровообращения. Сердце амфибий становится трехкамерным, от него отходят три пары артериальных дуг. Обмен веществ еще не очень интенсивный, земноводные не способны поддерживать постоянную температуру тела, относятся к пойкилотермным животным. В головном мозге увеличиваются и полностью разделяются

большие полушария переднего мозга. Средний мозг и мозжечок развиты незначительно. От головного мозга отходит 10 пар черепно-мозговых нервов. Жизнь в воздушной среде привела к появлению ряда особенностей в органах чувств. За счет выпуклой роговицы и уплощенного хрусталика улучшается аккомодация. Для предохранения глаз от засорения и высыхания у амфибий появляются подвижные веки и мигательные перепонки. Для восприятия звуков в воздушной среде появляются барабанная перепонка, за ней — воздушная полость среднего уха и одна слуховая косточка — стремечко, которая проводит колебания к внутреннему уху. Евстахиевой трубой полость среднего уха сообщается с ротовой полостью. Появляются хоаны, внутренние ноздри, носовые ходы становятся сквозными.

Девонский период палеозойской эры, в котором возникли первые земноводные, видимо, характеризовался сезонными засухами, во время которых жизнь во многих пресных водоемах была для рыб затруднительна. Переход позвоночных от водного к наземному образу жизни и появление земноводных сопровождалось появлением двух решающих приспособлений: дыхания кислородом атмосферы и передвижения по твердому субстрату. Другими словами, жаберное дыхание должно было замениться легочным, а плавники — пятипалыми конечностями, представляющими собой систему рычагов, служащих для опоры тела и передвижения. Параллельно изменялись и другие системы органов. Большинство исследователей считают, что земноводные произошли от пресноводных кистеперых рипидистиевых рыб 370–350 млн лет назад. Сначала появились ихтиостегиды, затем стегоцефалы — панцирноголовые. Первые амфибии, появившиеся в пресных водоемах в конце девона, — ихтиостегиды. Они были настоящими переходными формами между кистеперыми рыбами и земноводными. Так, у них были рудименты жаберной крышки, настоящий рыбий хвост, кожа была покрыта мелкой рыбьей чешуей. Однако наряду с этим они имели парные пятипалые конечности наземных позвоночных. Ихтиостегиды жили не только в воде, но и на суше. Выходу земноводных на сушу способствовали следующие ароморфозы: 1. Появились легкие и легочное дыхание. 2. Усложнилась кровеносная система, развился легочный круг кровообращения. Сердце стало трехкамерным. 3. Сформировались парные пятипалые конечности, представляющие собой систему рычагов с шарнирными суставами и предназначенные для передвижения по суше. 4. Появился шейный отдел в позвоночнике, обеспечивший движение головы, и крестцовый отдел, место прикрепления тазового пояса. 5. Появились среднее ухо, веки, хоаны.

В современной фауне насчитывается более 4000 видов земноводных, которых разделяют на отряды Бесхвостые, Хвостатые и Безногие.

Строение и жизнедеятельность. С особенностями строения познакомимся на примере лягушки. Тело уплощенное в спинно-брюшном направлении, состоит из головы, туловища и конечностей. Кожа голая влажная, гиперосмотична, вода и часть кислорода поступает в организм лягушки через кожу. На голове выпуклые глаза, в связи с обитанием в воздушной среде появились веки и мигательная перепонка. На конце морды находятся ноздри, носовые ходы хоанами открываются в ротоглоточную полость. За ушными отверстиями у самцов мно-

гих видов находятся раздувающиеся пузыри — резонаторы, с помощью которых происходит усиление издаваемых звуков. Шейный отдел выражен слабо, хвост отсутствует. Конечности рычажного типа, задние пятипалые конечности более длинные, передние четырехпалые. Окраска покровительственная. Скелет лягушки, как и у всех позвоночных животных, разделяют на четыре отдела: осевой скелет, скелет черепа, скелет конечностей и скелет поясов конечностей. Осевой скелет представлен позвоночником, у которого в дополнение к туловищному и хвостовому отделам, свойственным рыбам, появились шейный и крестцовый отделы. Череп лягушки подвижно сочленяется с единственным шейным позвонком при помощи двух мыщелков, что обеспечивает движение головы в вертикальной плоскости (в горизонтальной плоскости голова двигаться не может). Число позвонков туловищного отдела может быть различным, наибольшее количество — у безногих земноводных (более ста). Меньше всего позвонков в туловищном отделе у бесхвостых земноводных, у лягушки их семь. Ребер у лягушки нет, но у хвостатых земноводных на позвонках туловищного отдела развиваются короткие верхние ребра, а у безногих — настоящие ребра. Крестцовый отдел включает в себя один позвонок, несущий на себе длинные поперечные отростки, к которым причленяются подвздошные кости таза. Хвостовой отдел лягушки оканчивается хвостовой костью — уростилем — косточкой, которая представляет собой несколько позвонков, слившихся в процессе эмбрионального развития. В связи с выходом на сушу произошли изменения в черепе, а также редукция жабр и жаберного аппарата.

Поскольку удельный вес тела на суше существенно больше, чем в воде, у земноводных возникают конечности, разделенные на подвижно соединенные отделы. Такое строение существенно уменьшает усилия, затрачиваемые для поддержания и перемещения тела в наземных условиях. Передние конечности, обычно четырехпалые (первый палец редуцирован), состоят из трех отделов: плечо — плечевая кость, предплечье — сросшиеся лучевая и локтевая кости и кисть, представленная косточками запястья, пясти и фалангами пальцев. Задние конечности состоят из трех отделов: бедра, голени и стопы. Бедро состоит из бедренной кости, голень — из сросшихся большой и малой берцовых костей, стопа — из костей предплюсны, плюсны и фаланг пальцев. Плечевой пояс (рис. 58) лягушки широким полукольцом опоясывает тело и закрепляется в мускулатуре. Он представлен несколькими парными костями: лопатками, заканчивающимися широкими надлопаточными хрящами, вороньими костями и ключицами, а также одной непарной костью — грудиной.

Тазовый пояс состоит из трех парных, сросшихся в связи с большими нагрузками костей: подвздошных, лобковых и седалищных. С помощью подвздошных костей тазовый пояс прикреплен к поперечным отросткам крестцового позвонка. В связи с более сложными движениями мышечная система у амфибий устроена значительно сложнее, чем у рыб. Развивается мощная и сложно организованная мускулатура передних и задних конечностей. Метамерия мускулатуры (сегментированное строение), характерная для рыб, у земноводных нарушается, строение мышечной системы становится более дифференцированным. Пищеварительная система характеризуется приобретением некоторых особен-

ностей, связанных с наземным образом жизни. В отличие от рыб у земноводных развиваются слюнные железы, протоки которых открываются в ротоглоточную полость. Кроме того, появляется язык, обладающий собственной мускулатурой и принимающий участие в захватывании и удержании пищи. Язык расположен на дне ротоглоточной полости и может иметь разную форму. У лягушки задняя часть языка способна выбрасываться вперед и служит орудием для ловли мелких животных. Удерживать пищу помогают также находящиеся на верхней челюсти мелкие зубы, имеющие коническую форму, и несколько загнутые назад вершины; проталкиванию пищевого комка способствуют глазные яблоки, которые отделены от ротоглоточной полости лишь тонкой слизистой оболочкой и могут с помощью специальных мышц втягиваться внутрь ротоглотки. Пища из ротоглотки по короткому пищеводу попадает в желудок. Кишечник относительно длиннее, чем у рыб, и состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего. Прямая кишка кишечника открывается в клоаку. Крупная печень секретирует желчь, которая накапливается в желчном пузыре и через протоки попадает в переднюю часть тонкой кишки (так называемая двенадцатиперстная кишка), туда же впадают протоки поджелудочной железы.

Личинки земноводных дышат при помощи ветвистых наружных жабр, которые после метаморфоза исчезают у большинства видов. У взрослых амфибий газообмен происходит через кожу и легкие. Значение кожного дыхания очень велико, например, у зеленой лягушки через кожу поступает 51% кислорода и выделяется 86% углекислого газа. Легкие земноводных представляют собой полые мешки с более или менее выраженным ячеистым строением. Поверхность легких очень невелика, и отношение ее к поверхности кожи равно 2:3. Дыхательные пути тоже развиты слабо. У лягушки они представлены всего лишь короткой трахейно-гортанной камерой, а у представителей хвостатых — длинной трубкой — трахеей. Так как грудная клетка отсутствует, механизм дыхания — примитивного нагнетательного типа. Вдох осуществляется через ноздри, при опускании дна ротовой полости, затем ноздри закрываются клапанами, дно ротовой полости снова поднимается, и воздух проталкивается в легкие. Выдох происходит при помощи брюшной мускулатуры. Кроме легких дополнительный газообмен осуществляется в ротовой полости, стенка которой пронизана сетью капилляров.

Кровеносная система разделена на два круга кровообращения: большой и малый (легочный). Сердце трехкамерное, образовано двумя предсердиями и одним желудочком. В левое предсердие от легких по легочным венам поступает артериальная кровь, а в правое предсердие — смешанная, так как в полые вены от внутренних органов поступает венозная кровь, а кожные вены приносят артериальную кровь (рис. 59).

В желудочке кровь смешивается лишь частично, благодаря наличию специальных разделительных механизмов (различные выросты и спиральный клапан артериального конуса). Из желудочка кровь поступает в артериальный конус, разветвляющийся далее на три пары артериальных сосудов. При сокращении желудочка сначала выталкивается венозная кровь, которая заполняет первые две пары артерий. Кровь с максимальным содержанием кислорода из левого

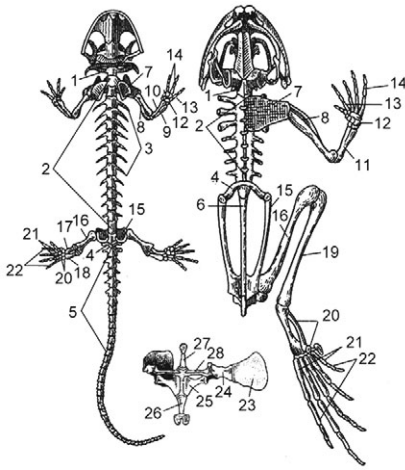


Рис. 59. Скелет земноводных:

1 — шейный позвонок; 2 — туловищные позвонки; 3 — ребра; 4 — крестцовый позвонок; 5 — хвостовые позвонки; 6 — уrostиль; 7 — пояс передних конечностей; 8 — плечевая кость; 9 — локтевая кость; 10 — лучевая кость; 11 — сросшиеся кости предплечья; 12 — запястье; 13 — пясть; 14 — фаланги пальцев; 15 — подвздошные кости; 16 — бедренная кость; 17 — большая берцовая кость; 18 — малая берцовая кость; 19 — сросшиеся кости голени; 20 — предплюсна; 21 — плюсна; 22 — фаланги пальцев; 23 — лопаточный хрящ; 24 — лопатка; 25 — воронья кость; 26 — грудина; 27 — предгрудина; 28 — ключица

предсердия поступает в третью пару артерий, от которой отходят сонные артерии, снабжающие кровью головной мозг. Дуги аорты, описав полуокруг, сливаются вместе и образуют общий ствол спинной аорты, снабжающий смешанной кровью внутренние органы. Затем венозная кровь (от внутренних органов по полым венам) и артериальная (по кожным венам) попадают в правое предсердие. Легочные артерии несут бедную кислородом кровь к легким, где происходит газообмен, затем по легочным венам артериальная кровь попадает в левое предсердие — это малый круг кровообращения. От каждой легочной артерии отходят крупные ответвления — кожные артерии, несущие кровь к коже, где она окисляется, а затем попадает в правое предсердие. Эритроциты у земноводных крупные, двояковыпуклые, имеют ядро.

Обмен веществ выше, чем у рыб, но не достаточно высок для поддержания постоянной температуры тела, поэтому земноводных относят к пойкилотермным животным. Головной мозг земноводных, как и у всех позвоночных животных, состоит из пяти отделов: передний, промежуточный, средний мозг, мозжечок и продолговатый мозг.

По сравнению с рыбами у амфибий увеличались относительные размеры переднего мозга, и произошло полное разделение его полушарий. Кроме того, увеличилось количество нервных клеток (серого вещества), которые, однако, содержатся в глубинных слоях переднего мозга и отсутствуют на его поверхности. Средний мозг относительно небольшой, а мозжечок недоразвит вследствие малой подвижности и однообразных движений. Продолговатый мозг переходит в спинной. Помимо внутреннего уха, имеющегося и у рыб, у амфибий развито среднее ухо, в полости которого находится стремечко — слуховая косточка, впервые появившаяся у позвоночных. Для передачи звуковых колебаний стремечко одним концом опирается в барабанную перепонку, отделяющую полость среднего уха от внешней среды, а другим — в овальное окно, представляющее собой истонченный участок перегородки между средним и внутренним ухом. Полость среднего уха соединяется с ротовой полостью узким каналом — евстахиевой трубой, это

необходимо для того, чтобы внешнее и внутреннее давления на барабанную перепонку были одинаковы, что предохраняет перепонку от разрыва. Орган зрения необходим амфибиям для рассматривания предметов, прежде всего на суше. Приспособления, необходимые для этого, выражаются в выпуклой форме роговицы и в хрусталике, имеющем форму двояковыпуклой линзы (в отличие от рыб, у которых шарообразный хрусталик). Кроме того, для защиты глаз от засорения и высыхания у амфибий появляются подвижные веки, мигательные перепонки, железы, увлажняющие роговицу. Аккомодация происходит, как и у рыб, лишь за счет перемещения хрусталика. Орган обоняния земноводных расположен в парных обонятельных капсулах, которые с внешней средой сообщаются наружными ноздрями, а с ротоглоточной полостью — хоанами. Таким образом, описанная система служит не только для восприятия запахов, но и для дыхания. Боковая линия свойственна всем личинкам амфибий и расположена в коже, но не в углубленном канале, как у рыб, а поверхностно. У взрослых форм боковая линия сохраняется только у водных хвостатых земноводных и некоторых бесхвостых, также водных.

Выделительная система, как и у рыб, представлена двумя туловищными почками, функция которых — выведение избытка воды. Основной продукт выделения — мочевины. По мочеточникам моча поступает в клоаку, а затем в мочевой пузырь. После его наполнения моча выводится снова в клоаку, а затем наружу. У самцов мочеточник выполняет еще одну функцию — функцию семяпровода. Амфибии — гиперосмотические животные по отношению к пресной воде. Вследствие этого вода постоянно поступает в организм через кожу, которая не имеет механизмов, препятствующих этому, как у других наземных позвоночных. Морская вода гиперосмотична по отношению к осмотическому давлению в тканях земноводных, вода через кожу уходит из организма. Это самая важная причина, вследствие которой земноводные не могут жить в морской воде и погибают в ней от обезвоживания. У большинства бесхвостых самцы несколько мельче самок. Оплодотворение может быть как внутренним, так и наружным. Развитие земноводных происходит с метаморфозом, то есть из яиц, которые обычно развиваются в воде, появляются личинки. Они питаются отличным от рациона взрослых кормом и отличаются от взрослых некоторыми рыбообразными чертами строения. Половые органы самца лягушки представлены парными семенниками. Семявыносящие каналы впадают в мочеточник (вольфов канал). Оплодотворение у лягушки наружное, копулятивные органы у самца отсутствуют. Половая система самки представлена парными яичниками и яйцеводами (мюллеровыми каналами), которые имеют вид сильно извитых трубок, одним концом впадающих в клоаку, а на другом несущих воронки, в которые попадают яйцеклетки. Яйцо испытывает полное и неравномерное дробление. Через 8—10 суток после оплодотворения зародыш лягушки прорывает яйцевые оболочки и в виде личинки — головастика — выходит наружу. Первоначально головастики имеют рыбообразное строение: у него нет парных конечностей, единственным органом передвижения является хвост с хорошо развитой перепонкой. Органами его дыхания являются 2—3 пары наружных жабр, хорошо развита боковая линия, есть хорда, четыре артериальные дуги.

На этом этапе развития у головастика двухкамерное сердце и только один круг кровообращения, как у рыб. При дальнейшем развитии наружные жабры атрофируются и формируются жаберные щели с лепестками, которые также затем исчезнут по мере формирования легких. Параллельно с этим происходят и другие процессы: исчезает боковая линия, атрофируется хвост, развиваются парные конечности, исчезает хорда, укорачивается кишечник. Головастик переходит с растительной пищи на животную, свойственную взрослым особям, превращается в лягушонка.

Хвостатые амфибии — наиболее древняя и относительно немногочисленная группа амфибий (около 340 видов). Распространены большей частью в умеренном поясе западного и восточного полушарий. Туловище удлинненное, округлое, с длинным хвостом, сохраняющимся всю жизнь. Передние и задние конечности одинаковой длины, поэтому они передвигаются ползанием или хождением. Предплечье и голень имеют типичное строение и состоят из двух костей, локтевой и лучевой, большой и малой берцовых. Черты внутреннего строения являются наиболее примитивными для класса в целом. У наиболее примитивных форм в течение всей жизни сохраняется зачаточная хорда. Есть зачаточные верхние ребра. Некоторые представители, например протей, сохраняют наружные жабры в течение всей жизни. Велика роль кожного дыхания. Отсутствует полость среднего уха и барабанная перепонка, у некоторых видов пожизненно сохраняется боковая линия. Оплодотворение у большинства видов внутреннее, самка захватывает клоакой слизистые мешки со сперматозоидами (сперматофоры). У некоторых наблюдается процесс размножения в личиночной стадии — неотения. Это явление наиболее известно на примере аксолотля, земноводного Северной Америки, который способен к размножению, но на самом деле является личиночной стадией амбистомы.

Бесхвостые амфибии — наиболее высокоорганизованная и многочисленная группа амфибий, насчитывающая 2900 видов. При всем разнообразии видов внешнее строение довольно однообразное, что связано с передвижением прыжками. Форма тела укороченная, клинообразная. Задние конечности удлиннены, в них появляется новый отдел, «вторичная голень», образованный за счет удлинения двух костей предплюсны. Необходимо отметить, что парные кости в голени и предплечье срослись для лучшей опоры при передвижении по суше. Отряд разделен на 19 семейств, наиболее известными из которых являются: семейство Круглоязычные (жерлянки), семейство Пиповые (шпорцевая лягушка, суринская пипа), семейство Чесночницы (обыкновенная чесночница), семейство Настоящие жабы (серая и зеленая жабы), семейство Квакши (обыкновенная квакша), семейство Настоящие лягушки (озерная и прудовая лягушки).

2.13. Класс Пресмыкающиеся

Характеристика класса. Рептилии — это первые настоящие первичноназемные позвоночные, лишь некоторые из которых вторично вернулись в водную среду обитания. Заселяют все климатические области земного шара, за исключением приполярных. Кожа сухая, желез почти нет, формируются различные

роговые образования — чешуйки, щитки. В скелете хорошо развит шейный отдел, есть ребра, у большинства формируется настоящая грудная клетка — ребра прилегают к груди. Конечности расположены по бокам туловища, а не под ним. Сердце трехкамерное, с неполной перегородкой в желудочке, два круга кровообращения. Дыхание исключительно легочное. Формируются настоящие дыхательные пути — трахея, бронхи. Туловищные почки заменяются у рептилий на тазовые, которые более эффективно сохраняют воду в организме. Оплодотворение внутреннее, развитие идет без метаморфоза. Формируются яйцевые и зародышевые оболочки. Для яиц характерно большое количество желтка. В настоящее время насчитывается более 7000 видов рептилий. Среди современных пресмыкающихся выделяют 4 отряда: чешуйчатые, крокодилы, черепахи и клювоголовые.

Промежуточное звено между земноводными и пресмыкающимися — сеймурии. От них появились первые представители пресмыкающихся — котилозавры — известны со среднего карбона (около 320 млн. лет назад). От котилозавров произошли все группы пресмыкающихся. К концу периода появляются звероподобные рептилии. От звероподобных рептилий (тероморф) в конце палеозойской эры появляются зверозубые рептилии (терапсиды), морфология которых сходна с млекопитающими. В мезозойской эре наступает расцвет пресмыкающихся, среди представителей наблюдается наибольшее многообразие. Происходит освоение морских и речных водоемов, а также воздушного пространства. В мезозое происходит формирование всех групп пресмыкающихся. Последняя группа — змеи — сформировалась в меловом периоде. В конце мелового периода происходит резкое сокращение количества видов пресмыкающихся. Решающими ароморфозами, позволяющими полностью перейти к жизни на суше, стали: 1. Ороговение верхнего слоя эпидермиса, появление роговых чешуй, препятствующих испарению воды. 2. Усложнение легких и дыхательных путей в результате отказа от кожного дыхания. 3. Появление в желудочке сердца перегородки. 4. Внутреннее оплодотворение. 5. Появление защитных оболочек вокруг зародыша (зародышевых оболочек) и яйцевых оболочек, обеспечивающих зародыш необходимым количеством питательных веществ и дающих возможность развиваться эмбриону на суше внутри яйца.

Строение и жизнедеятельность. Кожа пресмыкающихся существенно отличается от кожи земноводных. Верхний слой эпидермиса у них ороговеет и постоянно слущивается, нижний (живой) слой обеспечивает его регенерацию. Все тело покрыто роговыми образованиями (щитками, чешуйками). Ороговевший эпителий несет очень важную функцию защиты от иссушения. Кожные железы у рептилий встречаются редко, примером являются бедренные поры у ящерицы, выделяющие в период размножения вязкую, нитевидную массу. С помощью обоняния ящерицы способны определять по этим секретам особей своего вида. Скелет, как и у всех позвоночных животных, разделен на четыре отдела: осевой скелет, скелет черепа, скелет конечностей и их поясов. Осевой скелет представлен позвоночником и состоит из пяти отделов: шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового. В шейном отделе рептилий, по сравнению с амфибиями, наблюдается значительно большее количество

позвонков, например, у ящерицы их восемь. Характерно наличие одного затылочного мышелка, а не двух, как у земноводных. От позвонков грудного отдела отходят ребра, соединенные с грудиной и образующие грудную клетку. Грудную клетку имеют большинство пресмыкающихся (за исключением змей, у которых нет грудины). Поясничные позвонки не несут ребер. Но у некоторых животных, например у прыткой ящерицы, все позвонки от шейного отдела до крестцового имеют ребра, в таком случае выделяют один пояснично-грудной отдел. Он состоит из 22 позвонков и соответственно 22 пар ребер, но только первые пять пар из них присоединены к хрящевой груди и образуют, таким образом, настоящую грудную клетку. Крестцовый отдел состоит из двух позвонков, к их поперечным отросткам причленяются подвздошные кости таза. Хвостовой отдел ящерицы составляют несколько десятков позвонков. Тела позвонков разделены на две половины поперечной неокостеневающей связкой. Хорошо известное явление аутономии хвоста ящерицы любопытно тем, что разлом происходит не между позвонками, а посередине позвонка на месте прослойки. Отброшенный хвост извивается, привлекая внимание хищника, что дает шанс ящерице скрыться. Впоследствии происходит регенерация хвоста, но он будет отличаться по размерам и окраске.

Череп характеризуется почти полным окостенением первичного, хрящевого черепа. Делится на два отдела: мозговой и лицевой. К мозговому отделу относятся кости мозговой коробки, а к лицевому — кости верхних и нижних челюстей. Так же как и у амфибий, у рептилий одна слуховая косточка — стремечко. Конечности расположены по бокам тела, туловище приподнято над землей. Передние конечности состоят из трех отделов: плечо — плечевая кость, предплечье — лучевая и локтевая кости и кисть, представленная костями запястья, пясти и фалангами пальцев.

Задние конечности также представлены тремя отделами: бедром — бедренная кость, голенью — большая и малая берцовые кости и стопой, состоящей из предплюсны, плюсны и фаланг пальцев (рис. 60). Плечевой пояс по строению схож с таковым у амфибий. Спинную часть составляют парные лопатка и надлопаточный хрящ, а парные вороньи кости, соединенные с грудиной, и лежащие спереди от них ключицы образуют брюшную часть пояса передних конечностей. Тазовый пояс состоит из трех пар костей: подвздошных, седалищных и лобковых, лобковые и седалищные кости соединены между собой, образуя кольцо. В результате тазовый пояс рептилий значительно более прочный, чем у амфибий. Мышечная система рептилий более дифференцирована, метамерное строение мускулатуры почти не сохраняется. Появляется межреберная мускулатура, играющая важнейшую роль в механизме дыхания наземных позвоночных.

Пищеварительная система устроена сложнее, чем у амфибий, в связи с большей расчлененностью кишечного тракта и появлением некоторых новых образований. На челюстях располагаются мелкие конические зубы, прирастающие к костям, исключением являются крокодилы, зубы которых находятся в альвеолах. У черепах зубов нет вообще, и края челюсти прикрыты роговым чехлом. На дне ротовой полости расположен язык, форма которого может быть различной. Язык у ящериц и змей тонкий и часто раздвоенный на конце, служит

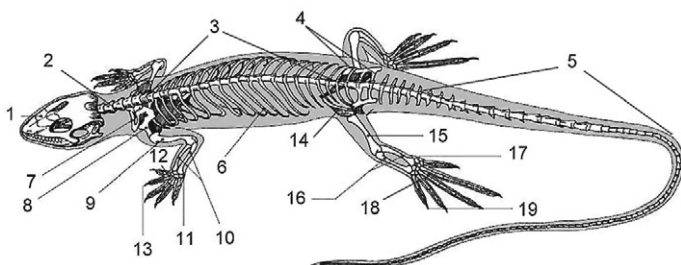


Рис. 60. Скелет ящерицы:

1 — череп; 2 — шейный отдел; 3 — грудно-поясничный отдел; 4 — крестцовый отдел; 5 — хвостовой отдел позвоночника; 6 — ребра; 7 — ключицы; 8 — лопатки; 9 — плечевая кость; 10 — кости предплечья (локтевая и лучевая); 11 — запястье; 12 — пясть; 13 — фаланги пальцев; 14 — тазовый пояс; 15 — бедренная кость; 16 — кости голени (большая и малая берцовые); 17 — предплюсна; 18 — плюсна; 19 — фаланги пальцев

органом осязания и вкуса. Язык хамелеона имеет утолщение на конце, может далеко выбрасываться и является специальным приспособлением для добывания пищи. Пища из ротовой полости попадает в глотку, затем по пищеводу поступает в хорошо выраженный, мускулистый желудок. Из желудка пища попадает в кишечник, разделенный на два отдела: тонкую и толстую кишку, на границе которых находится зачаточная слепая кишка. Кишечник открывается в клоаку. Поджелудочная железа располагается в первой петле кишечника, и ее протоки открываются в начальный отдел тонкого кишечника — двенадцатиперстную кишку. Печень рептилий имеет желчный пузырь, протоки которого открываются примерно в том же месте, что и протоки поджелудочной железы. Дыхание происходит только с помощью легких, имеющих ячеистое, у некоторых пресмыкающихся — губчатое строение. Хорошо развиты дыхательные пути. Сначала воздух через гортанную щель попадает в гортанную полость, затем проходит по трахее (ее развитие связано с появлением шеи), разветвляющейся на два бронха, и попадает в легкие. Форма легких мешкообразная, но ячеистость легких возрастает за счет уменьшения внутреннего пространства и развития сложной системы перегородок, разделяющих полость легких на множество мелких ячеек. Механизм дыхания иной, чем у амфибий, воздух втягивается в органы дыхания и выталкивается оттуда за счет изменения объема грудной клетки. За изменение объема грудной клетки отвечают межреберные мышцы.

Происходит дальнейшее разделение артериального и венозного кровотока за счет появления неполной перегородки в желудочке сердца (рис. 61). Перегородка частично препятствует смешиванию артериальной и венозной крови. Венозная кровь из правого предсердия попадает в желудочек сердца и перегородкой удерживается в его правой части, артериальная кровь из левого предсердия выбрасывается в левую часть желудочка. При его сокращении происходит частичное смешивание артериальной и венозной крови. От желудочка самостоятельно отходят три сосуда: легочная артерия, несущая венозную кровь к легким, правая и левая дуги аорты. Большой круг кровообращения начинается дугами аорты. Правая дуга аорты выходит из левой части желудочка и

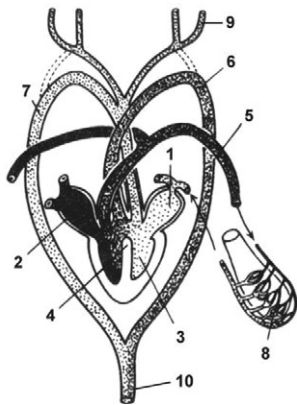


Рис. 61. Схема строения сердца и артериальных дуг у рептилий:

1 — левое предсердие; 2 — правое предсердие; 3 — желудочек; 4 — неполная перегородка; 5 — легочная артерия; 6 — левая дуга аорты; 7 — правая дуга аорты; 8 — капилляры легких; 9 — сонные артерии; 10 — спинная аорта

несет артериальную, насыщенную кислородом кровь. От нее отходят сонные артерии, несущие кровь к головному мозгу, и подключичные артерии, снабжающие кровью передние конечности. Левая дуга аорты берет свое начало из средней части желудочка и несет смешанную кровь. Обе дуги сливаются в спинную аорту, снабжающую кровью остальные органы.

Венозная система схожа с таковой у амфибий: венозная кровь от органов тела собирается в парные передние и задние полые вены, в свою очередь впадающие в правое предсердие. Малый круг начинается легочной артерией, отходящей от правой стороны желудочка. Венозная кровь доставляется к легким, там происходит газообмен, и артериальная кровь по легочным венам возвращается в левое предсердие. Хотя кровеносная система совершеннее, чем у амфибий, обмен веществ недостаточен для поддержания постоянной температуры тела, поэтому рептилии не имеют постоянной температуры тела, пойкилотермны.

Головной мозг рептилий, как и у всех позвоночных животных, состоит из пяти отделов. Полушария переднего мозга относительно крупнее,

чем у амфибий. Передний мозг в височных долях имеет тонкий слой древнейшей коры (архипаллиума) и имеет зачаточную кору из серого мозгового вещества (зачатки неопаллиума, новой коры), однако она развита слабо, и большая часть нервных клеток содержится в глубинных слоях мозга. От головного мозга отходит 11 пар черепно-мозговых нервов. В связи с активностью и сложностью движений хорошо развит мозжечок. Механические раздражения воспринимаются рептилиями с помощью осязательных волосков, которые располагаются на чешуйках и связаны со скоплениями чувствительных клеток, располагающихся под эпидермисом. Ноздри рептилий соединяются с ротовой полостью при помощи обонятельного хода. У большинства рептилий хорошо развит яacobсонов орган, представляющий собой парное углубление, расположенное спереди от хоан, в крыше ротовой полости. Считается, что он служит для восприятия запахов пищи, уже находящейся во рту. Кроме того, рептилии способны далеко выдвигать язык, как бы пробуя воздух и окружающие предметы, и переносить мельчайшие их частицы в рот, где они анализируются яacobсоновым органом. Глаза рептилий снабжены подвижными веками, предохраняющими от повреждений и пересыхания. У гекконов и змей верхнее и нижнее веки срослись и стали прозрачными. Кроме того, развита еще и мигательная перепонка — третье веко, прикрывающее глаз из внутреннего угла. Глаза рептилий способны к поворотам в глазнице. Более совершенная аккомодация обеспечивается не

только за счет перемещения хрусталика, но и за счет изменения его кривизны. Орган слуха так же, как и у амфибий, представлен внутренним и средним ухом, наружного уха нет. Улитка имеет относительно более крупные размеры, чем улитка земноводных. Колебания барабанной перепонки с помощью слуховой косточки (стремечка) передаются на улитку к рецепторам внутреннего уха. Среднее ухо полностью редуцировано у змей и гаттерий.

Туловищные почки амфибий у рептилий заменяются на тазовые, которые уменьшают мочевыделение и более эффективно сохраняют воду в организме. Это связано с тем, что рептилии — сухопутные животные, которым приходится экономить воду. Продуктом выделения почек становится мочева кислота, так как она не столь ядовита, как аммиак, и не требует большого количества воды для выведения из организма. Почки рептилий, в отличие от амфибий, имеют собственные мочеточники, не связанные с половой системой. Мочеточники впадают в клоаку, куда с брюшной стороны открывается мочево пузырь.

Размножение рептилий имеет ряд особенностей, связанных с наземным существованием.

Оплодотворение только внутреннее, и самцы рептилий (за исключением гаттерии) имеют копулятивные органы. Яйца имеют ряд защитных приспособлений для развития вне воды. Развитие — без метаморфоза, нет личиночной стадии (в отличие от амфибий), и только что вылупившиеся из яйца особи живут в тех же условиях, что и взрослые. Половые органы самца представлены парными семенниками, лежащими в полости тела по бокам позвоночника. От семенников отходят многочисленные канальцы, формирующие придаток семенника, который, в свою очередь, переходит в семяпроводы. Половые органы самки представлены парными яичниками, открывающимися воронками в полость тела, а противоположным концом — в клоаку. По сравнению с амфибиями, они имеют некоторые морфологические особенности, позволяющие формировать у яйца белковую и скорлуповую яйцевые оболочки. Яйцо чешуйчатых пресмыкающихся покрыто волокнистой оболочкой, предохраняющей от механических повреждений, вредных микроорганизмов и пересыхания. Такая защита несовершенна, нормальное развитие яйца возможно только в почве с влажностью не ниже 25%. Зародыш поглощает большую часть воды из окружающей среды через яйцевые оболочки, т. к. собственных водных запасов у него недостаточно. У черепах и крокодилов формируется белковая оболочка, являющаяся основным запасом воды для зародыша, вместо волокнистой оболочки появляется известковая, не пропускающая воду. Яйцо в целом гораздо крупнее, чем у амфибий, за счет присутствия желтка, запас питательных веществ которого обеспечивает возможность развития эмбриона без личиночной стадии. Кроме яйцевых оболочек при развитии зародыша формируются зародышевые оболочки (рис. 62), характерные для амниот: амнион с амниотической жидкостью, сероза и аллантоис. Амниотическая оболочка разрастается и замыкает зародыш. Таким образом, формируется амнион, заполненный амниотической жидкостью, в которой плавают зародыш. Аллантоис возникает как вырост задней кишки и имеет вид довольно большого пузыря, который, увеличиваясь, прилегает к скорлуповой оболочке. Он выполняет функции зародышевого мочевого пузыря и является органом

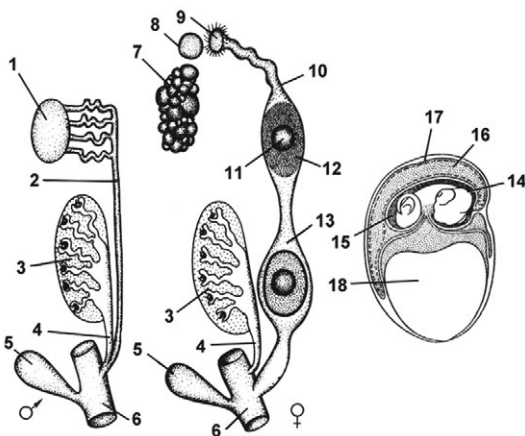


Рис. 62. Половая система и зародышевые оболочки пресмыкающихся:

1 — семенник; 2 — семяпровод (вольфов канал); 3 — тазовая почка (метанефрос); 4 — мочеточник; 5 — мочевого пузыря; 6 — клоака; 7 — яичник; 8 — яйцеклетка; 9 — воронка яйцевода; 10 — яйцевод (миллеров канал); 11 — яйцеклетка, покрываемая яйцевыми оболочками; 12 — белочная оболочка; 13 — матка; 14 — зародыш; 15 — амнион; 16 — аллантаис; 17 — сероза; 18 — желток

К отряду Чешуйчатые относятся ящерицы, хамелеоны, змеи. К змеям относятся специализированные, безногие рептилии, приспособленные к лазанью среди густой растительности, ветвей кустарников и деревьев. Они питаются довольно крупной, относительно размеров своего тела, добычей, которую заглатывают целиком. Нижняя челюсть подвешена к черепу с помощью эластичной, сильно растяжимой связки, и, кроме того, большинство костей лицевого отдела змей соединены подвижно. У ядовитых змей ядовитые зубы на верхней челюсти. К морфологическим особенностям относятся отсутствие грудины, сросшиеся прозрачные верхние и нижние веки, отсутствие плечевого пояса. Змеи не слышат, но воспринимают колебания почвы. К наиболее распространенным представителям можно отнести удавов, ужеобразных, гадуковых.

Черепahi — это наиболее необычная группа рептилий, характерной особенностью которых является наличие панциря. Панцирь состоит из брюшного и спинного щита, связанных сухожильной связкой, либо прочно сращенных костной перемычкой. Спинной щит — карапакс — состоит из ребер и большей части позвоночника, слившихся друг с другом и с костными пластинами, образованными кожей. Брюшной щит — пластрон — образован также костными пластинами кожного происхождения, слившимися с грудиной и ключицами. Панцирь большинства черепах покрыт роговыми щитками. Кроме того, для черепах характерно отсутствие зубов, их челюсти покрыты роговыми чехла-

дыхания, в его стенках формируется капиллярная сеть, с помощью которой происходит газообмен. Известно яйцевиворождение, когда яйца задерживаются в половых путях до выхода из яйцевых оболочек молодых особей; у некоторых видов встречается настоящее живорождение, при котором эмбрион получает питательные вещества из кровеносных сосудов маточного отдела яйцеводов; у некоторых формируется настоящая плацента.

В настоящее время насчитывается более 7000 видов рептилий. Среди современных пресмыкающихся выделяют 4 отряда: чешуйчатые, крокодилы, черепахи и клювоголовые.

ми. В дыхании принимают участие плечевые и тазовые мышцы, т. к. грудная клетка неподвижна. В настоящее время насчитывают около 230 видов черепах. Крокодилы — наиболее высоко организованная группа современных рептилий, приспособленных к полуводному образу жизни. Сердце четырехкамерное. Зубы сидят в альвеолах. Все тело покрыто роговыми щитками, под которыми находятся костные пластины. Ноздри под водой закрываются клапанами. Развивается вторичное небо. Крупные крокодилы опасны для людей. В настоящее время насчитывается около 25 видов крокодилов, обитающих в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Клювоголовые представлены единственным видом — гаттерией (туатарой), обитающей на некоторых островах Новой Зеландии, похожей на ящерицу размером до 75 см. У нее сохранились остатки хорды, развит теменной глаз, отсутствует копулятивный орган, барабанная перепонка и полость среднего уха.

2.14. Класс Птицы

Характеристика класса. Класс Птицы включает более 8,6 тысяч видов, которые объединены в 40 отрядов. Тело покрыто перьями, передние конечности превратились в крылья, челюсти образуют клюв, теплокровные яйцекладущие животные. Птицы адаптировались к различным средам обитания, к различным источникам питания и широко расселились по Земле. Кожа тонкая, эластичная, практически лишена желез, есть только копчиковая железа в основании хвоста. Имеют перьевой покров, характерный только для птиц. В скелете головы отсутствуют зубы, произошла их замена на роговые чехлы на клюве. Передние конечности превратились в крылья, в стопе появилась цевка, и осталось четыре пальца. Кости скелета полые, пневматичные, на грудине образовался мощный киль. Мускулатура дифференцирована сильнее, чем у пресмыкающихся, наиболее хорошо развита мускулатура, приводящая в движение крылья. Характерно питание самой разнообразной пищей, быстрое пищеварение. Желудок состоит из двух отделов — железистого и мускульного. Пищеварительная система открывается в клоаку. Дыхательная система крайне своеобразна: небольшие легкие, прирастающие к ребрам и позвоночнику, легочные мешки, двойной газообмен — все эти особенности обеспечивают организм птицы достаточным количеством кислорода. Кровеносная система отличается от кровеносной системы пресмыкающихся четырехкамерным сердцем; артериальный ствол представлен двумя сосудами — легочной артерией и правой дугой аорты. В головном мозге происходит дальнейшее развитие коры переднего мозга и мозжечка, в связи с полетом усложняются органы чувств, особенно органы зрения. Характерно отсутствие мочевого пузыря, почки тазовые. В половой системе произошла редукция правого яичника (в связи с полетом и откладыванием крупных яиц), яйца с большим запасом питательных веществ. Птицы насиживают кладку яиц, заботятся о потомстве.

Известны находки более 100 видов мезозойских птиц, которых делят на ящерохвостых (представитель археоптерикс) и веерохвостых (представитель протоавис). У археоптерикса помимо зубов, трех пальцев, выступающих из

крыльев, брюшных ребер и зачатка киля был длинный хвост, состоящий из большого количества позвонков (отсюда и отношение к ящерохвостым). Протоавис по сравнению с археоптериксом имел строение скелета несравненно более продвинутое по направлению к веерохвостым птицам, и его можно считать одним из основателей ствола веерохвостых птиц. Произошли птицы от рептилий в результате ряда ароморфозов: 1. Появился перьевой покров, который позволил летать и хорошо сохранял тепло. 2. Произошло превращение передних конечностей в крылья. 3. Венозный и артериальный кровоток полностью разделился в связи с появлением полной перегородки в сердце, которое стало четырехкамерным. Следствием стало резкое увеличение интенсивности обмена веществ, теплокровность. 4. Легкие стали губчатыми, с двойным газообменом при вдохе и выдохе. 5. Произошло дальнейшее развитие нервной системы, в первую очередь полосатых тел больших полушарий и мозжечка.

Строение и жизнедеятельность. Тело разделяется на голову, шею, туловище, конечности и хвост. На голове находится клюв, состоящий из надклювья и подклювья, покрытых роговыми чехлами. У основания надклювья находится восковица — кожистое утолщение. Глаза очень крупные, за ними скрытые перьями находятся слуховые отверстия, ведущие к барабанной перепонке. Шея подвижная, верхние конечности превратились в крылья, на нижних четыре пальца, три направлены вперед, один — назад, пальцы заканчиваются роговыми коготками. Нижняя часть ног покрыта роговыми чешуями. Кожа птиц тонкая, состоит из многослойного эпидермиса и дермы, кожных желез почти нет, лишь у основания хвоста имеется копчиковая железа. Жир копчиковой железы используется для смазки оперения, и она особенно развита у водоплавающих птиц, благодаря чему их перья не намокают. У птиц, обитающих в засушливых районах (у дрофы), копчиковая железа отсутствует. Чешуи пресмыкающихся видоизменились в перьевой покров, легкий, прочный и хорошо сохраняющий тепло. Перья являются производными эпидермиса, в их состав входит устойчивый и прочный белок кератин. Часть пера, погруженная в кожу, называется очинном, выше расположены полый стержень и опахало. Опахало образовано роговыми бородками первого порядка, которые отходят от стержня в обе стороны; на них находятся бородки второго порядка с мелкими крючочками, которые закрепляют бородки друг с другом, и образуется легкая и прочная поверхность опахала. Таково строение контурного пера птицы. У пуховых перьев на коротком стержне находятся длинные и тонкие, не сцепленные крючочками бородки, пух не имеет стержня, бородки отходят от общего основания. На крыльях птицы находятся очень крупные перья, которые получили название первостепенные и второстепенные маховые. Их наружное опахало узкое, а внутреннее более широкое, это дает возможность воздуху при поднимании крыла проходить между перьями, а при опускании под давлением воздуха образуется единая плоскость крыла. На хвосте находятся рулевые контурные перья, все тело покрыто контурными покровными перьями. При полете покровные перья придают голубую обтекаемую форму и регулируют теплоотдачу. Активная мышечная работа приводит к нагреванию тела, и возникает необходимость в добавочной теплоотдаче. Для этого служат аптерии — участки поверхности тела, лишенные перьев.

Оперенные участки называются птерилиями. Окраска оперения у птиц самая различная, может быть покровительственной, может быть очень яркой и играть большую роль в половом отборе. Перьевого покрова периодически заменяется, происходит линька. Обычно линька происходит постепенно, но у некоторых видов (например, у тетеревов, глухарей, уток, гусей и лебедей почти одновременно выпадают маховые перья) может происходить настолько интенсивно, что на некоторое время они теряют способность к полету.

Скелет легок и прочен из-за тонкости костей и их пневматичности — в костях имеются большие полости. Состоит он из четырех отделов: скелета головы, осевого скелета, скелета конечностей и их поясов (рис. 63). Скелет головы (черепа) имеет мозговой и лицевой отделы. Мозговой отдел крупный, сочленяется с позвоночником одним мыщелком, как и у рептилий. В лицевом отделе огромные глазницы и вытянутые челюсти, видоизмененные в клюв. Скелет туловища состоит из позвоночника и грудной клетки. Позвоночник включает пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Шейных позвонков от одиннадцати до двадцати пяти. Для шейных позвонков характерны седловидные суставы, что обеспечивает большую подвижность шеи (у сов угол поворота головы достигает 270 градусов). Грудных позвонков у голубя пять, поясничных — шесть (сросшихся в сплошную костную пластинку), крестцовых — два. Задние грудные, поясничные, крестцовые и передние хвостовые срослись в сложный крестец. Хвостовых позвонков всего пятнадцать, средние шесть остались свободными, последние четыре слились, образовав копчиковую кость, вертикальную костную пластинку, к которой прикрепляются хвостовые перья. Грудная клетка образована ребрами, состоящими из двух косточек, соединенных суставом под углом друг к другу. Благодаря такому строению ребер грудина может приближаться и отодвигаться по отношению к позвоночнику во время дыхательных движений. На верхней части ребер находятся плоские выросты, накладывающиеся на задние ребра, что увеличивает прочность грудной клетки.

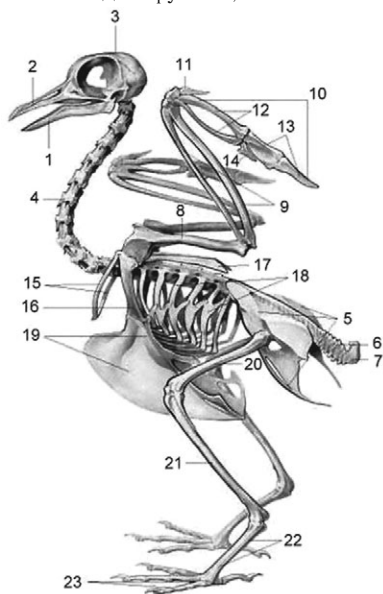


Рис. 63. Скелет голубя:

1 — подклювье; 2 — надклювье; 3 — мозговой отдел черепа; 4 — шейный отдел позвоночника; 5 — кости таза; 6 — хвостовые позвонки; 7 — копчиковая кость; 8 — плечевая кость; 9 — кости предплечья; 10 — кости кисти; 11 — второй палец кисти; 12 — запястье и пясть (пряжка); 13 — фаланги третьего пальца; 14 — четвертый палец кисти; 15 — сросшиеся ключицы (вилочка); 16 — вороньи кости; 17 — лопатки; 18 — ребра; 19 — грудина (киль); 20 — бедренная кость; 21 — кости голени; 22 — сросшиеся кости предплюсны и плюсны (цевка); 23 — фаланги пальцев

У большинства птиц на грудине имеется киль, к которому прикрепляются грудные мышцы, приводящие в движение крылья. Передние конечности состоят из плечевой кости, предплечье представлено локтевой и лучевой костями, кисть состоит из сросшихся косточек запястья и пясти, образующих общую кость — пряжку, и трех пальцев: второго, третьего и четвертого. Скелет задних конечностей представлен бедренными костями, в голени большая и малая берцовые кости срослись, в стопе различают цевку и четыре пальца. Цевка образована сросшимися костями предплюсны и плюсны. Пояс передних конечностей состоит из парных костей: мощных вороньих, саблевидных лопаток, лежащих на ребрах, и ключиц, которые срослись в нижней части и образовали вилочку, характерную для птиц. Пояс задних конечностей образован парными сросшимися костями: подвздошными, седалищными и лобковыми. Причем таз птиц открытый, седалищные и лобковые кости не срастаются, связано это с откладыванием крупных яиц. В связи с тем, что основная нагрузка при ходьбе приходится на задние конечности, тазовые кости массивные, прочно срастаются с задними грудными, поясничными, крестцовыми позвонками, а также с частью хвостовых позвонков, образуя сложный крестец. Мускулатура птиц развита сильнее, чем у пресмыкающихся. Особенно сильно развиты мышцы, опускающие и поднимающие крылья (грудные и подключичные соответственно), сильно

развиты мышцы ног, особенно у бегающих птиц.

Птицы — животные с постоянной температурой тела (гомойотермные), очень высокой интенсивностью обмена веществ. Все современные птицы не имеют зубов, челюсти покрыты роговыми чехлами, и пережевываться пища не может. Клюв имеет самое разное строение в зависимости от характера пищи. Во рту язык, также приспособленный к различной пище, в ротовую полость открываются слюнные железы. Пища проглатывается и по пищеводу направляется в желудок. У голубя имеется зоб (рис. 64), в котором не только происходит набухание зерен, но в период выкармливания птенцов образуется «птичье молоко» — белая питательная творожистая масса для выкармливания птенцов. Из зоба набухшие зерна по пищеводу отправляются в желудок, в его первый, железистый, отдел, где на

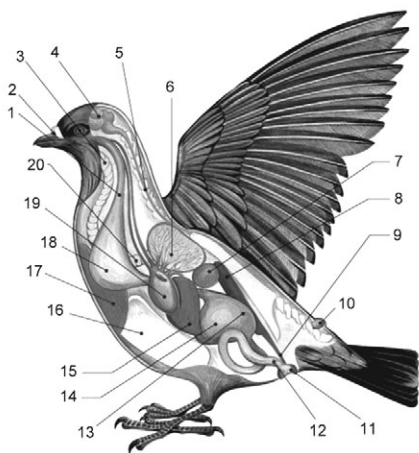


Рис. 64. Внутреннее строение голубя:

1 — семенник; 2 — семяпровод (вольфов канал); 3 — тазовая почка (метанефрос); 4 — мочеточник; 5 — мочевой пузырь; 6 — клоака; 7 — яичник; 8 — яйцеклетка; 9 — воронка яйцевода; 10 — яйцевод (мюллеров канал); 11 — яйцеклетка, покрываемая яйцевыми оболочками; 12 — белочная оболочка; 13 — матка; 14 — зародыш; 15 — амнион; 16 — аллантоис; 17 — сероза; 18 — желток

пищу воздействуют ферменты. Отсутствие зубов компенсируется мускульным отделом желудка, в котором происходит перетирание пищи с помощью роговых стенок желудка.

Кроме того, зерноядные птицы заглатывают камешки, которые помогают перетиранию пищи. Из желудка пищевая масса поступает в двенадцатиперстную кишку, где на нее воздействуют ферменты поджелудочной железы и желчь печени. Из двенадцатиперстной кишки пища попадает в тонкий кишечник, где завершается переваривание белков, жиров и углеводов. Толстый отдел кишечника короткий и заканчивается клоакой. Прямой кишки нет, фекалии не накапливаются, что уменьшает массу тела. Пищеварение протекает очень быстро.

Освоение воздушного пространства привело к совершенно замечательному приспособлению органов дыхания к наиболее полному газообмену и ряду других функций, которые выполняет дыхательная система. Длинная трахея начинается гортанной щелью, в месте разделения трахеи на два бронха находится расширение — нижняя гортань, в которой находятся голосовые перепонки. Бронхи входят в легкие и ветвятся. Веточки бронхов соединяются многочисленными тонкими каналами, от которых отходят множество выступов — бронхиол, оплетенных капиллярами, альвеолы у птиц отсутствуют.

Часть бронхов проходит сквозь легкие и образует огромные тонкостенные воздушные мешки. Различают передние и задние воздушные мешки. Газообмен в воздушных мешках не происходит, они выполняют функцию «воздушного насоса», прокачивают воздух через легкие. Сами легкие у птиц небольшие и слаборастяжимы. В отличие от мешковидных легких земноводных и ячеистых легких пресмыкающихся легкие птиц губчатые и, самое главное, приспособлены для однонаправленного тока воздуха при вдохе и выдохе. При вдохе грудина опускается, вдыхаемый воздух проходит в задние воздушные мешки, оттуда через легкие, в которых происходит газообмен, в передние воздушные мешки.

При выдохе воздух выходит из передних воздушных мешков наружу, из задних — проходит через легкие и выводится из организма. Таким образом, осуществляется непрерывный однонаправленный поток воздуха через легкие и при вдохе, и при выдохе. Это явление газообмена при вдохе и выдохе получило название двойного дыхания (рис. 65). Кроме однонаправленности движения воздуха, насыщение крови кислородом обеспечивается противоточным движением крови по отношению к движению воздуха. Благодаря этому осуществляется необычайно высокая эффективность газообмена, при которой организм получает достаточное количество кислорода даже на больших высотах. Другая важная функция воздуш-

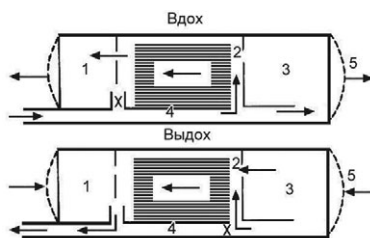


Рис. 65. Схема направления тока воздуха в дыхательной системе птицы:

1 — передние воздушные мешки; 2 — легкие; 3 — задние воздушные мешки; 4 — мезобронх; 5 — изменение объема воздушных мешков, крестики — пути, по которым воздух в данной части цикла не идет

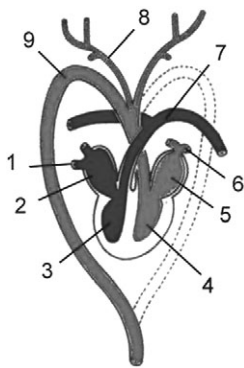


Рис. 66. Схема строения сердца и артериальной дуги у птиц:

1 — нижняя полая вена; 2 — правое предсердие; 3 — правый желудочек; 4 — левый желудочек; 5 — левое предсердие; 6 — легочные артерии; 7 — легочные артерии; 8 — сонные артерии; 9 — правая дуга аорты

ных мешков — предохранение организма от перегревания: воздух охлаждает внутренние органы и мускулатуру (телопродукция в полете в 8 раз больше, чем при покое). Воздушные мешки уменьшают плотность тела, некоторые воздушные мешки даже вырастают в полости трубчатых костей. Общий объем воздушных мешков в 10 раз превышает объем легких. Частота дыхательных движений у голубя в покое в среднем 26, в полете — 400, это связано с выведением избыточного тепла через органы дыхания. При необходимости происходит так называемая тепловая одышка, это приводит к увеличению теплоотдачи вместе с выдыхаемым воздухом и большому испарению влаги с поверхности дыхательных путей.

Высокий уровень обмена веществ, теплокровность привели к существенному изменению и кровеносной системы. Сердце становится четырехкамерным, перегородка делит сердце на две части — правую и левую. Каждая часть сердца состоит из предсердия и желудочка. Венозная кровь в правую половину сердца возвращается по полым венам (верхней и нижней) из большого круга кровообращения (рис. 66). Малый круг кровообращения. При сокращении правого желудочка венозная кровь поступает по легочным артериям в легкие, где происходит газообмен, и артериальная кровь по легочным венам возвращается

из легочного круга кровообращения в левое предсердие. Из левого желудочка кровь через правую дугу аорты выходит в большой круг кровообращения. От нее отделяются сонные артерии, несущие кровь к голове, подключичные — к верхним конечностям. Правая дуга аорты переходит в спинную аорту, обеспечивая кровью внутренние органы. Затем венозная кровь собирается в полые вены и поступает в правое предсердие. В отличие от кровеносной системы пресмыкающихся у птиц кровь из сердца к органам по большому кругу течет не по двум артериям (левая и правая дуги аорты), а только по правой.

У эмбрионов птиц закладываются обе дуги аорты, но впоследствии левая дуга аорты редуцируется. Эритроциты птиц двояковыпуклые, кислородная емкость крови в 2 раза выше, чем у рептилий. Таким образом, кровеносная система обеспечивает метаболические процессы достаточным количеством кислорода, и средняя температура тела у птиц около 42 градусов. В связи с активным образом жизни происходит дальнейшее усложнение нервной системы, особенно головного мозга. В головном мозге увеличиваются большие полушария, но они, как и у пресмыкающихся, представлены преимущественно полосатыми телами — разрастаниями дна переднего мозга. Крыша полушарий развита слабо, имеет гладкую поверхность. Обонятельные доли развиты слабо и примыкают к большим полушариям спереди. Промежуточный мозг прикрыт

большими полушариями. В среднем мозге очень сильное развитие получили зрительные бугры, что связано с первостепенным значением зрения в жизни птиц. Мозжечок очень большой, его развитие связано с полетом, требующим быстрой и точной координации движений. От головного мозга отходит 12 пар черепно-мозговых нервов. От спинного мозга отходят спинно-мозговые нервы, входящие в состав периферической нервной системы. Из органов чувств на первом месте находится зрение. Птицы имеют очень крупные глазные яблоки, увеличение абсолютных размеров глаз позволяет получить большие размеры изображения на сетчатке, лучше различать его детали. В сетчатке находятся зрительные рецепторы: палочки и колбочки, палочки обеспечивают черно-белое видение, колбочки — цветное. У птиц, ведущих различный образ жизни, соотношение палочек и колбочек неодинаково, у сов преобладают палочки, у кур — колбочки. Для возбуждения последних нужна большая сила света, поэтому куры в темноте очень плохо видят. Орган слуха, как и орган зрения, имеет в жизни птиц большое значение. Вокруг слухового отверстия у ряда видов образуется складка кожи, наружный слуховой проход ведет к барабанной перепонке, имеющей большие размеры. Оперение по краям слухового прохода не только прикрывает слуховое отверстие, но и при изменении положения головы играет роль рупора, направляющего звуковые волны в слуховое отверстие. В полости среднего уха — единственная слуховая косточка (стремечко), имеется евстахиева труба. Обоняние у большинства птиц развито слабо.

Почки у птиц тазовые (рис. 67), от почек отходят мочеточники, открывающиеся в клоаку. Мочевого пузыря нет, это тоже одно из приспособлений к облегчению массы тела при полете. Продукт выделения — мочева кислота (до 80% всего азота мочи), которая в виде кристаллов выпадает в раствор, образуя белую кашицеобразную массу. У самца в брюшной полости рядом с почками находятся бобовидные семенники; сперматозоиды по семяпроводам попадают в семенные пузырьки, служащие резервуаром для семени, затем в клоаку.

Копулятивные органы имеются только у немногих видов (гусеобразных, страусов), у остальных введение сперматозоидов осуществляется при прижимании клоаки самца к клоаке самки. У самок формируется только один, левый яичник. Редукция второго яичника, вероятно, связана с тем, что птицы откладывают крупные яйца, формирование которых одновременно в двух яичниках и яйцеводах затруднительно. Воронка яйцевода находится около яичника, противоположный отдел яйцевода (маточ-

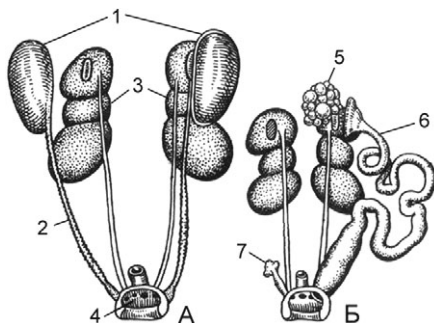


Рис. 67. Половые органы птиц: слева — самца; справа — самки:

1 — семенники; 2 — семяпроводы; 3 — почки; 4 — клоака; 5 — яичник; 6 — яйцевод; 7 — редуцированный правый яичник (рудимент)

ный) открывается в клоаку. Происходит овуляция — разрыв стенки яичника и выход яйцеклетки в полость тела. Яйцеклетка должна быть оплодотворена в начальной части яйцевода, затем яйцеклетка покрывается яйцевыми оболочками: белковой оболочкой, в следующем отделе — двумя подскорлуповыми пергаментообразными оболочками.

В маточном отделе образуется известковая скорлупа, пигменты, тонкая надскорлуповая оболочка, сохраняющая яйцо от проникновения бактерий. Весь период прохождения яйца по яйцеводу у курицы составляет около суток. Скорлупа состоит на 90% из углекислого кальция, пронизана микроскопическими порами, обеспечивающими газообмен развивающегося эмбриона. В курином яйце более 7 тысяч пор, больше их на тупом конце. Скорлупа является источником солей, необходимых для формирования скелета птенца. В отличие от яиц пресмыкающихся поглощения воды из окружающей среды не происходит, вся вода, необходимая для развития эмбриона, содержится в белке и желтке. Дополнительным источником воды является метаболическая вода, образованная при окислении питательных веществ. Зародышевый диск (ядро яйцеклетки и небольшая часть активной цитоплазмы) находится на верхней части желтка; халазы (канатики) удерживают желток в подвешенном состоянии в центре белка. Это защищает зародыш от толчков, кроме того, при любом положении яйца зародышевый диск находится сверху, ближе к теплу.

У многих видов птицы не образуют пар, и спаривание самцов происходит со многими самками; к полигамам относятся глухари, тетерева. Половой диморфизм у полигамов виден особенно отчетливо. Но большинство видов относятся к моногамам, некоторые образуют пары только на период откладки яиц (утки), некоторые — на несколько лет (орлы, лебеди). Пока яйцо движется по яйцеводу (15—20 часов), происходит неполное дробление и формируется зародышевый диск, состоящий из двух слоев клеток. У кур насиживание начинается не сразу, а после того, как отложено несколько яиц. Пока насиживание не началось и температура ниже 40 градусов, развитие зародыша приостанавливается и возобновляется после начала насиживания. При развитии зародыша формируются зародышевые оболочки, характерные для амниот: амнион с амниотической жидкостью, сероза и аллантоис. Аллантоис образуется как вырост задней части кишечника и служит для накопления продуктов выделения, зародышевым мочевым пузырем. Позднее он плотно прилегает к скорлупе и является органом дыхания, т. к. в его стенках очень много кровеносных сосудов. Желточный мешок постепенно уменьшается, кроме того, на 10 сутки зародыш начинает заглатывать небольшими порциями амниотическую жидкость, которая служит дополнительным питанием. Позже и белок из белковой оболочки также потребляется зародышем. К этому времени на надклювье формируется «яйцевой зуб» — известковый нарост, с помощью которого птенец прорывает подскорлуповую оболочку воздушной камеры и переходит на легочное дыхание. Через несколько часов с его же помощью птенец пробивает скорлупу и освобождается от зародышевых и яйцевых оболочек. Насиживание продолжается у кур около 21 суток. Птенцов птиц можно разделить на две группы: выводковые и птенцовые. К выводковым относятся птенцы отряда курообразные, которые появляются

ся на свет опушенными, зрячими, с открытыми слуховыми проходами. Обсохнув, цыплята уже через несколько часов ищут корм самостоятельно. Птенцы у птенцовых птиц вылупляются голыми, слепыми, с закрытыми слуховыми проходами и нуждаются в регулярном обогреве и кормлении (отряд Воробьинообразные).

2.15. Класс Млекопитающие

Общая характеристика класса. Млекопитающие животные — наиболее высокоорганизованный класс позвоночных животных. Животные с постоянной температурой тела, волосяным покровом, выкармливающие детенышей молоком. Они распространены по всему свету и заселили все среды обитания — воздушно-наземную, водную, почвенно-грунтовую. В настоящее время в классе Млекопитающие около 4000 видов животных. Кожа хорошо развита, имеет различные железы, среди которых особое значение имеют млечные. Характерен волосяной покров. Конечности под туловищем, череп сочленяется с позвоночником двумя затылочными мыщелками, в полости среднего уха находятся три слуховые косточки, семь шейных позвонков. Хорошо развита мышечная система, имеется диафрагма, разделяющая грудную и брюшную полости. Зубы находятся в альвеолах и дифференцированы на резцы, клыки и коренные. Строение желудка и длина кишечника зависят от характера пищи. Клоака есть только у яйцекладущих млекопитающих. Легкие альвеолярного типа находятся в грудной полости. Альвеолы обеспечивают организм достаточным количеством кислорода благодаря очень большой поверхности газообмена. Четырехкамерное сердце, два круга кровообращения, левая дуга аорты. Эритроциты безъядерные и двояковогнутые. Исключительно высокого развития достигает головной мозг, хорошо развита новая кора (неопаллиум), отвечающая за образование условных рефлексов. Почки тазовые, основной продукт азотистого обмена — мочевины. Потомство выкармливается молоком. Появляется матка, дающая возможность эмбриону развиваться в организме матери. Существуют живородящие животные, рождающие сформированных детенышей, яйцекладущие млекопитающие откладывают и насиживают яйца, у сумчатых плацента развита слабо, детеныши появляются небольших размеров. Класс Млекопитающие разделяется на два подкласса: подкласс Яйцекладущие (Первозвери) и подкласс Настоящие звери (инфракласс Низшие звери — отряд сумчатые и инфракласс Высшие звери, или Плацентарные).

Предками млекопитающих были древние палеозойские рептилии, а именно примитивные и мелкие представители зверозубых. Зубы у них были дифференцированы на те же категории, что и у млекопитающих, т. е. на резцы, клыки и коренные, и сидели они в альвеолах. Имелось вторичное костное небо — признак весьма характерный для млекопитающих. Это были животные размером с крысу. Первые млекопитающие появились на Земле в начале Мезозойской эры, в триасовом периоде. Один из наиболее примитивных ископаемых видов яйцекладущих млекопитающих триаса — цинодонт. В юрском периоде появились сумчатые и плацентарные млекопитающие. Только в Австралии, куда из плацентарных проникли лишь рукокрылые и мышевидные грызуны, сохрани-

лись яйцекладущие; сумчатые сохранили большое разнообразие форм зверей, приспособленных к существованию в весьма различной жизненной обстановке. Появление млекопитающих связано с рядом ароморфозов: 1. Развитием новой коры (неопаллиума), обеспечившей сложное поведение и приспособление к изменению условий среды. 2. Полным разделением кругов кровообращения и появлением альвеолярных легких, что привело к высокой интенсивности обмена веществ и гомойотермности. 3. Появлением волосяного покрова и подкожной жировой клетчатки в коже, что важно для сохранения тепла и регуляции теплоотдачи. 4. Развитие эмбрионов в организме матери, в матке, живорождение и выкармливание детенышей молоком. Эти особенности позволили заселить самые различные среды обитания.

Строение и жизнедеятельность. Кожа состоит из двух слоев: верхний — многослойный эпидермис и нижний — собственно кожа. Производными эпидермиса являются различные роговые образования: волосы, когти, ногти, полые рога, копыта, чешуя, иглы. К производным эпидермиса относятся также различные железы. Нижний слой эпидермиса представлен живыми, делящимися клетками, наружный — мертвыми, ороговевшими клетками, защищающими кожу от механических повреждений. Дерма образована волокнистой соединительной тканью, в ее нижней части, подкожной жировой клетчатке, откладывается жир. В дерме располагается система кожных кровеносных сосудов, которые вместе с потоотделением участвуют в терморегуляции, при их расширении или сужении резко изменяется теплоотдача. Волосяной покров характерен для большинства млекопитающих, но некоторые виды его вторично утратили (дельфины). Каждый волос находится в волосяной сумке; основание волоса называется волосяной луковицей, снизу в нее вдаются сосочки, содержащие кровеносные сосуды, питающие волос. Часть волоса, выступающая из кожи, называется ствол, та часть, которая находится в коже, — корень волоса. Сердцевина волоса представлена рыхлой тканью, воздух между клетками которой придает волосу малую теплопроводность. Волосы выполняют различные функции и имеют различное строение. Различают длинные жесткие остевые волосы, защищающие кожу; мягкие пуховые, сохраняющие тепло; вибриссы — длинные волосы на некоторых участках головы (усы), особенно сильно развитые у млекопитающих, ведущих ночной образ жизни. Основания волос связаны с нервными окончаниями, при передвижении в темноте длинные вибриссы заменяют вытянутые вперед руки человека. У многих животных происходит сезонное изменение густоты волосяного покрова и его окраски — линька. Кожные железы млекопитающих в отличие от пресмыкающихся и птиц хорошо развиты и выполняют различные функции. Потовые железы участвуют в терморегуляции и выделении; сальные открываются в волосяную сумку, и секрет этих желез образует водонепроницаемый слой на волосах и эпидермисе. Пахучие железы служат для внутривидового общения, млечные — производные потовых желез — необходимы для выкармливания детенышей.

Скелет состоит из четырех отделов: черепа, скелета туловища, конечностей и их поясов. В черепе сильно развит мозговой отдел, что связано с увеличением головного мозга. Носовые ходы полностью изолированы от ротовой полости

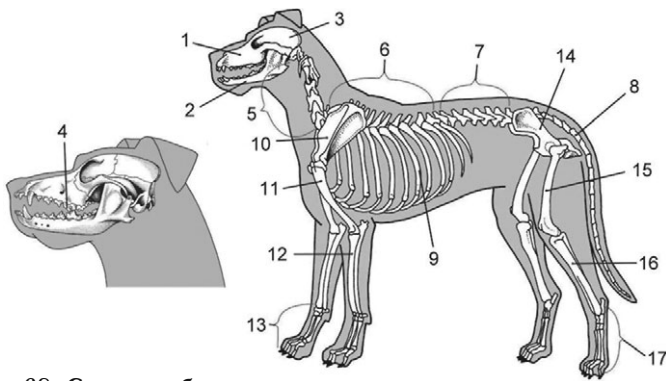


Рис. 68. Скелет собаки:

1 — верхняя челюсть; 2 — нижняя челюсть; 3 — мозговой отдел; 4 — хищнические зубы; 5 — шейный отдел; 6 — грудной отдел; 7 — поясничный отдел; 8 — хвостовой отдел позвоночника; 9 — ребра; 10 — лопатки; 11 — плечевая кость; 12 — кости предплечья; 13 — кости кисти; 14 — кости таза; 15 — бедренная кость; 16 — большая и малая берцовые кости; 17 — кости стопы

костным вторичным небом (как у крокодилов) и открываются хоанами в носоглотку. Скелет туловища состоит из позвоночника и грудной клетки. Скелет позвоночника включает пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. В шейном отделе имеется семь позвонков. Между позвонками находятся хрящевые диски — мениски, сами позвонки имеют плоские сочленовные поверхности.

Грудной отдел состоит из двенадцати—пятнадцати позвонков, к семи передним причленяются истинные ребра, соединенные с грудиной. Остальные ребра, не доходящие до грудины, называются ложными. В поясничном отделе находится от двух до девяти позвонков, в крестцовом — разное количество слившихся позвонков, в хвостовом — число позвонков у разных видов различно. Грудная клетка образована ребрами и грудиной. Скелет передних конечностей состоит из трех отделов: плечо — плечевая кость, предплечье — локтевая и лучевая кости, кисть — запястье, пясть и фаланги пальцев. В скелете задних конечностей бедро представлено бедренной костью, голень — большой и малой берцовыми костями, стопа — предплюсной, плюсной и фалангами пальцев (рис. 68). В результате идиоадаптаций к различным средам обитания происходит сильное изменение всех отделов конечностей. Виды, которые не отличаются быстрым бегом (медведи) и опираются на всю стопу, относятся к стопоходящим, быстро бегающие животные опираются не на всю стопу, а на пальцы и относятся к пальцеходящим (собаки, кошки). Копытные, которым нужно передвигаться очень быстро, опираются на последнюю фалангу среднего пальца и относятся к фалангоходящим. Плечевой пояс у яйцекладущих млекопитающих представлен парными лопатками, ключицами и вороньями костями, у остальных млекопитающих вороньи кости прирастают к лопаткам. Ключицы имеются у тех видов млекопитающих, которые передними конечностями совершают сложные движения (приматы), и отсутствуют у тех

видов, конечности которых движутся в одной плоскости (копытные). Тазовый пояс представлен сросшимися парными подвздошными, лобковыми и седалищными костями.

Скелетная мускулатура образована поперечно-полосатой мышечной тканью, состоит из большого числа мышц: мышцы головы, туловища, конечностей. Для млекопитающих характерна мышца, отделяющая грудную полость от брюшной, — диафрагма. Хорошо развита подкожная мускулатура.

Пищеварительная система начинается предротовой полостью, которая образована губами, щеками и челюстями. У некоторых видов защечные мешки служат временным хранилищем пищи (хомячки). В ротовой полости расположены зубы и язык.

Зубы образованы костной тканью — дентином, относительно мягким материалом, их наружная часть покрыта чехлом из прочной эмали, внутри зуба имеется полость, заполненная пульпой — соединительной тканью, в которой находятся кровеносные сосуды и нервы. Зубы дифференцированы на резцы, клыки и коренные, в связи с разным характером пищи происходит изменение числа зубов, их внешнего строения. У хищников среди коренных зубов различают четыре хищнических зуба, имеющих более крупные размеры и острые, режущие края (рис. 69). У копытных животных клыки обычно отсутствуют или редуцированы, зато коренные имеют складчатую поверхность, приспособленную для перетирания растительной пищи.

У грызунов резцы самозатачивающиеся (снаружи у зубов толстый слой эмали, внутри эмали нет, поэтому наружный слой эмали стачивается медленнее, чем дентин) и растут в течение всей жизни; крупная диастема — промежуток между резцами и коренными зубами; отсутствуют клыки. Пища проглатывается и по пищеводу попадает в желудок. Желудок у разных видов млекопитающих имеет различное строение, что объясняется различным характером пищи. У собаки он имеет вид мешка; очень сложно устроен желудок у жвачных копытных. У коровы он состоит из четырех отделов, сначала растительная пища накапливается в рубце, где начинается ее расщепление под действием простейших и микроорганизмов, затем попадает в сетку, откуда она отрыгивается в рот и тщательно пережевывается, полужидкая масса проглатывается и попадает в книжку и затем в сычуг. Рубец, сетка и книжка — видоизменения пищевода, собственно желудком является только сычуг (рис. 70). В первых трех отделах у коровы начинается расщепление клетчатки под действием ферментов бактерий и микроорганизмов. Из желудка пищевая масса небольшими порциями

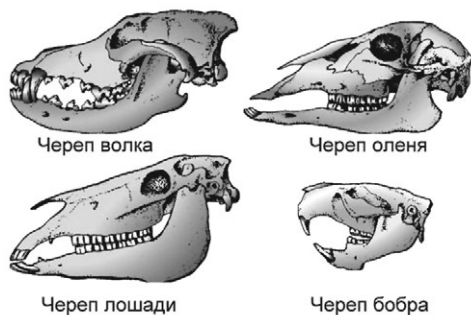


Рис. 69. Схема строения зубного ряда у некоторых млекопитающих

попадает в кишечник. Кишечник состоит из двух отделов: тонкого и толстого кишечника. Общая длина кишечника (относительно длины тела) зависит от характера пищи. У травоядных животных кишечник гораздо длиннее, чем у плотоядных. Первый отдел тонкого кишечника, в который открываются протоки поджелудочной железы и печени, называется двенадцатиперстной кишкой. На границе тонкой и толстой кишки находится слепая кишка с червеобразным отростком — аппендиксом.

Дыхательная система начинается носовыми отверстиями, которые ведут в носовые полости, и через хоаны воздух попадает в носоглотку, а затем в гортань. Из гортани воздух по трахее и бронхам попадает внутрь легких. Бронхи ветвятся на все более тонкие веточки — бронхиолы, на концах которых находятся гроздь альвеол, имеющих ячеистое строение. Стенки альвеол образованы однослойным эпителием и оплетены капиллярами. Дыхательные движения, расширение и сжатие легких осуществляются за счет межреберных мышц и диафрагмы. Диафрагма имеет форму купола, при вдохе грудная клетка расширяется, а купол диафрагмы становится более плоским, что приводит к увеличению объема грудной полости и расширению легких.

Кровеносная система млекопитающих представлена четырехкамерным сердцем и кровеносными сосудами — артериями, капиллярами, венами. Сплошная перегородка делит сердце на правую и левую половины, предсердно-желудочковые перегородки делят сердце на правое предсердие и правый желудочек, левое предсердие и левый желудочек. В правой половине сердца кровь венозная, в левой половине — артериальная, т.е. смешения крови не происходит. Два круга кровообращения — малый (легочный) и большой. Легочный круг кровообращения начинается в правом желудочке, при его сокращении венозная кровь по легочным артериям приносится в легкие, там происходит газообмен, и артериальная кровь по легочным венам попадает в левое предсердие. Большой круг кровообращения начинается в левом желудочке, при его сокращении кровь выбрасывается в левую дугу аорты (у птиц — правая дуга аорты). Парные сонные и подключичные артерии снабжают кровью голову и передние конечности, спинная аорта и отходящие от нее артерии снабжают артериальной кровью все внутренние органы.

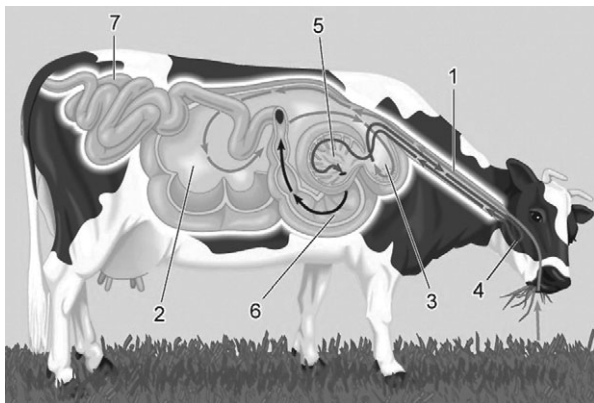


Рис. 70. Строение желудка коровы:

1 — пищевод; 2 — рубец; 3 — сетка; 4 — пережевывание пищи; 5 — книжка; 6 — сывуч; 7 — кишечник

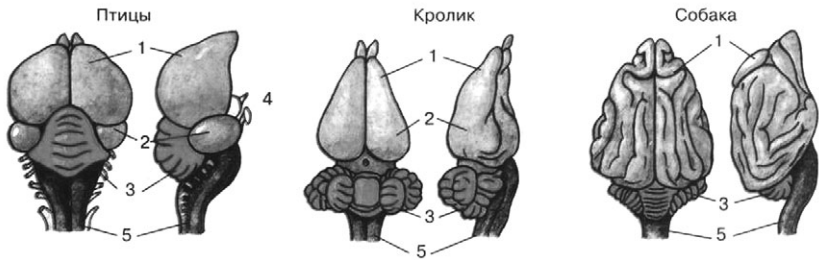


Рис. 71. Мозг млекопитающих:

1 — передний мозг; 2 — средний мозг; 3 — промежуточный мозг; 4 — мозжечок; 5 — продолговатый мозг

Венозная кровь по верхней и нижней полым венам попадает в правое предсердие. Кроме этого, кислородная емкость крови млекопитающих больше, чем у других позвоночных животных. Это объясняется несколькими причинами: во-первых, более мелкими эритроцитами, поэтому в одном и том же объеме крови у млекопитающих больше эритроцитов, во-вторых, двояковогнутой формой эритроцитов и отсутствием в них ядер. Это приводит к увеличению дыхательной поверхности эритроцитов, увеличению в них гемоглобина.

Нервная система подразделяется на центральную (головной и спинной мозг) и периферическую. Периферическая часть представлена черепно-мозговыми и спинно-мозговыми нервами, нервными узлами, нервными окончаниями. Головной мозг состоит из пяти основных отделов: передний, промежуточный, средний мозг, мозжечок и продолговатый мозг (рис. 71). Передний мозг увеличивается не за счет разрастания полосатых тел, как у птиц, а из-за разрастания боковых стенок желудочков полушарий. Формируется новая кора, неопаллиум, в которой определенные участки отвечают за анализ информации, поступающей от органов чувств.

У низших млекопитающих площадь коры невелика и полушария гладкие (например, у грызунов), но у большинства видов появляются борозды, увеличивающие поверхность коры, чем сложнее поведение, тем больше борозд и извилин появляется у животных.

Мозжечок у млекопитающих хорошо развит и находится над продолговатым мозгом. Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга, в нем располагаются центры, регулирующие работу пищеварительной и дыхательной систем, сердечно-сосудистые центры. От головного мозга отходят двенадцать пар черепно-мозговых нервов, от спинного мозга — тридцать одна пара спинно-мозговых нервов. Спинной мозг выполняет проводниковую функцию, отвечает за сокращение скелетной мускулатуры, участвует в регуляции работы внутренних органов. Из органов чувств наиболее развиты у млекопитающих органы зрения. Но цветное зрение не у всех видов, у собаки, например, зрение черно-белое. Глаза имеют типичное строение, но в отличие от птиц аккомодация осуществляется только за счет изменения кривизны хрусталика. Для органов осязания характерно наличие вибрисс. У многих видов хорошо развиты органы

обоняния. Чем длиннее лицевая часть головы, тем больше обонятельные полости, тем лучше обоняние. Орган слуха в отличие от пресмыкающихся и птиц дополняется наружными ушными раковинами и слуховым проходом, заканчивающимся барабанной перепонкой. В полости среднего уха не одна слуховая косточка, а три: молоточек, наковальня и стремечко, передающие колебания с барабанной перепонки на внутреннее ухо. Полость среднего уха евстахиевой трубой сообщается с носоглоткой.

Органами выделения являются тазовые почки бобовидной формы, которые находятся в брюшной полости. Продукты выделения по мочеточникам стекают в мочевой пузырь и удаляются из организма по мочеиспускательному каналу. Млекопитающие подкласса Яйцекладущие откладывают яйца. У сумчатых и плацентарных млекопитающих развитие яйца происходит в особом органе — матке. Яичники парные и находятся в полости тела. Яйцеклетки плацентарных млекопитающих небольшие (0,05—0,2 мм), лишены белковой оболочки, содержат мало желтка. Яйцеклетки попадают через воронки яйцеводов в маточные трубы, по которым движутся по направлению к матке, которая открывается во влагалище. Питание и дыхание развивающегося эмбриона будет происходить за счет материнского организма, поэтому в яйце мало желтка. Происходит полное дробление яйца, и образуется зародыш, вокруг которого образуются зародышевые оболочки: амнион, хорион и аллантоис. Формируется плацента. У сумчатых млекопитающих плацента развита очень слабо, беременность продолжается недолго: у гигантского кенгуру — 39 суток, новорожденный имеет размеры около 3 см длины, длина тела взрослого животного достигает 2 м. У самцов органы размножения представлены парными семенниками. Большинство млекопитающих — полигамы. У моногамов пары образуются чаще на один сезон (лисы, бобры) или на несколько лет (обезьяны, волки). Если детеныши защищены от хищников и неблагоприятных климатических условий (в норах, гнездах), то они рождаются беспомощными, голыми, слепыми, с закрытыми ушными проходами. Беременность у таких видов продолжается недолго — у кроликов 30 дней. У зайцев рождение зайчат происходит на поверхности земли, беременность продолжается около 50 дней, зайчата рождаются покрытые шерсткой, зрячие, способные к самостоятельному передвижению с первых дней жизни. У копытных, детеныши которых вынуждены уже в первые дни следовать за матерью, беременность длится несколько месяцев (у оленей 8—9 месяцев).

Многообразие. Подкласс Первозвери объединяет примитивных млекопитающих, обитающих в Австралии и прилегающих островах. Один отряд — однопроходные или клоачные. Два семейства: семейство ехидн (род ехидны — 2 вида и проехидны — 3 вида) и семейство утконосов, один вид — утконос. При размножении откладывают яйца, в которых находится уже наполовину сформированный эмбрион. Утконосы насиживают яйца, ехидны вынашивают их в сумке. Млечные железы открываются на определенных участках кожи живота, сосков нет. Температура может изменяться от +22°C до +37°C. Губы и зубы у взрослых зверей отсутствуют. Утконосы живут около воды, в норах. Питаются водными беспозвоночными животными. Прекрасно плавают и ныряют. Ехидны ведут наземный образ жизни, питаются насекомыми, живут в норах.

Подкласс Настоящие звери, инфракласс Низшие звери, отряд Сумчатые.

Представлен одним отрядом, который объединяет около 250 видов животных, обитающих в Австралии и прилегающих островах, в Южной и один вид в Северной Америке. Основная особенность животных этого подкласса — слабо развитая плацента и короткий эмбриональный период развития. Рождающийся детеныш имеет очень небольшие размеры (у двухметрового кенгуру новорожденный детеныш длиной около 3 см), забирается в сумку, находит сосок, который набухает у него во рту, и мать периодически впрыскивает ему молоко. Таким образом, дальнейшее развитие происходит в сумке матери. Появились сумчатые в начале Мезозойской эры, в триасовый период, и вместе с материком откочевали от Евразии. В то время плацентарных животных еще не было, и сумчатые развивались на континенте изолированно. В результате они приспособились к жизни в разных условиях: в почве (сумчатый крот), на деревьях (сумчатая белка, коала), в открытых пространствах (различные виды кенгуру). Большинство растительноядны, но есть и хищные сумчатые животные: сумчатый дьявол, сумчатые куницы, крысы, мыши.

Подкласс Настоящие звери, инфракласс Высшие звери, или Плацентарные. Наиболее богатая видами группа животных, разделенная на 17–18 отрядов. Плацента развита хорошо, родившиеся животные способны самостоятельно сосать молоко. Две генерации зубов (кроме истинных коренных зубов), хорошо развита новая кора (неопаллиум). Расселились по всем материкам, освоили все среды обитания. Некоторые навсегда покинули сушу и стали вторичноводными животными (китообразные и ластоногие).

Основные отряды

Инфракласс Высшие звери	Характерные признаки отряда	Представители, их особенности
Отряд Насекомояд- ные	Небольшие зверьки (до 40 см), распространены по всем материкам. Примитивная группа. Зубы не дифференцированы. Полушария без извилин	370 видов. Русская выхухоль (в Красной книге), ежи, кроты, землеройки (самые маленькие млекопитающие — до 4 см)
Отряд Рукокрылые	Приспособлены к полету. Между передними конечностями, туловищем, задними конечностями и хвостом натянута кожистая перепонка. На груди — киль. Используют эхолокацию	850 видов. В России часто встречаются обыкновенная ночница, рыжая вечерница, кожаны. Питаются насекомыми. В тропиках есть плодоядные рукокрылые. В Южной Америке обитают вампиры, переносчики чумы, бешенства рогатого скота

Инфракласс Высшие звери	Характерные признаки отряда	Представители, их особенности
Отряд Грызуны	Зверьки мелких и средних размеров, растительноядны. Две пары самозатачивающихся резцов, между резцами и коренными — пустое пространство, диастема, клыков нет. Длинный кишечник, длинная слепая кишка	1500 видов. Самые мелкие — мышовки (5 см), самый крупный грызун — капибара (130 см). Мыши, крысы, полевки, сурки, суслики, бобры и белки. Многие обладают ценным мехом: белка, ондатра, нутрия, шиншилла
Отряд Зайцеобразные	Сходны с грызунами, но резцов три пары, в верхней челюсти за первой парой находится вторая пара более мелких резцов	Заяц-беляк, заяц-русак — имеют промысловое значение. На юге Западной Европы обитает дикий кролик, от которого были выведены породы домашнего кролика
Отряд Хищные	Звери средней и крупной величины (длина белого медведя до 3 м, масса около 1 000 кг). Питаются животной пищей, большинство — активные хищники. Имеют хорошо развитые клыки, особенно на верхней челюсти. На челюстях две пары хищных зубов, крупных, имеющих острые высокие вершины и служащих для разгрызания костей и сухожилий. Желудок простой, кишечник сравнительно короткий. Большие полушария головного мозга с извилинами, звери отличаются сложным поведением	7 семейств. К семейству Волчьи относятся волки, собаки, шакалы, лисицы, песцы. Преследуют добычу, имеют отличное обоняние. К семейству Кошачьи относятся лев, тигр, леопард, рысь, кошка домашняя. Добычу подкарауливают, охотятся из засады. Когти у всех, кроме гепарда, втяжные. Гепард преследует добычу, развивая скорость до 112 км/час. Занесен в Красную книгу МСОП. Семейство Медвежьи включает крупных зверей (бурый медведь до 600 кг). Стопоходящие животные. Семейство Куньи объединяет мелких и средних по величине зверьков с вытянутым телом и короткими конечностями. Среди них много ценных пушных зверей: куница, соболь, норка, выдра, горностаи

Инфракласс Высшие звери	Характерные признаки отряда	Представители, их особенности
Отряд Парноко- пытные	Растительноядные или всеядные животные, конечности которых имеют копыта на фалангах 3 и 4 пальцев. Первый палец редуцирован, второй и пятый недоразвиты	К нежвачным относятся свиньи и бегемоты. Есть резцы в верхней челюсти, клыки хорошо развиты, желудок сравнительно простой. Бегемоты ведут полуводный образ жизни в реках и озерах тропической Африки. К жвачным животным относятся семейства Бычьих (быки, зубры, горные козлы и бараны) и Оленьих (олени северные, пятнистые, благородные и лоси). Резцов в верхней челюсти нет. Желудок четырехкамерный, состоит из рубца, сетки, книжки и сычуга. Кишечник очень длинный, например, у овцы он в 20 раз длиннее тела
Отряд Непарноко- пытные	Крупные животные, приспособленные к быстрому бегу. Хорошо развит один, третий, палец, концевая фаланга его одета копытом. Травоядные животные, желудок однокамерный	Три семейства: тапиры, носороги и лошади. Известен один вид дикой лошади — лошадь Пржевальского, которая сохранилась только в заповедниках

3. ЧЕЛОВЕК

3.1. Ткани. Общее знакомство с организмом человека

Ткани. Ткань — это совокупность клеток и межклеточного вещества, имеющих сходное строение и выполняющих сходные функции. У человека различают 4 вида тканей: эпителиальные, соединительные, мышечные и нервные.

Эпителиальные ткани. Образованы клетками, расположенными на базальной мембране, эти ткани не имеют сосудов, мало межклеточного вещества, они быстро регенерируют (рис. 72). Среди эпителиальных тканей различают: однослойный плоский эпителий (эндотелий сосудов), однослойный кубический (почечные канальцы), однослойный цилиндрический (поверхность желудка), мерцательный (воздухоносные пути), многослойный ороговевающий (эпидермис), многослойный неороговевающий (слизистая рта) и железистый эпителий.

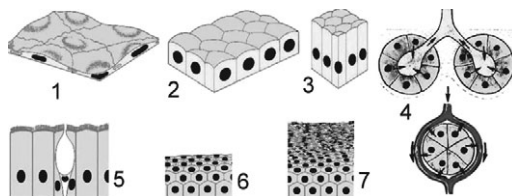


Рис. 72. Эпителиальные ткани:

1 — однослойный плоский; 2 — однослойный кубический; 3 — однослойный цилиндрический; 4 — железистый эпителий; 5 — мерцательный; 6 — многослойный неороговевающий; 7 — многослойный ороговевающий

Соединительные ткани (рис. 73). Характерно их происхождение из мезодермы. В этих тканях хорошо развито межклеточное вещество, форма клеток разнообразна.

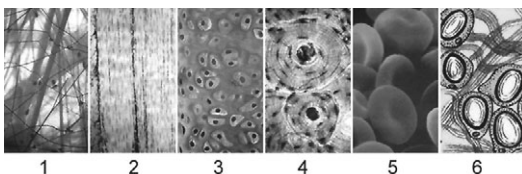


Рис. 73. Соединительные ткани:

1 — рыхлая волокнистая; 2 — плотная волокнистая; 3 — хрящевая; 4 — костная; 5 — кровь; 6 — жировая ткань

Различают: рыхлую волокнистую ткань, формирующую прослойки и оболочки органов, плотную волокнистую, образующую сухожилия и связки, хрящевую, костную, жировую, кровь и лимфу.

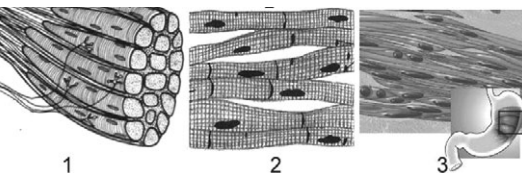


Рис. 74. Мышечные ткани:

1 — поперечно-полосатая скелетная; 2 — поперечно-полосатая сердечная; 3 — гладкая

поперечно-полосатую, сердечную поперечно-полосатую и гладкую мышечную ткань. Скелетная мышечная ткань образована многоядерными волокнами, длина которых обычно соответствует длине мышцы, в цитоплазме находятся миофибриллы, расположенные параллельно волокну.

Миофибриллы имеют поперечную исчерченность, образованы миофиламентами — более тонкими актиновыми и более толстыми — миозиновыми. При сокращении нити актина и миозина скользят друг вдоль друга, для сокращения необходимы ионы кальция и энергия АТФ. Сокращается произвольно. Сердечная мышечная ткань имеет поперечную исчерченность, но образована клетками, имеющими одно—два ядра, соединенных через вставочные диски. Сокращается непроизвольно. Гладкая мышечная ткань образована отдельными одноядерными мышечными клетками, длина которых до 1000 мкм. Миоциты окружены сарколеммой, внутри саркоплазма, актиновые и миозиновые нити не формируют миофибрилл. Сокращается непроизвольно.

Нервная ткань. Имеет эктодермальное происхождение и представлена нервными клетками — нейронами и нейроглией. Важнейшие свойства — возбудимость и проводимость. Нейроны состоят из тела и отростков — длинного, по которому возбуждение идет от тела клетки — аксона, и дендритов, по которым возбуждение идет к телу клетки. Морфологически нейроны делятся на униполярные (с одним аксоном), биполярные (с аксоном и дендритом), псевдоуниполярные, мультиполярные (рис. 75).

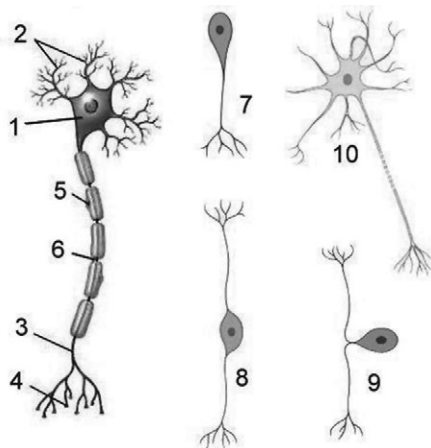


Рис. 75. Строение и виды нейронов:

1 — тело нейрона; 2 — дендриты; 3 — аксон; 4 — эффекторные нервные окончания; 5 — миелиновая оболочка; 6 — перехват Ранвье; 7 — униполярный нейрон; 8 — биполярный нейрон; 9 — псевдоуниполярный нейрон; 10 — мультиполярный нейрон

Функционально нейроны делятся на чувствительные (афферентные) — проводят возбуждение к ЦНС, двигательные (эфферентные) — проводят возбуждение от ЦНС, между ними могут быть вставочные нейроны (ассоциативные). Биохимическая классификация основана на химических особенностях нейромедиаторов, которые выделяют синапсы: холинергические (ацетилхолин), адренергические (норадреналин) и др. Нервные окончания могут быть рецепторными (экстерорецепторы и интерорецепторы) и эффекторными, например химические синапсы. Синапс (рис. 76) представлен синаптической бляшкой, в которой образуются пузырьки с медиатором, при возбуждении синапса в присутствии Ca^{2+} пузырьки сливаются с пресинаптической

мембраной, медиатор попадает в синаптическую щель, и его молекулы соединяются с рецепторами постсинаптической мембраны. При этом открываются каналы в постсинаптической мембране, происходит ее деполяризация, возникает потенциал действия, клетка возбуждается.

Органы, системы органов. Орган — это часть тела, имеющая присущую ему форму, строение, занимающая определенное место в организме и выполняющая характерную для него функцию. Орган образован всеми видами тканей, но с преобладанием одной или двух из них. Система органов — органы, сходные по строению, выполняемым функциям и развитию. В организме человека различают не менее 10 систем органов: система покровных органов, опорно-двигательная система, пищеварительная, дыхательная, выделительная, система органов кровообращения, нервная и органы чувств, половая, эндокринная и иммунная. Все органы и системы органов связаны между собой анатомически и функционально в единое целое — организм.

Регуляция деятельности организма осуществляется нервным и гуморальным путем. Гуморальная регуляция осуществляется с помощью гормонов, различных секретов, выделяемых клетками в кровь. Ведущая роль в этом способе принадлежит железам внутренней секреции. Регуляция осуществляется медленно, так как максимальная скорость крови 0,5 м/сек. Органы-мишени имеют рецепторы, с помощью которых воспринимают молекулы-регуляторы. Нервная регуляция осуществляется с помощью нервной системы, происходит рефлекторно. Рефлекс — ответная реакция организма на раздражение, осуществляемая и контролируемая нервной системой. Путь, по которому проходит возбуждение при рефлексе, называется рефлекторной дугой. Рефлекторная дуга состоит из 5 компонентов: рецептора, чувствительного нервного волокна, нервного центра — группы вставочных нейронов, двигательного нейрона и исполнительного органа. В отличие от гуморальной регуляции нервная регуляция происходит быстро (электрические импульсы проходят по нервным волокнам со скоростью до от 1–2 м/сек до 140 м/сек) и целенаправленно. Простейшая рефлекторная дуга у человека образована двумя нейронами — сенсорным и двигательным. Примером простейшего рефлекса может служить коленный рефлекс. В других случаях в рефлекторную дугу включены три (и более) нейрона — сенсорный, вставочный и двигательный. Сенсорный нейрон передает информацию (обычно через несколько вставочных нейронов) в головной мозг, это сложные рефлекторные дуги. Головной мозг обрабатывает поступающую сенсорную информацию и может посылать нервные импульсы через спинной мозг к органу. Особенностью организма является способность к саморегу-

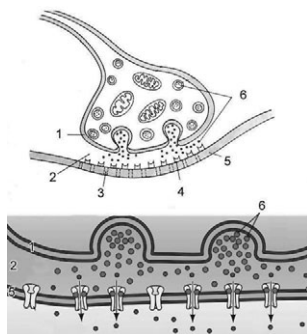


Рис. 76. Строение синапса:

1 — синаптическая бляшка; 2 — пресинаптическая мембрана; 3 — постсинаптическая мембрана; 4 — синаптическая щель; 5 — пузырьки с медиатором; 6 — поры и рецепторы

ляции. Например, снижение уровня глюкозы в крови приводит к выделению надпочечниками адреналина, поджелудочной железой глюкагона и уровень глюкозы возрастает до нормы. Надежность процессов саморегуляции обеспечивает гомеостаз — относительное постоянство внутренней среды организма.

3.2. Нервная система

Строение и функции. Анатомически подразделяется на центральную и периферическую, к центральной нервной системе относятся головной и спинной мозг, к периферической — 12 пар черепно-мозговых нервов и 31 пара спинно-мозговых нервов и нервные узлы. Функционально нервную систему можно разделить на соматическую и автономную (вегетативную).

Соматическая часть нервной системы регулирует работу скелетных мышц, автономная контролирует работу внутренних органов.

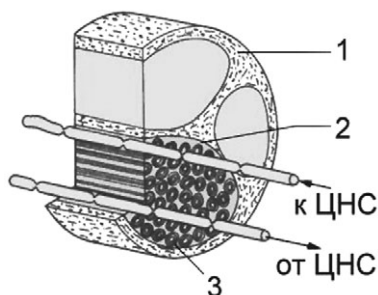


Рис. 77. Строение нерва:

1 — эпиневр; 2 — периневр;
3 — эндоневрий

Нервы могут быть чувствительными (зрительный, обонятельный, слуховой), если проводят возбуждение к центральной нервной системе, двигательными (глазодвигательный), если по ним возбуждение идет от центральной нервной системы, и смешанными (блуждающие, спинно-мозговые), если возбуждение по одним волокнам идет в одну, а по другим — в другую сторону. Нервы снаружи окружены соединительнотканной оболочкой — эпиневрием, внутри — пучки нервных волокон, окруженные периневрием, между отдельными волокнами — эндоневрий (рис. 77).

Нервная система регулирует деятельность всех органов и систем органов, осуществляет связь с внешней средой с помощью органов чувств, а также является материальной основой для высшей нервной деятельности, мышления, поведения и речи.

Строение и функции спинного мозга. Расположен спинной мозг в позвоночном канале от I шейного позвонка до I—II поясничных, длина около 45 см, толщина около 1 см. Передняя и задняя продольные борозды делят его на две симметричные половинки (рис. 78). В центре проходит спинно-мозговой канал, в котором находится спинно-мозговая жидкость. В средней части спинного мозга, около спинно-мозгового канала расположено серое вещество, на поперечном срезе напоминающее контур бабочки. Серое вещество образовано телами нейронов, в нем различают передние и задние рога. В задних рогах спинного мозга расположены тела вставочных нейронов, в передних — тела двигательных нейронов.

В грудном отделе различают еще и боковые рога, в которых расположены нейроны симпатической части автономной нервной системы. Вокруг серого вещества расположено белое вещество, образованное нервными волокнами.

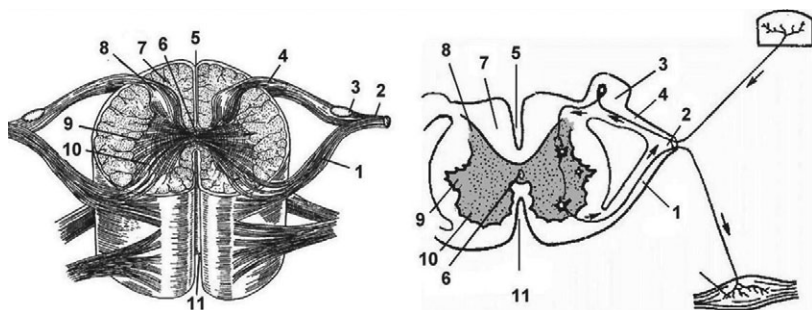


Рис. 78. Строение спинного мозга (рисунок и схема):

1 — передний корешок; 2 — смешанный спинно-мозговой нерв; 3 — спинно-мозговой узел; 4 — задний корешок спинно-мозгового нерва; 5 — задняя продольная борозда; 6 — спинно-мозговой канал; 7 — белое вещество; 8, 9, 10 — задние, боковые и передние рога соответственно; 11 — передняя продольная борозда

Спинальный мозг покрыт тремя оболочками: снаружи соединительнотканная плотная, затем паутинная и под ней сосудистая. От спинного мозга отходят 31 пара смешанных спинно-мозговых нервов. Каждый нерв начинается двумя корешками — передним (двигательным), в котором находятся отростки двигательных нейронов и вегетативные волокна, и задним (чувствительным), по которому возбуждение передается к спинному мозгу. В задних корешках находятся спинно-мозговые узлы, скопления тел чувствительных нейронов. Перерезка задних корешков приводит к утрате чувствительности в тех областях, которые иннервируются соответствующими корешками, перерезка передних корешков приводит к параличу иннервируемых мышц.

Функции спинного мозга — рефлекторная и проводниковая. Как рефлекторный центр спинной мозг принимает участие в двигательных (проводит нервные импульсы к скелетной мускулатуре) и вегетативных рефлексах. Важнейшие вегетативные рефлексы спинного мозга — сосудодвигательные, пищевые, дыхательные, дефекации, мочеиспускания, половые. Рефлекторная функция спинного мозга находится под контролем головного мозга. Рефлекторные функции спинного мозга можно рассмотреть на спинальном препарате лягушки (без головного мозга), у которой сохраняются простейшие двигательные рефлексы, она отдергивает лапку в ответ на механические и химические раздражители. У человека в осуществлении координации двигательных рефлексов решающее значение приобретает головной мозг.

Строение и функции головного мозга. Головной мозг покрыт, как и спинной, тремя оболочками — плотной (соединительнотканной), паутинной и сосудистой. В головном мозге различают пять отделов: продолговатый мозг, мост, мозжечок, средний, промежуточный и передний мозг, представленный большими полушариями (рис. 79). До 80% массы мозга приходится на большие полушария. Центральный канал спинного мозга продолжается в головной мозг, где образует четыре полости (желудочки). Два желудочка находятся в полушариях, третий в промежуточном мозге, четвертый на уровне продолговатого мозга и

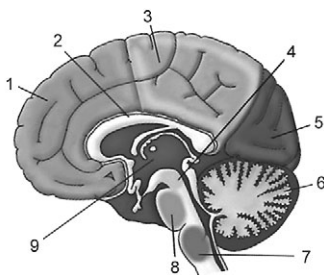


Рис. 79. Строение головного мозга:

1 — большие полушария; 2 — мозолистое тело; 3 — теменная доля; 4 — средний мозг; 5 — затылочная доля; 6 — мозжечок; 7 — продолговатый мозг; 8 — мост; 9 — промежуточный мозг

В них содержится черепно-мозговая жидкость. Окружен головной мозг тремя оболочками — соединительнотканной, паутинной и сосудистой. Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга, выполняет рефлекторные и проводниковые функции. Рефлекторные функции связаны с регулировкой работы органов дыхания, пищеварения и кровообращения; здесь находятся центры защитных рефлексов — кашля, чихания, рвоты. Здесь же начинается ретикулярная (сетчатая) формация, нейроны которой поддерживают в активном состоянии промежуточный мозг и большие полушария. Поражения этой области приводят к сонливости, потере сознания, летаргическому сну. Мост связывает кору полушарий со спинным мозгом и мозжечком, выполняет в основном проводниковую функцию. Мозжечок образован двумя полушариями, снаружи покрыт корой из серого вещества, под которой находится белое вещество. В белом веществе есть ядра. Средняя часть — червь — соединяет полушария. Отвечает за координацию, равновесие и оказывает влияние на мышечный тонус. При поражении мозжечка наблюдается снижение мышечного тонуса, расстройство в координации движений. Через некоторое время другие отделы нервной системы начинают выполнять функции мозжечка, и утраченные функции частично восстанавливаются. Вместе с мостом входит в состав заднего мозга.

Средний мозг соединяет все отделы головного мозга. На поверхности, обращенной к мозжечку, имеется 4 небольших бугорка — четверохолмие. Верхние бугорки — центры обработки первичной зрительной информации, нижние — первичной слуховой информации. Здесь находятся центры тонуса скелетных мышц, первичные центры зрительных и слуховых ориентировочных рефлексов. Эти рефлексы проявляются в движениях глаз, головы в сторону раздражителей. Здесь же находятся центры, отвечающие за зрачковый рефлекс и аккомодацию. В промежуточном мозге различают три части: зрительные бугры (таламус), надбугорную область (эпиталамус, в состав которого входит эпифиз) и подбугорную область (гипоталамус). В таламусе расположены подкорковые центры всех видов чувствительности, сюда приходит возбуждение от органов чувств, отсюда передается различным участкам коры больших полушарий. В гипоталамусе содержатся высшие центры регуляции автономной нервной системы, он контролирует постоянство внутренней среды организма. Здесь находятся центры аппетита, жажды, сна, терморегуляции, т.е. осуществляется регуляция всех видов обмена веществ. Нейроны гипоталамуса вырабатывают нейрогормоны, осуществляющие регуляцию работы эндокринной системы. В промежуточном мозге находятся и эмоциональные центры: центры удовольствия, страха, агрессии.

Передний мозг представлен большими полушариями, соединенными мозолистым телом (рис. 80). Поверхность образована корой, площадь которой около 2 200 см². Многочисленные складки, извилины и борозды значительно увеличивают поверхность коры, поверхность извилин более чем в два раза меньше поверхности борозд. Кора человека насчитывает от 14 до 17 млрд. нервных клеток, расположенных в 6 слоев, толщина коры 2–4 мм. Скопления нейронов в глубине полушарий образуют подкорковые ядра. В коре каждого полушария центральная борозда отделяет лобную долю от теменной, боковая борозда отделяет височную долю, теменно-затылочная борозда отделяет затылочную долю от теменной. В коре различают чувствительные, двигательные зоны и ассоциативные зоны.

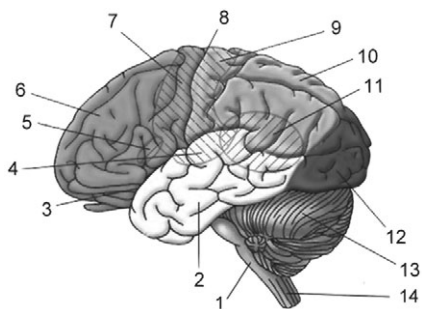


Рис. 80. Большие полушария:

1 — продолговатый мозг; 2 — височная доля; 3 — височная борозда; 4 — слуховая зона; 5 — центр Брока; 6 — лобная доля; 7 — моторная зона; 8 — центральная борозда; 9 — зона кожно-мышечной чувствительности; 10 — теменная доля; 11 — центр Вернике; 12 — затылочная доля, зрительная зона; 13 — мозжечок; 14 — спинной мозг

Чувствительные зоны отвечают за анализ информации, поступающей от органов чувств: затылочные — за зрение, височные — за слух, обоняние и вкус, теменные — за кожную и суставно-мышечную чувствительность. Причем в каждое полушарие поступают импульсы от противоположной стороны тела. Двигательные зоны расположены в задних областях лобных долей, отсюда идут команды для сокращения скелетной мускулатуры, их поражение приводит к параличу мышц. Ассоциативные зоны расположены в лобных долях мозга и ответственны за выработку программ поведения и управления трудовой деятельностью человека. Для человека характерна функциональная асимметрия полушарий, левое полушарие отвечает за абстрактно-логическое мышление, там же находятся речевые центры (центр Брока отвечает за произношение, центр Вернике — за понимание речи), правое полушарие — за образное мышление, музыкальное и художественное творчество. Повреждение коры больших полушарий проявляется в изменении поведения. Полное ее удаление у животных делает их совершенно беспомощными. Собака, лишенная коры больших полушарий, не только перестает реагировать на обычные внешние воздействия, не узнает своего хозяина, но даже теряет способность находить пищу и самостоятельно питаться. Частичное повреждение коры больших полушарий у животных и человека приводит к менее тяжелым последствиям. Повреждение затылочных долей вызывает нарушение зрения, разрушение центра Брока приводит к потере умения разговаривать, центра Вернике — к невозможности понимания речи. Повреждение мозгового вещества в моторном районе коры мозга проявляется двигательными расстройствами вплоть до возникновения параличей на противоположной стороне тела. Повреждение мозжечка тоже приводит к двигатель-

ным расстройствам, только они выражаются не в параличах, а в нарушении координации движений. Благодаря сильному развитию больших полушарий средняя масса мозга человека около 1400 г. Но способности зависят не только от массы, но и от организации мозга. Анатолий Франс, например, имел массу мозга 1017 г, Тургенев — 1012 г.

Автономная нервная система. Вегетативная нервная система регулирует работу всех внутренних органов — органов пищеварения, дыхания, кровеносной системы, выделительной, половой, эндокринной. Вегетативная нервная система подразделяется на симпатический, парасимпатический и метасимпатический отделы. Периферическая часть представлена нервами, узлами, сплетениями. Чувствительное звено представлено чувствительными нервными клетками, расположенными в спинно-мозговых и чувствительных узлах черепных нервов, периферические отростки которых, интерорецепторы, расположены во внутренних органах. Центральная часть, вставочные нейроны, расположена в вегетативных ядрах в среднем и продолговатом отделах головного мозга и в спинном мозге. Импульсы из нервного центра всегда проходят по двум последовательно расположенным нейронам — преуловым и послеуловым, которые образуют третье звено вегетативной рефлекторной дуги (рис. 81).

Тела преуловых нейронов находятся в центральной нервной системе, послеуловых — за ее пределами. Сплетения расположены в брюшной полости (солнечное сплетение), в самих органах (в пищеварительном тракте) и около них (сердечное). Второе название вегетативной нервной системы — автономная, так как эта система не подконтрольна нашему сознанию. Как правило, симпатическая и парасимпатическая системы оказывают противоположное действие на иннервируемый орган. Симпатическая нервная система получила название «старт-система», она приспособливает организм к выполнению какой-либо работы. Ее преуловые (преганглионарные) нейроны находятся в боковых рогах грудных и поясничных сегментов спинного мозга, медиатор, выделяемый этими нейронами, — ацетилхолин, постганглионарные — в узлах рядом со спинным мозгом, медиатор — норадреналин. Симпатика усиливает работу сердца (повышает давление), расширяет сосуды мышц и мозга, сужает сосуды кожи и кишечника, учащает дыхание, расширяет бронхиолы, расширяет зрачки («у страха глаза велики»), угнетает деятельность пищеварительной и выделительной систем, усиливает потоотделение.

Парасимпатическая нервная система оказывает противоположное действие, «стоп-система». Преганглионарные нейроны находятся в среднем, продолговатом мозге и в крестцовом отделе спинного мозга, постганглионарные — в узлах около внутренних органов или в самих органах. Медиатор, выделяемый синапсами в обоих типах нейронов, — ацетилхолин.

Метасимпатический отдел целиком расположен на периферии в стенках внутренних органов и регулирует сокращение мышц даже в изолированном органе, разгружая работу ЦНС. Например, при переполнении предсердий изолированного сокращающегося сердца лягушки оно учащает свою работу, при повышенном давлении в аорте — замедляет. Внутренние органы нашего тела имеют двойную или тройную иннервацию. В одних оканчиваются симпатичес-

кие и парасимпатические нервы, в других присутствует и метасимпатическая нервная система. Такой контроль за внутренними органами обеспечивает надежную регуляцию их деятельности. Таким образом, в зависимости от обстоятельств вегетативная нервная система или усиливает функции тех или иных органов, или ослабляет их, причем в каждый момент большую активность проявляет или симпатическая, или парасимпатическая части вегетативной нервной системы.

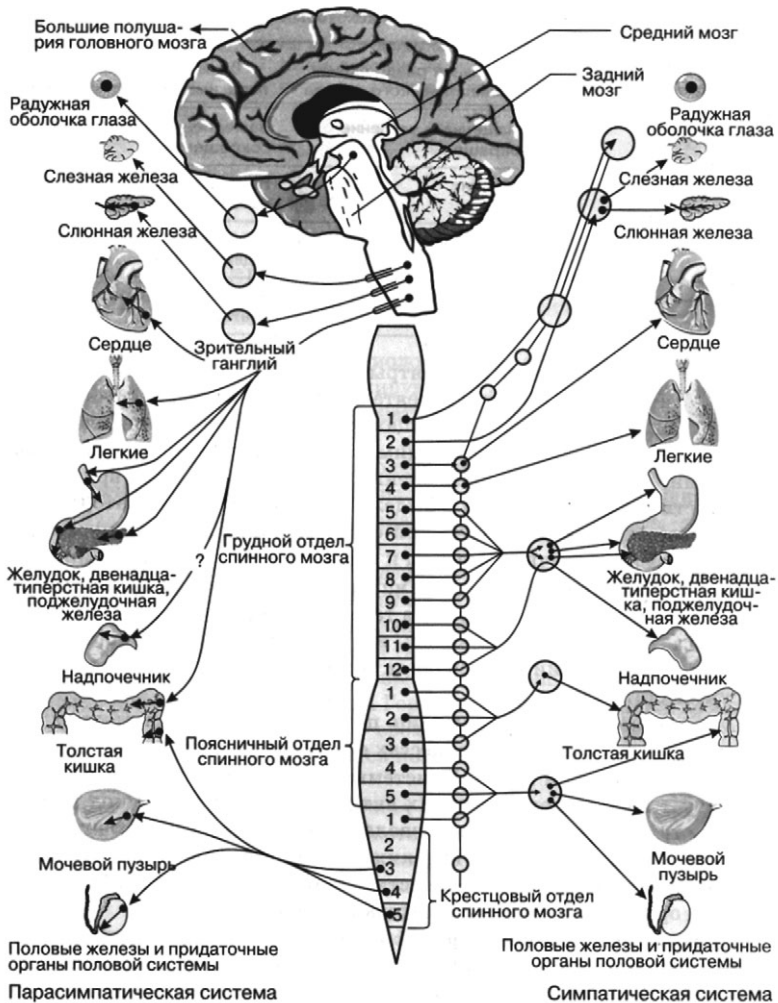


Рис. 81. Схема строения парасимпатической и симпатической частей вегетативной нервной системы

3.3. Эндокринная система

Железы организма. Химическая природа гормонов. Железы организма человека делят на две основные группы: экзокринные и эндокринные. Экзокринные имеют протоки и выделяют секреты на поверхность кожи или на поверхность слизистых оболочек полостей различных органов (печень, молочные, слюнные, потовые, кишечные). Эндокринные железы не имеют протоков и выделяют свои секреты — гормоны — в кровь и лимфу. Это эпифиз, гипофиз, щитовидная, парашитовидные железы, вилочковая железа (тимус), надпочечники. Кроме них есть железы смешанной секреции — поджелудочная и половые.

Гормоны — химические соединения с высокой биологической активностью, регуляторы, дающие в малых дозах значительный физиологический эффект. По химической природе гормоны делят на три основные группы: полипептиды (гормоны гипоталамуса, гипофиза, поджелудочной железы); аминокислоты и их производные (тироксин, адреналин); жирорастворимые стероиды (половые гормоны). Одни гормоны (первые посредники) — адреналин, пептиды — воздействуют на рецепторы клеточных мембран, рецепторные белки мембран вызывают образование второго посредника, который приводит к активации эффекторных белков и быстрому и кратковременному клеточному ответу. Другие, жирорастворимые гормоны (стероиды и тиреоидные гормоны), свободно проходят через плазмалемму и связываются с цитоплазматическими рецепторами, которые транспортируют их в ядро. В ядре комплекс связывается с определенными белками в составе хроматина, что приводит к активации транскрипции и трансляции, к синтезу определенных белков и длительным эффектам.

Гипоталамо-гипофизарная система. Связь нервной системы и эндокринной осуществляется через гипоталамус, нижнюю часть промежуточного мозга. Под действием его нейрогормонов (либеринов и статинов) гипофиз секретует гормоны, регулирующие работу остальных желез внутренней и смешанной секреции. В работе гипоталамо-гипофизарной системы заложен принцип обратной связи. Когда какие-нибудь железы внутренней секреции начинают выделять слишком мало или, наоборот, чересчур много гормонов, гипоталамус улавливает отклонение в их концентрации в крови от необходимого на данный момент уровня. Затем, возбуждая или тормозя гипофиз и через него соответствующую железу внутренней секреции, гипоталамус переводит ее функцию на нужный уровень. Гипоталамо-гипофизарная система является типичным примером тесного объединения нервного и гуморального способов регуляции функций нашего организма. Таким образом, гипоталамо-гипофизарная система регулирует деятельность желез внутренней секреции.

Гипофизарные гормоны. Под влиянием стимулирующих гормонов гипоталамуса усиливается образование и секреция гормонов, которые вырабатывает передняя доля гипофиза — аденогипофиз (шесть основных гормонов). Первый — гормон роста — соматотропный гормон (СТГ). Недостаток этого гормона в детском возрасте тормозит рост, развивается заболевание гипофизарная карликовость, рост не превышает 130 см. Избыток гормона приводит к гигантизму, рост достигает 2,5 м и более. Если гормона вырабатывается больше нормы у взрослого человека, развивается акромегалия — при этом увеличивают-

ся размеры ног, рук, лица. Второй — тиреотропный гормон (ТТГ) — действует на щитовидную железу, которая в ответ выделяет тироксин и трийодтиронин, третий — адренокортикотропный (АКТГ) — действует на кору надпочечников, которые в ответ секретируют кортикостероидные гормоны. Четвертый — фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) — стимулирует образование половых клеток, пятый — лютеинизирующий (ЛГ) — образование половых гормонов. И, наконец, шестой — пролактотропный гормон — секретируется в конце беременности и приводит к выработке молока. Гормон промежуточной доли — меланотропин — отвечает за образование пигмента меланина в коже человека. Нейрогипофиз выделяет вазопрессин — антидиуретический гормон (АДГ) и окситоцин, который вызывает сокращение матки при родах.



Рис. 82. Железы внутренней секреции

Щитовидная железа. Масса щитовидной железы 30–40 г. (рис. 82), состоит из двух долей, соединенных перешейком. Около 30 млн. фолликулов, оплетенных капиллярами, синтезируют три гормона — тироксин, трийодтиронин и кальцитонин. Тироксин и трийодтиронин содержат йод и регулируют окислительные реакции в клетках, все виды обмена веществ, рост и развитие организма, функции ЦНС. Удаление щитовидной железы у млекопитающих в молодом возрасте вызывает задержку роста, животные остаются карликами, замедляется их развитие.

При гипофункции у человека развивается микседема — заболевание, при котором окислительные процессы протекают замедленно, сопровождается слабой работой сердца, отечностью, пониженной температурой.

Недостаток тироксина во время беременности или с момента рождения приводит к кретинизму. При этом заболевании происходит задержка роста, нарушение пропорций тела (короткие конечности, большая голова), крайняя умственная отсталость. При гиперфункции возникает базедова болезнь, при которой усиливается обмен веществ, повышается температура, больной

худеет, развивается пучеглазие. Избыток гормонов усиливает возбудимость нервной системы, повышает эмоциональность. При тяжелой форме прибегают к удалению (резекции) части железы. Если в пище и воде недостаточно йода, то развивается эндемический зоб. При этом увеличивается объем железистой ткани (может достигать массы 1 кг и более), которая вырабатывает достаточное количество гормонов, и обладатель зоба может чувствовать себя совершенно здоровым. Для профилактики в местностях, неблагополучных по содержанию йода, в поваренную соль добавляют йодистый калий.

В особых клетках щитовидной железы образуется гормон тиреокальцитонин, регулирующий содержание кальция и фосфора в крови. Его называют кальций-сберегающим гормоном, он снижает уровень кальция в крови, сохраняя его в костной ткани. Паращитовидные железы расположены на задней поверхности щитовидной железы, по две на каждой доле. Вырабатывают паратгормон, который вызывает выход кальция и фосфора в кровь из костной ткани. При избыточном количестве паратгормона в крови повышается количество кальция и понижается количество фосфата, одновременно увеличивается их выделение с мочой. При недостатке гормона содержание кальция в крови ниже нормы, часто бывают мышечные судороги. Животные с удаленными паращитовидными железами погибают от судорог скелетной мускулатуры.

Поджелудочная железа — железа смешанной секреции. Через протоки выделяет панкреатический сок в полость кишечника, эндокринная часть представлена островками Лангерганса, секретирующими два гормона — инсулин и глюкагон. Гормоны регулируют содержание глюкозы в крови, под действием инсулина, образуемого бета-клетками, глюкоза из крови переходит в клетки печени и мышц, где превращается в гликоген. Недостаточное количество инсулина приводит к сахарному диабету, заболеванию, при котором избыток глюкозы не может превращаться в гликоген и выводится с мочой, количество мочи достигает 4—5 л в сутки. Для поддержания уровня глюкозы в крови питаться необходимо строго по часам. Первая помощь состоит в срочном введении инсулина. Альфа-клетки при недостатке глюкозы секретируют глюкагон, который приводит к расщеплению гликогена и повышению уровня глюкозы в крови. Таким образом, распад гликогена вызывается глюкагоном, адреналином, тироксином и некоторыми другими гормонами, а единственным гормоном, который приводит к поглощению глюкозы из крови периферическими тканями и синтезу гликогена, является инсулин. Дельта-клетки вырабатывают соматостатин, который тормозит образование гормона роста, образование инсулина и глюкагона. Поджелудочная железа имеет собственные сахарочувствительные рецепторы, и повышение сахара в крови после приема пищи, например, приводит к секреции инсулина. Кроме того, парасимпатическое влияние блуждающего нерва стимулирует секрецию инсулина, влияние симпатических нервов — тормозит секрецию, сохраняя глюкозу в крови.

Надпочечники. Парные органы, находящиеся на верхних участках почек, каждый состоит из коркового и мозгового вещества и весит около 5 г. Корковый слой вырабатывает три группы стероидных гормонов: минералокортикоиды (альдостерон и др.), которые регулируют водно-солевой обмен, сохраняя Na^+

и СГ в организме; глюкокортикоиды (кортизол и др.) регулируют углеводный, белковый обмен, уменьшают образование антител, подавляют воспалительные реакции; половые гормоны являются слабыми андрогенами и эстрогенами и контролируют развитие вторичных половых признаков. При недостаточной деятельности коры надпочечников развивается Аддисоновая, «бронзовая» болезнь, характерными признаками которой являются бронзовый оттенок кожи, мышечная слабость, повышенная утомляемость, похудение. Мозговое вещество секретирует адреналин и норадреналин. Большое количество адреналина выделяется при сильных эмоциях — гнев, боли, страхе, во время экзаменов. Адреналин расширяет сосуды сердца, мозга и мышц, сужает сосуды кожи (кроме кожи лица) и кишечника, усиливает работу сердца, приводит к распаду гликогена и выведению глюкозы в кровь, т.е. действует как симпатическая НС. Воздействует на гипоталамус, тот вызывает образование АКТГ и глюкокортикоидов. Норадреналин вызывает сужение всех сосудов.

Половые железы. Яичники у женщин и семенники у мужчин являются железами смешанной секреции. Внешнесекреторная деятельность — образование сперматозоидов семенниками, яйцеклеток — яичниками; внутрисекреторная у семенников связана с образованием лейдиговыми клетками яичка мужских половых гормонов — тестостерона и андростерона, которые стимулируют развитие первичных и вторичных половых признаков, полового влечения. Под вторичными половыми признаками подразумеваются различия у мужчин и женщин в развитии скелета и мускулатуры, особенностях фигуры, в распределении волосяного покрова, в тембре голоса и развитии подкожной жировой клетчатки, в своеобразии психики. Яичники — парные образования $3,5 \times 2$ см, расположены в полости таза. В них образуются яйцеклетки и гормоны. Женские половые гормоны эстрогены образуются в яичниках во временных железах внутренней секреции — клетках развивающихся фолликулов и клетках желтого тела, секретирующих прогестерон. Прогестерон называют гормоном беременности, который способствует имплантации яйцеклетки в слизистую матки, задерживает созревание и овуляцию других фолликулов. Менструальный цикл (рис. 83) — обычно 28-дневный цикл, состоящий из менструальной фазы (1—5 дни), пролиферативной фазы (6—14 дни), секреторной фазы, которая начинается после овуляции (15—28 дни). Под действием фолликулостимулирующего гормона аденогипофиза один из фолликулов начинает развиваться и выделять эстроген. Развитие фолликула продолжается 14 дней, зрелый фолликул, называемый графовым пузырьком, достигает 1 см в диаметре, лопается, и овоцит 2-го порядка попадает в фаллопиеву трубу. Клетки лопнувшего фолликула превращаются в желтое тело, которое вырабатывает прогестерон, который подавляет синтез ФСГ и ЛГ аденогипофизом и поддерживает слизистую матки.

Вилочковая железа (тимус). Расположена за грудиной, состоит из двух асимметричных долей, каждая доля из коркового и мозгового вещества. Наибольшей массы достигает в период роста от 6 до 16 лет, впоследствии уменьшается, и ее ткань заменяется жировой тканью. Образует гормоны: лимфостимулирующий, стимулирует лимфопоэз, тимозин, регулирующий обмен углеводов, обмен кальция.

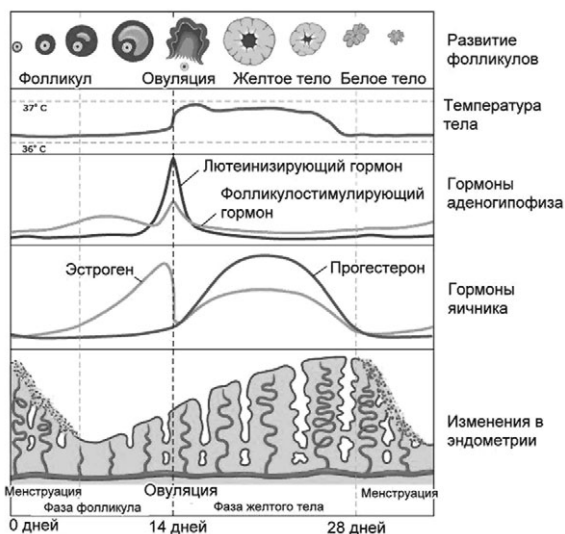


Рис. 83. Менструальный цикл

Эпифиз. Шишковидная железа секретирует мелатонин, который, влияя на гипоталамус и гипофиз, блокирует образование половых гормонов. Секреция мелатонина тормозится увеличением светового дня, поэтому весной происходит увеличение размеров половых желез и половых гормонов у птиц и млекопитающих с сезонным развитием. Образуется из аминокислоты триптофана. Высокий уровень гормона ночью и низкий днем. Мелатонин связывается со специфическими рецепторами на мембране клеток-мишеней, проникает в ядро и там осуществляет свое действие. Также мелатонин является регулятором сна. С возрастом активность эпифиза снижается, поэтому количество мелатонина уменьшается, сон становится поверхностным и беспокойным, возможна бессонница. Мелатонин способствует устранению бессонницы, предотвращает нарушение суточного режима организма и биоритма.

3.4. Опорно-двигательная система (ОДС)

Скелет выполняет механические функции, связанные с опорой, движением и защитой внутренних органов. Метаболические функции связаны с участием в минеральном обмене веществ. Кровотворная функция связана с гемопоэзом, образованием клеток крови.

В состав костной ткани входят органические (оссеин и оссеомукоид) и неорганические вещества (соли кальция, фосфора, железа, магния). Органические вещества придают эластичность. Если их сжечь, кость рассыпается на небольшие твердые частички. Неорганические придают твердость, если удалить неорганические вещества выдерживанием кости в кислоте, то кость становится эластичной, и ее можно будет завязать в узел. Костная ткань представлена клетками костной ткани — остеócитами и межклеточным веществом. Структурным элементом является остеон — система костных пластинок, концентрическими кругами располагающимися вокруг гаверсовых каналов, содержащих нервы и сосуды. Между ними — вставочные пластинки. Остеоны образуют перекладины,

если перекладины расположены плотно, то образуется компактное вещество, если рыхло — губчатое вещество.

Строение кости (рис. 84). Трубочатая кость покрыта надкостницей, суставные поверхности — хрящом. Надкостница выполняет защитную, трофическую (содержит кровеносные сосуды и нервы) и костеобразовательную функции.

С внутренней стороны надкостницы находятся остеобласты, обеспечивающие рост кости в толщину. На границе с костной полостью находятся остеокласты — клетки-разрушительницы костной ткани. Головки костей, покрытые хрящом, называются эпифизами, места прикрепления сухожилий — апофизы, тело кости — диафиз, участок между эпифизом и диафизом — метафиз. В метафизе имеется прослойка клеток, из-за деления которых происходит рост кости в длину. Рост костей прекращается к 23—25 годам у мужчин, к 18—20 годам у женщин. Эпифизы состоят из губчатого вещества, в ячейках — красный костный мозг. Внутри диафиза канал с желтым костным мозгом.

Различают кости трубчатые, губчатые, плоские (лопатки) и смешанные (основание черепа). Соединение костей делят на две основные группы: непрерывные и прерывистые. В зависимости от характера ткани, которая соединяет кости, непрерывные соединения делятся на три вида. Синдесмозы — соединения костей соединительной тканью, синхондрозы — соединения костей хрящевой тканью и синостозы — результат сращения ранее обособленных друг от друга костей или их частей (сращение лобковых, подвздошных и седалищных костей таза). В прерывистых (суставах) различают суставные поверхности (суставная головка и суставная впадина), суставную сумку, суставную полость с синовиальной жидкостью. Давление в них отрицательное. Различают полусуставы — соединения, имеющие в толще хряща щелевидную полость (лобковое сращение).

Отделы скелета. Скелет человека насчитывает более 200 костей и состоит из черепа, скелета туловища (позвоночный столб и грудная клетка), скелета конечностей (скелет поясов и скелет свободных верхних и нижних конечностей). Череп (рис. 85) включает 23 кости. В состав мозгового отдела входят парные кости — височные и теменные — и непарные кости — лобная, затылочная, клиновидная и решетчатая. Затылочная кость имеет большое затылочное отверстие.

В состав лицевого черепа входят парные и непарные кости. Парные — верхнечелюстные, носовые, нижние носовые раковины, скуловые, слезные, небные.

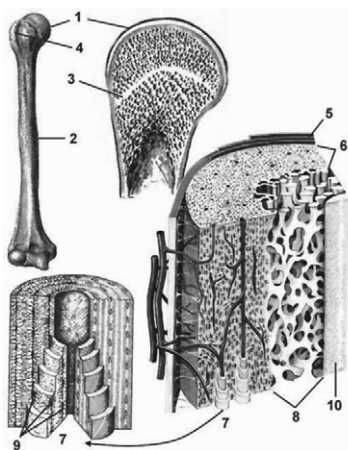


Рис. 84. Строение кости:

1 — эпифиз; 2 — диафиз; 3 — метафиз; 4 — апофиз; 5 — надкостница; 6 — компактное вещество кости; 7 — остеон; 8 — губчатое вещество кости; 9 — остециты; 10 — желтый костный мозг

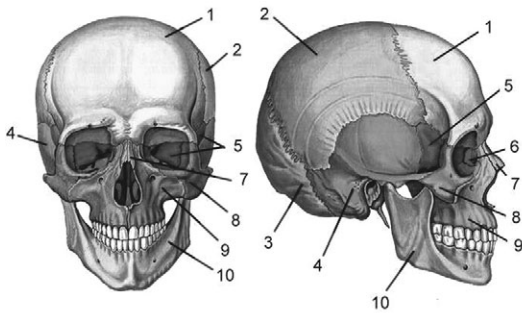


Рис. 85. Череп человека:

1 — лобная кость; 2 — теменные кости; 3 — затылочная кость; 4 — височные кости; 5 — клиновидная кость; 6 — слезная кость; 7 — носовые кости; 8 — скуловая кость, 9 — верхнечелюстная кость; 10 — нижнечелюстная кость

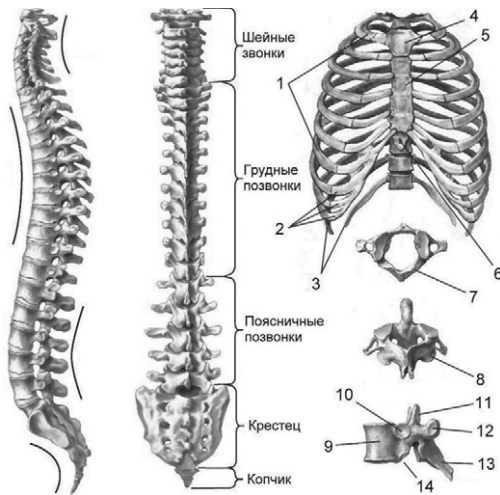


Рис. 86. Скелет туловища:

1 — настоящие ребра; 2 — ложные ребра; 3 — блуждающие ребра; 4 — рукоятка; 5 — тело грудины; 6 — мечевидный отросток; 7 — атлант; 8 — эпистрофей; 9 — тело грудного позвонка; 10 — верхняя реберная ямка; 11 — верхний суставной отросток; 12 — поперечный отросток с реберной ямкой; 13 — остистый отросток; 14 — нижняя реберная ямка

Непарные кости — сошник, нижняя челюсть, подъязычная.

Скелет туловища состоит из скелета позвоночника и скелета грудной клетки. Позвоночный столб (рис. 86) состоит из 33—34 позвонков, которые образуют пять отделов. Шейный отдел состоит из 7 позвонков, грудной — из 12, поясничный — из 5, крестцовый — из 5 слившихся, копчик из 4—5 сросшихся позвонков. Скелет грудной клетки образуется грудными позвонками, ребрами и грудиной. Первые семь пар ребер называются истинными, переходят в реберные хрящи, соединенные с грудиной. Следующие три пары — ложные ребра, их реберные хрящи соединены не с грудиной, а с вышележащим ребром; две последние пары ребер — блуждающие. В груди различают рукоятку, тело и мечевидный отросток.

Скелет верхней конечности состоит из скелета свободной верхней конечности: плечевой кости, костей предплечья — локтевой и лучевой, запястья (8 косточек), пясти и фаланг пальцев. Скелета плечевого пояса — из парных лопаток и ключиц.

Скелет тазового пояса состоит из двух тазовых костей, каждая образовалась при сращении трех костей — подвздошной, седалищной и лобковой.

Скелет нижней конечности состоит из скелета свободной нижней конечности — бедренной кости, костей голени (большой и малой берцовой), костей стопы (предплюсна — 7 костей, плюсна и фаланги пальцев). В связи с прямохождением стопа человека имеет сводчатую форму, крупные пяточные кости. Нижние конечности массивнее верхних, таз расширенный, чашевидный. S-образный позвоночник имеет изгибы — два лордоза (изгибы, направленные вперед, — шейный и поясничный) и два кифоза (изгибы, направленные назад, — грудной и крестцовый). Грудная клетка расширена в стороны, верхние конечности имеют шаровидные суставные головки в плечевых костях и ключицы. В связи с трудовой деятельностью и развитием речи сформировалась рука с противопоставленным большим пальцем, увеличился мозговой отдел черепа и появился подбородок.

Мышцы у взрослого человека составляют 40% от массы тела, насчитывается около 600 скелетных мышц. В мышце (рис. 87) различают утолщенную среднюю часть — брюшко, прикрепляется мышца с помощью сухожильной головки к неподвижной части скелета, сухожилием хвоста — к подвижной части скелета. Мышцы и группы мышц окружены соединительнотканными оболочками — фасцией. К мышце подходят нервы, кровеносные и лимфатические сосуды. Форма мышц разнообразна: различают длинные, короткие, широкие, двуглавые, трехглавые и другие. Мышцы-антагонисты обеспечивают движение в суставах (сгибатели и разгибатели, приводящие и отводящие, вращатели).

Мышцы, выполняющие движение в одном направлении, — синергисты. Скелетные мышцы образованы поперечно-полосатой мышечной тканью. Скелетное мышечное волокно имеет форму цилиндра диаметром до 0,1 мм. Снаружи покрыты сарколеммой, цитоплазма называется саркоплазмой. В ней очень много митохондрий и сеть внутренних мембран — саркоплазматический ретикулум, содержащий Ca^{2+} . Вдоль мышечного волокна тянутся миофибриллы.

Миофибриллы Z-пластинками поделены на саркомеры, содержат белковые нити двух типов, из актина — тонкие и из миозина — толстые. Актиновые нити прикреплены к Z-пластинкам, между ними — миозиновые нити. Когда происходит сокращение миофибриллы, сами нити не укорачиваются, миозиновые нити вдвигаются между актиновыми.

Это представление получило название теории зубчатого колеса. Саркомер способен сокращаться на 30% от своей длины.

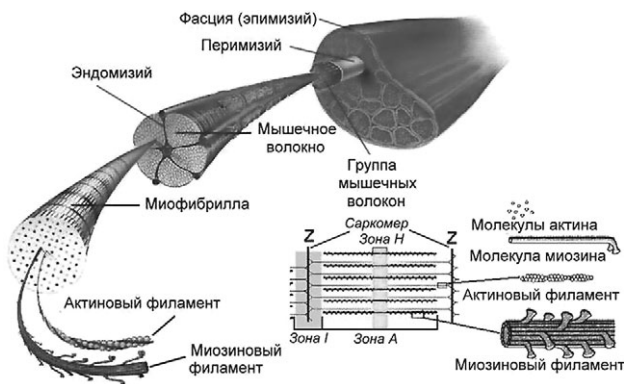


Рис. 87. Строение мышцы

Мышечные волокна изолированы от соседних, при этом они сокращаются по принципу «все или ничего», т.е. волокно сокращается с максимальной для него силой, если возбуждение достигло порогового уровня. Степень сокращения зависит от числа сократившихся волокон. Возбуждение на мышцы-синергисты идет от моторной зоны лобной доли, передается с помощью нисходящих путей соматической НС на соответствующие сегменты спинного мозга, затем по двигательным нейронам на нервно-мышечные соединения, медиатор ацетилхолин. Моторная единица является функциональной единицей скелетной мышцы,

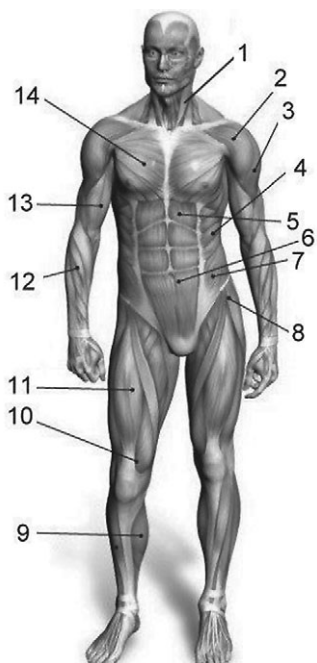


Рис. 88. Мышцы человека:

1 — грудино-ключично-сосцевидная мышца; 2, 3 — передняя и боковая дельтовидные мышцы; 4 — зубчатые мышцы; 5, 6 — верхние и нижние прямые мышцы живота; 7 — наружные косые мышцы; 8 — мышцы-сгибатели тазобедренного сустава; 9 — икроножные мышцы; 10, 11 — четырехглавые мышцы бедра; 12 — двуглавая мышца; 13 — большие грудные мышцы

включает в себя группу мышечных волокон и иннервирующий их мотонейрон. При физических нагрузках происходит увеличение миофибрилл в волокнах — гипертрофия волокон. При этом увеличивается число митохондрий в волокнах и объем цитоплазмы. Число волокон при физических нагрузках не изменяется, увеличивается только их объем. Количество мышечных волокон в ходе индивидуального развития также не изменяется.

Среди мышц головы (рис. 88) различают жевательные и мимические. Мимические мышцы начинаются от костей или фасций и срастаются с кожей, к ним относятся лобные, височные, скуловые, круговые мышцы глаз, рта. Жевательные мышцы прикрепляются к нижней челюсти по четыре с каждой стороны. Начинаются на костях лица и прикрепляются к нижней челюсти. К мышцам туловища относятся трапециевидная, широчайшая мышца спины, большая грудная, наружные и внутренние межреберные, диафрагма. К мышцам верхней конечности — дельтовидная, двуглавая, трехглавая, мышцы предплечья, кисти. К мышцам нижней конечности относятся мышцы бедра (ягодичная, четырехглавая мышца бедра, портняжная), мышцы голени (например икроножная), мышцы стопы.

Различают динамическую работу мышц, когда сокращение чередуется с расслаблением, и статическую работу, например, при удержании груза в одном положении. Статическая приводит к более быстрому утомлению. Утомление — временное снижение работоспособности, наступающее в результате работы. Ведущую роль в утомлении играет не усталость самих мышц, а утомление двига-

тельных нейронов. Установлено, что для более быстрого восстановления работоспособности более благоприятен не полный покой, а интенсивная работа другой группы мышц. Иван Михайлович Сеченов назвал это «активным отдыхом». Он же изучал зависимость утомления от ритма и нагрузки и заложил основы науки — гигиены труда. Для достижения максимального объема мышечной работы необходимо подобрать оптимальный ритм и нагрузку.

3.5. Кровь

Кровь, тканевая жидкость и лимфа составляют различные виды внутренней среды организма (рис. 89). Тканевая жидкость образуется из плазмы крови (20 л/сутки) и обеспечивает обмен веществ клеток. Затем она поступает в кровеносные и лимфатические сосуды. Лимфа образуется из тканевой жидкости, которая попадает в слепо замкнутые капилляры лимфатической системы (2–4 л/день), по лимфатическим сосудам лимфа направляется в вены большого круга кровообращения. Это дополнительная транспортная система, выполняет также и защитную функцию.

Состав крови (около 5 л). Кровь — разновидность соединительной ткани, состоит из плазмы крови — 55% и форменных элементов — около 45%. Плазма состоит из неорганических и органических веществ. Неорганические: вода — до 90%, минеральные вещества — 0,9% (ионы Na^+ , K^+ , Ca_2^+ , Mg_2^+ , Cl^- , H_2PO_4^- , HCO_3^-). Концентрация солей относительно постоянна, если их мало — плазма становится гипотонической, вода уходит в клетки и увеличивает их объем, если среда гипертоническая — клетки теряют воду, в обоих случаях нарушается их жизнедеятельность. Органические вещества: белки (альбумины, глобулины, фибриноген и др.) — 7%, жиры — 0,8%, глюкоза — 0,1%. Мочевины около 0,03%, рН — 7,4. Альбумины и глобулины — крупные белковые молекулы, не способные проходить сквозь стенки капилляров. Они участвуют в создании осмотического давления крови, препятствуют избыточному поступлению воды в межклеточное пространство. В плазме находятся гормоны, витамины, растворимые газы, различные ферменты. Форменные элементы: эритроциты (5 млн./мм³), лейкоциты (4–9 тыс./мм³), тромбоциты (300 тыс./мм³) (рис. 90).

Функции крови: дыхательная (транспорт газов); трофическая (транспорт питательных веществ); выделительная (транспорт продуктов обмена к почкам); терморегуляторная (участие в теплоотдаче); защитная (борьба с микроорганизмами, свертывание крови); участие в гуморальной регуляции (транспорт гормонов); гомеостатическая функция (поддержание постоянства внутренней среды организма).

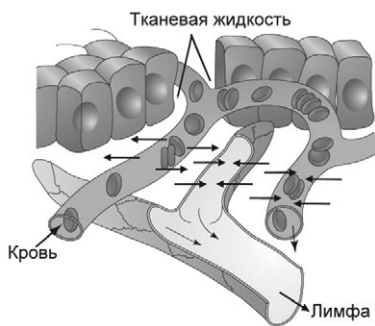


Рис. 89. Виды внутренней среды

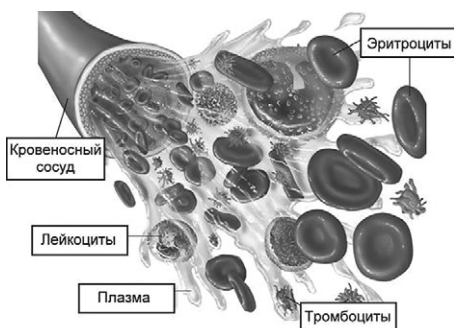


Рис. 90. Кровь

Кровь недаром называют «зеркалом здоровья», состав плазмы и количество форменных элементов крови поддерживается на определенном уровне. Изменение содержания в крови сахара, мочевины, количества эритроцитов, лейкоцитов или тромбоцитов, изменение вязкости крови — все это свидетельствует о тех или иных заболеваниях организма.

Эритроциты. Образуются в красном костном мозге (5–10 млн./сек), продолжительность жизни — 3–4 месяца, разрушение (гемолиз) происходит в печени и селезенке. Зрелые эритроциты — безъядерные клетки двояковогнутой формы. Клеточная оболочка может содержать агглютиногены А, или В, Rh⁺ — белок, другие белки. Под оболочкой находится цитоплазма с большим количеством гемоглобина (ядро и другие органоиды клетки у зрелых эритроцитов человека полностью отсутствуют). Диаметр эритроцитов около 7–8 мкм, толщина — 2–2,5 мкм. Основные функции эритроцитов связаны с транспортом кислорода в ткани и двуокиси углерода к легким. Гемоглобин — белок, имеющий четвертичную структуру и состоящий из 4 гемов, содержащих Fe²⁺ и молекулы глобина из четырех полипептидных цепей (2 α-цепи и 2 β-цепи). Гемоглобин легко соединяется с кислородом: $Hb + 4O_2 = Hb(O_2)_4$, это соединение называется оксигемоглобином, соединение Hb с углекислым газом — карбгемоглобином, с угарным газом — карбоксигемоглобином, причем сродство к угарному газу у гемоглобина в 300 раз выше, чем к O₂. Транспорту газов способствуют небольшие размеры эритроцитов (чем больше требуется кислорода данному виду млекопитающих для жизнедеятельности, тем меньше размеры эритроцитов); двояковогнутая форма облегчает диффузию газов внутрь клетки и дает возможность деформации клетки при прохождении через капилляры. Количество эритроцитов возрастает, если человек живет высоко в горах. Для образования эритроцитов (эритропоэза) необходим витамин B₁₂; при недостатке кислорода в крови почки вырабатывают эритропоэтин, ускоряющий эритропоэз. Снижение способности крови переносить кислород называется анемией. Причинами анемии может быть уменьшение числа эритроцитов, количества гемоглобина, недостаток витамина B₁₂ и железа в пищевых продуктах, кровопотеря.

Переливание крови, Rh-фактор. При переливании крови от донора к реципиенту возможна агглютинация (склеивание) и гемолиз (разрушение) эритроцитов. Чтобы этого не происходило, нужно учитывать группы крови, открытые К. Ландштейнером и Я. Янским в 1900 году. В плазме крови человека могут находиться особые белки, названные агглютинидами, которые взаимодействуют с агглютиногенами в мембране эритроцитов, вызывая их агглютинацию. Известно, что агглютинин α, содержащийся в плазме, склеивает эритро-

циты, содержащиеся в своей мембране агглютиноген А; агглютинин β — склеивает эритроциты, содержащиеся в своей мембране агглютиноген В.

Первая группа крови (рис. 91) не содержит в эритроцитах агглютиногены и называется группа ноль (0), в плазме крови этой группы находятся агглютинины $\alpha\beta$; у людей со второй группой в мембране эритроцитов агглютиноген А, в плазме — агглютинин β ; у людей с третьей группой в эритроцитах агглютиноген В, в плазме — агглютинин α ; у четвертой группы агглютиногены АВ, агглютининов в плазме крови нет. Если кровь донора содержит агглютиногены, которые склеиваются плазмой реципиента, происходит полная агглютинация эритроцитов донора (+). Возможна частичная агглютинация (— +), если агглютинидами крови донора склеивается часть эритроцитов реципиента.

Эритроциты I группы не склеиваются плазмой реципиента, поэтому первую группу называют универсальным донором, но при переливании первой группы ко второй, третьей и четвертой происходит частичная агглютинация эритроцитов реципиента, поэтому переливают кровь только одноименной группы. Четвертая группа крови не содержит в плазме агглютинины и не склеивает эритроциты крови донора любой группы, называется универсальным реципиентом, но возможна частичная агглютинация собственных эритроцитов агглютинидами плазмы донора. Кроме системы АВО есть и другие системы антигенов, поэтому лучше всего приливать заранее подготовленную собственную кровь. В 1940 году К. Ландштейнер обнаружил, что 85% людей в мембранах эритроцитов содержат белок резус-фактор (Rh^+). При повторном переливании резус-положительной (Rh^+) крови, совместимой по системе АВО, резус-отрицательному (rh^-) реципиенту наблюдается гемотрансфузионный шок, связанный с агглютинацией эритроцитов донора резус-антителами реципиента. Если женщина rh^- , а плод Rh^+ , то возникает резус-конфликт, связанный с разрушением эритроцитов плода, который особенно опасен при второй беременности. Группы крови и резус-фактор наследуются и сохраняются у человека всю жизнь.

Свертывание крови. Важнейшая защитная функция крови. На этот процесс влияют факторы, имеющиеся в плазме крови, а также факторы, выделяемые тромбоцитами. Наиболее важны 5: фибриноген, протромбин, тканевый и кровяной тромбопластин, ионы Ca^{2+} . Тромбоциты, плоские безъядерные клетки, образуются в красном костном мозге и живут 5—11 дней. Разрушаются в печени и селезенке. Как и лейкоциты, способны к передвижению и образованию псевдоподий. Важнейшая функция — участие в гемостазе (свертывании крови). На первой стадии гемостаза при поврежде-
















		Донор			
		 $\alpha\beta$	 β	 α	 —
Реципиент	 $\alpha\beta$	—			
	 β	—+	—		
	 α	—+		—	
	 —	—+	—+	—+	—

Рис. 91. Переливание крови

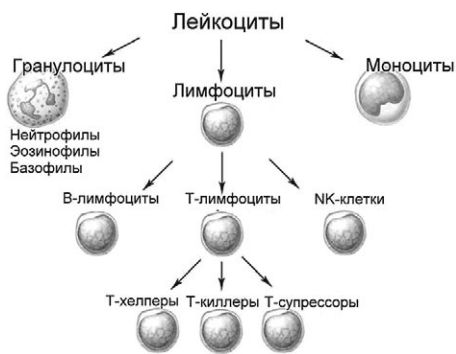


Рис. 92. Лейкоциты

стусок, кровотечение останавливается. Плазма крови без фибрина называется сывороткой. Гемофилия — несвертываемость крови, заболевание, связанное с рецессивной мутацией в половой X-хромосоме. Так как у мужчин в клетках по одной X-хромосоме, то гемофилией чаще всего болеют мужчины. Существует и противосвертывающая система, благодаря которой растворяются тромбы, кровь в сосудах не свертывается. В клетках печени, легких и некоторых лейкоцитах (базофилах) образуется гепарин, препятствующий свертыванию крови.

Лейкоциты, иммунитет. Лейкоциты — белые кровяные клетки, имеющие ядро. Увеличение числа лейкоцитов — лейкоцитоз, уменьшение — лейкопения. Способны к передвижению и делению (пролиферации). Образуются в красном костном мозге, лимфатических узлах, селезенке. Разрушаются в селезенке. Живут до 20 суток, клетки иммунологической памяти — десятки лет. В зависимости от зернистости цитоплазмы делятся на гранулоциты и агранулоциты (рис. 92). К гранулоцитам относятся нейтрофилы (50–75%), эозинофилы (1,5%) и базофилы (0,5%). Нейтрофилы — наиболее многочисленная разновидность белых кровяных телец, они составляют 50–75% всех лейкоцитов.

Имеют обильную мелкую пылевидную зернистость розовато-фиолетовой окраски. Основная их функция — защита от инфекций путем хемотаксиса (направленного движения к стимулирующим агентам) и фагоцитоза (поглощения и переваривания) чужеродных микроорганизмов. Эозинофилы — это лейкоциты, участвующие в реакции организма на паразитарные, аллергические, аутоиммунные, инфекционные и онкологические заболевания. Базофилы — наиболее малочисленная популяция лейкоцитов. Гранулы окрашиваются основными красителями. Базофилы участвуют в аллергических и клеточных воспалительных реакциях замедленного типа в коже и других тканях, вызывая отечность, повышенную проницаемость капилляров. Содержат такие биологически активные вещества, как гепарин и гистамин.

К агранулоцитам относятся моноциты и лимфоциты. Моноциты — самые крупные клетки среди лейкоцитов, составляют 2–10% всех лейкоцитов, способны к амёбовидному движению, проявляют выраженную фагоцитарную и

ни сосудов выделяется тканевый тромбопластин, к поврежденным клеткам прилипают и разрушаются тромбоциты, происходит выделение тромбоцитарного тромбопластина. На второй стадии гемостаза под их влиянием, при участии Ca^{2+} и других факторов свертывания, протромбин кровяной плазмы превращается в тромбин. На третьей стадии тромбин вызывает полимеризацию растворенного в плазме фибриногена в нерастворимые волокна фибрина, в которых задерживаются клетки крови, образуется

бактерицидную активность. Макрофаги — моноциты, способны поглотить до 100 микробов, в то время как нейтрофилы — лишь 20–30. В очаге воспаления макрофаги фагоцитируют микробы, погибшие лейкоциты, поврежденные клетки воспаленной ткани, очищая очаг воспаления и подготавливая его для регенерации. За эту функцию моноциты называют «дворниками организма». Секретируют более 100 биологически активных веществ. Стимулируют фактор, вызывающий некроз опухоли, обладающий цитотоксическим и цитостатическим эффектами на опухолевые клетки. Секретируемые вещества воздействуют на терморегуляторные центры гипоталамуса, повышая температуру тела. После выхода из костного мозга циркулируют в крови от 36 до 104 часов, а затем мигрируют в ткани. В тканях моноциты дифференцируются в макрофаги. В тканях содержится в 25 раз больше моноцитов, чем в крови.

Лимфоцитов от 20 до 45% от общего количества лейкоцитов. Образуются стволовыми клетками красного костного мозга, среди них различают Т-лимфоциты и В-лимфоциты. Т-лимфоциты заселяют тимус, созревают, превращаясь в Т-киллеры, Т-хелперы и Т-супрессоры, и отвечают совместно с фагоцитами за клеточный иммунитет. Другая часть лимфоцитов задерживается в периферических органах иммунной системы — в лимфатических узлах, миндалинах, в аппендиксе, где они превращаются в В-лимфоциты обеспечивающие гуморальный иммунитет — образование антител.

Антитела (иммуноглобулины) вырабатываются против конкретных антигенов и помогают справиться с инфекцией. Часть В-лимфоцитов превращается в клетки иммунологической памяти, сохраняющиеся в организме человека десятки лет. При повторном попадании в организм микроорганизмов с этими же антигенами, активируются клетки иммунологической памяти и иммунный ответ развивается очень быстро, человек становится невосприимчивым ко многим заболеваниям.

Иммунный ответ. Возбудители инфекции, попавшие в организм человека, фагоцитируются, и их антигены выставляются на поверхность фагоцита. Т-хелпер с соответствующими рецепторами активируется и выделяет химические вещества, вызывающие размножение В- и Т-лимфоцитов, способных поражать данный возбудитель (рис. 93).

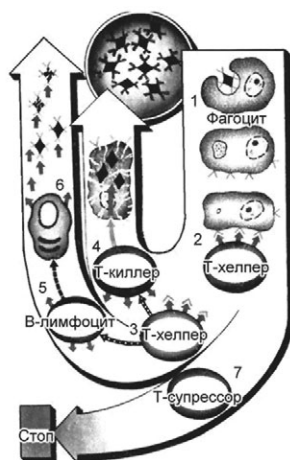


Рис. 93. Схема иммунного ответа

1 — захват возбудителя инфекцией фагоцитом и выставление антигенных детерминант на поверхность; 2 — передача антигенных детерминант Т-хелперу; 3 — выделение веществ, вызывающих пролиферацию В- и Т-лимфоцитов; 4 — уничтожение клетки, на поверхности которой антигены возбудителя Т-киллером; 5 — превращение В-лимфоцита в плазматическую клетку; 6 — образование антител плазматической клеткой; 7 — прекращение иммунной реакции Т-супрессором

Под действием этих веществ В-лимфоциты превращаются в плазматические клетки и выделяют антитела в секунду. Антитела связываются с антигенами, затем происходит уничтожение чужеродных тел. Т-киллеры уничтожают и возбудителей, и собственные клетки, на поверхности которых находятся антигены проникших в клетку возбудителей. Т-супрессоры прекращают иммунный ответ после того, как организм справился с инфекцией. Иммунитет — способ защиты организма от генетически чуждых и инфекционных агентов. Клеточный иммунитет обеспечивается клетками — фагоцитами и Т-киллерами. Впервые открыт И. И. Мечниковым, который доказал возможность фагоцитоза лейкоцитами инородных частиц или разрушающихся клеток самого организма. За разработку теории клеточного иммунитета И. И. Мечников награжден Нобелевской премией. Различают естественный иммунитет и иммунитет искусственный. Естественный иммунитет может быть врожденным и приобретенным. Естественный врожденный иммунитет организм получает по наследству, приобретенный может быть пассивным (получение антител с молоком матери или через плаценту) и активным — полученным после болезни, когда образуются собственные антитела и клетки иммунологической памяти на данные антигены. Искусственный иммунитет также может быть активным и пассивным. Активный иммунитет развивается после введения в организм вакцины — ослабленных или убитых форм микробов или их токсинов. При этом в организме осуществляется иммунный ответ на введенные антигены. Пассивный иммунитет осуществляется за счет введения в организм сывороток с готовыми антителами. Основоположником метода вакцинации является английский врач Э. Дженнер, впервые предложивший использовать для предупреждения заболевания натуральной оспой прививку возбудителей коровьей оспы. Л. Пастер создал вакцины против куриной холеры, сибирской язвы, бешенства.

3.6. Кровообращение

Органы кровообращения. К органам кровообращения относятся кровеносные сосуды (артерии, вены, капилляры) и сердце. Артерии — сосуды, по которым кровь течет от сердца, вены — сосуды, по которым кровь возвращается в сердце. Стенки артерий и вен состоят из трех слоев: внутреннего — из плоского эндотелия, среднего — из гладкой мышечной ткани и эластических волокон и наружного — из соединительной ткани (рис. 94). Крупным артериям, расположенным рядом с сердцем, приходится выдерживать большое давление, поэтому они имеют толстые стенки, их средний слой состоит в основном из эластических волокон.

Артерии несут кровь к органам, разветвляются на артериолы, затем кровь попадает в капилляры и по венулам попадает в вены. Капилляры состоят из одного слоя эндотелиальных клеток, расположенных на базальной мембране. Через стенки капилляров из крови в ткани диффундируют кислород и питательные вещества, а поступают углекислый газ и продукты обмена. Вены в отличие от артерий имеют полулунные клапаны, благодаря которым кровь движется только в сторону сердца. Давление в венах небольшое, их стенки более тонкие и мягкие.

Сердце. Сердце расположено в грудной клетке между легкими, две трети расположено влево от срединной линии тела, а одна треть — вправо. Масса сердца около 300 г, основание вверху, верхушка — внизу. Снаружи покрыто околосердечной сумкой, перикардом. Сумка образована двумя листками, между которыми небольшая полость. Один из листков (висцеральный) покрывает миокард сердца, образуя эпикард.

Эндокард выстилает полость сердца и образует клапаны. Состоит сердце из четырех камер, двух верхних — тонкостенных предсердий и двух нижних — толстостенных желудочков, причем стенка левого желудочка в 2,5 раза толще, чем стенка правого желудочка (рис. 95). Это связано с тем, что левый желудочек выбрасывает кровь в большой круг кровообращения, правый — в малый круг. В левой половине сердца кровь артериальная, в правой — венозная. В левом предсердно-желудочковом отверстии двустворчатый клапан, в правом — трехстворчатый. При сокращении желудочков клапаны давлением крови захлопываются и не дают крови выйти обратно в предсердия. Сухожильные нити, прикрепленные к клапанам и сосочковым мышцам желудочков, не дают клапанам вывернуться. На границе желудочков с легочной артерией и аортой находятся кармашковидные полулунные клапаны. При сокращении желудочков эти клапаны прижимаются к стенкам артерий, и кровь выбрасывается в аорту и легочную артерию. При расслаблении желудочков — кармашки наполняются кровью и препятствуют попаданию крови обратно в желудочки. Около 10% крови, выбрасываемой левым желудочком, попадает

в коронарные сосуды, питающие сердечную мышцу. При закупорке какого-то коронарного сосуда может наступить отмирание участка миокарда (инфаркт). Нарушение проходимости артерии может наступить в результате закупорки сосуда тромбом или из-за ее сильного сужения — спазма.

Работа сердца. Регуляция работы. Различают три фазы сердечной деятельности: сокращение (систола) предсердий, систола желудочков и общее расслабление (диастола). При частоте сокращений сердца 75 раз в минуту на один цикл приходится 0,8 секунды. Систола предсердий продолжается 0,1 сек, систола желудочков — 0,3 сек, общая диастола — 0,4 сек. За одно сокращение сердца в легочный ствол и аорту выбрасывается около 70 мл крови, за минуту объем выброшенной крови составит более 5 литров. При физической нагрузке возрастает частота и сила сердечных сокращений и сердечный выброс достигает 20–40 л/мин.

Даже изолированное сердце при пропускании через него физиологического раствора способно ритмически сокращаться без внешних раздражений, под влиянием импульсов, возникающих в самом сердце, это явление получило название

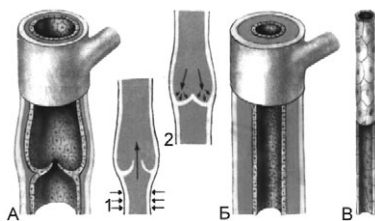


Рис. 94. Строение кровеносных сосудов:

А — вены; Б — артерии; В — капилляры. 1 — открытые клапаны вен; 2 — закрытые клапаны

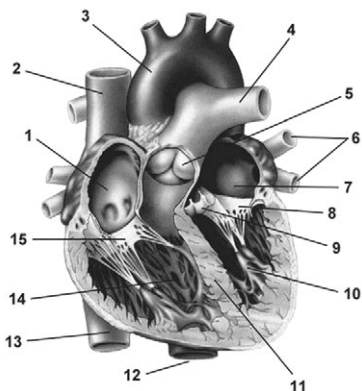


Рис. 95. Строение сердца:

1 — правое предсердие; 2 — верхняя полая вена; 3 — левая дуга аорты; 4 — легочные артерии; 5 — полулунные клапаны у корня легочной артерии; 6 — легочные вены; 7 — левое предсердие; 8 — двустворчатый клапан; 9 — полулунные клапаны у корня аорты; 10 — сосочковые мышцы левого желудочка; 11 — межжелудочковая перегородка; 12 — брюшная аорта; 13 — нижняя полая вена; 14 — правый желудочек; 15 — трехстворчатый клапан

системы. Ее работа видна при переполнении предсердий изолированного сердца, в этом случае усиливается частота и сила сердечных сокращений.

Во-вторых, к сердцу подходят симпатические и парасимпатические нервы. Информация от рецепторов на растяжение в полых венах и дуге аорты передается в продолговатый мозг, в центр регуляции сердечной деятельности. Ослабление работы сердца вызывается парасимпатическими нервами в составе блуждающего нерва, усиление работы сердца вызывается симпатическими нервами, центры которых расположены в спинном мозге. Гуморальная регуляция работы сердца осуществляется рядом веществ, поступающих в кровь. Усиление работы сердца вызывают адреналин, выделяемый надпочечниками, тироксин, выделяемый щитовидной железой, избыток ионов Ca^{2+} . Ослабление работы сердца вызывает ацетилхолин, избыток ионов K^+ .

Круги кровообращения. Большой круг кровообращения начинается в левом желудочке, артериальная кровь выбрасывается в левую дугу аорты, от которой отходят подключичные и сонные артерии, несущие кровь к верхним конечностям и голове. От них венозная кровь через верхнюю полую вену возвращается в правое предсердие. Дуга аорты переходит в брюшную аорту, от нее кровь по артериям падает к внутренним органам, отдает кислород и питательные вещества, венозная кровь по нижней полой вене возвращается в правое предсердие.

автоматия сердца. Импульсы возникают в синусно-предсердном и предсердно-желудочковом узлах (водителях ритма), расположенных в правом предсердии, затем по проводящей системе (ножкам Гиса и волокнам Пуркинье) проводятся к предсердиям и желудочкам, вызывая их сокращение (рис. 96). И ритмоводители, и проводящая система сердца образованы мышечными клетками особого строения. Ритм работы изолированного сердца задается синусно-предсердным узлом, его называют ритмоводителем 1-го порядка. Если прервать передачу импульсов от синусно-предсердного узла к предсердно-желудочковому, то сердце остановится, затем возобновит работу уже в более медленном ритме, задаваемом предсердно-желудочковым узлом, ритмоводителем 2-го порядка.

Деятельность сердца, как и других внутренних органов, регулируется автономной (вегетативной) частью нервной системы. Во-первых, в сердце имеется собственная нервная система сердца с рефлекторными дугами в самом сердце — метасимпатическая часть нервной

Кровь от пищеварительной системы по воротной вене попадает в печень, печеночная вена впадает в нижнюю полую вену (рис. 97).

Минимальное время полного кругооборота составляет 20–25 сек. При этом на прохождение малого круга кровообращения приходится около 4 сек, а остальное — на прохождение большого. Малый круг кровообращения начинается в правом желудочке, венозная кровь по легочным артериям попадает в капилляры, оплетающие альвеолы легких, происходит газообмен, и артериальная кровь возвращается по четырем легочным венам в левое предсердие.

Кровяное давление. Движение крови. Максимальное кровяное давление создается работой сердца в аорте: $P_{\text{мах.}}$ — около 150 мм. рт. ст. Постепенно давление падает, в плечевой артерии оно составляет около 120 мм рт. ст., в капиллярах падает от 40 до 20 мм рт. ст. и в полых венах давление ниже атмосферного, $P_{\text{min.}}$ — до 5 мм рт. ст. В каждом сосуде давление во время систолы (систолическое) более высокое, чем во время диастолы (диастолическое). Систолическое и диастолическое в плечевой артерии в норме — 120/80. Гипертония — стойкое повышенное давление, гипотония — пониженное. Левое предсердие в ответ на повышение кровяного давления выделяет предсердный натрийуретический гормон, секретлируемый кардиомиоцитами. Натрий перестает реабсорбироваться в почках и активно выводится из организма вместе с избытком воды, давление понижается. Разность давления в различных участках кровеносной системы обеспечивает движение крови в сторону меньшего давления. Кроме того, передвижению крови по артериям способствует пульсация стенок артерий. Артериальный пульс — ритмическое волнообразное сокращение стенок артерий, вызываемое выбросом порции крови в аорту. Волна сокращений движется по артериям со скоростью 10 м/с, не зависит от скорости кровотока и значительно превышает его.

Максимальная скорость движения крови — в аорте, составляет всего 0,5 м/с, пульсовые волны способствуют передвижению крови по артериям («периферические сердца»). В капиллярах просвет сосудов в 1000 раз больше и скорость крови соответственно в 1000 раз меньше и составляет 0,5 мм/с, вся кровь из капилляров большого круга кровообращения собирается в две полые вены, и скорость снова увеличивается до 0,2 м в секунду. Движению крови по венам способствует разность кровяного давления, сокращение скелетной мускулатуры, клапаны вен. Кроме того, при переполнении вен происходит их пульсация, но ее частота не совпадает с частотой биения сердца (не путать с артериальным пульсом).

Регуляция просвета сосудов. В состоянии покоя около 40% крови находится в кровяных депо — селезенке, печени, коже. Кровь в них или полностью

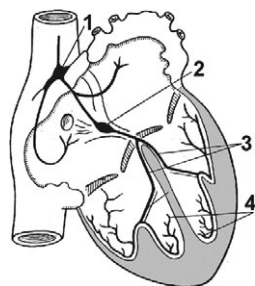


Рис. 96. Проводящая система сердца:

1 — синусно-предсердный узел, ритмоводитель 1-го порядка; 2 — предсердно-желудочковый узел, ритмоводитель 2-го порядка; 3 — ножки Гиса; 4 — волокна Пуркинье

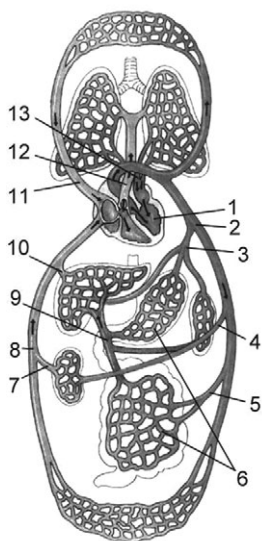


Рис. 97. Круги кровообращения:

1 — сердце; 2 — аорта; 3 — чревной ствол; 4 — почечная артерия; 5 — брыжечная артерия; 6 — капиллярные сети; 7 — почечная вена; 8 — нижняя полая вена; 9 — воротная вена печени; 10 — печеночная вена; 11 — верхняя полая вена; 12 — легочный ствол; 13 — легочные вены

имеются лимфатические узлы (около 460), скопления их на шее под нижней челюстью, в подмышечных впадинах, в паху, локтевых и коленных изгибах, других местах. В узлах лимфа протекает по узким щелям (синусам), в которых задерживаются и уничтожаются лимфоцитами чужеродные тела. Лимфа от ног и кишечника собирается в левую-, от правой стороны тела — в правую подключичную вены. Лимфа не содержит эритроцитов, тромбоцитов, но в ней много лимфоцитов. Свертывается медленно, движется за счет сокращения стенок крупных лимфатических сосудов, наличия клапанов, сокращения скелетных мышц, присасывающего действия грудного лимфатического протока при вдохе. Количество лимфы в организме человека равно 1–2 литрам. Функции: участвует в транспорте питательных веществ, особенно жиров, до 80% жиров, всасываемых в кишечнике, попадает в лимфатическую систему; возвращает белок в кровь из межклеточной жидкости; выполняет защитные свойства — содержит много лимфоцитов и антител.

выключается из циркуляции, или кровоток происходит очень медленно. Кроме того, в неработающем органе часть капилляров закрыта, кровь в них не поступает. В работающем органе они открываются, в них поступает кровь, давление в кровеносной системе падает, кроме того, увеличивается количество углекислого газа в крови. В крупных артериях и в устье полых вен находятся рецепторы, регистрирующие изменение давления, и хеморецепторы, улавливающие изменение химического состава крови, информация передается в продолговатый мозг, в центр сердечно-сосудистой деятельности. Сосудодвигательные центры усиливают симпатическое влияние на сосуды кожи, кишечника и кровяных депо, усиливается работа сердца. Есть сосудосуживающие и сосудорасширяющие нервы. Симпатические нервы оказывают сосудосуживающее действие на все сосуды, кроме скелетных мышц и мозга. Их перерезка у уха кролика приводит к расширению сосудов, покраснению уха. Гуморальная регуляция: гистамин, недостаток O_2 , избыток CO_2 — расширяют сосуды, повреждения и адреналин — сужают.

Лимфатическая система. В лимфатической системе выделяют три звена: лимфатические капилляры, сосуды и протоки. В слепо замкнутые лимфатические капилляры поступает тканевая жидкость, образуя лимфу, через их стенку свободно проникают из тканевой жидкости белковые молекулы. Капилляры сливаются и образуют лимфатические сосуды, снабженные клапанами. По их ходу

3.7. Дыхательная система

Строение органов дыхания. Источником энергии в организме человека являются органические вещества. В клетках происходит их бескислородное окисление (гликолиз) и кислородное окисление (дыхание), которое сопровождается потреблением кислорода, выделением углекислого газа и энергии. Различают внешнее (легочное) дыхание, при котором происходит газообмен между атмосферным воздухом и воздухом альвеол, и тканевое, или внутреннее, дыхание, связанное с потреблением кислорода митохондриями выделением углекислого газа.

К дыхательной системе относят дыхательные пути и легкие. Дыхательные пути представлены носовыми полостями, носоглоткой, гортанью, трахеей и бронхами. Хрящевая перегородка разделяет носовые полости, в каждой три носовых хода (рис. 98). Здесь воздух согревается кровью, протекающей по многочисленным капиллярам, увлажняется и частично очищается от пыли и микроорганизмов, анализируется с помощью обонятельного анализатора, ресничный эпителий способствует продвижению слизи к носоглотке. Затем через хоаны воздух попадает в носоглотку, в ротовую часть глотки и гортань. Гортань проводит воздух и функционирует как голосовой аппарат. Имеет парные и три непарных (щитовидный, надгортанник и перстневидный) хряща.

В средней части гортани располагаются две пары складок, образующих голосовые связки, натянутые между щитовидным и черпаловидными хрящами. При дыхании голосовая щель открыта, при глотании надгортанник закрывает вход в гортань. Внизу гортань переходит в трахею. Трахея — мышечная трубка с хрящевыми полукольцами, длиной 10–15 см. Снизу делится на два бронха, последние в легких образуют бронхиальные деревья, состоящие из бронхиол.

Легкие располагаются в грудной полости, правое состоит из трех, левое легкое — из двух долей. Морфологической и функциональной единицей легкого является ацинус — система разветвления одной концевой бронхиолы (рис. 99). По бронхиолам воздух проникает в альвеолярные ходы и в альвеолы.

Внутренняя поверхность альвеол покрыта сурфактантом, бактерицидной пленкой, которая к тому же препятствует слипанию альвеол. Число альвеол достигает 700 млн., общая их поверхность до 120 м². Каждое легкое погружено в серозный мешок. Он образован внутренним, висцеральным, листком, покрывающим легкое, и наружным — париетальным, срастающимся со

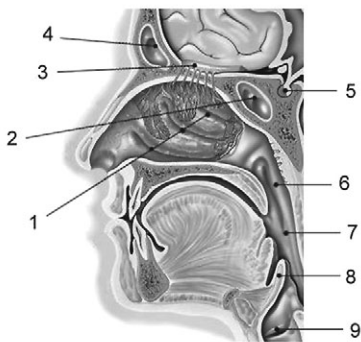


Рис. 98. Дыхательные пути:

1 — верхний, средний и нижний носовые ходы; 2 — гайморова пазуха; 3 — обонятельная луковица; 4 — лобная гайморова пазуха; 5 — гипофиз; 6 — хоаны; 7 — носоглотка; 8 — надгортанник; 9 — голосовые связки

стенкой грудной полости. Между ними плевральная полость с давлением ниже атмосферного и серозной жидкостью. Если принять атмосферное давление за нулевое, то при вдохе давление в плевральной полости равно — 9 мм рт. ст., при выдохе — 4 мм рт. ст. Если при ранении давление в плевральной полости становится равным атмосферному, легкое перестает растягиваться при вдохе, это явление называется пневмотораксом.

Жизненная емкость легких (ЖЕЛ). Вдох вызывается сокращением дыхательных мышц — наружных межреберных и диафрагмы, при этом грудная клетка поднимается, диафрагма уплощается. При выдохе наружные межреберные мышцы расслабляются, и грудная клетка опускается. Органы брюшной полости давят на диафрагму, она приподнимается, объем грудной полости уменьшается. При глубоком выдохе сокращаются внутренние межреберные мышцы и мышцы живота. Жизненная емкость легких — максимальное количество воздуха, которое может выдохнуть человек после самого глубокого вдоха. Слагается из дыхательного, дополнительного, резервного объемов воздуха. Дыхательный объем — количество воздуха, которое вдыхается и выдыхается при спокойном дыхании. Объем воздуха, который человек может вдохнуть после спокойного вдоха, называется дополнительным. Объем воздуха, который человек может выдохнуть после спокойного выдоха, называется резервным (рис. 100). В дыхательных путях всегда остается остаточный объем — объем воздуха, который человек не может выдохнуть (около 1000 см³). Дыхательное мертвое пространство — объем дыхательных путей, в котором не происходит газообмена. Измеряется жизненная емкость легких с помощью спирометра.

Газообмен в легких и тканях. Во время вдоха поступающий в легкие воздух смешивается с воздухом, уже находившимся в дыхательных путях после выдоха, т.к. даже альвеолы полностью не спадаются при выдохе.

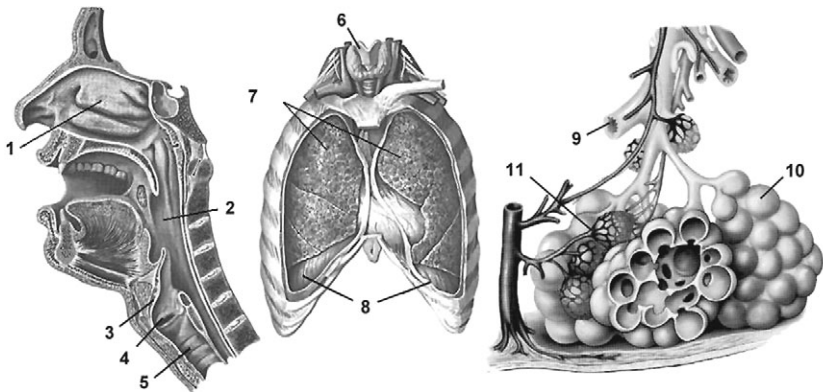


Рис. 99. Дыхательная система:

1 — носовая полость; 2 — носоглотка; 3 — гортань (надгортанник); 4 — голосовые связки; 5 — трахея; 6 — щитовидный хрящ; 7 — легкие; 8 — плевральные синусы; 9 — бронхиолы; 10 — альвеолы; 11 — капилляры, оплетающие альвеолы

Газообмен в легких и тканях подчиняется законам движения газов в соответствии с их парциальным давлением. Парциальное давление — давление газа, которое приходится на его долю от общего давления смеси газов. В альвеолах парциальное давление кислорода 100 мм рт. ст., в венозной крови — 40 мм рт. ст., кислород переходит из альвеолярного воздуха в кровь. В крови он находится в растворенном состоянии (менее 1%) и в соединении с Hb (99%) в форме оксигемоглобина $Hb(O_2)_4$. Парциальное давление углекислого газа выше в венозной крови (46 мм рт. ст.), чем в альвеолярном воздухе (40 мм рт. ст.), и он диффундирует в альвеолы.

Около 10% углекислого газа транспортируется в форме карбгемоглобина $HbCO_2$; 5% транспортируется плазмой крови в растворенном состоянии; большая часть растворяется в воде и образует H_2CO_3 , которая реагирует с солями K^+ и Na^+ , превращаясь в гидрокарбонаты. В составе $KHCO_3$ эритроцитов (меньшая часть) и $NaHCO_3$ плазмы (большая часть) углекислый газ транспортируется к легким.

Регуляция дыхания. Глубина и частота дыхания зависит от потребностей организма в кислороде, от содержания в крови углекислого газа. Приспособление дыхательной системы к запросам организма осуществляется с помощью нервной и гуморальной регуляции. Нервная регуляция осуществляется дыхательным центром продолговатого мозга (рис. 101), в котором различают отдел вдоха и отдел выдоха.

Отделу вдоха свойственна автоматия, раз в 4 сек. здесь возникает возбуждение, которое проводится к дыхательным мышцам, происходит вдох. При растяжении альвеол происходит возбуждение рецепторов в их стенках, возбуждение проводится по блуждающему нерву к центру выдоха и тормозится центр вдоха. Происходит выдох, стенки альвеол спадаются, происходит возбуждение рецепторов на сжатие, от которых импульсы проводятся в центр вдоха и начинается вдох. Таким образом, вдох рефлекторно вызывает выдох, а вы-

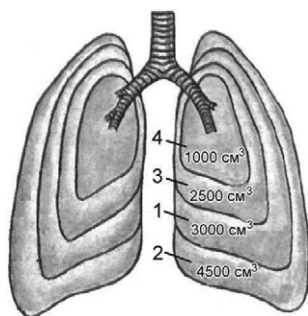


Рис. 100. Определение жизненной емкости легких:

1 — объем легких после спокойного вдоха; 2 — объем легких после глубокого вдоха; 3 — объем легких после спокойного выдоха; 4 — объем легких после глубокого выдоха

Содержание газов во вдыхаемом и выдыхаемом воздухе (в %)

Воздух	Кислород, %	Углекислый газ, %	Азот, инертные газы, %
Вдыхаемый	20,9	0,03	79,1
Выдыхаемый	16	4,5	79,5

Дыхательный центр
подчиняется вышележащим
отделам головного мозга

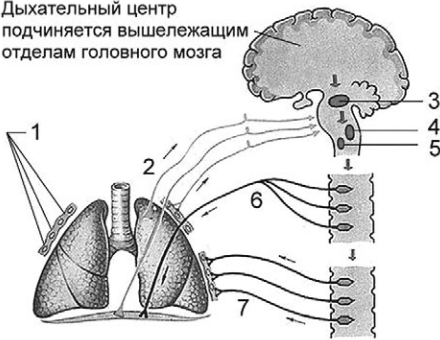


Рис. 101. Нервная регуляция дыхания:

1 — межреберные мышцы; 2 — проведение нервных импульсов от рецепторов альвеол, диафрагмы и межреберных мышц; 3 — центр, получающий и обрабатывающий информацию; 4 — центр выдоха; 5 — центр вдоха; 6 — диафрагмальный нерв с аксонами двигательных нейронов спинного мозга; 7 — межреберные нервы с аксонами двигательных нейронов спинного мозга

При увеличении концентрации дыхания становится более глубоким и частым. При понижении концентрации кислорода в крови частота и глубина дыхательных движений также увеличивается. Периферические хеморецепторы расположены в стенках аорты (аортальные тельца) и в сонных артериях (каротидные синусы). Повышение напряжения CO_2 , снижение напряжения O_2 и избыток H^+ воспринимаются хеморецепторами, информация передается в дыхательный центр, в результате усиливается вентиляция легких.

дох — вдох. На дыхательные движения оказывает влияние и кора больших полушарий, человек может сознательно изменять частоту и глубину дыхательных движений. К защитным дыхательным рефлексам относятся чихание и кашель. При раздражении рецепторов носовой полости или гортани возбуждение по чувствительным нейронам проводится в дыхательный центр продолговатого мозга, анализируется и по двигательным нейронам проводится к дыхательным мышцам, происходит чихание или кашель, и раздражающие вещества удаляются из организма. Гуморальная регуляция осуществляется с помощью углекислого газа и кислорода, растворенных в крови. Дыхательный центр чрезвычайно чувствителен к концентрации углекислого газа, при уве-

3.8. Пищеварительная система

Функции органов пищеварения. Для возмещения энергетических затрат, для роста и развития организму человека необходимы различные химические вещества. Эти вещества человек получает с пищей и водой. В пище содержатся высокомолекулярные соединения — белки, жиры, углеводы; вещества, богатые энергией и с различной дальнейшей судьбой. Белки для организма являются основным строительным материалом, они состоят из 20 видов аминокислот, из которых наш организм синтезирует собственные белки. Десять аминокислот являются незаменимыми, и их организм должен получать с пищей. Основная часть углеводов и жиров окисляется, обеспечивая организм энергией. Вместе с пищей в организм должны поступать в достаточном количестве вода, минеральные соли, витамины. Пищевой рацион должен быть полноценным, пищевые продукты, входящие в рацион человека, должны быть растительного и животного происхож-

дения. Механическая и химическая переработка, расщепление и всасывание продуктов расщепления происходит в пищеварительной системе и называется пищеварением. Для человека характерны полостное и мембранное пищеварение. Полостное пищеварение происходит в полости пищеварительной системы, мембранное осуществляется ферментами, связанными с мембраной клеток. Пищеварительная система выполняет четыре основные функции: секреторную, моторную, всасывательную, экскреторную. Секреторная функция связана с секрецией пищеварительных соков и химическим расщеплением пищи; моторная — с жеванием, глотанием, передвижением пищи, выведением непереваренных остатков. Всасывательная функция связана с всасыванием переваренных органических веществ, воды, солей, витаминов; экскреторная — с выведением в просвет кишечника азотистых соединений, солей, воды, ядовитых веществ и других продуктов метаболизма.

Строение пищеварительной системы. Длина пищеварительного тракта 8–10 м (рис. 102). Стенка состоит из 3 слоев: наружного соединительнотканного — серозной оболочки, среднего мышечного и внутреннего слизистого. Производными эпителия являются большие (3 пары слюнных желез, печень, поджелудочная железа) и малые пищеварительные железы, находящиеся в стенках пищеварительного тракта. Эти железы выделяют в сутки до 8 л пищеварительных соков. В слизистом слое располагаются также скопления лимфатических узелков (пейеровы бляшки), выполняющих защитную функцию. В пищеварительной системе различают несколько отделов: ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, тонкий и толстый кишечник. Здесь, как на конвейере, происходит поэтапное пищеварение. Тонкий кишечник — самая длинная часть пищеварительного канала, достигает в длину до 5 м. Начальный отдел тонкого кишечника — двенадцатиперстная кишка, в которую открываются протоки поджелудочной железы и печени, затем идет тощая кишка и подвздошная. В толстой кишке, длина которой около 1,5 м, различают слепую кишку с аппендиксом, восходящую, поперечную и нисходящую.

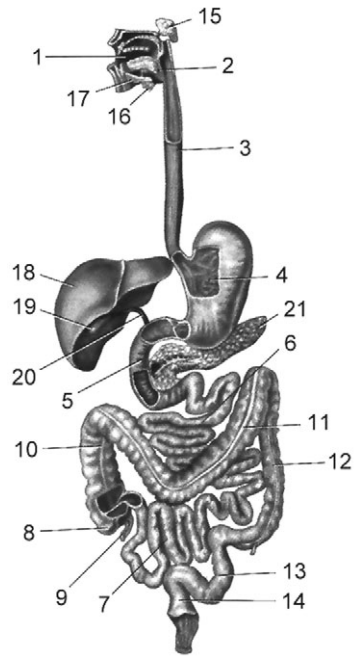


Рис. 102. Строение пищеварительной системы:

1 — ротовая полость; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — желудок; 5 — двенадцатиперстная кишка; 6 — тощая кишка; 7 — подвздошная кишка; 8 — слепая кишка; 9 — аппендикс; 10 — восходящая ободочная; 11 — поперечная ободочная; 12 — нисходящая ободочная; 13 — сигмовидная; 14 — прямая кишка; 15 — околоушные слюнные; 16 — подчелюстные слюнные; 17 — подъязычные слюнные; 18 — печень; 19 — желчный пузырь; 20 — желчный проток; 21 — поджелудочная железа

щую ободочные, сигмовидную и прямую кишку, заканчивающуюся анальным отверстием.

Пищеварение в ротовой полости. Ротовая полость ограничена сверху твердым и мягким небом, сбоку — мышцами щек, снизу — челюстно-подъязычной мышцей. Молочные зубы к 12 годам заменяются постоянными. У взрослого человека в ротовой полости 32 зуба: в каждой челюсти 4 резца, 2 клыка, 4 малых коренных и 6 больших коренных зубов. Количество зубов можно изобразить в виде зубной формулы:

$$\frac{3212 \ 2123}{3212 \ 2123}$$

— в числителе показано количество зубов в верхней челюсти, в знаменателе — в нижней челюсти.

Каждый зуб состоит из трех частей: коронки, выступающей в ротовую полость, шейки, прикрытой десной, и корня, находящегося в зубной альвеоле. Зубы состоят из разновидности костной ткани — дентина, снаружи покрыты эмалью, внутри зуба имеется полость, в которой расположена пульпа — рыхлая соединительная ткань, содержащая кровеносные сосуды и нервы. Цемент и связки закрепляют зубы в альвеолах (рис. 103). С помощью языка пища передвигается при пережевывании, на многочисленных сосочках расположены вкусовые рецепторы. На кончике языка располагаются рецепторы на сладкое, у корня — на горькое, на боковых поверхностях — на кислое и соленое. Язык является органом речи человека. В ротовую полость открываются три пары крупных слюнных желез: околоушные, подчелюстные и подъязычные. Кроме того, в слизистой рта множество микроскопических слюнных желез — небных, щечных, язычных. В слюне (2 л/сутки) содержатся ферменты — амилаза, расщепляющая крахмал до мальтозы, и мальтаза, расщепляющая дисахариды до глюкозы. Третий фермент слюны — лизоцим обладает бактерицидными свойствами. Слизистое белковое вещество муцин участвует в формировании пищевого комка. Среда в ротовой полости слабощелочная.

Слюноотделение происходит рефлекторно при попадании пищи в ротовую полость. От рецепторов полости рта возбуждение по чувствительным нейронам передается в центр слюноотделения продолговатого мозга, отсюда по двигательным нейронам возбуждение идет к слюнной железе, и происходит секреция слюны. Такое слюноотделение носит название безусловного слюноотделительного рефлекса. Возможность условно-рефлекторного слюноотделения доказал выдающийся русский физиолог И. П. Павлов. Было показано слюноотделение до приема пищи, когда собака видела пищу, чувствовала ее запах. Методика наложения фистулы на слюнную железу разработана И. П. Павловым.



Рис. 103. Виды и строение зубов:

- 1 — коронка; 2 — шейка;
- 3 — корень; 4 — эмаль; 5 — дентин;
- 6 — пульпа; 7 — десна; 8 — кость;
- 9 — цемент

Пищеварение в желудке. Когда пища попадает на корень языка, рефлекторно осуществляется глотание, пища попадает в глотку и затем в пищевод, длина которого около 25 см. По пищеводу пищевой комок попадает в желудок. Объем желудка около 2 л. В местах перехода пищевода в желудок и желудка в кишечник имеются кардиальный и пилорический сфинктеры (сжиматели). В желудке различают кардиальную часть, дно, тело и выход, или пилорическую часть с привратником. В слизистой имеются складки, увеличивающие поверхность, и здесь находятся три вида желез, образующие до 2,5 л в сутки желудочного сока. Главные железы образуют ферменты, обкладочные — соляную кислоту, добавочные — слизь. Кислая среда (концентрация HCl 0,5%) активизирует ферменты и оказывает бактерицидное действие. Под действием пепсина, основного фермента желудочного сока, перевариваются белки, желудочная липаза расщепляет жиры молока, продолжают перевариваться углеводы ферментами слюны до тех пор, пока пищевой комочек не пропитается кислым желудочным соком. Химозин створаживает молоко. В желудке всасываются вода, соли, глюкоза, алкоголь. Для изучения сокоотделения в желудке И. П. Павлов разработал методику «мнимого кормления», наложения фистулы на желудок в сочетании с перерезкой пищевода. Несмотря на то что в этом случае пища в желудок не попадала, наблюдалось желудочное сокоотделение.

Для изучения сокоотделения при раздражении стенок желудка пищей И. П. Павловым была разработана операция, при которой из дна желудка формировался изолированный «малый» желудок для сбора через фистулу чистого желудочного сока (рис. 104). С помощью этого метода удалось показать, что больше всего желудочного сока выделяется на белковую пищу, меньшее — на углеводную и совсем мало — на жиры. Было показано безусловно-рефлекторное и условно-рефлекторное сокоотделение в желудке (на вид, на запах пищи, на время кормления). Гуморальная регуляция осуществляется за счет гормона гастрина, образуемого железами желудка.

Пищеварение в кишечнике. Из желудка пища небольшими порциями попадает в тонкий кишечник, длина которого от 2 до 5 м. Среда в кишечнике слабощелочная. Начальный отдел тонкого кишечника длиной 25–30 см — двенадцатиперстная кишка, в которую открываются протоки печени и поджелудочной железы. На пищевую кашицу здесь действуют три пищеварительных сока: желчь печени, сок поджелудочной железы, сок кишечных железок.

Печень (рис. 105) самая крупная железа человека, расположена в брюшной полости, справа, под диафрагмой. Масса печени составляет в среднем 1,5 кг. В ворота печени входят воротная вена печени, печеночная артерия, выходят печеночная вена и печеночный проток. В печени различают две доли, большую — правую и меньшую — левую. Клетки печени (гепатоциты) собраны в дольки, которые являются структурной и

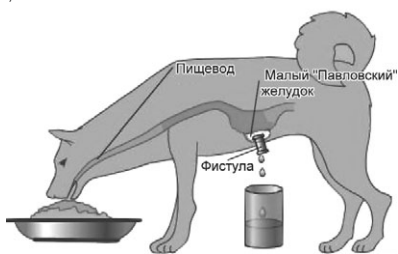


Рис. 104. Фистула малого «Павловского» желудка

функциональной единицей печени. Таких долек насчитывается около 500 000. Образование желчи происходит непрерывно, и она накапливается в желчном пузыре. Желчь не содержит ферментов, она усиливает работу поджелудочной железы, активирует ее ферменты, эмульгирует жиры (увеличивая их поверхность в 40 000 раз).

Важнейшая функция печени — барьерная, вредные и ядовитые вещества, всосавшиеся в кровь из кишечника, попадают через воротную вену в печень и обезвреживаются. В печени запасаются избыток глюкозы в форме гликогена, витамины, железо, высвобождающееся при разрушении гемоглобина, — запасающая функция печени. Печень участвует в углеводном обмене, участвуя в регуляции содержания сахара в крови, в белковом обмене, превращая аммиак в мочевины. Желчь выводит в просвет кишечника продукты распада гемоглобина. В печени синтезируются белки плазмы крови, в частности протромбин, участвующий в свертывании крови.

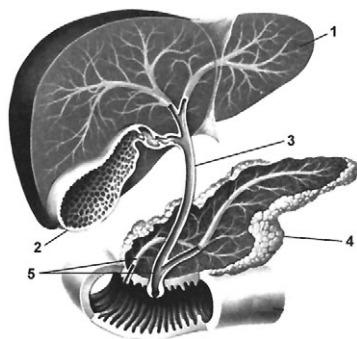


Рис. 105. Строение желудка:

1 — печень; 2 — желчный пузырь; 3 — проток желчного пузыря; 4 — поджелудочная железа; 5 — протоки поджелудочной железы

Поджелудочная железа состоит из экзокринной и эндокринной частей. Островки Лангерганса эндокринной части секретируют гормоны инсулин и глюкагон. Сок поджелудочной железы (до 2 л/сутки) содержит ферменты, расщепляющие белки (трипсин и химотрипсин), углеводы (амилаза), гидролизующие жиры до глицерина и карбоновых кислот (липаза), нуклеазы, расщепляющие нуклеиновые кислоты.

Из двенадцатиперстной кишки пищевая кашица попадает в тощую, а затем подвздошную кишку. Петли этих отделов тонкого кишечника подвешены брыжейкой к задней стенке брюшной полости, спереди прикрыты сальником. Ферменты кишечника: амилаза, мальтаза, лактаза, сахараза расщепляют углеводы; эрепсин — пептиды и дипептиды, липазы — жиры. Происходит полостное и мембранное пищеварение. Благодаря тому что слизистая кишечника имеет многочисленные складки, ворсинки и микроворсинки на клетках ворсинок, поверхность мембранного пищеварения и всасывания очень велика. В ворсинку входят нервы, капилляры и лимфатические сосуды. Аминокислоты и глюкоза всасываются в капилляры кровеносной системы, глицерин и жирные кислоты — в эпителий ворсинок, где синтезируются жиры, поступающие затем в лимфатические капилляры. Толстая кишка подразделяется на слепую кишку с аппендиксом, ободочную (восходящую, поперечную, нисходящую и сигмовидную) и прямую. В толстой кишке отсутствуют ворсинки, железы образуют сок, бедный ферментами, но там находится большое количество бактерий: одни гидролизуют клетчатку; другие вызывают гниение белка, ядовитые вещества, образующиеся при этом, обезвреживаются печенью; третьи синтезируют

витамины К и В₁₂. Всасывается вода (до 4 л/сутки), формируются каловые массы. Центр дефекации находится в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга, в прямой кишке есть сфинктер из двух кольцевых мышц, одна из которых образована поперечно-полосатыми волокнами.

3.9. Выделительная система

Строение и функции. Конечными продуктами расщепления жиров и углеводов являются вода и углекислый газ. При распаде белков, кроме того, выделяется еще и аммиак. В печени аммиак превращается в мочевины. Все эти вещества попадают в кровь и переносятся к почкам и легким, через которые и происходит их удаление из организма. В выведении продуктов обмена принимает участие и кожа: удаляется часть углекислого газа; потовые железы кожи выводят воду, соли, около 1% мочевины. В кишечник секретируются желчные пигменты и соли тяжелых металлов. Главной системой, отвечающей за выведение продуктов метаболизма, является мочевыделительная система. Почки выполняют ряд функций: удаляют ненужные продукты обмена (аммиак, мочевины), выводят из организма «чужеродные» вещества (ядовитые вещества, всосавшиеся в кишечнике, лекарственные препараты), регулируют водно-солевой обмен и pH крови, синтезируют биологически активные вещества, регулирующие кроветворение и кровяное давление, выводят избыток глюкозы из организма.

Выделительная система представлена почками, мочеточниками, мочевым пузырем, мочеиспускательным каналом. Почки покрыты фиброзной капсулой, в области ворот (место входа в почку сосудов и мочеточника) и на задней стенке жировая ткань. Расположены почки в задней части брюшной полости (рис. 106), правая ниже левой на 1–1,5 см, так как над ней находится печень.

В почке снаружи расположено корковое вещество толщиной около 4 мм, содержащее почечные тельца нефронов, под ним мозговое вещество, образующее пирамидки, верхушки которых называются сосочками (в среднем 12). В сосочках

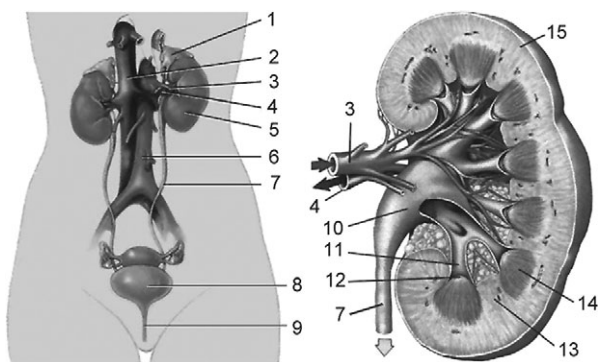


Рис. 106. Расположение и строение органов выделения:

1 — надпочечник; 2 — нижняя полая вена; 3 — почечная артерия; 4 — почечная вена; 5 — почка; 6 — брюшная аорта; 7 — мочеточник; 8 — мочевой пузырь; 9 — мочеиспускательный канал; 10 — почечная лоханка; 11 — малая чашка; 12 — сосочек; 13 — мозговое вещество; 14 — пирамидка; 15 — корковое вещество

собираательные трубочки открываются в малые чашки (8–9 штук), затем вторичная моча попадает в две большие чашки и затем в полость — почечную лоханку. Кровь попадает в почки из брюшной аорты через почечную артерию, очищенная выводится через почечную вену в нижнюю полую вену.

Основной структурной и функциональной единицей почки является нефрон, в почке около 1 млн. нефронов. В нефроне различают капсулу Боумена-Шумлянского, в которой находится капиллярный клубочек. Капсула продолжается в извитой каналец, впадающий через собирательную трубочку в почечную лоханку. За сутки вся кровь проходит через почки около 300 раз. В капиллярном клубочке (мальпигиевом тельце) высокое кровяное давление, так как приносящая артериола клубочка почти в два раза больше по диаметру, чем выносящая (около 20% плазмы крови из капилляров уходит в извитой каналец). Выносящая артериола вновь разветвляется, оплетая капиллярами извитой каналец, затем венозные капилляры собираются в почечную вену (рис. 107).

Образование мочи. Мочеобразование складывается из трех процессов: фильтрации, реабсорбции, канальцевой секреции. Фильтрация происходит из-за высокого давления в капиллярах мальпигиевых телец. Кровяная плазма без белков попадает в просвет капсулы. Состав фильтрата тот же, что и состав плазмы, за исключением высокомолекулярных белков. За сутки у человека образуется до 180 л фильтрата (первичной мочи). Реабсорбция происходит в почечных канальцах. В канальце различают проксимальный участок, нисходящий и восходящий участки петли Генле, дистальный участок. Длина канальца может достигать 50 мм, общая длина канальцев почки около 100 мм. В норме в канальцах реабсорбируются

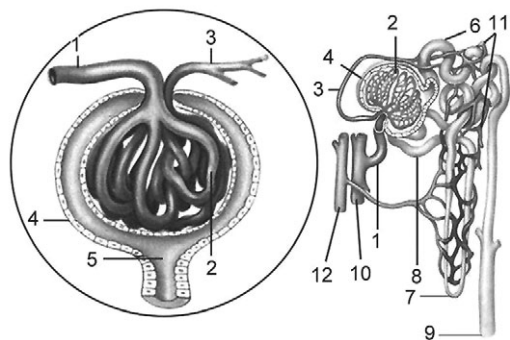


Рис. 107. Строение нефрона:

1 — приносящая артериола; 2 — капиллярный клубочек; 3 — выносящая артериола; 4 — капсула Боумена-Шумлянского; 5 — полость капсулы; 6 — проксимальный участок извитого канальца; 7 — петля Генле; 8 — дистальный участок извитого канальца; 9 — собирательная трубочка; 10 — почечная артериола; 11 — капиллярная сеть, оплетающая извитой каналец; 12 — почечная вена

практически вся глюкоза, все аминокислоты, витамины и гормоны, вода и хлористый натрий. Жидкость, образовавшаяся после реабсорбции, поступает в собирательные трубочки и направляется в почечную лоханку. Под влиянием вазопрессина (антидиуретического гормона) проницаемость собирательных трубочек увеличивается, вода выходит из них, вторичной мочи образуется меньше. **Секреция.** До того как фильтрат покинет нефрон в виде мочи, в него могут секретироваться различные вещества, например, ионы K^+ , H^+ , NH_4^+ мо-

гут выделяться в просвет клеток извитых канальцев и выводиться из организма. Из первичной мочи в сутки образуется только 1–1,5 л вторичной мочи, которая выводится из организма.

Регуляция мочевыделения. Нервная регуляция связана с деятельностью автономной нервной системы. Симпатическое влияние приводит к сужению почечных сосудов и усилению реабсорбции — уменьшению мочевыделения, парасимпатическое — наоборот. При избытке солей в крови происходит повышенное образование гипоталамусом вазопрессина, нейрогипофиз выделяет его в кровь. Происходит усиленная реабсорбция воды и уменьшение мочевыделения. При понижении осмотического давления крови уменьшается секреция вазопрессина и увеличивается диурез. Если выделение АДГ по каким-то причинам прекращается, то резко возрастает диурез. Заболевание называется несахарный диабет. Гуморальная регуляция связана с деятельностью нейрогипофиза и надпочечников. Нейрогипофиз уменьшает мочеобразование с помощью секреции избыточного количества вазопрессина, гормон мозгового вещества надпочечников адреналин также уменьшает мочевыделение. Кроме этого, поддержание стабильной концентрации ионов натрия в крови контролируется гормоном альдостероном, вырабатываемым корой надпочечников. Альдостерон усиливает реабсорбцию натрия из канальцев, сохраняя его в организме. При этом происходит уменьшение мочевыделения.

3.10. Обмен веществ и энергии. Витамины

Белковый обмен. Белки составляют около 25% от массы тела. В пище различают белки растительного и животного происхождения, все они состоят из 20 видов аминокислот, из которых 10 являются незаменимыми — не могут синтезироваться в организме человека и должны поступать вместе с пищей. В зависимости от аминокислотного состава белки делят на две группы: полноценные, содержащие все виды аминокислот, и неполноценные. Растительные белки чаще неполноценные, в них могут отсутствовать некоторые аминокислоты, поэтому пища вегетарианцев должна быть разнообразной. Под действием ферментов пищеварительного тракта (пепсина, трипсина, химотрипсина, эрепсина) белки гидролизуются до аминокислот, которые всасываются в кровь и транспортируются в клетки. В отличие от углеводов накапливаться «про запас» аминокислоты не могут, часть из них вступает в реакции ассимиляции, клетки организма непрерывно синтезируют белки, необходимые для нормальной жизнедеятельности, а избыток аминокислот подвергается диссимиляции, полное окисление аминокислот и белков происходит до CO_2 , H_2O и NH_3 . Аммиак ядовит и выводится из клеток в кровь. В печени превращается в менее ядовитую мочевину, которая удаляется из организма через мочевыделительную систему. (Животные с удаленной печенью погибают из-за накопления в организме аммиака.) При полном окислении 1 г белка выделяется 17,6 кДж. При положительном азотистом балансе в организм поступает больше азота, чем выделяется, например, во время роста; при отрицательном балансе — наоборот.

Выведение 1 г азота соответствует распаду 6,25 г белка. Суточная потребность в белке 50—150 г. При избытке белки превращаются в углеводы и жиры. Синтезироваться из углеводов и жиров не могут. В регуляции белкового обмена играют важную роль некоторые гормоны, например, тироксин и глюкокортикоиды вызывают расщепление белков и превращение их в углеводы; соматотропный гормон усиливает биосинтез белков организмом.

Углеводный обмен. Углеводы составляют около 1% от массы тела. В организм поступают в виде моно-, ди- и полисахаридов. Под действием ферментов амилазы, мальтазы, лактазы, сахаразы происходит их гидролиз до глюкозы, которая поступает в кровь. Содержание глюкозы в крови относительно постоянно, в норме — 0,12%, это основной источник энергии для клеток организма. При ее избытке с помощью инсулина активируются ферменты, снижающие уровень глюкозы в крови, она поступает в клетки печени и мышц, где превращается в гликоген. При недостатке глюкозы ряд гормонов (глюкагон, адреналин, ТТГ, тироксин, АКТГ, СТГ, адреналин) приводят к расщеплению гликогена и выведению глюкозы в кровь, а затем в клетки, где она подвергается гликолизу и кислородному окислению. Основная функция углеводов в организме — энергетическая. При расщеплении выделяется 17,6 кДж на 1 г. Суточное потребление должно составлять около 500 г. В результате пластического обмена синтезируется гликоген, углеводы, входящие в состав клеточных мембран, слизи и другие вещества. При недостаточном поступлении углеводов с пищей они могут быть образованы из белков и жиров, при избыточном — превращаться в жиры.

Липидный обмен. Жиры составляют 10—20% от массы тела. Состоят из глицерина и жирных кислот. Жирные кислоты могут быть насыщенными (в твердых, животных жирах) и ненасыщенными (в маслах). Последние не синтезируются в организме и должны поступать с пищей. Взрослому организму необходимо около 100 г в сутки. Под действием желчи эмульгируются, под действием липаз гидролизуются, в клетках кишечного эпителия синтезируются транспортные формы жиров, которые поступают в лимфу. При пластическом обмене фосфолипиды образуют мембраны клеток, липиды входят в состав медиаторов, гормонов, ферментов. Избыток жиров запасается в жировых клетках сальника, подкожной жировой клетчатки. При катаболизме обеспечивают организм энергией, при окислении 1 г жира до углекислого газа и воды выделяется 38,9 кДж энергии. Главные функции: структурная — входят в состав мембран, энергетическая, источник метаболической воды (100 г жира при окислении образуют 107 г воды), теплоизоляционная, жиры образуют миелиновые оболочки нервных клеток. Гормоны коры надпочечников и половые гормоны относятся к стероидам, липидам. Жиры способны превращаться в углеводы. Синтез жиров может осуществляться из углеводов и белков.

Водно-солевой обмен. Вода составляет около 60% от массы тела. В мышцах до 80%, в костях до 20%. В сутки в среднем потребляется 2,5 л; 1,2 л в виде жидкостей, 1 л с пищей, 0,3 л образуется метаболической воды. Выводится почками, кишечником, кожей и легкими. Избыток и недостаток воды приводят к отравлению организма. Содержание воды в организме регулируется нейрогипофизом, выделяющим вазопрессин, а также корой надпочечников, секретирующей

гормон альдостерон. Оба этих гормона регулируют работу почек. Например, если в крови солей больше нормы, нейрогипофиз выделяет больше вазопрессина. Антидиуретический гормон уменьшает мочеобразование и мочевыделение, сохраняя воду в организме. Вода необходима для нормального течения многих физиологических процессов: является растворителем, принимает участие в образовании структуры органических молекул, выполняет транспортные функции, участвует в регуляции температуры, участвует в реакциях гидролиза различных веществ. Водный обмен тесно связан с минеральным обменом. Минеральные вещества необходимы организму для самых различных функций: обуславливают осмотическое давление, участвуют в проведении нервного возбуждения, в мышечных сокращениях, свертывании крови. Составляют около 4% от массы организма. Ионы Na и K участвуют в процессах возбуждения клетки, проведении нервных импульсов, в поддержании осмотического давления, Ph среды. Кальций входит в состав зубов и костей, необходим для свертывания крови, мышечных сокращений, синаптической передачи. Фосфор также входит в состав костей и зубов, входит в состав АТФ, ДНК, РНК. Хлор участвует в образовании Ph желудочного сока, обеспечивает наряду с другими ионами возбуждение и торможение в нервных клетках. Железо входит в состав гемоглобина крови, йод входит в состав гормонов щитовидной железы, сера — в состав аминокислот, белков и витаминов. Кобальт входит в состав витамина B₁₂. Магний входит в состав многих ферментов в качестве кофермента, необходим для нормального функционирования мышечной, нервной и костной тканей. Фтор — структурный компонент зубной эмали. Недостаток минеральных веществ приводит к различным нарушениям обмена веществ, у детей сказывается на их развитии и росте.

Витамины. В пище содержатся также витамины — органические вещества, которые в организме человека или не синтезируются вовсе, или синтезируются в недостаточных количествах. Впервые их наличие было предположено русским ученым Н. И. Луниным в 1880 году. Их принято обозначать буквами латинского алфавита и делить на жирорастворимые А, D, E, K и водорастворимые. В настоящее время известно около 50 витаминов. Интересно, что вещество, являющееся витамином для одного организма, для других видов витамином не является. Например, витамин С необходим человеку, всем приматам, а большинство других млекопитающих его могут синтезировать. Витамины входят в состав ферментов. Соединяясь с белками, образуют ферменты; необходимы для нормального обмена веществ. Общее количество витаминов, необходимое человеку, незначительно, отсутствие какого-либо витамина в пище приводит к авитаминозу. Избыток витамина приводит к гипervитаминозам и различным нарушениям обмена веществ. Содержатся витамины в растительной пище и животной пище.

Витамин С (аскорбиновая кислота) в значительных количествах содержится в плодах шиповника, черной смородины, капусте, помидорах, моркови, картофеле и других овощах и фруктах. При длительном отсутствии в пище витамина С развивается цинга. При цинге люди слабеют, у них воспаляются и кровоточат десны, выпадают зубы, распухают суставы. При тяжелой работе и заболеваниях потребность в витамине С возрастает. Витамин С стимулирует гормональную

регуляцию, процессы развития организма, сопротивляемость к заболеваниям. Витамин С выделен в чистом виде и получается фабричным путем.

В 1831 году из пигмента моркови было получено вещество каротин. В дальнейшем было доказано, что каротином богаты плоды и листья многих растений. В цитоплазме животных клеток каротин превращается в жирорастворимый витамин А (ретинол). Значительное количество витамина А содержится в сливочном масле, яйцах, сметане, печени и рыбьем жире. При отсутствии витамина А в пище поражаются роговица глаза, кожа, дыхательные пути, замедляется рост, развивается «куриная слепота».

Витамины группы В. Эта группа витаминов включает несколько витаминов — V_1 , V_2 , V_6 , V_{11} , V_{12} и некоторые другие. Витамины группы В в значительных количествах содержатся в пивных дрожжах, оболочках семян ржи, риса, бобовых, а из животных продуктов — в почках, печени, яичном желтке. Первым из этой группы был обнаружен витамин V_1 (тиамин). При отсутствии в пище этого витамина развиваются поражения нервной системы — полиневрит, «бери-бери» — расстройств движений, параличи, приводящие к смерти. Но если больному давать пищу, в которой содержится витамин V_1 , наступает выздоровление. Учитывая, что витамин V_1 не откладывается в организме впрок, его поступление с пищей должно быть регулярным и равномерным. Витамин V_{12} (кобаламин) регулирует кроветворную функцию, рост нервной ткани.

Витамин D (кальциферол, антирахитический витамин) в значительных количествах содержится в рыбьем жире. Витамин D участвует в обмене кальция и фосфора, образуется в коже человека под влиянием ультрафиолетовых лучей. Отсутствие витамина D вызывает у детей заболевание, называемое рахитом. Кости рахитичных детей содержат недостаточно кальция и фосфора. Это приводит к искривлению костей конечностей, появлению на ребрах хорошо заметных утолщений, деформации грудной клетки. Лучшим средством предупреждения и лечения рахита является употребление пищевых продуктов, содержащих витамин D, а также пребывание детей на солнце или их искусственное ультрафиолетовое облучение. Количество витаминов в пище колеблется в зависимости от времени хранения овощей и фруктов, от приготовления пищи. Например, витамин А теряется при длительном хранении и сушке, при варке разрушается часть витаминов группы В и часть витамина С. Витамин С разрушается при контакте с воздухом и металлом.

3.11. Анализаторы. Органы зрения

Понятие об анализаторах. Одна из важнейших функций нервной системы — получение и анализ информации об изменениях условий внешней и внутренней среды. Эту функцию нервная система осуществляет с помощью анализаторов. Нервная система получает информацию, обрабатывает ее, и на этой основе выполняется ответная программа деятельности организма. Понятие об анализаторах ввел И. П. Павлов. Анализаторы состоят из трех частей, анатомически и функционально связанных: рецепторной, периферической, части анализатора; проводниковой части — нервных путей, по которым инфор-

мация передается в центральную часть анализатора; нервных центров в коре головного мозга, в которых информация анализируется. Рецепторная часть представлена нервными клетками, воспринимающими раздражения. В зависимости от природы раздражителя различают фоторецепторы, механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы, болевые (ноцицепторы). То, что обычно называют органом чувств, является периферической частью анализатора. У человека связь с внешней средой осуществляется с помощью шести органов чувств: зрения, слуха, вкуса, обоняния, осязания и равновесия.

Зрительный анализатор. Орган зрения — важнейший из органов чувств, обеспечивающий человеку до 90% информации. Периферическая часть анализатора — орган зрения состоит из глазного яблока и вспомогательных органов: веки, ресницы, слезные железы, глазодвигательные мышцы.

Стенка глазного яблока состоит из трех оболочек. Наружная — белочная оболочка (склера) в передней части глаза прозрачная, этот ее участок называется роговицей. Под белочной оболочкой находится сосудистая оболочка, питающая глаз. В передней части сосудистая оболочка переходит в радужку, имеющую в центре отверстие — зрачок. Кольцевые и радиальные мышцы радужки рефлекторно меняют диаметр зрачка, регулируя количество света, попадающее внутрь глаза. От пигмента радужки зависит цвет глаз. Рядом с радужкой находится ресничное тело, мышца, с помощью которой меняется кривизна хрусталика, осуществляется аккомодация, приспособление к ясному видению предметов, находящихся на различном расстоянии от глаза. Между роговицей и радужкой находится полость, заполненная влагой, — передняя камера глаза. Полость между радужкой и хрусталиком называется задней камерой глаза. Третья оболочка глазного яблока — сетчатка (рис. 108).

В ней расположены светочувствительные клетки — зрительные рецепторы, около 130 млн. палочек, обеспечивающих черно-белое видение, и около 7 млн. колбочек, дающих информацию о цвете. Максимальное количество колбочек находится в сетчатке на оптической оси глаза, против зрачка, этот участок называется желтым пятном. То место, где от глазного яблока отходит зрительный нерв, в сетчатке нет рецепторов, — слепое пятно. Максимальное количество палочек находится на периферии глаза. Палочки содержат зрительный пигмент родопсин, для его разложения достаточно небольшого

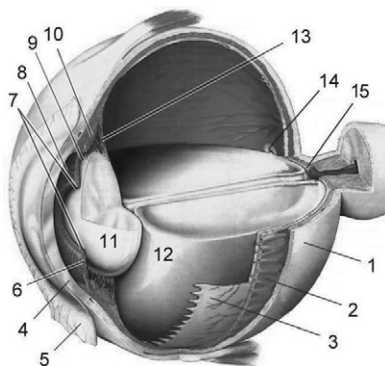


Рис. 108. Схема строения глазного яблока:

1 — склера, белочная оболочка; 2 — сосудистая оболочка; 3 — сетчатка; 4 — роговица; 5 — конъюнктив; 6 — радужка; 7 — зрачок; 8 — передняя камера глаза; 9 — задняя камера глаза; 10 — цилиарная (ресничная) мышца, растягивающая хрусталик; 11 — хрусталик; 12 — стекловидное тело; 13 — цинновы связки; 14 — желтое пятно; 15 — слепое пятно

количества света. В колбочках под действием света происходит разложение йодопсина, но для возбуждения колбочек нужно большее количество света. У кур, голубей зрение колбочковое, в темноте они очень плохо видят. Сетчатка (рис. 109) состоит из нескольких слоев клеток: наружный, прилегающий к сосудистой оболочке, — слой пигментных клеток черного цвета. Этот слой поглощает свет, препятствуя его рассеиванию и отражению. Затем идет слой, содержащий палочки и колбочки, перед ним еще три слоя клеток.

Стекловидное тело заполняет всю полость глаза, образовано прозрачным студенистым веществом. Между стекловидным телом и задней камерой глаза располагается хрусталик, упругое прозрачное образование в виде двояковыпуклой линзы. Хрусталик преломляет лучи света, и на сетчатке формируется уменьшенное и перевернутое изображение. С помощью цинновых связок он прикреплен к ресничной (цилиарной) мышце. Свет проходит роговицу, жидкость передней камеры глаза через зрачок попадает в заднюю камеру, проходит через хрусталик, стекловидное тело и попадает на сетчатку.

Световые лучи претерпевают наибольшее преломление в роговице и хрусталике, изображение на сетчатке уменьшенное и перевернутое. Аккомодация осуществляется за счет сокращения ресничной мышцы, при этом расслабляются цинновы связки, и хрусталик в силу природной упругости становится более выпуклым. Ресничная мышца отдыхает, когда человек смотрит вдаль, при этом цинновы связки натянуты и хрусталик уплощается. С возрастом часто хрусталик теряет эластичность и становится более плоским, изображение от близкорасположенных предметов уходит за сетчатку — развивается старческая дальнозоркость. При врожденной близорукости глазное яблоко удлиненное, и изображение от удаленных предметов на сетчатке нерезкое. Возможно, роговица или хрусталик имеют слишком большую кривизну, преломляющая система глаза фокусирует лучи сильнее, чем нужно. При врожденной дальнозоркости глазное яблоко укороченное и резкое изображение уходит за сетчатку. При изменении интенсивности освещенности происходит рефлекторное изменение

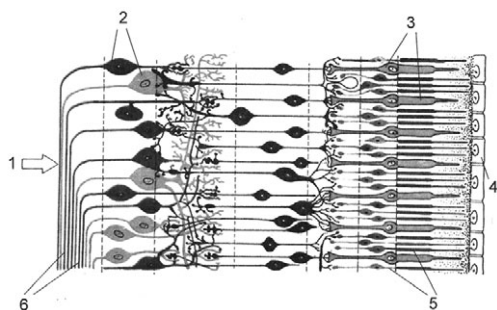


Рис. 109. Структура сетчатки:

1 — направление света, попадающего на сетчатку; 2 — несколько слоев нейронов перед слоем палочек и колбочек; 3 — колбочки; 4 — пигментные клетки; 5 — палочки; 6 — нервные волокна

диаметра зрачка. Мышцы-сфинктеры, суживатели, иннервируются парасимпатическими нервами, радиальные мышцы, расширители зрачка, иннервируются симпатическими нервами, поэтому страх и боль приводят к расширению зрачков, недаром говорят: «У страха глаза велики».

Колбочки в сетчатке делятся на три группы, одни возбуждаются красным светом, вторые — зеленым, третьи — синим. Если не работает какая-то группа колбочек,

развиваются заболевания, при которых человек не различает какие-то цвета. При недостатке витамина А не образуется пигмент родопсин в палочках, при этом человек плохо видит в темноте — заболевание называется «куриная слепота». Загрязнение слизистой оболочки век (конъюнктивы) приводит к воспалительным процессам — конъюнктивиту. Чтение в движущемся транспорте, чтение лежа, длительная работа с компьютером приводят к переутомлению ресничной мышцы и снижению остроты зрения.

3.12. Органы слуха, равновесия. Кожа

Слуховой и вестибулярный анализаторы. Периферическая часть слухового анализатора состоит из трех частей: наружного, среднего и внутреннего уха (рис. 110). Наружное ухо: ушная раковина (внутри хрящ) и наружный слуховой проход длиной 3,5 см; на границе между наружным и средним — барабанная перепонка (0,1 мм толщиной). Среднее ухо представлено воздушной барабанной полостью с тремя слуховыми косточками — молоточком, наковальней и стремечком. Стремечко связано с овальным окошком перепончатого лабиринта. Барабанная полость связана с носоглоткой евстахиевой трубой, длина которой 3,5 см, диаметр 2 мм. Во время глотательных движений давление в полости среднего уха выравнивается с давлением во внешней среде. Площадь барабанной перепонки (70 мм²) значительно больше площади овального окошка (3,2 мм²), благодаря этому происходит усиление давления в 25 раз. Система рычагов слуховых косточек уменьшает амплитуду колебания барабанной перепонки в 2 раза и, соответственно, в 2 раза происходит усиление давления на мембрану овального окошка улитки. То есть среднее ухо усиливает звук примерно в 60–70 раз.

Внутреннее ухо включает костный лабиринт, разделенный двумя мембранами: вестибулярной (рейснеровой) и основной (базиллярной) на три части,

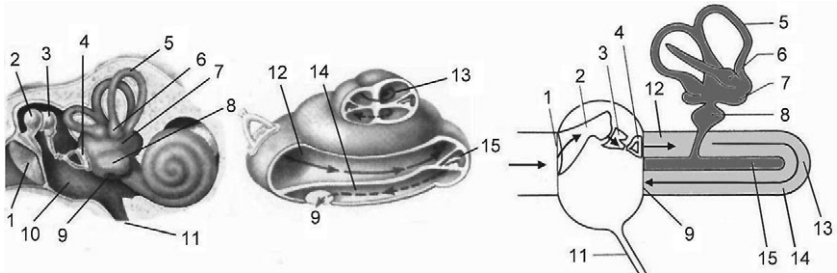


Рис. 110. Улитка и вестибулярный аппарат:

1 — барабанная перепонка; 2 — молоточек; 3 — наковальня; 4 — стремечко; 5 — полукружные каналы; 6 — ампулы полукружных каналов; 7 — овальный мешочек; 8 — круглый мешочек; 9 — мембрана круглого окна; 10 — полость среднего уха; 11 — евстахиева труба; 12 — полость лестницы преддверия; 13 — геликоотрема, отверстие, соединяющее полость лестницы преддверия с полостью барабанной лестницы; 14 — полость барабанной лестницы; 15 — полость перепончатого лабиринта

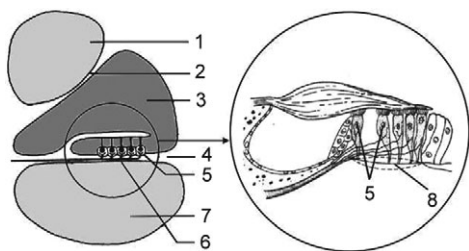


Рис. 111. Кортиев орган:

1 — перилимфа лестницы преддверия; 2 — вестибулярная мембрана; 3 — эндолимфа перепончатого лабиринта; 4 — основная мембрана; 5 — рецепторные клетки кортиева органа; 6 — слуховой нерв; 7 — перилимфа барабанной лестницы; 8 — волокна основной мембраны

внутренний — перепончатый лабиринт, заполненный эндолимфой. Верхний канал начинается от овального окошка и называется лестницей преддверия, заполнен перилимфой. Колебание мембраны овального окошка вызывает колебание перилимфы лестницы преддверия, на вершине улитки с помощью отверстия (геликотремы) оно передается на перилимфу барабанной лестницы, это приводит в движение мембрану круглого окошка.

В перепончатом лабиринте на основной мембране располагается кортиев орган, представленный рецепторными волосковыми клетками и покровной мембраной, расположенной над ними. В кортиевом органе около 24 000 волосковых клеток, расположенных в 3–4 ряда, их волоски контактируют с подвижной покровной мембраной, расположенной над ними. При прогибании вестибулярной мембраны давление передается на эндолимфу, приходит в движение основная мембрана, и рецепторные клетки касаются покровной мембраны (рис. 111). В них возникает возбуждение, которое проводится по волокнам слухового нерва в слуховую зону коры мозга (наружные поверхности височных долей). По мере удаления от основания к вершине основная мембрана становится более широкой. Высокие звуки вызывают колебания основной мембраны у основания улитки, там, где мембрана короче и тоньше, низкие звуки воспринимаются рецепторными клетками у вершины улитки.

Орган равновесия. Периферической частью органа слуха является орган равновесия, вестибулярный аппарат. Он воспринимает положение тела и отвечает за сохранения равновесия. Состоит из трех полукружных каналов, связанных с овальным и круглым мешочками (рис. 111). Их полости заполнены эндолимфой, которая сообщается с эндолимфой перепончатого лабиринта улитки. Полукружные каналы расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, в каждом есть расширение — ампула. В ампулах находятся студенистые гребешки с рецепторными клетками, которые возбуждаются при ускоренных или вращательных движениях эндолимфы. В мешочках располагаются пятна, на которых в студенистой массе находятся рецепторные клетки, а сверху находятся отолиты — кристаллы из углекислого кальция, образующие отолитовую мембрану. Возбуждаются за счет силы тяжести, информация передается по вестибулярному нерву к вестибулярным ядрам моста, мозжечка, двигательным ядрам коры.

Кожный анализатор. Кожа — наружный покров организма человека с площадью 1,5–2 м². Состоит из двух слоев: эпидермиса и дермы, под которой

находится подкожная жировая клетчатка (рис. 112). Эпидермис имеет эктодермальное происхождение, отделен от дермы базальной мембраной. В эпидермисе различают несколько слоев: нижний слой — базальный — представлен делящимися клетками и пигментными клетками с меланином, находится на базальной мембране. Самый внешний слой эпидермиса — роговой — образован мертвыми клетками, содержащими кератин. Ногти, когти, рога, перья, волосы, чешуя пресмыкающихся — производные эпидермиса. Производными эпидермиса являются потовые и молочные железы.

В дерме различают два слоя: сосочковый, за счет сосочков которого образуются гребешки и бороздки, формируется папиллярный рисунок, и сетчатый, в котором коллагеновые и эластичные волокна образуют сеть. В дерме находятся кровеносные и лимфатические сосуды, нервные окончания, потовые и сальные железы, волосы. Ниже расположена подкожная жировая клетчатка. Потовые железы (порядка 2,5 млн.) — длинные трубки, начальная часть закручена в клубочек, открываются порами. Отвечают за терморегуляцию, выводят воду, NaCl, мочевую кислоту, аммиак, мочевины. Сальные железы открываются в волосяную сумку. Кожное сало смазывает кожу, волосы. В составе жирные кислоты, воски, стероиды. Водоотталкивающий слой, защита от микроорганизмов. Волос состоит из стержня и корня. Корень образует волосяную луковицу, в которую вдается сосочек, питающий волос. Находится в эпителиальном влагалище, окруженном соединительнотканной сумкой, к которой прикреплена гладкая мышца. Влагалище и сумка образуют волосяной фолликул, в котором находится волос. Стержень волоса состоит из мозгового вещества и коркового, содержащего пигмент меланин. Снаружи волос покрыт роговыми чешуйками. К старости уменьшается количество пигмента в корковом слое и увеличивается количество воздуха в мозговом веществе, волосы седеют. Выпадение волоса связано с атрофией нижней части волосяной луковицы, но еще до выпадения волоса эпителиальное влагалище окружает волосяной сосочек, и начинается рост нового волоса.

На 1 см² кожи приходится около 200 болевых рецепторов, 15 холодových, 1–2 тепловых, 25 осязательных. Информация от рецепторов кожи, мышц и сухожилий поступает в зону кожно-мышечно-суставной чувствительности, в теменную долю, за центральную борозду. Защитная функция — защита от

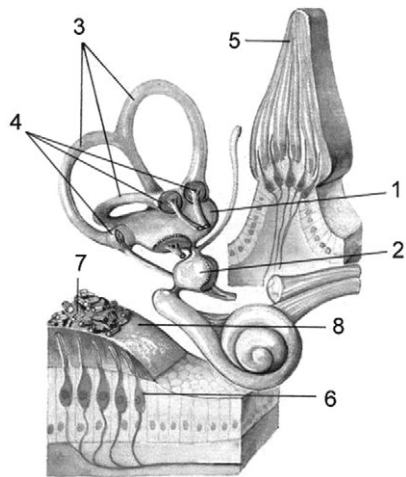


Рис. 112. Вестибулярный аппарат:

1 — овальный мешочек; 2 — круглый мешочек; 3 — полукружные каналы; 4 — ампулы полукружных каналов; 5 — гребешок, купула; 6 — рецепторные клетки пятна, макулы; 7 — отолитовая мембрана; 8 — студенистая масса

механических повреждений, кожа непроницаема для микроорганизмов, защита от избытка ультрафиолета путем образования меланина. Выделительная функция осуществляется за счет работы потовых и сальных желез. В сутки человек теряет около 1000 мл пота с растворенными солями и продуктами белкового обмена. Дыхательная функция — до 1,5% от общего газообмена приходится на кожу. Образование витамина D под действием ультрафиолетовых лучей. Запасание энергетических материалов происходит в подкожной жировой клетчатке. Регуляция теплоотдачи осуществляется с помощью изменения интенсивности потоотделения (в жаркую погоду при тяжелой физической работе организм может потерять за счет потоотделения до 12 л жидкости) и с помощью изменения скорости кровотока в коже.

Обонятельный и вкусовой анализаторы. Обонятельная область расположена в верхней носовой раковине. Обонятельные клетки — биполярные нейроны, на дендрите расположены 6–12 ресничек. Между ними расположены опорные клетки. Обонятельная поверхность достигает 10 см². Информация передается через решетчатую кость на нейроны, расположенные в двух обонятельных луковицах, затем по обонятельному нерву в ЦНС, на внутреннюю поверхность височных долей. Периферический отдел вкусового анализатора — вкусовые почки — расположены в сосочках языка. В сосочке может быть до 200 почек, каждая открывается вкусовой порой. Внутри почки располагаются вкусовые рецепторные клетки, между которыми — опорные клетки. Сосочки на языке могут быть грибовидными — на кончике языка, чувствительны к сладкому; листовидные — по бокам языка, чувствительны к кислому и соленому; желобовидные, окруженные валиком, — к горькому, на корне языка. Чтобы возникло вкусовое ощущение, раздражающее вещество должно находиться в растворенном состоянии. Центральные отделы вкусового анализатора — на внутренней поверхности височных и лобных долей.

3.13. Высшая нервная деятельность

Создание учения о ВНД. Рефлексы. Высшая нервная деятельность — еще одна важнейшая функция нервной системы. Основоположником учения о высшей нервной деятельности является И. М. Сеченов, в 1863 г. вышла его книга «Рефлексы головного мозга». Иван Михайлович полагал, что вся психическая деятельность человека основана на рефлексах. Высшая нервная деятельность — деятельность высших отделов центральной нервной системы, обеспечивающих приспособляемость животных и человека к условиям среды.

И. П. Павлов экспериментально подтвердил справедливость взглядов И. М. Сеченова и создал учение об условных и безусловных рефлексах. Для безусловных рефлексов характерно: это врожденные рефлексы, передаются по наследству (глотание, слюноотделение, дыхание); являются видовыми, характерными для всех особей данного вида; имеют постоянные рефлекторные дуги; относительно постоянны; осуществляются в ответ на определенное раздражение; рефлекторные дуги замыкаются в спинном мозге или подкорковых узлах

головного мозга. Примером безусловного рефлекса является слюноотделение у собаки с фистулой слюнной железы (рис. 113).

При попадании пищи в ротовую полость возбуждаются рецепторы языка, по отросткам чувствительных нейронов возбуждение передается в продолговатый мозг, где находится слюноотделительный центр, затем возбуждение по двигательным нейронам передается к слюнной железе, и начинается слюноотделение. К безусловным рефлексам относятся пищевые, дыхательные, оборонительные, половые, ориентировочные рефлексы. Определенную последовательность безусловных рефлексов, определяющую некоторые формы поведения, называют инстинктом. Примером инстинктивной деятельности является построение ловчей сети пауком-крестовиком, плотины бобрами.

Для условных рефлексов характерно: приобретаются организмом в течение жизни; индивидуальные, формируются на основе личного жизненного опыта; не имеют готовых рефлекторных дуг, дуги формируются при определенных условиях; непостоянные, могут исчезать (тормозиться); формируются на основе врожденных рефлексов в ответ на любое раздражение; осуществляются за счет деятельности коры головного мозга. Образование условного рефлекса происходит при сочетании по времени безразличного раздражителя с безусловным.

Безразличный раздражитель должен предшествовать безусловному, тогда он становится условным. Для образования прочной временной связи необходимо многократное подкрепление безразличного раздражителя безусловным. Действие безразличного раздражителя приводит к появлению возбуждения в нервном центре коры, затем в другом нервном центре возникает возбуждение под дейс-



Рис. 113. Дуга безусловного рефлекса:

1 — рецепторы языка; 2 — чувствительный нейрон; 3 — слюноотделительный центр продолговатого мозга; 4 — двигательный нейрон; 5 — слюнная железа; 6 — вставочный нейрон, передающий импульсы к пищевому центру коры; 7 — пищевой центр коры; 8 — зрительный центр

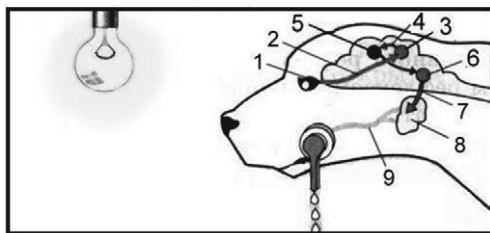


Рис. 114. Дуга условного рефлекса на свет:

1 — зрительные рецепторы; 2 — чувствительный нейрон; 3 — зрительный центр; 4 — временная связь между зрительным и пищевым центрами; 5 — пищевой центр коры; 6 — слюноотделительный центр продолговатого мозга; 7 — двигательный нейрон; 8 — слюнная железа; 9 — проток слюнной железы

твием безусловного раздражителя, и между ними возникает временная связь. При повторных сочетаниях эта связь становится более прочной, вырабатывается условный рефлекс на данный раздражитель. Примером является выделение слюны в ответ на включение лампочки (рис. 114), вид пищи, ее запах, на время кормления, на любой условный пищевой раздражитель.

Торможение рефлексов. В коре головного мозга наряду с процессами возбуждения протекают и процессы торможения. Различают два вида торможения — внешнее и внутреннее. *Внешнее торможение.* Наступает в результате действия нового раздражителя. Новый очаг возбуждения тормозит существующий очаг. Характерно не только для коры, но и для низших отделов ЦНС, поэтому второе название — безусловное торможение. Например, посторонний шум тормозит у собаки слюноотделение. Внутреннее торможение развивается только в коре. Отсюда второе название — условное торможение. Непременное условие — неподкрепление условного раздражителя безусловным. Если выработанный у собаки рефлекс на свет не подкреплять пищей, то рефлекс ослабевает и исчезает. В природе происходит торможение неподкрепляемых условных рефлексов и образование новых. Например, пересыхание водоема, из которого пили животные, приведет к тому, что они перестанут приходить к нему, найдут новый водоем. Произойдет торможение одних условных рефлексов и образование новых. Другой вид внутреннего торможения — дифференцировка. Если один раздражитель подкреплять, а близкий ему не подкреплять, то условно-рефлекторная реакция возникнет только на подкрепляемый раздражитель. Например, по характеру условного стука в дверь можно определить, кто пришел, — свои или чужие. А. А. Ухтомский разработал основы учения о доминанте — преобладающей системе связанных между собой центров, временно определяющих характер ответной реакции организма на внешние и внутренние раздражители. Различают пищевые, половые, оборонительные и другие виды доминант.

Высшая нервная деятельность присуща как человеку, так и животным. У животных высшая нервная деятельность зависит от сложности нервной системы, чем она сложнее, тем меньшую роль играют инстинкты, тем большую роль играет обучение. Например, потомство паука-крестовика появляется весной, когда родители уже умерли, но молодые паучки умеют строить ловчую сеть, их поведение достаточно жестко запрограммировано. А человеческие дети, воспитанные животными, никогда не станут полноценными людьми из-за отсутствия должного воспитания. В отличие от животных кора человека обладает большей способностью к восприятию закономерностей в окружающем мире. И главное отличие высшей нервной деятельности людей связано с наличием у них речи — второй сигнальной системы по И. П. Павлову. Первая сигнальная система поставляет информацию непосредственно через органы чувств, вторая сигнальная система связана с восприятием слышимых при произношении или видимых при чтении слов. С развитием второй сигнальной системы появилась возможность сохранять и передавать информацию следующим поколениям, появилась база для развития абстрактного мышления, сознания. «Слово, — писал И. П. Павлов, — сделало нас людьми».

Сон. Сон — защитное приспособление организма от переутомления, ох-

ранительное торможение коры головного мозга. Во время сна клетки мозга восстанавливают работоспособность. Бодрствование зависит от ретикулярной формации продолговатого мозга, моста и передних ядер гипоталамуса, аксоны которых поддерживают возбуждение коры головного мозга. ЭЭГ (электроэнцефалограмма) показывает, что процесс сна разбивается на несколько циклов, продолжительность которых примерно 90 минут. 70–80 минут продолжается медленноволновой сон, когда мозг более заторможен, отдыхает.

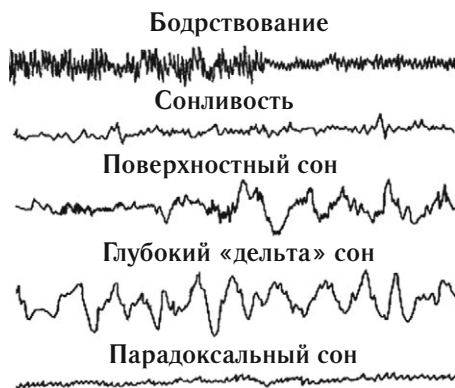


Рис. 115. Фазы сна

В коре мозга появляются медленные и крупные электрические волны. Мышечная активность снижается, снижается частота дыхания и пульса, замедляется обмен веществ и понижается температура, глаза могут совершать медленные движения. В эту фазу снижается мышечный и сосудистый тонус (кожа краснеет). Затем 10–15 минут быстрого сна, парадоксальный сон (рис. 115), который сопровождается быстрым движением глаз (БДГ), пальцев, мимической мускулатуры, усиливается обмен в коре, учащается пульс и дыхание, расслабляется скелетная мускулатура. Именно в эти периоды человек видит сны, в коре появляются мелкие и быстрые электрические волны. При лишении животных парадоксального сна наступает гибель. В течение 6–8 ч сна фазы быстрого сна появляются 4–5 раз, делаясь все более продолжительными. В целом быстрый сон занимает около 20% времени. Если человек просыпается в фазе быстрого сна, он помнит, что ему снилось. Предполагают, что сон обеспечивает переработку и закрепление полученной ранее информации.

3.14. Размножение и развитие человека

Мужская половая система. Половое размножение у человека связано с образованием и слиянием половых клеток: женской яйцеклетки и мужской — сперматозоида. После слияния гаплоидных клеток образуется диплоидная зигота, из которой развивается новый организм. Половые клетки образуются в гонадах — половых железах. Половые железы у мужчин представлены парными семенниками и придаточными железами — предстательной железой, парными семенными пузырьками, парными купферовыми железами (рис. 116). Семенники — округлые образования диаметром 4–6 см. Расположены вне брюшной полости, в мошонке, где температура на 2–3°C ниже, что необходимо для нормального сперматогенеза. Семенники покрыты

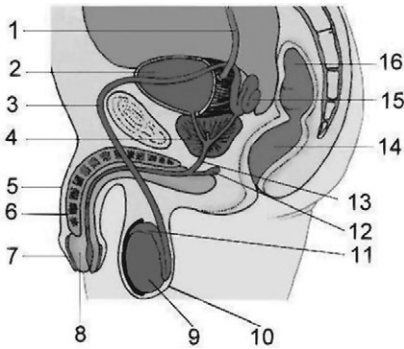


Рис. 116. Мужская половая система:

1 — мочеточник; 2 — мочевой пузырь; 3 — семявыносящий проток; 4 — предстательная железа; 5 — половой член; 6 — пещеристое тело; 7 — крайняя плоть; 8 — головка полового члена; 9 — яичко (семенник); 10 — мошонка; 11 — придаток семенника; 12 — купферова железа (парная); 13 — мочеиспускательный канал; 14 — прямая кишка; 15 — семенные пузырьки (парные); 16 — сигмовидная кишка

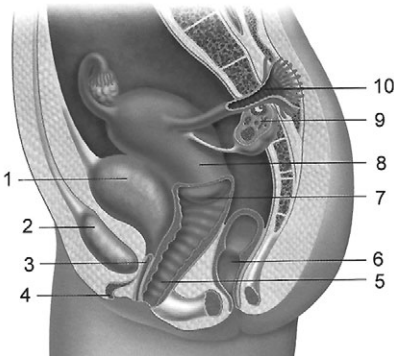


Рис. 117. Женский таз:

1 — мочевой пузырь; 2 — лобковый симфиз; 3 — мочеиспускательный канал; 4 — клитор; 5 — влагалище; 6 — прямая кишка; 7 — шейка матки; 8 — матка; 9 — яичник; 10 — воронка фаллопиевой трубы

плотной оболочкой, на задней части утолщение — средостение, от которого отходят перегородки, делящие семенник на дольки.

В каждом семеннике около 1000 семенных канальцев, в зачатковом эпителии которых образуются сперматозоиды. Есть и эндокринные, лейдиговы, клетки, образующие гормоны. За питание развивающихся гамет отвечают клетки Сертоли. Сперматиды претерпевают фазу дифференциации на той стороне клетки Сертоли, которая обращена в просвет канальца, и становятся сперматозоидами. Процесс образования каждого сперматозоида составляет около 70 дней. Сперматозоиды по системе канальцев транспортируются в семявыносящий проток, где смешиваются с семенной жидкостью, вырабатываемой предстательной железой и семенными пузырьками. Лейдиговы клетки вырабатывают гормоны, влияющие на развитие вторичных половых признаков, половое поведение.

Женская половая система.

Женская половая система состоит из парных яичников, фаллопиевых труб, матки, влагалища и наружных половых органов (рис. 117). Яичники — парные органы $3,5 \times 2$ см, расположены в полости таза. Состоят из наружного коркового и внутреннего мозгового слоя. В них образуются яйцеклетки и гормоны.

Менструальный 28-дневный цикл состоит из менструальной фазы (1–5 дни), пролиферативной фазы, когда восстанавливается слизистая матки (6–14 дни), овуляции и секреторной фазы, которая начинается после овуляции (15–28 дни). Под действием фолликулостимулирую-

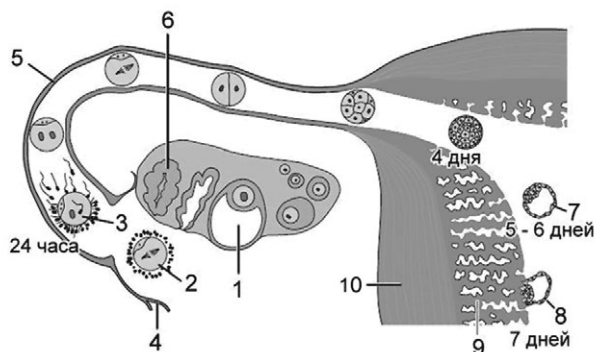


Рис. 118. Развитие яйцеклетки и начальные стадии развития эмбриона:

1 — графов пузырек в яичнике, 2 — овуляция, 3 — оплодотворение; 4 — воронка маточной трубы, 5 — фаллопиева труба, 6 — желтое тело, 7 — бластоциста, 8 — внедрение бластоцисты в слизистую матки, 9 — слизистая матки, 10 — мышца матки

шего гормона аденогипофиза один из фолликулов начинает развиваться и выделять эстроген. Развитие фолликула продолжается 14 дней. Зрелый фолликул, называемый графовым пузырьком, достигает 1 см в диаметре, лопается, и овоцит 2-го порядка попадает в фаллопиеву трубу (рис. 118).

Оплодотворение яйцеклетки возможно лишь первые 24 часа после овуляции. Если оплодотворение произошло, то на стадии 16—32 клеток эмбрион попадает в полость матки, развивается бластоциста, которая через восемь дней после овуляции погружается в слизистую матки. Клетки трофобласта секретируют хорионический гонадотропин, который поддерживает и усиливает работу желтого тела. Клетки лопнувшего фолликула превращаются в желтое тело, которое вырабатывает прогестерон, который сохраняет слизистую матки. Если оплодотворения не произошло, то через 14 дней желтое тело разрушается и начинается новый цикл.

Начинаются менструации в период полового созревания, с 11—15 лет, и продолжаются до наступления менопаузы в возрасте 45—55 лет. Менструальный цикл характерен только человека и человекоподобных обезьян.

Развитие эмбриона. Во внутриутробном развитии человека условно выделяют три периода: период имплантации, эмбриональный и плодный период. Период имплантации длится от момента оплодотворения до 2 недель. Эмбриональный — до двух месяцев, плодный — от двух месяцев до рождения.

Для периода имплантации характерно дробление оплодотворенной яйцеклетки, продвижение ее по маточной трубе к полости матки и имплантация — внедрение в слизистую оболочку матки (на 6—7-й день после оплодотворения) и дальнейшее формирование плодных оболочек, создающих необходимые условия для развития зародыша. Зародышевые оболочки обеспечивают питание (трофобласт), создают жидкую среду обитания и механическую защиту (жидкость плодного пузыря). Клетки трофобласта образуют наружную оболочку — хо-

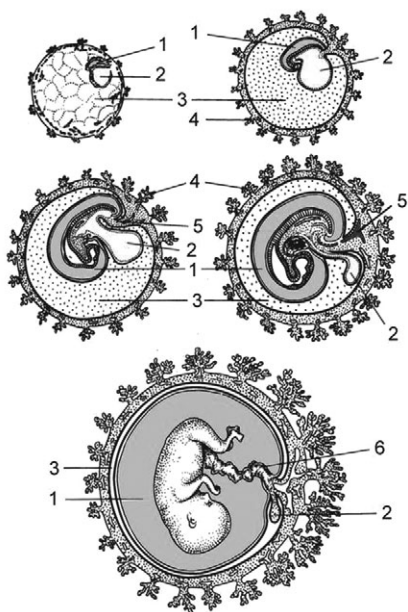


Рис. 119. Развитие эмбриона:

1 — амниотическая полость; 2 — желточный мешок; 3 — полость бластулы (бластоцель); 4 — хорион; 5 — аллантоис; 6 — пупочный канатик

нонок по родовым путям выталкивается наружу. В это время происходит разрыв амниотического мешка, отходят околоплодные воды. Появляется самостоятельное дыхание, пуповина перевязывается и перерезается.

рион. В эмбриобласте появляются две полости — амниотическая и желточный мешок (рис. 119). Амнион (водная оболочка) окружает развивающийся зародыш, защищая его от механических повреждений. Желточный мешок не содержит питательных веществ, рудиментарный орган. Из задней кишки развивается аллантоис, он приходит в соприкосновение с хорионом, образуется хориоаллантоис, из которого сформируется плацента. Плаценту с зародышем связывает пуповина, в которой проходит одна пупочная вена, несущая артериальную кровь к эмбриону, и две пупочных артерии, несущих венозную кровь к плаценте. Кровь матери и плода не смешивается.

Зародыш во время своего развития крайне чувствителен к лекарственным препаратам, алкоголю, никотину, инфекционным заболеваниям матери, избытку гормонов в организме матери. Все эти факторы могут привести к различным нарушениям в обмене веществ эмбриона, к различным уродствам и аномалиям. К моменту рождения под действием окситоцина нейрогипофиза происходит сокращение матки, и ребенок

4. ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ. ЭВОЛЮЦИЯ

4.1. Теория эволюции Ч. Дарвина

Карл Линней, креационизм. Принципиальными вопросами биологии были и остаются вопросы о том, как появились живые организмы на Земле и каким образом возникла удивительная приспособленность организмов к определенным условиям жизни. На этот вопрос есть ответы с позиции креационизма и с позиции трансформизма. Первые считают, что живые организмы созданы высшей силой — Творцом, вторые объясняют появление живых организмов естественным путем, на основе естественных законов. Креационисты считают, что организмы созданы изначально целесообразными, изначально приспособленными, трансформисты считают, что приспособленность появилась в результате развития, в ходе эволюции. Выдающимся представителем взглядов креационизма был шведский ученый, естествоиспытатель Карл Линней. Его называют «королем ботаников», «отцом систематики». Он описал около 8000 видов растений, 5000 видов животных, закрепил использование бинарной (двойной) номенклатуры для обозначения видов, усовершенствовал ботанический язык — установил единообразную ботаническую терминологию. Его классификация была основана на объединении видов в роды, родов в отряды, отрядов в классы.

В 1735 году вышла в свет его книга «Система природы», в которой он классифицирует все растения в 24 класса на основе особенностей строения цветков: количества тычинок, однополости и обоеполости цветков. Животный мир он поделил на 6 классов. Его классификация была наиболее полной для своего времени. Линней понимал, что система, созданная на основе нескольких признаков, является искусственной системой, он писал: «Искусственная система служит до тех пор, пока не найдена естественная». Но под естественной системой он понимал ту, которой руководствовался Творец, создавая все живое на Земле. «Видов столько, сколько различных форм создал в начале мира Всемогущий» — говорил Линней. Таким образом, Карл Линней был сторонником метафизического представления о происхождении видов, их неизменности и изначальной целесообразности.

Жан Батист Ламарк, трансформизм. Представителем философии трансформизма был выдающийся французский естествоиспытатель Жан Батист Ламарк, который пришел к эволюционной идее и попытался найти движущие силы эволюции, создал первую теорию эволюции. Термин биология принадлежит Ламарку. В 1809 году выходит его основной труд «Философия зоологии», в которой Ламарк приводит многочисленные доказательства изменяемости видов. Он считал, что первые живые организмы возникли из неорганической природы, причем древняя жизнь была представлена простыми формами, которые в результате эволюции дали начало более сложным. Животных Ламарк разделил на 14 классов, которые расположил на 6 ступенях градации по степени усложнения нервной и кровеносной системы (от инфузорий на нижней ступени до птиц и млекопитающих на верхней).

Такая теория постепенного усложнения, теория «градации», основана на влиянии внешней среды на организмы и ответной реакции организмов на внешние воздействия, прямой приспособляемости организмов к среде. По его мнению, под действием различных факторов внешней среды происходит упражнение полезных органов и постепенное исчезновение органов, которые не упражняются. При длительном воздействии определенных условий происходит закрепление приобретенных признаков, которые передаются по наследству. Причем, по Ламарку, высшие животные приспособляются к внешним условиям, в результате стремления к самоусовершенствованию, заложенного Творцом, и происходит их градация. Растения и низшие животные приспособляются в результате прямого воздействия внешней среды. Таким образом, движущими силами эволюционного процесса, по Ламарку, являются: влияние среды, которое приводит к упражнению или неупражнению органов, стремление к самоусовершенствованию, передача по наследству приобретенных признаков. Несомненной заслугой Ж. Б. Ламарка было создание эволюционного учения и попытка найти движущие силы, которые привели к появлению современных видов и их приспособленности. Но теория не была принята. Не все признавали, что градация идет под влиянием стремления к самоусовершенствованию, что приспособленность возникает в результате целесообразных изменений в ответ на воздействия среды, а наследование приобретенных признаков не подтверждено многочисленными наблюдениями и экспериментами. Например, А. Вейсман на протяжении двадцати поколений отрезал хвосты мышам, неупотребление хвостов должно было привести к их укорочению, но хвосты двадцать первого поколения были такой же длины, как и первого. С точки зрения теории Ламарка нельзя объяснить возникновение, например, окраски скорлупы птичьих яиц и их формы, которая носит приспособительный характер, или появление раковин у моллюсков, ведь его идея о роли упражнения и неупражнения органов здесь неприменима.

Чарлз Дарвин. Впервые доказать эволюцию органического мира, объяснить, как появилось многообразие видов и их приспособленность, выявить движущие силы эволюции, смог выдающийся английский ученый Чарлз Роберт Дарвин. Родился Ч. Дарвин 12 февраля 1809 года в семье врача. С детства увлекался ботаникой, зоологией, химией. В Эдинбургском университете два года учился медицине, затем перешел на богословский факультет Кембриджского университета и собирался стать священником. После окончания университета Дарвин отправляется в кругосветное путешествие на корабле «Бигль» в качестве натуралиста. Плавание продолжалось пять лет, с 1831 по 1836 год. Это путешествие стало поворотным этапом в его жизни. Если до путешествия Дарвин верил в божественное сотворение видов, то находки и наблюдения, сделанные во время экспедиции, коренным образом изменили эти представления. Важнейшими находками были ископаемые остатки вымерших гигантских ленивцев, сходные с современными и найденные в Южной Америке. На Галапагосских островах вулканического происхождения Дарвин обнаружил виды выюрок, похожие на материковые виды. Различия в их строении он объяснил приспособлением к питанию различной пищей (не мог же Творец создавать различные виды животных для каждого острова).

Дарвин возвращается из кругосветного путешествия убежденным материалистом, сторонником взглядов об изменяемости видов под влиянием среды. Но в обществе господствовали взгляды о неизменности и изначальной целесообразности, а эволюционные теории, выдвигаемые до Дарвина, не давали ответа на три главные проблемы: 1) как из одного вида образуются другие; 2) как возникает удивительная приспособленность к среде обитания; 3) каковы движущие силы, факторы эволюции. В 1959 году выходит в свет книга Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора», которая дала ответы на эти вопросы и совершила переворот в биологической науке. Для раскрытия механизма эволюционного процесса он обращается к практике сельского хозяйства Англии. В то время в этой стране было много пород собак, овец, свиней, кур, крупного рогатого скота. Только голубей было около 150 пород, причем сторонники постоянства видов утверждали, что каждая порода животных или сорт растений произошли от своего дикого предка. Дарвин доказал, что все породы кур произошли от дикой банкивской курицы, уток — от утки-кряквы, кроликов — от дикого европейского кролика, свиней — от дикой свиньи; породы крупного рогатого скота — от двух видов диких туров, собак — от волка (некоторые породы, возможно, от шакала). Дарвин содержал и скрещивал большое количество пород голубей и экспериментально доказал, что они произошли от дикого скалистого голубя.

Каким же образом человек создает новые породы животных и сорта растений? Дарвин приходит к выводу, что в основе работы лежит изменчивость признаков, отбор, который проводит человек, и наследование потомством признаков родителей. Исходный материал для селекции составляет изменчивость. Селекционеры ищут организмы с качествами, важными с их точки зрения, скрещивают их и продолжают отбор в нескольких поколениях. Дарвин различает две основные формы изменчивости: групповую, или определенную (фенотипическую или модификационную по современной терминологии), и индивидуальную, или неопределенную. Групповая изменчивость зависит от условий, в которых находятся организмы, при этом наследования признаков не происходит. Например, коровы при хорошем кормлении дают больше молока. Неопределенная изменчивость проявляется в незначительных отличиях особей друг от друга, причем эти изменения наследуются, передаются следующему поколению. В селекции используется только наследственная изменчивость, когда селекционер отбирает особей с нужными ему признаками (мутациями), комбинирует признаки в нужном ему направлении. Мутационная изменчивость составляет материал для селекционера, а комбинативная изменчивость (искусственный отбор особей с нужными признаками) помогает направить эволюцию в нужном направлении. Дарвин обращает внимание на соотносительный характер изменчивости различных признаков. Животные с длинной шеей имеют длинные ноги, белые кошки с голубыми глазами всегда глухие, у бесшерстных собак — недоразвиты зубы.

Отбор, который осуществляет человек, Дарвин назвал искусственным и выделил две формы отбора — отбор бессознательный и методический. При бессознательной форме отбора человек не ставит задачу создать новый сорт или породу; сохраняются и ценятся лучшие экземпляры, например, сохраняются более

удойные коровы, лучшие лошади, хорошо несущиеся куры. Методический, творческий отбор приводит к созданию новой породы или сорта, при этом селекционер ставит перед собой определенную задачу. Очень важным условием успеха методического отбора является большое исходное число особей, так как невозможно создать, например, новую породу крупного рогатого скота, имея 2–3 особи.

Ч. Дарвин об образовании новых видов в природе. Дарвин предположил, что и в природе должны существовать факторы, приводящие к образованию новых видов. Материал для эволюции поставляет неопределенная изменчивость, особи одного вида отличаются друг от друга множеством разнообразных признаков, в результате отбора, который Дарвин назвал естественным, выживут наиболее приспособленные и передадут свои признаки следующему поколению. Дарвин обращает внимание на то, что организмы размножаются в геометрической прогрессии, оставляя после себя многочисленное потомство. Например, одно растение мака дает 30–40 тыс. семян в год, лягушка выметывает до 10 тыс. икринок, осетр — 2 млн., луна рыба — до 300 млн. икринок. Даже от таких медленно размножающихся животных, как пара слонов, через 750 лет (по расчетам Ч. Дарвина) потомство составило бы 19 млн. особей (самки слонов приносят потомство в возрасте от 30 до 90 лет, причем рожают они за эти 60 лет в среднем 6 слонят). Жизненных ресурсов для всех не хватит, большая часть потомства погибнет. Среди многочисленного потомства присутствуют особи с различными наследственными изменениями: полезными, нейтральными и вредными. В природе происходит естественный отбор, процесс, в результате которого преимущественно выживают и оставляют потомство особи с благоприятными наследственными изменениями. Потомки наследуют эти изменения, так происходит постепенное изменение вида, приспособление к конкретным условиям обитания и, в конце концов, процесс заканчивается образованием нового вида.

Естественный отбор является следствием борьбы за существование, под которой Дарвин понимал весь комплекс сложных взаимоотношений между организмом и условиями среды. Дарвин выделял три основные формы борьбы за существование: внутривидовую, межвидовую и борьбу с неблагоприятными условиями среды. Внутривидовая борьба протекает наиболее остро, так как особям одного вида приходится конкурировать за одинаковые потребности: за пищу, территорию, самку. Преимущественно выживают те из них, которые наиболее приспособлены к данным конкретным условиям среды. В сосновом лесу хорошо видно, что одни растения доминируют над другими, затеняют их, тормозят их рост и развитие. Яркий пример внутривидовой борьбы в животном мире — борьба за самку у оленей. Но и взаимопомощь — тоже форма внутривидовой борьбы. Например, зайчиха кормит чужого зайчонка; пингины в холодное время собираются вместе, обогревая друг друга; яки, защищаясь от нападения волчьей стаи, встают в круг, в центре которого детеныши и самки. Межвидовая борьба наблюдается между особями, которые относятся к разным видам. Хищничество, паразитизм, конкуренция и любые другие межвидовые отношения — все это примеры межвидовой борьбы. Дарвин указывает, что конкуренция происходит наиболее остро у близких видов, которые имеют одинаковые

потребности, при этом обычно наблюдается вытеснение одного вида другим (принцип исключения Гаузе). Например, серая крыса, которая крупнее и агрессивнее, вытесняет с мест своего обитания черную крысу. Волки и лисы конкурируют за пищу, и здесь необязательна непосредственная схватка, просто успех одного вида в добыче пищи означает неудачу другого. Но к межвидовой борьбе относятся и взаимоотношения между цветковыми растениями и их опылителями; различные формы симбиоза между животными (актиния и рак-отшельник; между бобовыми растениями и клубеньковыми бактериями; между корнями деревьев и грибами). Результатом межвидовой борьбы является выживание наиболее приспособленных к совместной жизни особей одного и другого вида.

Борьба с неблагоприятными условиями среды. На выживаемость организмов оказывают огромное влияние факторы окружающей среды — температура, влажность, освещенность и др. Результатом этой борьбы является выживание особей с наиболее благоприятными для данных условий жизни наследственными изменениями. Отсюда у растений пустыни длинные корни, мелкие листья и другие приспособления.

Таким образом, материал для отбора поставляет наследственная изменчивость: мутационная и комбинативная (результат полового размножения). Появляются случайные, разнообразные, ненаправленные мутации, создающие генетическую неоднородность внутри вида.

Половое размножение приводит к созданию всевозможных комбинаций генов в генотипах и распространению мутаций. В результате естественного отбора, единственного направляющего фактора, происходит выживание наиболее приспособленных, адаптация организмов к конкретным условиям среды и постепенная дивергенция — расхождение признаков (рис. 120). Особи, отличающиеся друг от друга, имеют меньше общих потребностей, меньше конкурируют и имеют большие шансы на выживание. Процесс расхождения признаков продолжается во многих поколениях, промежуточные формы вымирают, и дивергенция заканчивается образованием новых видов.

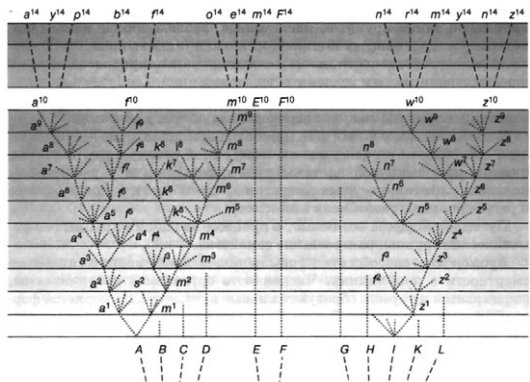


Рис. 120. Схема дивергенции (по рисунку Ч. Дарвина):

Буквы А — L обозначают 11 видов. Горизонтальные линии (I — XIV) — интервалы, каждый из которых представляет 1000 поколений. Через 14 тысяч поколений вид А стал родоначальником трех родов, которые относятся к двум семействам и одному отряду, вид F — родоначальник отряда, в котором одно семейство, состоящее из одного рода, в котором один вид; вид I — родоначальник третьего отряда и семейства, включающего шесть видов двух родов

4.2. Факторы эволюции. Приспособленность

Формы естественного отбора. Различают несколько форм естественного отбора: стабилизирующую, движущую, разрывающую и дестабилизирующую. Стабилизирующая форма действует в том случае, если условия среды остаются неизменными. В этом случае преимущественно выживают особи, приспособленные к данным условиям, отклонения от среднего значения признака устраняются отбором. Учение о стабилизирующей форме отбора было разработано русским ученым И. И. Шмальгаузенем.

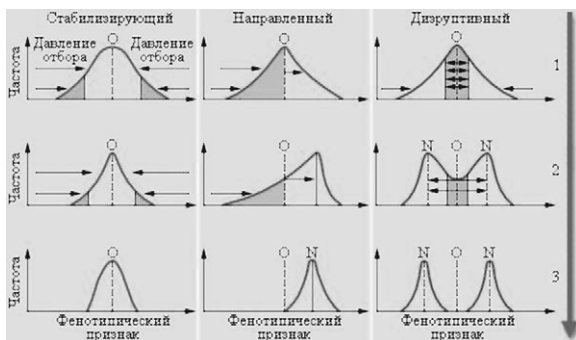


Рис. 121. Формы отбора

Благодаря этой форме отбора сохраняются примитивные формы жизни, хорошо приспособленные к конкретным условиям; сохраняются средние значения различных признаков. Под контролем стабилизирующей формы отбора находятся самые различные признаки организма. Хорошим примером являются размеры ушей у зайцев, являющихся важным органом регуляции теплоотдачи. От их размеров зависит количество теплового излучения. Большее количество зайцев имеют уши средних размеров, короткоухие погибают от перегревания, длинноухие — от переохлаждения. Классическим примером движущей формы естественного отбора является эксперимент с бабочкой березовая пяденица. Светлая форма мало заметна на деревьях вдали от города (на березах, покрытых лишайниками), где эта форма и преобладает. Около промышленных центров Англии, где проводился эксперимент, исчезли лишайники на березах, и сами стволы стали более темными. Здесь преобладают темноокрашенные особи. Разрывающую форму естественного отбора (дизруптивный отбор) Ч. Дарвин наблюдал на океанических островах, на которых появились бескрылые насекомые и насекомые с очень длинными крыльями. Насекомые со средними крыльями ветром сносились в море и погибали. Мадагаскарские тараканы в отличие от Американских блаберусов совершенно не имеют крыльев, но цепкие лапки позволяют им подниматься даже по стеклянной вертикальной плоскости. Разрывающая форма отбора приводит к полиморфизму — образованию нескольких форм, отличающихся по определенному признаку. Дестабилизирующий отбор приводит к расширению нормы реакции признака, при этом преимущество получают особи не с узкой (как при стабилизирующем отборе), а широкой нормой реакции. Впервые эта форма отбора описана американским эволюционистом Д. Г. Симпсоном, термин «дестабилизирующий отбор» был предложен Н. Н. Воронцовым. Например, лягушки, живущие в водоемах с разными условиями освещенности и разнообразной растительностью, имеют

более разнообразную окраску, чем лягушки, живущие в водоемах с однородными условиями.

Таким образом, естественный отбор играет роль не только «сита», устраняющего появляющиеся в популяции изменения, но и играет творческую роль, накапливая наследственные изменения и определяя направление эволюции. Вместе с наследственной изменчивостью и другими факторами эволюции за 3,5 млрд. лет отбор создал все огромное разнообразие видов на нашей Земле, сохраняя как примитивные формы при стабильных условиях среды, так и образуя новые виды в измененных условиях обитания.

Факторы эволюции. Кроме наследственной изменчивости и естественного отбора к факторам эволюции относят еще дрейф генов, популяционные волны и изоляцию. Дрейф генов как фактор эволюции был раскрыт российскими учеными генетиками Н. П. Дубининым и Д. Д. Ромашевым и зарубежными учеными американцем С. Райтом и англичанином Р. Фишером. Он касается малочисленных популяций с генофондом, ограниченным небольшим количеством генотипов в популяции. Генофонд таких популяций в силу различных процессов через несколько поколений может резко измениться, изменится частота встречаемости аллелей различных генов. В эксперименте С. Райт было задействовано 100 линий, каждая из которых происходила от четырех самцов и четырех самок. Частота доминантного аллеля красных и рецессивного аллеля белых глаз в каждой линии исходно составляла 0,5 — т. е. 50% мужских и женских гамет несли аллель красноглазости, 50% несли аллель белоглазости. Среди потомства в каждом поколении случайным образом отбирали четырех самцов и четырех самок для производства потомства. Через 16 поколений оба аллеля оказались в различных соотношениях: в 41 популяции был утрачен рецессивный аллель, все мухи были красноглазыми; в 29 популяциях был утрачен доминантный аллель, все мухи были белоглазыми; 4 линии погибли, остальные сохранили оба аллеля, но в различных соотношениях. Процесс случайного ненаправленного изменения частот аллелей в небольших популяциях получил название дрейфа генов, чем меньше численность, тем выше степень изменения частоты встречаемости аллелей генов. В результате дрейфа генов происходит случайное изменение частот встречаемости различных аллелей, утрата части аллелей, что сказывается на дальнейшей эволюции вида.

Популяционные волны. В любой популяции происходят периодические колебания численности особей, причинами которых служат различные абиотические и биотические факторы среды. Наиболее ярко это проявляется у быстроразмножающихся видов, например, у мышевидных грызунов примерно раз в 4 года численность возрастает многократно. Затем вновь происходит резкий спад численности. Причины уменьшения численности различны — это и недостаток кормовой базы, и пресс хищников, численность которых при обильном питании резко возрастает, и вспышки эпидемий, и природные катаклизмы. Например, при половодье или наводнении погибает большая часть популяции грызунов, генофонд ее при этом резко и случайно изменяется. Такой период, когда популяция проходит период малой численности, получил название «бутылочное горлышко». При этом изменяется частота встречаемости различных аллелей

генов, частота встречаемости редких аллелей при этом может резко возрасти или вообще исчезнуть.

Изоляция. Важным фактором эволюции является и изоляция, препятствующая свободному скрещиванию особей различных популяций. Наследственная изменчивость поставляет и распространяет мутации, популяционные волны и дрейф генов меняют частоту встречаемости различных аллелей, естественный отбор приводит к преимущественному выживанию особей с определенными генотипами, а изоляция препятствует скрещиванию между особями разных популяций. Различают географическую и экологическую изоляции. Географическая изоляция обычно связана с возникновением естественных преград между популяциями одного вида. При этом не происходит распространения возникших мутаций за пределы популяции, происходит увеличение различий между генофондами различных популяций, что, в конечном счете, приводит к репродуктивной, биологической изоляции — появлению новых видов. Образование различных видов галапагосских выюрков, сохранение яйцекладущих и сумчатых животных Австралии — результат изоляции. Такое видообразование называется географическим. Экологическая изоляция связана с различными экологическими условиями, в которых обитают различные популяции. Движущая форма отбора приводит к изменению генофонда популяций, расхождению признаков и, в конечном счете, образованию новых видов. Так, например, образовались различные виды лютиков. Экологическая изоляция может вызываться несовпадением сроков размножения особей различных популяций, например, некоторые лососевые рыбы нерестятся через год, в четный год на нерест приходит одна популяция, в нечетный — другая. Разные популяции форели озера Севан нерестятся в разных горных реках и ручьях, что также приводит к репродуктивной изоляции и может послужить начальным этапом видообразования, называемого экологическим видообразованием.

Приспособленность организмов. Каждый организм удивительно приспособлен к определенным условиям обитания. Эта приспособленность проявляется в особенностях внешнего и внутреннего строения, в поведении, в размножении и заботе о потомстве. Во внешнем строении яркими примерами приспособленности являются форма тела и особые средства защиты. Например, обтекаемая форма тела рыб и птиц, причудливая форма животных, затаивающихся при поджидании добычи или скрывающихся от врагов (морской конек-тряпичник, рыба-клоун). Колючки ежа и дикобраза защищают этих животных от врагов. Яркими примерами приспособленности являются защитные окраски животных: покровительственные, предупреждающие, мимикрия. Покровительственная окраска у зеленого кузнечика, богомола, птиц, высидывающих яйца на земле. Предупреждающие окраски у ядовитых или жалящих животных. Например, осы, шмели, божьи коровки несъедобны и своей яркой окраской как бы предупреждают об опасности. Мимикрия — сходство с несъедобными предметами или ядовитыми животными, имеющими предостерегающую окраску. Например, бабочка-стекляница очень похожа на осу, муха-пчеловидка — на пчелу, муха-шмелевидка — на шмеля, палочник — на веточку.

Кроме формы тела и окраски большое значение имеет и приспособительное поведение животных. Например, многие грызуны запасают корм на зиму,

некоторые животные затаиваются во время опасности, для многих характерно отпугивающее поведение. Приспособленность проявляется и в особенностях размножения и заботы о потомстве. Многие рыбы охраняют свою икру (самец трехиглой колюшки даже строит гнездо, плавниками прогоняет воду над отложенной икрой, «пасет» первое время личинок), некоторые вынашивают икру во рту. Но любая приспособленность относительна — она целесообразна только в конкретных условиях, при их изменении приспособления оказываются бесполезными для организма. Например, иголки спасают ежа на суше, в воде еж разворачивается, становится беззащитным перед лисой.

4.3. Вид. Популяция

Вид. Критерии вида. Вид — совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область — ареал. Вид является основной, реально существующей категорией биологической классификации. Признаки, по которым виды отличаются друг от друга, называются критериями вида. Различают следующие критерии вида. Морфологический критерий подразумевает отличие внешнего вида особей, относящихся к разным видам. Но иногда особи одного вида очень сильно отличаются (такса и дог) или, наоборот, есть виды, морфологически почти неотличимые, так называемые виды-двойники, которые не скрещиваются, генетически изолированы. Например, два вида черных крыс: у одного вида в кариотипе 38 хромосом, у другого — 42. Следовательно, одного морфологического критерия недостаточно для определения видовой принадлежности.

Основным является генетический критерий: для каждого вида характерен свой кариотип — свой хромосомный набор. Виды обычно отличаются по числу и строению хромосом. Именно этот критерий обеспечивает генетическую изоляцию, нескрещиваемость между особями разных видов. Даже если появляются межвидовые гибриды, они бесплодны, нарушается процесс образования половых клеток. Но иногда и этот критерий подводит, так как плодовитое потомство может появляться при скрещивании особей, относящихся к разным видам. Особи одного вида сходны по всем физиологическим процессам — питанию, дыханию, выделению, размножению, что лежит в основе физиологического критерия. Особенно важны отличия в физиологии размножения: в строении полового аппарата, в сроках размножения. Биохимический критерий — сравнение органических макромолекул у различных видов, в первую очередь сравнение ДНК и белков. По сходству в строении ДНК и белков можно с достаточной вероятностью показать, насколько близкими родственниками являются те или иные виды. Например, гемоглобин шимпанзе по последовательности аминокислот не отличается от гемоглобина человека. Географический критерий — это территория, на которой обитает данный вид (ареал). У некоторых видов-эндемиков ареал небольшой, есть виды-космополиты, распространенные повсеместно. Но области распространения различных видов часто перекрываются, так что этот критерий

не может быть решающим. Каждый вид приспособлен к определенным условиям существования, к определенным экологическим факторам, которые составляют основу экологического критерия. Например, белый медведь приспособлен к одним экологическим факторам, бурый — к другим. Для установления видовой принадлежности нельзя опираться на один из критериев, необходимо учитывать их совокупность.

Популяция — единица вида и эволюции. Микроэволюция. Вид занимает в природе определенный ареал и существует в виде отдельных территориальных группировок особей, которые в той или иной мере изолированы друг от друга. Совокупность особей, длительно проживающих на определенной части ареала относительно обособленно от других совокупностей, называется популяцией. Главным объединяющим фактором в популяции является панмиксия — возможность свободного скрещивания между особями одной популяции. Скрещивание особей, относящихся к различным популяциям, затруднено, так как популяции какими-либо преградами отделены друг от друга. Внутри популяции происходит мутационный процесс, а в результате полового размножения происходит распространение возникших мутаций по популяции. Мутации попадают под контроль естественного отбора, и генофонд популяции, состоящий из генотипов отдельных особей, постепенно изменяется. Относительная изоляция одной популяции от другой дает возможность сохранить измененный генофонд, если отличия становятся резкими, то образуется подвид, а если возникает репродуктивная изоляция — новый вид. По Ж. Б. Ламарку, эволюционной единицей является особь, т. к. она в течение жизни упражняет или не упражняет различные органы, а затем передает приобретенные признаки следующему поколению. По современным представлениям, элементарной единицей эволюции является популяция, в которой происходит изменение генофонда, приводящее к образованию подвидов и видов. Элементарным эволюционным явлением является стойкое изменение генофонда популяции — изменение частоты встречаемости какого-нибудь аллеля в популяции. Элементарный эволюционный материал — мутации. В популяции постоянно происходит мутационный процесс, мутации случайны и ненаправлены, но мутации, дающие преимущества организмам, в результате полового размножения (комбинативной изменчивости) постепенно распространяются по популяции.

В эволюционном процессе различают два этапа: микроэволюцию, ведущую к образованию новых видов, и макроэволюцию, в результате которой образуются надвидовые систематические единицы (роды, семейства, отряды, классы, типы). Макроэволюция протекает в большие промежутки времени и обычно на больших территориях. Микроэволюция протекает на уровне популяции в сравнительно небольшие промежутки времени и заканчивается образованием нового вида. В основе микроэволюции и макроэволюции лежат одни и те же эволюционные процессы.

Способы видообразования. До тех пор, пока происходит обмен генами между различными популяциями, вид сохраняет свою целостность, так как между особями различных популяций возможно скрещивание и образование плодового потомства. Как только в силу различных причин возникает репро-

дуктивная изоляция, в результате которой скрещивание между особями разных популяций становится невозможным, популяция становится самостоятельным видом. Вид является наименьшей генетически устойчивой надорганизменной системой в живой природе, и образование нового вида — важный этап в эволюционном процессе. Различают два способа видообразования: географический, или аллопатрический (от греч. «алло» — разный, «патриа» — родина), и экологический, или симпатрический. Географическое видообразование связано или с появлением физических преград, которые приводят к изоляции популяций, или с расширением ареала, при котором популяции попадают в новые условия. И в том и в другом случае в результате микроэволюционных процессов могут образоваться новые виды. Хорошим примером аллопатрического видообразования является образование трех подвидов синицы большой. Южноазиатский подвид скрещивается и дает плодовитое потомство и с восточноазиатским и с евроазиатским подвидами. Но в зоне контакта евроазиатского и восточноазиатского подвидов гибриды не образуются. Это объясняется отступлением ледника и постепенным расширением ареала птиц на север. В результате адаптаций к различным условиям образовались различные подвиды, и в зоне контакта евроазиатского и восточноазиатского подвидов гибриды уже не образуются.

Экологическое видообразование происходит в пределах ареала в силу различных причин. Популяции могут адаптироваться к резко различным условиям обитания, что приводит к образованию различных видов. Например, различные виды лютиков приспособились к жизни в самых разных условиях — в поле, на лугу, в лесу, по берегам водоемов. Возможно внезапное образование нового вида, например, при образовании полиплоидов (род табака — исходное число хромосом равно 12, но есть виды с 24, 48, 72 хромосомами).

4.4. Направления и пути эволюции

Типы эволюционных изменений. Различают три основных типа эволюционных изменений: параллелизм, конвергенцию и дивергенцию. Параллелизм — возникновение сходных признаков на общей организационной основе. Пример параллельных изменений дает эволюция дикобраза. Два разных вида этого колючего млекопитающего эволюционируют независимо друг от друга в Африке и в Южной Америке. Более 70 млн. лет назад, когда они обитали вместе, их общий предок был похож на большую, покрытую шерстью крысу. Когда два континента разошлись, популяция разделилась на две части, каждая из которых развивалась независимо от другой. Однако, поскольку условия существования обеих новых популяций были сходны, развитие дикобразов шло параллельными путями. Несмотря на то что они самостоятельно жили более 70 млн лет, и американский и африканский дикобразы очень близки по строению и образу жизни и занимают сходные ниши в сообществах (рис. 122). Австралия отделилась от суперматерика Панген 100 млн. лет назад. Сумчатые мыши, белки, кунцицы, сумчатый волк Австралии развивались параллельно с плацентарными родственниками, приспособившись к жизни в сходных экологических нишах.

Конвергенция. При конвергентной (от лат. *convergo* — приближаюсь, схожусь) эволюции виды, не связанные близким родством, приспособлива-



Рис. 122. Параллелизм:

- 1 — Американский дикобраз;
2 — Африканский дикобраз

различное происхождение. Например, крылья птицы или летучей мыши — передние конечности, а крылья бабочки — складки хитинового покрова на спине.

Жабры рыбы расположены в жаберных щелях в ротоглоточной полости и прикрыты снаружи жаберными крышками, а жабры рака — выросты конечностей. Различное происхождение имеют глаза позвоночных и глаза головоногих моллюсков, это также аналогичные органы. Дивергенция (от лат. *divergo* — отклоняюсь) — расходящаяся эволюция — почти всегда отражает расширение адаптации к новым жизненным условиям. Так, класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, представители которых приспособились к жизни в

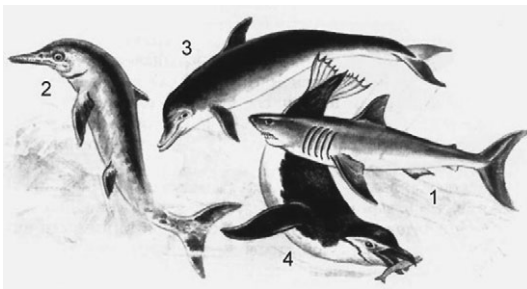


Рис. 123. Конвергенция во внешнем строении у различных классов позвоночных:

- 1 — акула; 2 — ихтиозавр; 3 — дельфин; 4 — пингвин

ясь к жизни в одинаковых условиях среды, становятся все более и более похожими друг на друга. Например, жизнь в водной среде привела к конвергентному сходству внешнего строения акулы, ихтиозавра, дельфина и пингвина, относящихся к разным классам позвоночных животных. В результате конвергенции могут формироваться гомологичные и аналогичные органы.

Гомологичные органы животных или растений — органы, имеющие общий план строения, развивающиеся из сходных зачатков и выполняющие одинаковые (например, луковица тюльпана и клубень картофеля — видоизмененные побеги) или неодинаковые (например, крыло птицы и рука человека) функции. В данном случае (рис. 124) передние конечности позвоночных животных — гомологичные органы, образовавшиеся в результате дивергенции. Аналогичные органы — органы, которые выполняют сходные функции, но имеют

различное происхождение. Например, крылья птицы или летучей мыши — передние конечности, а крылья бабочки — складки хитинового покрова на спине. Жабры рыбы расположены в жаберных щелях в ротоглоточной полости и прикрыты снаружи жаберными крышками, а жабры рака — выросты конечностей. Различное происхождение имеют глаза позвоночных и глаза головоногих моллюсков, это также аналогичные органы. Дивергенция (от лат. *divergo* — отклоняюсь) — расходящаяся эволюция — почти всегда отражает расширение адаптации к новым жизненным условиям. Так, класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, представители которых приспособились к жизни в самых разных средах обитания.

Главные направления эволюции. Учение о главных направлениях и путях эволюции создано А. Н. Северцовым, который предложил различать в эволюционном процессе биологический прогресс и регресс, показал три основных пути достижения биологического прогресса. Биологический прогресс

характеризуется увеличением численности, расширением ареала, увеличением числа популяций, ускорением процессов видообразования. В состоянии биологического прогресса находятся, например, насекомые, цветковые растения. Для биологического регресса характеристики противоположные, в результате возможно полное вымирание этой группы организмов. По пути биологического регресса пошли динозавры, псилофиты, семенные папоротники. В настоящее время вымирание грозит многим видам растений и животных, для спасения которых созданы заповедники, заказники, они занесены в Красные книги. Состояние биологического прогресса достигается за счет ароморфозов, идиоадаптаций и дегенераций.

Ароморфозы — морфофизиологические изменения, которые приводят к повышению уровня организации, приспособливают организмы к новым условиям обитания. Ароморфозы приводят к образованию крупных систематических единиц — классов, типов. Например, выход на сушу растений сопровождался появлением механических, проводящих, покровных тканей. Появление семенных растений, опыление в воздушной среде, появление цветка и плода — яркие примеры ароморфозов в растительном мире. В животном мире появление классов позвоночных животных сопровождалось ароморфозами в кровеносной, дыхательной, выделительной и других системах. Например, голая кожа земноводных

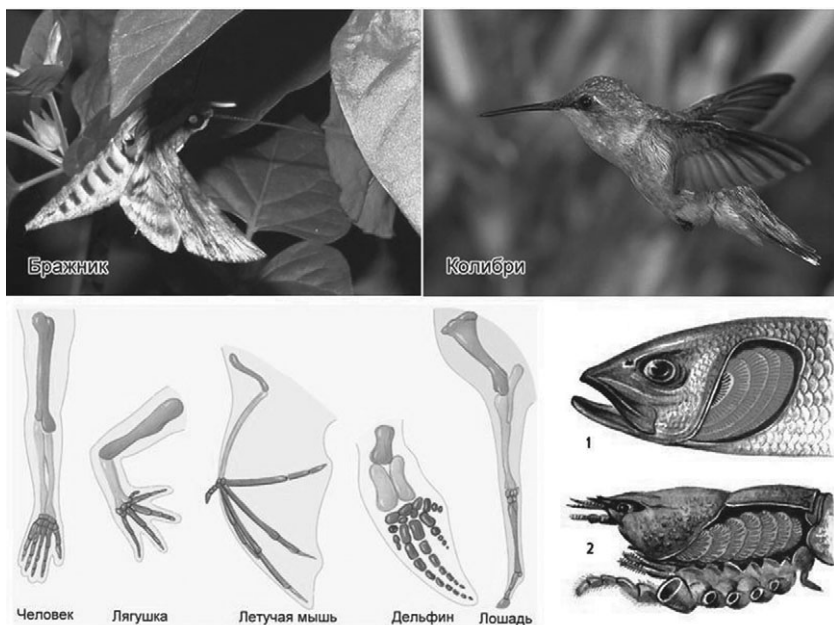


Рис. 124. Гомологичные и аналогичные органы:

Аналогичные органы — крылья бражника и крылья колибри, жабры рака и рыбы. Гомологичные органы — передние конечности позвоночных животных

сменилась на чешуйчатый покров пресмыкающихся, у птиц чешуя сменилась на перьевой покров, у млекопитающих — на волосяной покров. Двухкамерное сердце рыб заменилось трехкамерным у земноводных, у пресмыкающихся в желудочке появляется неполная перегородка, полностью четырехкамерным сердце стало у птиц и млекопитающих. Внутреннее оплодотворение и откладывание яиц позволили пресмыкающимся и птицам освоить сушу. Внутриутробное развитие привело к появлению млекопитающих. Идиоадаптации, напротив, не приводят к повышению общего уровня организации, это такие морфофизиологические изменения, которые приспособливают организм к конкретным условиям обитания.

Идиоадаптации приводят к появлению мелких систематических единиц — родов, семейств, отрядов. Рыбы приспособились к жизни в различных условиях и имеют различную форму тела и окраску, древние земноводные приспособились к различным условиям жизни на Земле и в результате идиоадаптаций дали хвостатых, бесхвостых и безногих земноводных.

Иголки у ежа, клюв у утки или дятла, длинная шея и длинные ноги цапли — все это примеры идиоадаптаций. Ароморфозы позволяют освоить новые среды обитания, затем эволюция идет за счет идиоадаптаций (рис. 125). Дегенерация — третий путь, с помощью которого достигается биологический прогресс. При этом организмы приспособляются к более простому образу жизни, в результате происходит упрощение организации. Например, переход к сидячему образу жизни у личиночнохордовых привел к редукции хорды и нервной трубки у взрослой асцидии. Паразитический образ жизни ленточных червей привел к полной утрате пищеварительного тракта. Рак саккулина, паразитирующий на крабе, имеет форму мешка, расположенного под брюшком краба, корневидные отростки которого пронизывают все тело краба. Таким образом, к биологическому прогрессу приводят все три пути эволюции: ароморфозы, идиоадаптации и дегенерации.



Рис. 125. Соотношение между ароморфозами, идиоадаптациями и дегенерациями

4.5. Доказательства эволюции. СТЭ

Доказательства эволюции. Доказательства эволюции базируются на данных различных наук: молекулярной биологии, эмбриологии, анатомии, физиологии, палеонтологии, биогеографии. Данные молекулярной биологии, вероятно, одни из наиболее убедительных. Универсальность генетического кода и единство аминокислотного состава белков свидетельствуют о происхождении всех живых организмов Земли от единого предка. В 2003 г. был закончен проект «Геном человека» (самый дорогой проект, 6 млрд. долларов), была опубликована полная последовательность нуклеотидов в геноме человека. В настоящее время прочитаны геномы многих других организмов. Чем ближе родство, тем меньше отличий в строении ДНК. ДНК человека и шимпанзе, например, отличается в среднем 1 нуклеотидом из 100, ДНК двух людей — 1 нуклеотидом из 1000. Была проведена гибридизация гомологичных цепей нуклеотидов ДНК человека и шимпанзе. Для этого были разделены двойные цепи ДНК человека и шимпанзе, и затем одиночные цепи ДНК человека соединили с цепями нуклеотидов шимпанзе. Между комплементарными нуклеотидами восстановились химические связи, и оказалось, что ДНК человека и шимпанзе сходны в среднем на 98%. Интересен тот факт, что геном человека имеет всего лишь 1% генов, уникальных для человека. У нас чуть меньше половины генов, которые сходны с таковыми у червячка, обитающего в почве. По составу генов мы имеем 60-процентное сходство со знаменитой плодовой мушкой дрозофилой и 90-процентное с мышью! Если сходны ДНК, следовательно, у близкородственных групп организмов и белки сходны по аминокислотному составу. Например, гемоглобин человека и шимпанзе идентичен по аминокислотному составу, а между гемоглобином человека и гориллы отличия в двух аминокислотах. Сравнение аминокислотной последовательности в рибосомальных белках и нуклеотидной последовательности в рибосомальных РНК (как одних из наиболее консервативных) подтверждает классификацию всех основных групп живых организмов.

Сравнительная эмбриология приводит убедительные доказательства в пользу эволюции. Карл Бэр сформулировал закон зародышевого сходства: «Чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами» (рис.126). Еще Ч. Дарвин обратил внимание на связь между индивидуаль-

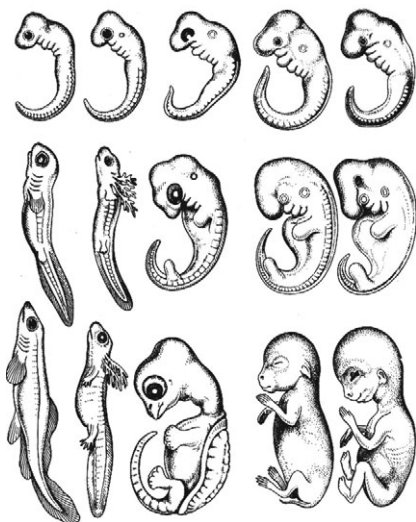


Рис. 126. Эмбрионы рыбы, саламандры, черепахи, крысы и человека сходны на ранних стадиях

ным развитием — онтогенезом и историческим развитием вида — филогенезом. Немецкие ученые Э. Геккель и Ф. Мюллер сформулировали биогенетический закон, закон рекапитуляции: «Онтогенез — есть краткое и быстрое повторение филогенеза». Например, зародыши млекопитающих на ранних стадиях развития имеют длинный хвост и жаберные щели и похожи на зародыш рыбы, затем на зародыш земноводного, затем — пресмыкающегося, имеют клоаку. Рекапитуляция признаков объясняется тем, что на разных стадиях включаются сохранившиеся гены далеких предков — рыбы, земноводного, пресмыкающегося, обезьяны.

Головастик лягушки имеет рыбообразную форму тела, боковую линию, двухкамерное сердце и один круг кровообращения. Он как бы повторяет признаки рыб, далеких предков земноводных. Сравнительная анатомия показывает, что план строения позвоночных животных одинаков у различных классов. Например, в скелете земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих различают четыре отдела: скелет головы, туловища, конечностей и поясов конечностей. Отделы состоят из одинаковых костей, различия в строении появляются в результате приспособлений к конкретным условиям среды. Сходный план строения имеют и остальные системы органов, и отдельные органы. Для всех птиц, например, характерна правая дуга аорты, а для млекопитающих — левая. В пользу эволюции свидетельствуют рудименты — органы, утратившие свои функции и находящиеся на грани исчезновения (волосной покров на конечностях и туловище у человека, копчик — рудимент хвоста, состоящий из 3—4 позвонков, остатки тазового пояса у кита). К сравнительно анатомическим доказательствам относятся и атавизмы — случаи возврата к признакам предков (у человека — случаи рождения детей с хвостом, с дополнительными парами сосков). Физиологическими доказательствами служат сходства различных физиологических процессов у животных близких систематических групп: сходство в физиологии кровеносной, дыхательной, выделительной, пищеварительной, половой систем органов. Например, беременность человека и человекообразных обезьян продолжается около девяти месяцев и протекает сходно.

Классические доказательства предоставляет сравнительная палеонтология, изучающая ископаемые организмы, жившие в прошлые эпохи. История развития живых организмов на Земле сохранилась в виде ископаемых остатков. Прямым доказательством эволюции является ярусность расположения остатков живых организмов: чем более древний слой изучается, тем более примитивные формы жизни в нем находятся, в верхних слоях находят остатки более поздних форм жизни. Обнаружены ископаемые переходные формы, позволяющие с уверенностью говорить о происхождении той или иной группы организмов. Например, псилофиты — переходная форма от водорослей к высшим наземным растениям, семенные папоротники доказывают образование голосеменных растений от папоротникообразных. В царстве животных наиболее известны находки археоптерикса, первоптицы размером с голубя, но имеющей многие признаки пресмыкающихся: зубы на челюстях; по три пальца с когтями, выступающие из крыльев; хвост, состоящий из большого количества позвонков с расположенными на нем перьями; наличие брюшных ребер. Ископаемые стегоцефалы имеют

признаки рыб и земноводных, котилозавры — признаки земноводных и пресмыкающихся, зверозубый ящер — признаки пресмыкающихся и млекопитающих. Палеонтологи по ископаемым остаткам сумели восстановить эволюцию многих групп животных — составлены филогенетические ряды лошади, хоботных, верблюдов. Предок современной лошади появился около 60 млн. лет назад в Северной Америке, держался на опушках лесов. Он был размером с лисицу, передние ноги имели 4 пальца, задние — 3. В связи с появлением открытых пространств эволюция привела к появлению лошади.

Интересные факты приводит и биогеография, наука о распространении растительного и животного мира. Еще Альфред Уоллес разделил поверхность Земли на шесть биогеографических областей: Палеоарктическую (Европа, Северная Африка, Северная и Средняя Азия, Япония); Неоарктическую (Северная Америка); Эфиопскую (Африка к югу от Сахары); Индо-Малайскую (Южная Азия и Малайский архипелаг); Неотропическую (Центральная и Южная Америка) и Австралийскую. Фауна и флора Палеоарктической и Неоарктической областей сходны, хотя и между ними находится Берингов пролив.

Сходство объясняется тем, что в недалеком прошлом существовал сухопутный мост — Берингов перешеек. Эти две области объединены в Голарктическую область (рис. 127). Различия в растительном и животном мире между Неоарктической и Неотропической областями объясняются тем, что Панамский перешеек появился недавно. Только немногие виды сумели проникнуть в Северную Америку (броненосец, опоссум) и из Северной Америки в Южную. Австралия отделилась от остальных материков более 100 млн. лет назад, тогда еще не было плацентарных животных, и изоляция сохранила примитивных яйцекладу-

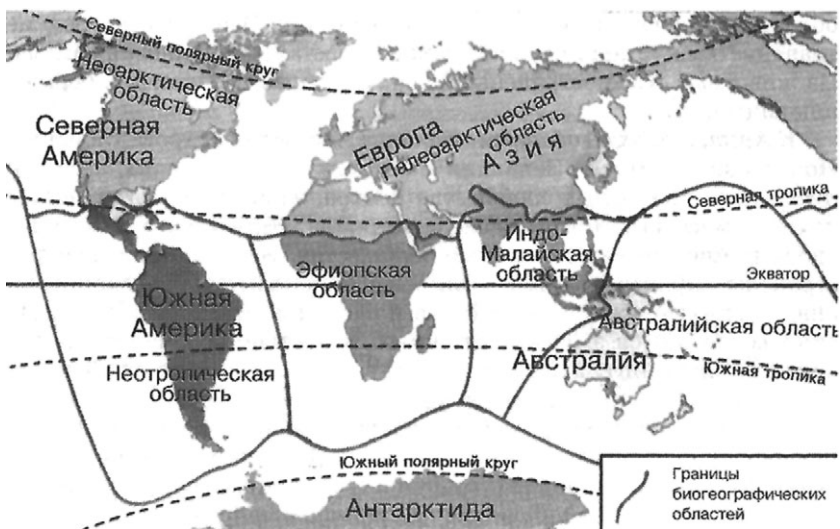


Рис. 127. Биогеографические области А. Уоллеса

щих и сумчатых млекопитающих. Фауны и флоры различных областей отличаются потому, что виды сформировались в определенном центре происхождения и расселялись до тех пор, пока не встречали какой-то естественной преграды.

Основные положения СТЭ. Синтетическая теория в ее нынешнем виде образовалась в результате переосмысления ряда положений классического дарвинизма с позиций генетики начала XX века. Генетические идеи проникли в систематику, палеонтологию, эмбриологию, биогеографию. Авторы синтетической теории были практически единодушны в трактовке следующих основных положений:

1. Материалом для эволюции служат, как правило, мелкие дискретные изменения наследственности — мутации.

2. Мутационный процесс, волны численности — факторы-поставщики материала для отбора — носят случайный и ненаправленный характер.

3. Единственный направляющий фактор эволюции — естественный отбор, основанный на сохранении и накоплении случайных и мелких мутаций.

4. Наименьшая эволюционная единица — популяция, а не особь, отсюда особое внимание к изучению популяции как элементарной структурной единицы вида.

5. Эволюция носит дивергентный характер, т.е. один таксон может стать предком нескольких дочерних таксонов, но каждый вид имеет единственный предковый вид, единственную предковую популяцию.

6. Эволюция носит постепенный и длительный характер. Видообразование как этап эволюционного процесса представляет собой последовательную смену одной временной популяции чередой последующих временных популяций.

7. Вид состоит из множества соподчиненных морфологически, биохимически, экологически, генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц — подвидов и популяций. Однако известно немало видов с ограниченными ареалами, в пределах которых не удается расчленить вид на самостоятельные подвиды, а реликтовые виды могут состоять из единственной популяции. Судьба таких видов, как правило, недолговечна.

8. Обмен аллелями, «поток генов» возможны лишь внутри вида. Если мутация имеет положительную селективную ценность на территории ареала вида, то она может распространиться по всем его популяциям и подвидам. Отсюда определение вида как генетически целостной и замкнутой системы.

9. Поскольку основной критерий вида — его репродуктивная изоляция, то этот критерий не применим к формам без полового процесса (огромному множеству прокариот, низшим эукариотам).

10. Макроэволюция, или эволюция на уровне выше вида, идет лишь путем микроэволюции. Не существует закономерностей макроэволюции, отличных от микроэволюционных.

11. Исходя из всех упомянутых положений ясно, что эволюция непредсказуема, имеет ненаправленный к некоей конечной цели характер. Иначе говоря, эволюция не носит финалистический характер.

4.6. Возникновение жизни на Земле

Теории возникновения жизни на Земле. Как возникла жизнь на Земле? Все теории возникновения жизни вообще и в частности на Земле можно разделить на две группы: одни утверждают, что живые организмы созданы высшей силой, другие — что жизнь появилась естественным путем. Креационисты верят в то, что жизнь создана высшей силой, Творцом; сторонники теории самозарождения (витализма) утверждали, что возможно самозарождение живых организмов. Теория панспермии предполагает, что жизнь на Землю попала из космоса, споры микроорганизмов распространяются в космическом пространстве и могли попасть на древнюю Землю. Теория биохимической эволюции показывает возможный путь зарождения жизни на Земле естественным путем, когда химическая эволюция создает предпосылки для появления живых организмов при наличии определенных условий.

Креационизм. Процесс Божественного сотворения мира мыслится как недоступный для исследования. Наука занимается только теми явлениями, которые поддаются наблюдению и экспериментальному исследованию. Следовательно, с научной точки зрения гипотезу Божественного возникновения живого нельзя ни доказать, ни опровергнуть. Мы и не будем этим заниматься.

Теория самозарождения. Теория абиогенеза (живое из неживого) продержалась много столетий. В начале XIII столетия люди, например, верили в то, что из плодов некоторых деревьев появляются ягнята. Даже философы древней Греции (Аристотель и другие) утверждали, что лягушки рождаются из ила, черви и насекомые — заводятся сами собой в почве. Ученые того времени предлагали рецепты, с помощью которых можно было получить животных или даже маленьких человечков. Алхимик Ван Гельмонт (17 век) предлагал простой рецепт зарождения мышей: «Положи в горшок зерна, заткни его грязной рубашкой и жди. Через двадцать один день из испарений зерна и грязной рубашки зародятся мыши». Парацельс написал рецепт, с помощью которого можно было изготовить маленького человечка — гомункулуса. Зарождение происходит с помощью *vis vitalis* — жизненной силы, которая заселяет питательные вещества. 1668 год, Франческо Реди взял четыре горшка с широким горлом, поместил в один из них мертвую змею, в другой — немного рыбы, в третий — угрей, в четвертый — кусок телятины, плотно закрыл. Затем поместил то же самое в четыре других горшка, оставив их открытыми. Вскоре в открытых сосудах появились личинки мух, и можно было видеть, как мухи свободно залетают в сосуды и вылетают из них. В закрытых же горшках личинок мух не оказалось. Реди делает вывод: «Мухи не рождаются из гниющего мяса. Личинки не заводятся сами собой в гниющем мясе. Они выводятся из яиц, отложенных туда мухами». Это был блестящий эксперимент. Реди доказал невозможность самозарождения мух. Его данные подтверждали мысль о том, что «жизнь может возникнуть только из предшествующей жизни».

Антони Ван Левенгук открыл мир микроорганизмов. Стоило положить клочок сена в воду, как уже через несколько дней в настое было огромное количество инфузорий и еще более мелких существ. Откуда они взялись? Они произошли из неживого, они самозародились — утверждали сторонники абио-

генеза. Но с ними не согласился итальянский аббат, знаменитый ученый, математик и натуралист Ладзаро Спалланцани. «Стоит только запаять бутылочки и прокипятить настой в течение часа — и там не появится ни одного микроба, сколько бы времени настой ни простоял. И у микробов должны быть родители!» Но сторонники теории самозарождения (абиогенеза) считали, что длительное кипячение убивает жизненную силу, которая вновь может попасть в сосуд только с воздухом. Парижская Академия наук назначила премию за решение этого вопроса, и в 1862 году Луи Пастер сумел доказать, что самозарождения микроорганизмов не происходит. Для этого он использовал колбу с длинным изогнутым горлом и кипятил настой при температуре 120 градусов. При этом погибали микробы и их споры, при остывании воздух проходил в колбу, а вместе с ним и микроорганизмы, но они оседали на стенках изогнутого горла колбы и в настое не попадали. Так было окончательно доказано, что самозарождение живых организмов невозможно, все живое происходит от живого. Но в этом случае как же появились живые организмы на Земле? Или они созданы «высшей силой», или занесены из космического пространства.

Теория панспермии. Согласно этой теории, живые организмы попали на Землю из космоса. В самом деле, космическое тело, попав в мировой океан, могло занести споры микроорганизмов на нашу планету. Есть ряд сообщений о том, что в метеоритах найдены примитивные формы жизни, но эти сообщения на сегодняшний день не кажутся ученым достоверными. И, самое главное, эта гипотеза не дает ответ на главный вопрос — как же все-таки появилась жизнь?

Теория биохимической эволюции. Для ответа на этот вопрос очень продуктивной оказалась гипотеза биохимической эволюции А. И. Опарина — Д. Холдейна — Д. Бернала. Возраст Земли составляет 5—7 млрд. лет. Все планеты проходят стадию раскаленного тела, температура на поверхности Земли в это время была более 4000°C. Когда температура снизилась и стала меньше 100°C, вода, находившаяся в первичной атмосфере Земли образовала мировой океан. В первичной атмосфере не было кислорода, атмосфера была «восстановительной». В ней были пары воды, аммиак, сероводород, метан, двуокись углерода, водород. В 1924 году А. И. Опарин предположил, что появлению живых организмов предшествует абиогенное образование в атмосфере и океане органических соединений за счет энергии мощных грозных разрядов. Накопление органических веществ в первичном океане стало предпосылкой для появления пробионтов — первых живых организмов Земли. Решающую роль в образовании пробионтов А. И. Опарин отводил белкам, которые гидратируются, сливаются в капли и образуют коацерваты — коллоидные сгустки органических веществ. Коацерваты способны накапливать различные соединения, в том числе и катализаторы, между ними происходил естественный отбор, наиболее устойчивые сохранялись. Д. Холдейн в образовании пробионтов решающую роль отводил нуклеиновым кислотам.

На первом этапе возникновения жизни на Земле, по А. И. Опарину, происходило абиогенное образование в атмосфере и океане органических мономеров за счет энергии мощных грозных разрядов, жесткого ультрафиолетового и радиоактивного излучения. Стэнли Миллер и Сидни Фокс сконструировали

аппарат, в котором содержались газы первичной атмосферы. Через эту смесь они пропускали электрические разряды. Через неделю в ловушке обнаружили аминокислоты, азотистые основания, рибозу, мочевины, молочную кислоту (рис. 128). Отечественные ученые А. Г. Пасынский и Т. Е. Павловская получили сходные результаты с помощью энергии ультрафиолетовых лучей.

Таким образом, экспериментально был доказан абиогенный синтез всех важнейших биологических мономеров: аминокислот, азотистых оснований, сахаров, жирных кислот, который происходил на первом этапе зарождения жизни на Земле. Вторым этапом был синтез биополимеров. Американские ученые С. Фокс и К. Дозе доказали возможность образования полипептидов в условиях древней Земли. Экспериментально были получены рибонуклеотиды и олигорибонуклеотиды. Происходит образование коацерватов, молекулы органических веществ гидратируются, взаимодействуя с молекулами воды, слипаются вместе, захватывают различные вещества, в них накапливаются катализаторы, придающие им определенную устойчивость. Происходит «естественный отбор» на уровне коацерватов. Но это еще не живые организмы, отсутствует важнейшее свойство, характерное для живых организмов, — воспроизведение себе подобных. На третьем этапе появляется самовоспроизведение РНК на основе матричного синтеза, образуются пробионты. Американский биохимик Т. Чек открывает рибозимы — молекулы РНК, обладающие каталитической активностью. Доказана возможность самокопирования молекул РНК. Миллионы лет шла эволюция на уровне молекул РНК, молекулы РНК, которые придают устойчивость коацерватам и способны к самокопированию, — размножаются, за счет мутационного процесса происходит их изменение, и естественный отбор сохраняет наиболее удачные полирибонуклеотиды. Затем происходит взаимодействие РНК с определенными аминокислотами, появляются РНК, кодирующие полезные для себя полипептиды, так появился белковый синтез, контролируемый РНК. За счет соединения РНК, кодирующих различные полипептиды, происходит образование крупных РНК, состоящих из не-

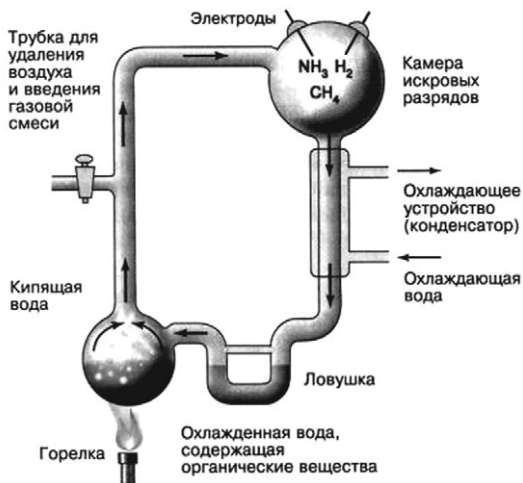


Рис. 128. Установка С. Миллера, с помощью которой был осуществлен абиогенный синтез органических веществ:

1 — газовая камера; 2 — водяное охлаждение; 3 — ловушка; 4 — кипящая вода

скольких генов. Так появились пробионты — первые организмы с матричным типом наследственности.

В дальнейшем преимущества получают ДНК: их двухцепочечное строение обеспечивает хранение, более точную репликацию и репарацию. Появляются пробионты, имеющие наружную мембрану и способные к саморегуляции и самовоспроизведению. Это привело к появлению первых клеток. Гипотеза Опарина-Холдейна была принята и развивалась многими учеными. В 1947 г. английский ученый Джон Бернал сформулировал гипотезу биопоза. Он выделил три основных этапа формирования жизни: абиогенное возникновение органических мономеров (этап химической эволюции), формирование биополимеров и пробионтов с матричным типом наследственности (этап предбиологической эволюции), возникновение и эволюция клеточных форм живых организмов (этап биологической эволюции).

Эволюция клеточных форм жизни. Теория симбиогенеза. Первые клеточные организмы, появившиеся 3,0–3,5 млрд. лет назад, жили в бескислородных условиях, были анаэробными гетеротрофами. Они использовали органические вещества абиогенного происхождения в качестве питательных веществ, энергию получали за счет бескислородного окисления и брожения. До настоящего времени сохранился анаэробный путь использования глюкозы — гликолиз, завершающийся образованием молочной кислоты и образованием на моль глюкозы двух моль АТФ. Замечательным событием в эволюции живого стало появление процесса фотосинтеза, когда для синтеза органических веществ стала использоваться энергия солнечного света. Появление автотрофного питания (фотоавтотрофного и хемоавтотрофного) привело к образованию органического вещества из неорганического. Исчезает зависимость от органического вещества абиогенного происхождения. Фотосинтез синезеленых сопровождался накоплением кислорода в атмосфере и образованием озонового экрана. Кислород в атмосфере остановил процесс абиогенного синтеза органических соединений, но привел к появлению энергетически более выгодного процесса — дыхания. Появляются аэробные бактерии, у которых продукты гликолиза подвергаются дальнейшему окислению с помощью кислорода до углекислого газа и воды. И если при гликолизе образуется 2 моль АТФ на моль глюкозы, то при дальнейшем окислении продуктов гликолиза образуется еще 36 моль АТФ.

Важным этапом в эволюции клетки стало обособление ядра, отделение генетического аппарата клетки от реакций обмена веществ. Симбиоз большой анаэробной клетки (вероятно, относящейся к архебактериям и сохранившей ферменты гликолитического окисления) с аэробными бактериями оказался взаимовыгодным, причем бактерии со временем утратили самостоятельность и превратились в митохондрии. Потеря самостоятельности связана с утратой части генов, которые перешли в хромосомный аппарат клетки-хозяина. Но все же митохондрии сохранили собственный белоксинтезирующий аппарат и способность к размножению. Различные способы гетеротрофного питания привели к формированию царства Грибов и царства Животных. Симбиоз с цианобактериями привел к появлению хлоропластов. Хлоропласты также утратили часть генов и являются полуавтономными органоидами, способными к самовоспро-

изведению. Их появление привело к развитию по пути с автотрофным типом обмена веществ и обособлению части организмов в царство Растений. В пользу симбиотического происхождения митохондрий и хлоропластов говорят многие факты. Во-первых, их генетический материал представлен одной кольцевой молекулой ДНК (как и у прокариот), во-вторых, их рибосомы по массе, по строению рРНК и рибосомальных белков близки к таковым у аэробных бактерий и сине-зеленых. В-третьих, они размножаются, как прокариоты, и, наконец, механизмы белкового синтеза в митохондриях и бактериях чувствительны к одним антибиотикам (стрептомицину), а циклогексимид блокирует синтез белка в цитоплазме. Кроме того, известен один вид амёб, которые не имеют митохондрий и живут в симбиозе с аэробными бактериями, а в клетках некоторых растений обнаружены цианобактерии (сине-зеленые), сходные по строению с хлоропластами. Дальнейшая эволюция привела к обособлению и сохранению трех надцарств: Архебактерий, Эубактерий и Эукариот.

4.7. Архей – палеозой

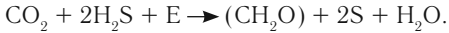
Архейская эра. Архей – древнейшая жизнь. Продолжалась около 900 млн. лет, от 3,5 до 2,5 млрд. лет (рис. 129). Остатков органической жизни немного. Горные породы архея содержат много графита, считается, что графит образовался из остатков живых организмов. Обнаружены строматолиты – конусообразные известковые образования биогенного происхождения. Живые организмы архея были представлены сначала анаэробными прокариотами, которые использовали в качестве источника энергии готовые органические соединения, синтезированные абиогенно. С увеличением численности гетеротрофных прокариотических клеток запас органических соединений в первичном океане истощался. В этих условиях значительное преимущество при отборе получали организмы, способные к автотрофности, т. е. к синтезу органических веществ из неорганических за счет реакций окисления и восстановления.

Важным ароморфозом было появление хемотротрофных бактерий,

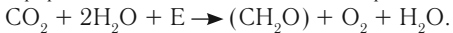


Рис. 129. Эры и периоды в развитии жизни на Земле

окисляющих соединения железа и серы, — железобактерии и серобактерии. Бактериальное происхождение имеют многие запасы серы, железа, меди, никеля, кобальта. Следующим ароморфозом было появление процесса фотосинтеза, фотоавтотрофных бактерий. Сначала появились зеленые и пурпурные серобактерии с фотосистемой-1, которые из углекислого газа и сероводорода за счет энергии света образовывали органику с выделением серы:



Позже появляются синезеленые (цианобактерии). Фотосинтез синезеленых — важнейший ароморфоз архейской эры. Благодаря их жизнедеятельности атмосфера начинает обогащаться кислородом:



Но дыхание появится в протерозое, когда количество кислорода достигнет точки Пастера — 1% от современного уровня.

Протерозойская эра. Протерозой — эра первичной жизни. Продолжительность от 2,5 млрд. лет до 570 млн. лет, то есть около 2 млрд. лет. Поверхность планеты представляла собой голую пустыню, жизнь развивалась в основном в морях. Для этой самой продолжительной эры характерно образование крупнейших залежей железных руд, образованных за счет деятельности бактерий. В протерозойскую эру произошли основополагающие ароморфозы: около 2 млрд. лет назад содержание O_2 достигло точки Пастера — около 1% от его содержания в современной атмосфере. Такое количество было достаточным для устойчивого существования аэробных бактерий. Важнейшим ароморфозом было появление дыхания — процесса, при котором разрушение органических молекул производится в 19 раз более эффективно, чем брожение. 2—1,8 млрд. лет назад появляются первые эукариоты, господство прокариот сменяется расцветом эукариотических организмов. Затем симбиоз с бактериями окислителями и цианобактериями привел к появлению растений, животных и грибов. Появились многоклеточные организмы — созданы предпосылки для специализации клеток, увеличения размеров и усложнения организмов. Возникло половое размножение (комбинативная изменчивость), при котором слияние генетического материала разных особей поставило материал для естественного отбора. Важнейшим ароморфозом стало образование двусторонней симметрии у активно передвигающихся организмов.

В эту эру образуются все отделы водорослей, слоевище у многих становится пластинчатым. Для животных того времени характерно отсутствие скелетных образований, конец протерозоя иногда называют «веком медуз». Появляются кольчатые черви, от них произошли моллюски и членистоногие. К концу протерозоя количество кислорода в атмосфере достигло 5—6% от современного уровня, появились все типы животных, кроме вторичноротых — иглокожих и хордовых.

Палеозойская эра. Палеозой — эра древней жизни, продолжительность которой от 570 до 230 млн. лет. В эту эру в растительном и животном мире происходят значительные ароморфозы, связанные как с жизнью в воде, так и с освоением суши. Подразделяется на шесть периодов: кембрий, ордовик, силурий, девон, карбон, пермь. Растения кембрия и ордовика населяют моря, представ-

лены всеми отделами водорослей. В силурийском периоде (440 млн. лет назад) в зоне приливов и отливов от зеленых водорослей появляются первые наземные высшие растения — псилофиты (голые растения). Появление покровных, механических, проводящих тканей были теми ароморфозами, которые помогли выйти растениям в воздушную среду. У псилофитов еще отсутствуют корни, воду и минеральные соли они поглощают с помощью ризоидов. Чешуйки на стебле псилофитов увеличивали поверхность фотосинтеза.

В девоне появляются папоротникообразные — травянистые и древовидные хвощи, плауны, папоротники. Появление корней и листьев обеспечивало достаточное воздушное и минеральное питание разнообразным папоротникообразным. Размножаются папоротникообразные одноклеточными спорами, во влажных местах из них развиваются заростки, формирующие половые клетки. Для оплодотворения нужна вода, из зиготы развивается взрослое растение. В карбоне устанавливается теплый и влажный тропический климат. Папоротникообразные достигают гигантских размеров — до 40 м в высоту. Каменноугольные леса впоследствии привели к образованию огромных залежей каменного угля. Вместе с тем в карбоне происходят три важнейших ароморфоза, в результате которых появились высшие семенные растения. Во-первых, гаметофиты развиваются на спорофите; во-вторых, появляется опыление с помощью ветра, когда пыльца с мужскими половыми клетками по воздуху попадает на органы растений, содержащие женские половые клетки, вода для оплодотворения больше не нужна; в-третьих, после оплодотворения образуются семена. Такими растениями были семенные папоротники. Семенные папоротники дали начало развитию голосеменных растений. В пермском периоде климат стал засушливым и более холодным. Тропические леса остаются у экватора, на остальной территории распространяются голосеменные.

Для животных кембрийского периода характерно разнообразие трилобитов — древнейших членистоногих. В ордовикском периоде появляются первые хордовые животные, имеющие внутренний скелет, отдаленными потомками которых являются ланцетники. В силурийских морях появляются иглокожие и бесчелюстные панцирные «рыбы», которые только внешне напоминали настоящих рыб и не имели челюстей. Захват и удержание крупной добычи с помощью такого рта был невозможен. Потомки — круглоротые (миноги и миксины). На сушу выходят первые членистоногие — скорпионы и пауки. В девоне на суше от многоножек произошли бескрылые насекомые, в морях уже плавали настоящие рыбы — хрящевые (акулы) и рыбы с костным скелетом. В результате мутаций и отбора третья пара жаберных дуг у них превратилась в челюсти, с помощью которых можно было питаться крупной добычей. Наиболее интересными среди костистых рыб были пресноводные кистеперые рипидистии, которые имели наряду с жабрами легкие. Теплая вода и обилие растительности пресных водоемов служили предпосылками для развития дополнительных органов дыхания, глоточные карманы двоякодышащих и кистеперых постепенно превращаются в легкие. Пресноводные кистеперые рыбы к тому же имели мощные парные конечности и были лучше приспособлены к жизни в прибрежном мелководье, от них и произошли стегоцефалы (панцирноголовые земноводные).

В карбоне на суше появляются крылатые насекомые, некоторые стрекозы в размахе крыльев имели до 70 см. Обилие членистоногих на суше вызвало появление большого количества различных форм древних земноводных (до 6 м в длину). Дальнейшее освоение суши привело к появлению первых пресмыкающихся (котилозавров) и сопровождалось рядом ароморфозов: увеличивалась поверхность легких, сухая чешуйчатая кожа защищала от испарения, внутреннее оплодотворение и откладывание крупных яиц позволило эмбрионам развиваться на суше. В пермском периоде изменение климата сопровождалось исчезновением стегоцефалов и расселением пресмыкающихся.

4.8. Мезозой — кайнозой

Мезозойская эра. Мезозой — эра средней жизни, началась 230 млн. лет назад, закончилась 67 млн. лет назад. Делится на три периода: триас, юра и мел. 200 млн. лет назад, в конце триаса — начале юры единый суперматерик Пангея раскололся на два сверхматерика: северный — Лавразию и южный — Гондвану. В юрском и меловом периоде Гондвана разошлась на Южную Америку, Африку, Австралию, Антарктиду (рис. 130). Отсюда удивительное сходство фауны и флоры для всех гондванских материков. Австралия, отделившаяся от Гондваны, «увезла» вместе с собой яйцекладущих и сумчатых млекопитающих, древовидные папоротники и других представителей мезозойской фауны и флоры.

Растительность первых двух периодов мезозойской эры была представлена голосеменными и папоротникообразными, причем продолжалось вымирание древовидных папоротникообразных. В начале мелового периода (130 млн. лет назад) появляются первые покрытосеменные. Появление цветка и плода — крупные ароморфозы, которые привели к появлению покрытосеменных. С помощью цветка облегчался процесс опыления, лучше сохранялись семязачатки, расположенные внутри завязи пестика. Стенки околоплодника защищали семена и способствовали их распространению. В животном мире мезозойской эры наибольшего распространения достигают пресмыкающиеся. В триасе пресмыкающиеся вторично возвращаются в воду, на мелководье обитают плезиозавры, далеко от берега охотятся ихтиозавры, напоминающие современных дельфинов.

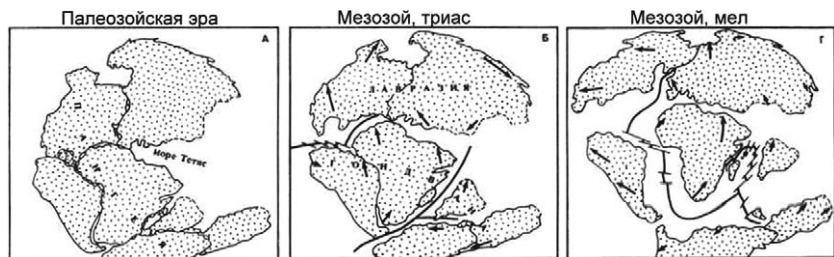


Рис. 130. Расхождение материков в мезозое

Появляются первые яйцекладущие млекопитающие, в отличие от пресмыкающихся высокая интенсивность обмена веществ позволяет им поддерживать постоянную температуру тела. В этом же периоде появляются и первоптицы. Наиболее известен археоптерикс (размером с голубя), который сохраняет многие признаки пресмыкающихся — его челюсти имеют зубы, из крыла выступают три пальца, хвост состоит из большого числа позвонков. К появлению птиц привели: перьевой покров, четырехкамерное сердце, губчатые легкие привели к высокой интенсивности обмена веществ, теплокровности. Передние конечности — крылья — обеспечили полет, насиживание яиц и выкармливание птенцов — сохранение потомства.

В юрском периоде некоторые растительноядные пресмыкающиеся достигают гигантских размеров — 30 и более метров и массы 50 т, появились и очень крупные хищные динозавры — тиранозавры, длина тела которых достигала 12 и более метров. Некоторые пресмыкающиеся осваивают воздушное пространство — появляются летающие ящеры (птерозавры), некоторые из которых достигали 7 метров в размахе крыльев (птеранодоны). Появляются сумчатые и плацентарные млекопитающие. Волосяной покров, внутриутробное развитие, четырехкамерное сердце, альвеолярные легкие привели к высокой интенсивности обмена веществ и к теплокровности, внутриутробное развитие и выкармливание детенышей молоком — к сохранению потомства. Эти ароморфозы в конечном счете приведут к господству млекопитающих, но в мезозое млекопитающие пока очень небольших размеров и им трудно конкурировать с пресмыкающимися. В начале мелового периода сохраняется господство пресмыкающихся на суше, в воде и в воздухе, некоторые растительноядные пресмыкающиеся достигают массы 50 т, продолжается параллельная эволюция цветковых растений и насекомых-опылителей. В конце мелового периода климат становится холодным, засушливым. Сокращается площадь, занятая растительностью, вымирают гигантские растительноядные, затем и хищные динозавры. В конце мезозойской эры (70 млн. лет назад) от животных отряда насекомоядные, которые стали вести древесный образ жизни, появились предковые формы приматов.

Кайнозойская эра. Кайнозой — эра новой жизни. Продолжается 67 млн. лет и делится на два неравных по времени периода — третичный и четвертичный. В третичном периоде различают палеоген, продолжительностью 40 млн. лет, и неоген — 25 млн. лет. Четвертичный — антропоген, продолжается 2 млн. лет. Вымирание динозавров связывают чаще всего с падением астероида. Гипотеза основана на соответствии времени образования кратера диаметром 180 км на полуострове Юкатан в Мексике, который является следом от падения астероида размером порядка 10 км, и временем вымирания большинства из исчезнувших видов динозавров. Падение астероида произошло около 65 млн. лет назад. В палеогене на большей части Земли вновь установился теплый тропический климат, очень быстро идет эволюция цветковых растений, они приспособляются к жизни в различных условиях, увеличивается их видовое разнообразие. Уже в палеогене появились все современные отряды млекопитающих и птиц. В морях распространяются китообразные. Большинство ученых считают предками китообразных древних копытных. Ластоногие произошли от животных отряда хищные.

В неогене в Африке огромные территории тропических лесов заменяются открытыми пространствами, распространяются однодольные растения. В результате остепнения часть приматов вынуждена была спуститься на землю и приспособиться к жизни на открытых пространствах. Это были предковые формы людей — гоминиды, прямоходящие приматы. Около 5 млн. лет назад уже существовали австралопитеки — прямоходящие «южные обезьяны». Около 3—2 млн. лет назад среди австралопитеков появился вид «Человек умелый», который уже умел изготавливать примитивные каменные орудия труда из грубо обработанной речной гальки. Объем мозга человека умелого около 650 см³. В конце неогена от человека умелого появляются гоминиды с объемом мозга около 1000 см³, появился вид «Человек прямоходящий». В четвертичном периоде, антропогене, который продолжается около 2 млн. лет, Евразия и Северная Америка четыре раза подвергались оледенениям. Холодный климат привел к уменьшению уровня мирового океана на 60—90 м, образовывались и спускались к югу ледники, толщина льда которых достигала десятков метров, вода испарялась, а таять не успевала. Образовались сухопутные мосты между Азией и Северной Америкой, между Европой и Британскими островами. По этим сухопутным мостам происходили миграции животных с континента на континент. От различных популяций человека прямоходящего появился вид «Человек разумный» с двумя подвидами «Человек разумный разумный» и «Человек разумный неандертальский». Около 15 тыс. лет назад по Берингийскому мосту древние люди ушли из Азии в Северную Америку. В результате похолодания и появления человека, охотившегося на животных, исчезают многие крупные звери: саблезубые тигры, мамонты, шерстистые носороги. Рядом со стоянками древних людей обнаруживаются останки многих десятков мамонтов и других крупных животных. В связи с истреблением крупных животных 10—12 тыс. лет назад человек вынужден был от собирательства и охоты перейти к земледелию и скотоводству.

4.9. Предшественники человека

Систематическое положение. Определяя систематическое положение, К. Линней поместил человека в класс Млекопитающие, отряд Приматы. Происхождение человека от обезьян предположил Ж. Б. Ламарк, но его теория не была принята. Ч. Дарвин в книгах «Происхождение человека и половой отбор», «О выражении эмоций у человека и животных» на большом фактическом материале доказал, что человек принципиально не отличается от других видов позвоночных животных и имеет с человекообразными обезьянами общих предков. Появление и развитие человечества происходит под влиянием тех же движущих сил эволюции, и ведущую роль играет естественный отбор. Ч. Дарвин указал и на роль социальных факторов, позднее эта проблема была раскрыта Ф. Энгельсом в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека». Сравнительная анатомия, физиология, эмбриология, биохимия, палеонтология и другие науки позволяют определить систематическое положение и происхождение человека.

Систематическое положение человека следующее: тип Хордовые, подтип Позвоночные, класс Млекопитающие, подкласс Плацентарные, отряд Приматы, надсемейство Гоминоиды (человекоподобные), семейство Гоминиды (прямоходящие приматы, люди), род *Ното* (человек) с единственным видом *Ното sарiens* (человек разумный). Человек относится к типу Хордовые, так как в эмбриогенезе закладывается хорда и есть жаберные щели в области глотки; нервная система — в виде трубки, на спинной стороне. Человек относится к подтипу Позвоночные (Черепные), так как хорда заменяется позвоночником, сочлененным с черепом, имеются две пары конечностей, головной мозг состоит из 5 отделов, сердце развивается на брюшной стороне тела. Человек относится к классу Млекопитающие по следующим признакам, характерным для млекопитающих:

- * Высокий уровень развития ЦНС.
- * Высокий уровень обмена веществ и теплокровность.
- * Живорождение и выкармливание детенышей молоком.
- * Волосяной покров.
- * Кожа богата разнообразными железами — потовыми, сальными, молочными.
- * Зубы дифференцированы и находятся в альвеолах, две генерации — молочные и постоянные.
- * Семь шейных позвонков, первые два — атлант и эпистрофей.
- * Среднее ухо содержит три слуховые косточки — молоточек, наковальню и стремечко.
- * Конечности под телом, локтевой сустав направлен назад, коленный вперед.
- * Сердце четырехкамерное с левой дугой аорты, эритроциты безядерные.
- * Грудная и брюшная полости разделены диафрагмой.

Человек имеет все характерные признаки отряда Приматы, а с группой высших узконосых обезьян — семейством Понгид, или Человекообразных обезьян, его сближают: одна пара молочных желез; длинные пальцы с ногтями и папиллярный рисунок на пальцах и ладонях; противопоставленный большой палец на руках; менструальный цикл и беременность длительностью около 9 месяцев; группы крови А и В — у всех человекообразных обезьян, О — лишь у шимпанзе.

Доказательства антропогенеза. Данные молекулярной биологии. У человека и понгид наблюдается сходство в количестве и строении хромосом: у человека — 23 пары, у человекообразных обезьян — 24 пары хромосом. Доказано, что плечи 2-й пары хромосом человека соответствуют 12 и 13 хромосомам шимпанзе (рис. 131). Гомология ДНК человека и шимпанзе составляет до 99%. Чем больше времени прошло с момента разделения видов, тем больше накопилось различий в их ДНК. Геном шимпанзе был прочитан в 2005 году. ДНК человека и шимпанзе отличается в среднем 1 нуклеотидом из 100, ДНК двух людей — 1 нуклеотидом из 1000. В геноме каждого человека около 30 000 эндогенных ретровирусов (вирусов, встроившихся в геном половой клетки и передающихся по наследству); вместе они составляют около 1% человеческого генома. Вероятность того, что вирус встроится в одно и то же место генома, ничтожна. Поэтому если мы видим, что у двух видов в одном и том же месте сидит эндогенный вирус, это означает, что эти два вида произошли от одного предка.

Некоторые из этих вирусов встречаются только у человека. Эти вирусы попали к нам за последние 6–7 млн. лет, уже после того, как наши предки отделились от предков шимпанзе. Другие эндогенные вирусы встречаются только у шимпанзе и человека, причем в одних и тех же позициях в геноме. Распределение эндогенных вирусов в точности соответствует эволюционному дереву приматов. Эволюционному дереву приматов соответствует и расположение, и последовательность нуклеотидов в псевдогенах. Псевдогены — это неработающие гены, которые выключаются мутациями, выводящими нормальные гены из строя. Если мутация выводит из строя полезный ген, то эта мутация будет отсеяна отбором. Однако гены, полезные в прошлом, могут оказаться ненужными, например, из-за смены среды обитания. В этом случае мутация сохраняется. Псевдогены — настоящие генетические рудименты. За время эволюции их накопилось большое количество, это историческая хроника, рассказывающая об эволюции.

Например, в псевдогены превратились многие гены обонятельных рецепторов, обоняние не имело большого значения для выживания наших предков. Или «сломаный» ген, необходимый для синтеза витамина С. У шимпанзе эта «поломка» такая же, как и у человека. Если сходны последовательности нуклеотидов в генах, сходно и строение белков. Например, гемоглобин человека и шимпанзе имеет одинаковую последовательность аминокислот, а в гемоглобине гориллы две аминокислоты другие. Цитохром С, отвечающий за транспорт электронов в митохондриях, состоит примерно из 100 аминокислот. Отличия между цитохромами С человека и обезьяны — 1 аминокислота, человека и лошади — 12 аминокислот.

Данные эмбриологии. Выполняется закон К. Бэра «Чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами». Выполняется биогенетический закон Ф. Мюллера и Э. Геккеля «Онтогенез — есть краткое и быстрое повторение филогенеза», эмбрион человека в своем развитии сначала похож на эмбрион рыбы, затем земноводного, затем пресмыкающегося и, наконец, плод обезьяны.

Данные сравнительной анатомии. Все системы органов человека принципиально сходны с системами органов млекопитающих, наибольшее сходство у человека с системами органов шимпанзе. В пользу симиальной (обезьяней) гипотезы свидетельствуют рудиментарные органы (органы, утратившие свои функции) — аппендикс, третье веко, дарвинов

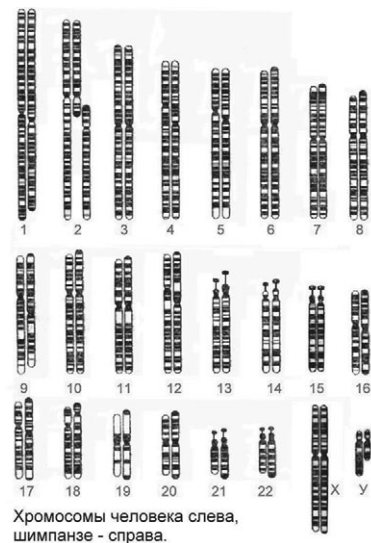


Рис. 131. Хромосомы человека и шимпанзе

бугорок на ушной раковине, копчик и многие другие. Об этом же говорят и атавизмы (случай возврата к признакам предков) — рождение ребенка с хвостом, гипертрихоз — сильный волосяной покров на теле, дополнительные соски.

Данные палеонтологии позволили восстановить филогенетическое дерево, отражающее эволюцию человека. Человек отличается от остальных приматов прямохождением, в результате произошли изменения в опорно-двигательной системе — появилась сводчатая стопа, массивные нижние конечности, расширенный таз, S-образный позвоночник, грудная клетка, расширенная в стороны, смещается затылочное отверстие. В связи с речью произошли изменения в гортани, способствующие произнесению членораздельных звуков, появился подбородочный выступ. Использование огня, тепловая обработка пищи изменили нагрузку на жевательный аппарат и пищеварительную систему, в результате стал более изящным лицевой отдел черепа, уменьшились зубы, исчезли гребни на черепе, стал более коротким кишечник.

Трудовая деятельность вызвала изменение строения руки. Развитие коры головного мозга и появление речи привели к увеличению мозгового отдела черепа. Объем мозга человека около 1350 см^3 (у шимпанзе — около 370 , гориллы до 500 см^3), площадь коры в 3,5 раза больше, чем у понгид, что привело, в конце концов, к качественному отличию человека от остального животного мира.

Предшественники человека. В конце мезозойской эры, около 70 млн. лет назад, некоторые насекомоядные млекопитающие перешли к жизни на деревьях, от них в начале кайнозойской эры произошли приматы. Жизнь на деревьях привела к появлению конечностей хватательного типа с длинными пальцами и развитию бинокулярного цветного зрения. Около 40 млн. лет назад высшие приматы были представлены парапитеками — исходной формой высших обезьян (рис. 132). От парапитеков произошли высшие приматы, приматы надсемейства Широконосые обезьяны, надсемейство Узконосые обезьяны и около 25 млн. лет назад надсемейство Гоминоидов — человекоподобных обезьян. От парапитеков через проплиопитеков сначала отделились предки современных гibbonов, затем, около 11 млн. лет назад, предки orangутана. От парапитеков произошли и дриопитеки, или древесные обезьяны, которые были общими предками человека, шимпанзе и гориллы. Около 8 млн. лет назад от дриопитеков отделилась веточка, которая привела к появлению горилл, около 6 млн. лет назад появились предки шимпанзе.

Изменение климата во второй половине третичного периода (неоген, 25 млн. лет назад) привело к исчезновению лесов на больших территориях, и группа дриопитековых, обитавших в Восточной Африке, стала приспосабливаться к жизни на открытых пространствах. Сейчас наиболее вероятным предком гоминоидов считается существовавший 12—14 млн. лет назад африканский вид — кениапитек, останки которого нашел английский антрополог Луис Лики в Кении, Западная Африка. От прямоходящих приматов около 5,5 млн. лет назад появились австралопитеки, останки которых найдены в восточной и южной Африке. Их рост составлял около 120—130 см, вес — около 50 кг, объем мозга около 450 см^3 . Их тазобедренные кости по сравнению с аналогичными костями шимпанзе и человека имели промежуточное строение,

изменилась рука, противопоставленный большой палец обеспечивал прочный захват предметов. Около 3—2 млн. лет назад среди австралопитеков появился человек умелый, который уже умел изготавливать примитивные каменные орудия труда из грубо обработанной речной гальки. Объем мозга человека умелого в среднем 650 см³.

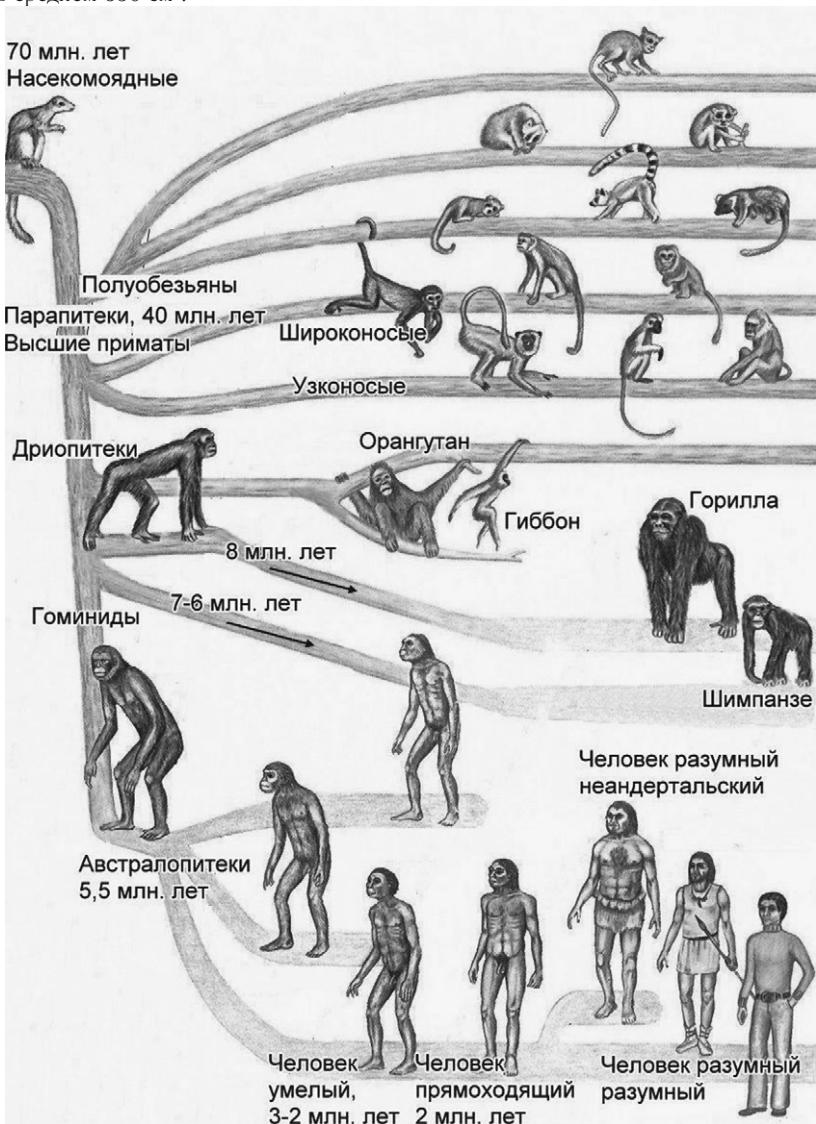


Рис. 132. Филогенез приматов

4.10. От человека прямоходящего к человеку разумному

Человек прямоходящий. Два млн. лет назад появилась более продвинутая форма гоминид с еще более крупным мозгом — до 1000 см³, более высокие и совсем уже человеческой походкой. Этим людей выделяют в отдельный вид *Homo erectus*, «человек прямоходящий». Произошли они от хабилисов (человека умелого) и вытеснили их не сразу, а до 1,5 млн. лет назад жили с ними бок о бок. Это уже ранние эректусы, прямоходящие люди. Ранние эректусы были первыми гоминидами, сумевшими выбраться за пределы Африканского континента и освоить просторы Евразии. Их общее название — архантропы, древнейшие люди. Жили архантропы 2 млн.—200 тыс. лет назад. В процессе становления человечества различают три периода: древнейшие люди (архантропы), древние люди (палеоантропы), новые люди (неоантропы). Открытие древнейших людей произошло в 1891 году, когда голландский врач Дюбуа на острове Ява нашел останки существа, рост которого был, вероятно, около 170 см, масса тела — около 70 кг, объем мозга 900—1100 см³, покатый лоб, над глазами сплошной, сильно выдающийся вперед надглазничный валик. Возраст останков около 1 млн. лет. Позднее были найдены и примитивные каменные орудия труда. Это существо было названо питекантропом — обезьяночеловеком. Речь зачаточная, огонь могли только поддерживать. На территории Китая, близ Пекина, в 1927 году были найдены останки синантропа, китайского человека, более развитого, чем яванский питекантроп, объем его мозга составлял 850 — 1220 см³. В пещере был мощный слой золы, орудия из камней, костей, рогов животных. Популяция синантропов продержалась от 1,3 млн. лет до 350 тыс. лет.

На юго-восток Евразии эректусы проникли около 1,5 млн. лет назад, около 1,3 млн. лет назад они появились в Китае. Вероятно, китайская и Юго-Восточные популяции были изолированы друг от друга, предпочитали жить в районах с преобладанием степных ландшафтов. Южная популяция эректусов (питекантропы) закончила свое существование около 50 тыс. лет назад. Костные останки существ, сходных с питекантропом и синантропом, были найдены на территории Германии (гейдельбергский человек), в Алжире (атлантроп), Венгрии, Чехии и в других странах. Всех их объединяют в вид Человек прямоходящий (*Homo erectus*). В дальнейшем от разных популяций Человека прямоходящего произошел Человек разумный с двумя подвидами — Человек разумный неандертальский и Человек разумный разумный.

Человек разумный неандертальский. Палеоантропы. По данным анализа митохондриальной ДНК, общий предок человека разумного неандертальского (*Homo sapiens neandertalensis*) и человека разумного разумного (*Homo sapiens sapiens*) — человек прямоходящий — жил около 500 тыс. лет в Северной Африке. От прямоходящих, ушедших в Европу, произошли неандертальцы, от прямоходящих, оставшихся в Африке, около 300—200 тыс. лет назад произошел человек современного типа. В Европе потомками первых миграционных волн стали классические неандертальцы, в Юго-Западной Азии появилась азиатская линия неандертальцев. Первые палеоантропы, древние люди, появились в Европе

300 тыс. лет назад, впервые их останки были найдены в 1856 году на территории Германии в долине реки Неандер и были названы неандертальцами. Останки неандертальцев позднее были обнаружены более чем в 400 местах в Европе, Азии, Африке. Жили они в ледниковую эпоху, во время последнего наступления ледников 250–30 тыс. лет назад. Средний рост 160–170 см, объем мозга составлял 1400–1450 см³, но лобные доли были слабо развиты. Мышечная масса неандертальца была на 30–40 % больше, чем у кроманьонца. Подбородочный выступ развит незначительно, видимо, обладали речью. Одевались они в шкуры, умели добывать и поддерживать огонь, изготавливали более сложные кремниевые и костяные орудия. Обоюдоострые рубила заточены более качественно, чем аналогичные орудия *H. erectus*, а также найдены разнообразные отщепы, использовавшиеся для разделки туш. У неандертальцев имелись также деревянные копыя с каменными наконечниками для ближнего боя. Охотились даже на таких крупных зверей, как мамонты, шерстистые носороги. В пещерах, где жили неандертальцы, отсутствует наскальная живопись, отсутствуют украшения, фигурки животных. Умерших хоронили, в могилах найдена пыльца цветов. Видимо, поклонялись животным, черепа крупных животных (медведей, зубров) располагались определенным образом. Вымерли неандертальцы 28–30 тыс. лет назад. В 2009 году был прочитан ядерный геном неандертальца. У современного человека около 2,5% неандертальских аллелей генов.

Человек разумный разумный. Неоантропы. Анализ митохондриальной ДНК говорит о том, что предковые формы человека современного типа появились около 300 тыс. лет назад в Восточной Африке. Расселение людей современного типа из Восточной Африки началось около 100 тыс. лет назад (рис. 133). Сначала в Европу и Азию, а затем через Берингов перешеек в Северную и Южную Америку, в Австралию и острова Океании человек современного типа попал из Юго-Восточной Азии. 40 тыс. лет назад человек современного типа заселил Европу. Первые останки древнего человека современного типа были обнаружены в 1868 году в пещере Кро-Маньон во Франции. Так как люди пришли в Европу 40–50 тыс. лет назад, то на протяжении 20 тыс. лет они сосуществовали с неандертальцами, а 27 тыс. лет назад неандертальцы вымерли.

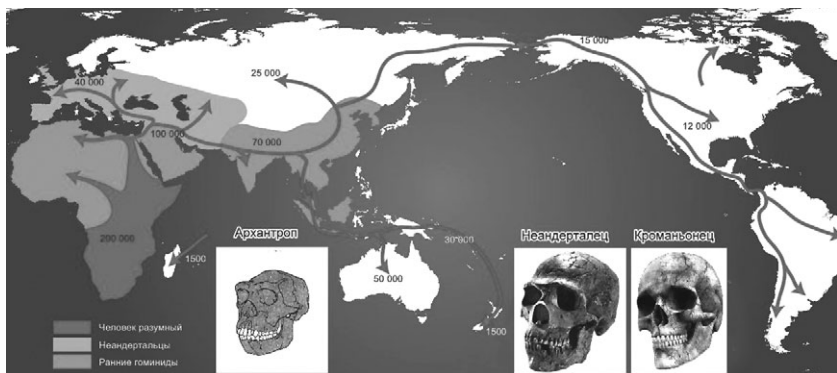


Рис. 133. Расселение людей

Кроманьонцы были выше неандертальцев, их рост достигал 180 см, объем мозга около 1450 см³, череп не отличался от черепа современного человека, высокий лоб, подбородок на нижней челюсти свидетельствуют о хорошо развитом логическом мышлении и речи. Впоследствии сходные ископаемые формы людей были найдены во многих странах Европы, Азии, Африки. На этом этапе впервые возникает искусство. Каменные и костяные скульптуры, наскальные рисунки первых художников выполнены с удивительным для того времени мастерством. Кроманьонцы внешне не отличаются от современных людей. В их пещерах найдены наконечники стрел, копий, гарпунов, изделия из рога, кости и камня. Как и неандертальцы, они были искусными охотниками, исчезновение многих животных произошло по их вине. Уменьшение диких животных способствовало переходу от охотничьего сообщества к сельскохозяйственному. С появлением человека современного типа биологические факторы эволюции утрачивают свое ведущее значение. Снимается ведущая роль естественного отбора, жизнь в обществе обеспечивает воспитание и передачу накопленного опыта, защиту от животных и непогоды, обеспеченность пищей. На первое место выходят социальные факторы — общественный образ жизни, трудовая деятельность, речь, мышление. Если раньше выживали преимущественно самые сильные, то в условиях коллективной жизни важным фактором эволюции становится альтруизм, забота о ближнем. Преимущества получали те племена, в которых сохраняются люди старшего поколения, хранящие опыт изготовления орудий, охоты и воспитания.

Факторы антропогенеза. Биологические факторы эволюции — наследственность, изменчивость, естественный отбор, популяционные волны, изоляция и дрейф генов в результате жизни насекомоядных млекопитающих на деревьях привели к появлению приматов с их бинокулярным цветным зрением и длинными пальцами. Приспособление части приматов к жизни на открытых пространствах привело к передвижению на двух ногах, естественный отбор закреплял полезные для новых условий мутации. Выживали те, кто был наиболее приспособлен к прямохождению, освобожденные руки использовались для сбора и переноса пищи, предметов. Выживали более крупные — им легче защищаться от хищников и они доминируют в группе. Среди австралопитековых стали выживать те, кто научился изготавливать орудия труда, отбор закреплял увеличение головного мозга, изменял руку. Затем в результате естественного отбора появились человек умелый, затем человек прямоходящий, от которого произошел человек разумный — подвиды человек разумный неандертальский и человек разумный разумный. Человек современного типа вытеснил неандертальцев и стал доминирующим видом на Земле. С появлением человека современного типа биологические факторы эволюции утрачивают свое ведущее значение. Уменьшается ведущая роль естественного отбора, жизнь в обществе обеспечивает воспитание и передачу накопленного опыта, защиту от животных и непогоды, обеспеченность пищей. За последние 40 000 лет физический облик человека практически не изменился. Но биологические факторы продолжают действовать и в современном мире. Мутационный процесс продолжает действовать, комбинативная изменчивость распространяет мутации и создает

разнообразные комбинации аллелей генов, уникальные у каждого организма. На первое место выходят социальные факторы — общественный образ жизни, трудовая деятельность, речь, мышление. Если раньше выживали преимущественно самые сильные, то в условиях коллективной жизни важным фактором эволюции становится альтруизм, забота о ближнем. Только жизнь в обществе, особенно на ранних стадиях, приводит к развитию речи, трудовых навыков, сознания и мышления.

Человеческие расы. Существуют различные гипотезы, объясняющие происхождение рас. Одни ученые (полицентристы) считают, что расы возникли независимо друг от друга от разных предков и в разных местах. Другие (моноцентристы) признают общность происхождения, социально-психического развития, а также одинаковый уровень физического и умственного развития всех рас, возникших от одного предка. В пользу гипотезы моноцентризма свидетельствуют и данные молекулярной биологии. Первое разделение единой африканской ветви на негроидную и европеоидно-монголоидную произошло около 100—40 тыс. лет назад (результаты получены при изучении ДНК представителей различных человеческих рас). Вторым было разделение европеоидно-монголоидной ветви на западную — европеоиды и восточную — монголоиды. Расселение популяций неантропов в Европу, Азию и Австралию, по Берингскому мосту на Американский континент, их дальнейшая изоляция привели к морфологическим адаптациям, приспособлениям к различным климатическим условиям. Сформировались большие и малые человеческие расы — систематические подразделения внутри вида *Homo sapiens*, к которому относится все население Земли. Различают три большие расы (рис. 134) — европеоидную (европеоидную), экваториальную (австрало-негроидную) и азиатско-американскую (монголоидную). Внутри каждой расы выделяют малые расы и расовые группы. Все расы относятся к одному виду, об этом свидетельствует плодовитость межрасовых браков. Кроме того, все расы равноценны в биологическом и психологическом отношении.

Темная кожа негроидной расы за счет пигмента меланина предохраняет организм от избытка ультрафиолетовых лучей и избыточного образования витамина D. Противорахитный витамин D образуется в коже под действием ультрафиолетовых лучей и необходим для поддержания баланса кальция в организме.

Если слишком много витамина D, кальция в костях больше нормы, они становятся хрупкими. У европейцев, живущих в широтах с меньшим количеством

солнечной радиации, кожа светлее, в ней меньше меланина, соответственно образуется достаточное количество витамина D. Курчавые волосы негроидной расы защищают голову от перегрева, широкий и плоский нос увеличивают теплоотдачу. Выступа-



Рис. 134. Человеческие расы

ющий узкий нос европеоидов способствует согреванию холодного воздуха и защищает от переохлаждения гортань и дыхательные пути. Эпикантус (складка в углу глаза у монголоидов) — адаптация к холодному, с частыми пылевыми бурями климату Центральной Азии, желтоватая кожа — к определенному режиму солнечной радиации. В наше время происходит размывание границ между нациями или народами вследствие постоянного увеличения числа межнациональных браков. Дальнейшая эволюция общества будет направлена на создание равных возможностей для максимального раскрытия способностей каждой человеческой личности.

4.11. Экология. Абиотические факторы

Предмет и задачи экологии. Отдельные разделы биологической науки изучают живые организмы на различных уровнях: на молекулярном изучаются строение и функции молекул, на клеточном — строение и функции клеток, органоидов, на организменном — изучаются ткани, органы и системы органов, строение и функции целого организма. Экология изучает взаимоотношения организмов друг с другом и со средой обитания, влияние факторов живой и неживой природы, изучает жизнь на уровнях более сложных, чем организм: популяционно-видовом, биогеоценотическом и биосферном. Термин экология был предложен в 1866 г. немецким ученым Геккелем (от греческого *Oikos* дом, жилище, *logos* — наука).

Отсюда и задачи экологии:

- важнейшая задача экологии — изучение влияния на организм различных факторов среды — света, температуры, влажности и других факторов среды;
- изучаются взаимоотношения между организмами в популяции, динамика численности, характер изменения полового и возрастного состава, прогнозируются будущее популяции и вида в целом;
- на уровне биогеоценозов изучаются трофические уровни природных сообществ, круговорот веществ и движение энергии, механизмы саморегуляции, законы, по которым происходит развитие и смена сообществ;
- на биосферном уровне экологи изучают распространение жизни в различных геологических оболочках Земли, влияние живых организмов на неживую природу, функции живого вещества и эволюцию биосферы;
- наибольшее практическое значение имеет особый раздел экологии — изучение влияния человека на окружающую среду, на неживую природу и живые организмы. Экология является теоретической базой охраны природы: сохранения атмосферы, почвы, гидросферы, растительного и животного мира. Экологический контроль за предприятиями, водой, атмосферой помогает сохранить здоровье людей и окружающую нас природу, экологическая стратегия при строительстве как промышленных, так и бытовых объектов помогает создать наиболее благоприятные условия для жизни людей.

Экологические факторы. На организм воздействует комплекс элементов окружающей среды обитания, ее отдельные элементы, оказывающие прямое или косвенное воздействие на организм, они называются экологическими факторами. Все экологические факторы делят на абиотические, биотические.



Рис. 135. Схема действия экологического фактора

ленную среду обитания. К биотическим факторам относятся и антропогенные факторы — результат прямого воздействия человека на организмы (вырубка лесов, охота) или его косвенного влияния (загрязнение атмосферы губительно сказывается на многих растениях). Для характеристики действия отдельного экологического фактора на организм удобно использовать график, на котором на горизонтальной оси показано изменение интенсивности фактора, а на вертикальной — степень благоприятствования фактора, которая в данном случае измеряется количеством особей (рис. 135). Видно, что максимальное количество особей предпочитает оптимальную интенсивность фактора, при уменьшении или увеличении его интенсивности особи сначала находятся в зоне нормальной жизнедеятельности, затем в зоне угнетения, и, наконец, при достижении нижнего и верхнего пределов выносливости наступает их гибель. Но на организм действует комплекс факторов, причем если интенсивность даже одного фактора выходит за пределы выносливости, организм погибает. Такой фактор, значение которого выходит за пределы выносливости, Юстус Либих (химик, 1840 г.) назвал лимитирующим, или ограничивающим, фактором. Для наглядности этот фактор часто сравнивают с самой короткой дощечкой в бочке: именно она определяет уровень, до которого можно наполнить бочку водой. Живые организмы способны переносить определенные изменения интенсивности каждого абиотического фактора. Причем одни организмы способны переносить изменения факторов в широких пределах и называются эврибионтными (от греч. *euryus* — широкий), другие выдерживают колебания интенсивности в очень небольших пределах и называются стенобионтными (от греч. *stenos* — узкий). Оптимум и пределы выносливости к одному фактору зависят от интенсивности других факторов, например, сытое животное легче переносит низкие температуры, или при неизменной низкой температуре изменение влажности воздуха изменяет интенсивность теплоотдачи с поверхности кожи.

Абиотические факторы среды. Свет — основной абиотический фактор, поставляющий энергию для жизнедеятельности фотоавтотрофных организмов и обеспечивающий синтез основной части органического вещества на Земле, поддерживающий определенную температуру на поверхности Земли. Для жи-

Абиотические факторы — факторы неживой природы: свет, температура, влажность, давление и другие. Под биотическими факторами понимают влияние живых организмов на другие организмы и среду обитания.

Это и внутривидовые взаимоотношения, и межвидовые — наличие пищи, хищники, паразиты, растения, создающие опреде-

вых организмов наиболее важен свет ультрафиолетовой части спектра, видимый свет и инфракрасное излучение. Жесткий ультрафиолет с длиной волны менее 290 нм губителен для живых клеток, до поверхности Земли не доходит, так как отражается озоновым экраном. Мягкий ультрафиолет с длиной волны от 290 до 380 нм несет много энергии и вызывает образование витамина D в коже человека, он же воспринимается органами зрения многих насекомых. Видимый свет с длиной волны от 380 до 750 нм используется для фотосинтеза фототрофными организмами (растениями, фотосинтезирующими бактериями, сине-зелеными) и животными для ориентации. Инфракрасная часть солнечного спектра (тепловые лучи) с длиной волны более 750 нм вызывает нагревание предметов, особенно важна эта часть спектра для животных с непостоянной температурой тела — пойкилотермных. Количество энергии, которое несет свет, обратно пропорционально длине волны, то есть меньше всего энергии несут инфракрасные лучи.

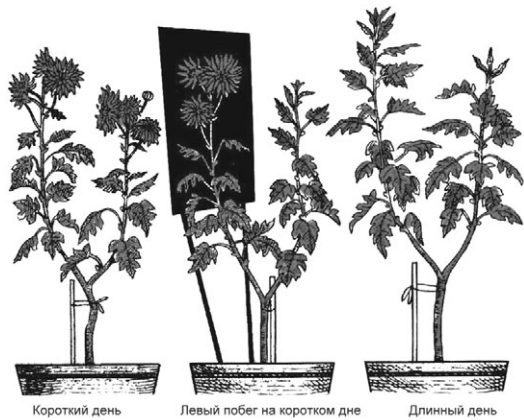


Рис. 136. Цветение и рост растений в зависимости от продолжительности дня и ночи

Растения для фотосинтеза используют в основном синие и красные лучи. По отношению к свету их принято делить на светолюбивые (растения степей), теневыносливые (большинство лесообразующих пород) и теневые (мхи, папоротники). Продолжительность светового дня является важным регулирующим фактором в жизни живых организмов. Сезонные и суточные изменения физиологической активности живых организмов в ответ на изменение продолжительности дня и ночи называют фотопериодизмом. Длина светового дня, в отличие от других абиотических факторов, для каждой местности изменяется строго закономерно (известно, что самый короткий день 22 декабря, а самый длинный — 22 июня, известна продолжительность любого дня года).

В результате естественного отбора выживали организмы, чьи физиологические функции регулировались продолжительностью светового дня. Если продолжительность светового дня искусственно поддерживать более 15 часов, наши листопадные деревья становятся вечнозелеными, а если весной с помощью ширмы устроить им осенний день (меньше 12 часов), их рост прекращается, они сбрасывают листву, и у них наступает состояние зимнего покоя. Приспособленность к сезонному изменению продолжительности светового дня привела к появлению длиннодневных и короткодневных растений (рис. 136). Длиннодневные зацветают в начале лета, до осени успевают созреть плоды и

семена (наши злаки — рожь, пшеница, овес), короткодневные (астры, георгины, хризантемы) — растения южного происхождения, где продолжительность светового дня около 12 часов, поэтому они у нас зацветают при коротком дне осенью. У животных во второй половине лета и осенью происходит накопление жировых запасов, осенняя линька, кочующие и перелетные начинают свои сезонные миграции. Осенью у насекомых формируются зимующие стадии, например, бабочка-капустница зимует на стадии куколки, и если гусениц весной содержать при длине дня короче 14 часов, то к середине лета сформируется зимующая куколка, которая будет находиться в состоянии покоя несколько теплых месяцев.

Температура — важнейший и часто ограничивающий для многих организмов абиотический фактор. Жизнедеятельность большинства организмов ограничена температурным интервалом от 0 до 40°C, но некоторые организмы живут в горячих гейзерах, температура воды в которых достигает 70°C, многие способны переносить отрицательные температуры в неактивном состоянии. Теплокровность птиц и млекопитающих снимает влияние небольших колебаний температуры, такие животные, способные поддерживать температуру на определенном уровне, получили название гомойотермные. Животные, не способные поддерживать постоянную температуру тела, называются пойкилотермными.

Для того чтобы переносить неблагоприятные температуры, у растений и животных выработались различные приспособления, одно из них — зимняя спячка у некоторых грызунов, летучих мышей. При этом резко замедляется интенсивность обмена веществ, уменьшается частота дыхательных движений и частота сердечных сокращений, понижается температура тела. Осенью животные накапливают большое количество жировых запасов и засыпают на несколько месяцев. При этом не происходит глубокого изменения обмена веществ, животное можно разбудить, например, можно разбудить медведя в берлоге. Такое состояние помогает перенести отсутствие пищи в зимнее время и называется зимний сон. Временное состояние организма, при котором все жизненные процессы замедлены до минимума, отсутствуют все видимые признаки жизни, называется анабиозом. Состояние зимнего покоя наблюдается у многолетних растений, направлено на перенесение низких температур. Растения накапливают различные «антифризы», чтобы в цитоплазме клеток не образовались кристаллики льда и не разрушили клеточные структуры. Состояние летнего покоя характерно для многих раннецветущих растений (тюльпаны), для свежесобранных семян, клубней, луковиц. Наблюдается и у пустынных животных во время жаркого и сухого периода (у некоторых грызунов, черепах).

Важным экологическим фактором является и влажность. Растительные организмы приспособились к сезонному изменению влажности, к жизни в зонах с различным содержанием воды в почве и воздухе. Различают основные экологические группы растений по отношению к приспособленности к водным режимам: гидатофиты — растения, полностью или почти полностью погруженные в воду (кувшинки, кубышки); гидрофиты — наземно-водные, частично погруженные в воду (камыш, рогоз); гигрофиты — растения с низкой устойчивостью к недостатку воды. Гигрофиты растут в условиях избыточной влажности. Произрастают около водоемов, у них крупные листья с большим количеством устьиц, слабо развитой

кутикулой, слабая корневая система. Галофиты — растения, растущие в условиях повышенной солености почвы. Характеризуются большой скоростью транспирации и высоким осмотическим давлением в клетках. Могут запасать воду, если она имеется в изобилии. Некоторые виды способны выделять их через железы, расположенные по краям листьев. Ксерофиты — растения сухих местообитаний, способные благодаря ряду приспособительных признаков и свойств переносить перегрев и обезвоживание. Разделяются на две большие группы — суккуленты и склерофиты. Суккуленты способны запасать в тканях большое количество воды, которую потом очень экономно расходуют. Суккуленты (кактусы, агавы) имеют сильно развитую водозапасную ткань, листья редуцированы в колючки, и фотосинтез идет за счет стебля, корневая система расположена у поверхности и позволяет во влажные периоды запасти большое количество воды. Склерофиты — сухие, жесткие травы и кустарники, способные выдерживать сильное обезвоживание, имеют мелкие жесткие листья с хорошо развитой кутикулой, длинные корни, высокое осмотическое давление в клетках. Эфемеры — однолетние растения, успевают за короткий влажный период отцвести и образовать плоды и семена. Эфемероиды — многолетние растения, цветение которых происходит ранней весной, а летом надземные побеги полностью отмирают, засушливый период переносят под землей в виде луковиц, клубней, корневищ.

4.12. Биотические факторы.

Характеристика популяций

Биотические факторы. Под биотическими факторами понимают многообразные связи организма с другими организмами. Такие связи могут быть внутривидовыми и межвидовыми. Внутривидовые взаимоотношения многообразны и, в конечном счете, направлены на сохранение популяции. Сюда относятся взаимоотношения между особями различных полов, конкуренция за жизненные ресурсы, различные формы поведения. Все биотические взаимодействия можно разделить на несколько групп (рис. 137):

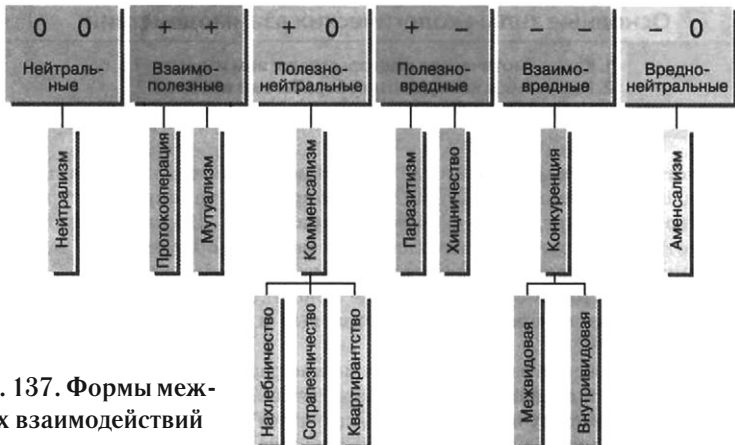


Рис. 137. Формы межвидовых взаимодействий

Нейтрализм (0 0). Если организмы не влияют друг на друга, то имеет место нейтрализм. В природе истинный нейтрализм очень редок, поскольку между всеми видами возможны опосредованные, или косвенные, взаимодействия, эффекта которых мы не видим просто в силу неполноты наших знаний.

Аменсализм (- 0). Если для одного из совместно обитающих видов влияние другого отрицательно (он испытывает угнетение), в то время как угнетающий не получает ни вреда, ни пользы — это аменсализм (греч. *a* — отрицательная частица и лат. *mensa* — стол, трапеза). Светлолюбивые травы, растущие под елью, страдают от сильного затенения, тогда как самому дереву это безразлично.

Комменсализм (+ 0). Форма взаимоотношений, при которой один вид получает какое-либо преимущество, выгоду, не принося другому ни вреда, ни пользы, называется комменсализмом (лат. *com* — с, вместе и *mensa* — стол, трапеза). Отношения такого типа широко распространены в природе. Различают несколько разновидностей комменсализма. Нахлебничество (+ 0) — потребление остатков пищи хозяина. Песцы в тундре следуют за белым медведем и доедают остатки его пищи. Сотрапезничество (+ 0) — потребление разных веществ или частей из одного и того же ресурса. Растительный опад деревьев используют микроорганизмы, фекалии животных — жуки-копрофаги. Квартиранство (+ 0) — использование одними видами других (их тел или их жилищ) в качестве убежища или жилища. Такой тип взаимоотношений широко распространен у растений — примером могут служить лианы и эпифиты (орхидеи, лишайники, мхи), поселяющиеся непосредственно на стволах и ветвях деревьев. В гнездах птиц и в норах грызунов обитает множество видов членистоногих; некоторые рыбы прячутся среди щупалец медуз и актиний со стрекательными клетками. Рыба горчак откладывает икру в мантию двустворчатого моллюска, не принося ему вреда.

В природе часто встречаются взаимовыгодные связи, при которых организмы разных видов получают обоюдную пользу от этих отношений. К этой группе взаимополезных биотических связей относятся многообразные симбиотические отношения (+ +) организмов. Самый простой тип взаимополезных связей — протокооперация (буквально: первичное сотрудничество). При этой форме совместное существование выгодно для обоих видов, но не обязательно для них. Примером таких отношений можно назвать распространение муравьями семян некоторых растений леса, опыление пчелами разных растений. В этих случаях обычно отсутствует необходимая тесная связь конкретной пары партнеров.

Симбиотические отношения, при которых наблюдается устойчивое взаимовыгодное сожительство двух организмов разных видов, называется мутуализмом. Такой пример симбиоза — взаимоотношения термитов и их кишечных сожителей — жгутиковых. Эти простейшие производят фермент, разлагающий клетчатку на сахара. Термиты не имеют собственных ферментов для переваривания целлюлозы и без симбионтов погибли бы. А жгутиковые, в свою очередь, находят в кишечнике благоприятные условия, способствующие их выживанию. В свободном состоянии в природе они не встречаются.

Собственно симбиоз — неразделимые взаимополезные связи двух видов,

предполагающие обязательное тесное сожительство организмов, иногда даже с элементами паразитизма. Классическим примером симбиоза являются лишайники, представляющие собой тесное взаимовыгодное сожительство грибов и водорослей. Благодаря симбиозу лишайники достигли высокого видового разнообразия (более 20 тыс. видов) и получили способность жить в самых суровых условиях: в полярных областях, на голых скалах, на коре деревьев, в высокогорьях. Широко известные примеры симбиозов — сожительство растений (прежде всего, деревьев) и грибов, бобовых растений и клубеньковых бактерий. Правда чаще под симбиозом понимают взаимовыгодное сожительство организмов или выгодное для одного и безразличное для другого вида; в данном случае это комменсализм, протокооперация, мутуализм.

Хищничество (+—) — такой тип взаимоотношений организмов, при котором представители одного вида убивают и поедают представителей другого. Это одна из форм пищевых отношений. *Паразитизм (+-)* — это форма биотических отношений, при которых организмы одного вида (паразита) живут за счет питательных веществ или тканей организма другого вида (хозяина). Паразитизм близок к хищничеству, однако, в отличие от настоящего хищника, паразит не убивает хозяина сразу. Кроме того, обычно он использует живого хозяина и как место своего временного или постоянного проживания. Паразит изнуряет, но не губит хозяина, поскольку тот обеспечивает его существование. Таким образом, паразитизм можно рассматривать как ослабленную форму хищничества.

Конкуренция (— —). Если два и более вида обладают сходными экологическими требованиями и обитают совместно, между ними может возникнуть конкуренция, от которой страдают оба вида. Например, серая крыса, более крупная и агрессивная, вытесняет черную, волки и лисы конкурируют за пищу, и успех волка — неуспех лисы. Формы проявления межвидовой конкуренции могут быть весьма различными: от жестокой борьбы до почти мирного сосуществования. Но, как правило, из двух видов с одинаковыми экологическими потребностями один обязательно вытесняет другой. Классическим примером межвидовой конкуренции являются описанные русским биологом Г. Ф. Гаузе опыты. В этих опытах культуры двух видов инфузорий-туфельек со сходным характером питания помещали по отдельности и совместно в сосуды с санным настоем. Каждый вид, помещенный отдельно, успешно размножался, достигая оптимальной численности. При помещении же обеих культур в один сосуд численность одного из видов постепенно уменьшалась и он исчезал из настоя. Принцип Гаузе: «Как правило, из двух видов с одинаковыми экологическими потребностями один обязательно вытесняет другой».

Характеристика популяции. Первые живые организмы появились в воде, и вода является самой первой средой жизни. Затем стала осваиваться суша, и появились наземные организмы. Стала осваиваться и воздушная среда, появились организмы, приспособленные к жизни в наземно-воздушной среде. Образование почвы привело к приспособлению к жизни в ней, сформировалась еще одна среда обитания для многих живых организмов. Совместная жизнь организмов привела к тому, что сами организмы стали средой обитания для многих видов других организмов, одних мы называем хозяевами, других — сожителями.

Экологическая ниша. Каждый вид существует в форме популяций. Популяция может существовать при определенных значениях абиотических факторов и приспособлена к совместной жизни с другими видами, то есть на нее действуют и биотические факторы среды, таким образом, она занимает в природном сообществе определенную экологическую нишу. Экологическая ниша определяется всем комплексом факторов среды, необходимых для существования популяции, вида. Например, у лесных мышей в лесу — одна экологическая ниша, у синиц — другая, дождевые черви, живущие в почве леса, занимают третью экологическую нишу.

Структура популяций. Популяция любых организмов, существуя не только в пространстве, но и во времени, имеет определенную структуру: половой состав, возрастной состав, численность. Экологи, изучая природное сообщество, определяют территорию, которую занимает популяция, подсчитывают численность популяции — общее количество особей на данной территории или в данном объеме. Изучается соотношение полов в популяции, соотношение молодых организмов, особей среднего возраста и старых. Все эти характеристики помогают оценить состояние популяции, прогнозировать ее будущее. Для характеристики численности популяции удобно использовать такое понятие, как плотность популяции — число особей, которое приходится на единицу площади или объема. Для нормального существования ряски или хлореллы достаточно площади, равной их размерам, а слону требуется площадь, определяемая десятками квадратных километров.

Численность популяции зависит от баланса рождаемости и смертности, которые, в свою очередь, зависят от абиотических и биотических факторов (рис. 138). При благоприятных климатических условиях и достаточном количестве пищи численность возрастает, при неблагоприятных — уменьшается. Смертность у организмов различна в разные периоды жизни, различают три основных типа смертности: смертность, одинаковая во всех возрастах (гидры), повышенная гибель на ранних стадиях развития (рыбы), повышенная гибель старых особей (человек). Если рождаемость превышает смертность — популяция

растущая, если наоборот — популяция становится сокращающейся.

Численность популяции непостоянна, происходят колебания численности около какого-то среднего значения. Но возможно и резкое увеличение численности, например, численность мышевидных грызунов иногда увеличивается в 300–500 раз. Однако популяция — система саморегулирующаяся, существуют верхние и нижние пределы плотности, за которые она выходить не может. Дальнейшее понижение численности грозит вымиранием,

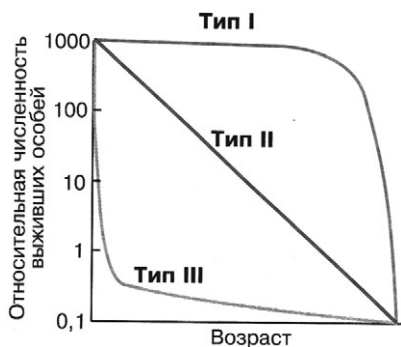


Рис. 138. Кривые выживания:
I — человека; II — гидры; III — рыбы

при повышении численности выше верхнего предела иссякнет кормовая база, увеличится смертность и произойдет резкое уменьшение численности. Факторы, регулирующие численность популяции, принято делить на две большие группы: не зависящие от плотности популяции и зависящие от плотности популяции. Абиотические факторы не зависят от плотности популяции, а биотические — конкуренция, хищничество, паразитизм — обычно зависят от плотности. Кроме того, при повышенной плотности, при перенаселении происходит уменьшение рождаемости, например, у большой синицы в случае плотности одной пары на гектар в выводке около 14 птенцов, если плотность 18 пар — в выводке не бывает свыше 8 птенцов. У мышевидных грызунов при перенаселении, из-за стрессов, происходит гибель эмбрионов, что также приводит к уменьшению рождаемости.

Среди приспособлений для выживания выделяется комплекс признаков, называемых экологической стратегией, — общая характеристика роста и размножения данного вида. Два крайних типа получили название г- и К-стратегии; г-стратеги быстро достигают половой зрелости, приносят большое количество мелких потомков, имеют небольшие размеры и малую продолжительность жизни. К ним относятся, например, насекомые, грызуны. К-стратеги медленно развиваются, имеют более крупные размеры и большую продолжительность жизни, образуют небольшое число более крупных, хорошо защищенных потомков. Обитают они в средах со стабильными или закономерно изменяющимися условиями. К ним относятся крупные млекопитающие — копытные, хищные млекопитающие.

4.13. Биогеоценоз

Биогеоценоз. Экосистема. Живые организмы в природе объединены в сообщества, приспособленные к определенным условиям существования. Такое сообщество взаимосвязанных живых организмов, называют биоценозом, а совокупность всех абиотических факторов, определяющих условия их существования, называют биотопом. Биогеоценоз и биотоп образуют биогеоценоз (рис. 139). Термин биогеоценоз в 1942 г. был предложен академиком В. Н. Сукачевым, под биогеоценозом понимают исторически сложившуюся, устойчивую, саморегулирующуюся систему, образованную живыми организмами, приспособленными к совместной жизни на определенной территории с более или менее однородными условиями существования. Одновременно английским ботаником А. Тенсли был предложен термин экосистема.

Под экосистемой он понимал и каплю воды с микроорганизмами, в ней оби-

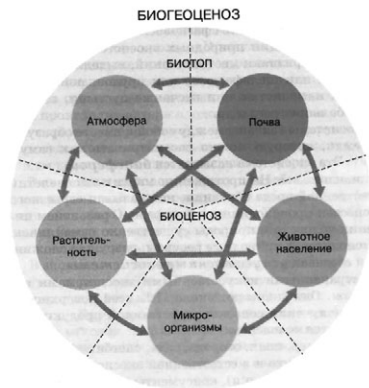


Рис. 139. Схема биогеоценоза

тающими, и аквариум, и природный водоем, и планету Земля. Многие ученые ставят знак равенства между понятиями биогеоценоз и экосистема. Но многие не считают эти термины синонимами, понимая под биогеоценозом конкретное природное сообщество; а экосистема — понятие более размытое, «безразмерное». То есть любой биогеоценоз является экосистемой, но не всякая экосистема может считаться биогеоценозом.

Характеристика биогеоценоза. Для существования любого биогеоценоза необходима энергия. Источником энергии для большинства биогеоценозов является солнечный свет, энергия которого используется фототрофными организмами для образования органических молекул. Некоторые экологические системы существуют в полной темноте (морское дно, куда не доходит солнечный свет, пещеры). Источником энергии для их существования будет попадающее в эту экосистему органическое вещество погибших или живых организмов. Кроме того, некоторые экосистемы существуют за счет хемоавтотрофных организмов, способных образовывать органическое вещество, используя энергию окисления неорганических соединений.

Основу биоценоза составляют автотрофные организмы — продуценты (образователи) органического вещества (фототрофные или хемотрофные). Сообщество растений называют фитоценозом, животных — зооценозом. В процессе фотосинтеза происходит образование органического вещества, за счет которого питаются гетеротрофы. Гетеротрофные организмы делятся на две группы: консументы — потребители и редуценты — разрушители органического вещества (рис. 140).

Консументы 1-го порядка — растительноядные, консументы 2-го порядка — плотоядные животные. Редуценты (бактерии и грибы) потребляют неживое органическое вещество, разлагая его до углекислого газа и минераль-

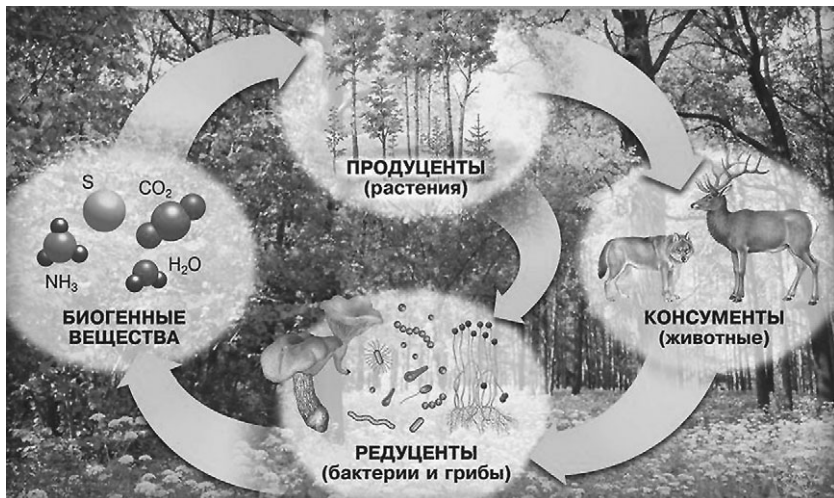


Рис. 140. Схема биогеоценоза

ных веществ. Мелкие консументы, питающиеся неживыми органическими веществами — дождевые черви, жуки-мертвоеды, навозники и др., — относятся к консументам-сапротрофам. Живые организмы биоценоза связаны в цепи питания. Простой пример пищевой цепи: растительность — насекомое, питающееся растительностью, — хищное насекомое — насекомоядная птица — хищная птица. Но растительное насекомое питается на нескольких видах растений, хищное насекомое — многими видами насекомых, насекомоядная и хищная птицы — многими видами животных. Таким образом, цепи питания образуют пищевые сети, сети питания.

Пищевые цепи разделяют на два типа. Цепь выедания (пастбищная) начинается с продуцентов, идет к консументам 1-го, 2-го и заканчивается консументами 3-го порядка. Цепь разложения (детритная) начинается от растительных и животных остатков, экскрементов животных и идет к мелким животным и микроорганизмам (детритофагам), которые ими питаются. Совокупность организмов, объединенных одним типом питания и занимающих определенное положение в пищевой цепи, носит название трофического уровня. Первый трофический уровень занимают автотрофы, зеленые растения (продуценты), второй — растительноядные животные (консументы первого порядка). На третьем уровне — хищники, питающиеся растительноядными животными (консументы второго порядка), на четвертом — вторичные хищники (консументы третьего порядка). Организмы, стоящие на каждом трофическом уровне, приспособлены для потребления определенного вида пищи, в качестве которой выступают организмы предыдущего трофического уровня.

Круговорот веществ и движение энергии. В любом биогеоценозе происходит круговорот веществ. Продуценты извлекают из атмосферы углекислый газ, из почвы — воду и минеральные соли и, используя энергию солнечного света, образуют органическое вещество. В дубраве, например, около 1% солнечной энергии преобразуется в химические связи образованного органического вещества. Солнечная энергия переходит в энергию химических связей образованного органического вещества растений — валовая первичная продукция (ВПП), но при дыхании растений около 50% органического вещества окисляется, остальной прирост биомассы — чистая первичная продукция (ЧПП). Например, ежегодный прирост биомассы в дубраве (ЧПП) составляет около 10 т/га, около 6 т — прирост надземных органов, 4 т приходится на прирост подземных органов. Затем химические элементы движутся по цепям питания. И вновь от звена к звену часть органического вещества используется как источник энергии, а часть — как строительный материал. В каждом звене пищевой цепи при дыхании углекислый газ возвращается в атмосферу, непереваренные остатки пищи и погибшие организмы разлагаются с помощью редуцентов, которые завершают круговорот химических элементов. Минеральные вещества вновь извлекаются продуцентами (углекислый газ из атмосферы, вода и минеральные соли из почвы), происходит постоянный круговорот веществ в биогеоценозах. Когда растительность поедается консументами, большая часть съеденного органического вещества растений окисляется и служит источником энергии, меньшая часть является строительным материалом и идет на прирост или восстановление биомассы.

В 1942 г. Р. Линдеман сформулировал закон пирамиды энергии (или закон 10%). Согласно этому закону с одного трофического уровня на другой переходит в среднем 10% от поступившей на предыдущий уровень энергии. Остальная ее часть теряется в виде теплового излучения в результате энергетического обмена. Если для простоты взять на прирост биомассы 10% от съеденной пищи, то медведь массой 500 кг съел 5 т тюленей, которым понадобилось 50 т рыбы, рыба съела зоопланктона 500 т, а в основании этой экологической пирамиды будут находиться съеденные зоопланктоном 5000 т фитопланктона. Это правило экологической пирамиды биомассы — биомасса каждого последующего уровня в пищевой цепи прогрессивно уменьшается — верно для большинства экосистем. Но в морских экосистемах биомасса каждого последующего уровня увеличивается, наблюдается перевернутая пирамида биомассы. На континентах преобладают растения (99,2%), в океане — животные (93,7%). Это связано с тем, что основным продуцентом является фитопланктон, водоросли, преобладающие в нем, живут недолго, большая часть их выедается, но они очень быстро размножаются. Организмы каждого последующего уровня живут дольше и накапливают большую биомассу. Различают пирамиду чисел, когда сравнивается число особей на каждом пищевом уровне, пирамиду биомассы — если сравнивается биомасса каждого уровня, пирамиду энергии — при сравнении количества энергии заключенной в пище каждого уровня. Запас энергии, накопленный зелеными растениями, стремительно иссякает, и вся энергия рассеивается в форме тепла. Поэтому пищевая цепь обычно включает всего 4–5 звеньев. Например, если с уровня на уровень переходит около 10% биомассы, то на пятый уровень (первый уровень — растения) перейдет всего 0,005% от массы, образованной при фотосинтезе.

У продуцентов (первый уровень) прирост биомассы 50% (50% будет израсходовано при дыхании), прирост биомассы второго уровня составит — 5%, третьего — 0,5%, четвертого уровня — 0,05%, пятого — 0,005%.

В любом биогеоценозе происходит круговорот веществ и осуществляется односторонний поток энергии. Продуценты извлекают из атмосферы углекислый газ, из почвы — воду и минеральные соли и, используя энергию солнечного света, образуют органическое вещество. Солнечная энергия преобразуется в химические связи образованного органического вещества. Затем химические элементы, входящие в состав образованных органических молекул, движутся по цепям питания.

В конце концов, при окислении органических веществ углекислый газ возвращается в атмосферу, энергия рассеивается в форме тепла, непереваренные остатки пищи и погибшие организмы разлагаются с помощью редуцентов, которые завершают круговорот химических элементов (рис. 141). В результате происходит окисление всех образованных органических молекул, и вся энергия рассеивается в форме тепла. Так осуществляется односторонний поток энергии. За единицу времени растения в процессе фотосинтеза создают определенную биомассу. Это валовая первичная продукция (ВПП). Около 50% этой биомассы расходуется самими растениями в процессах дыхания, 50% сохраняется в виде прироста биомассы. Эта часть и составляет чистую первичную

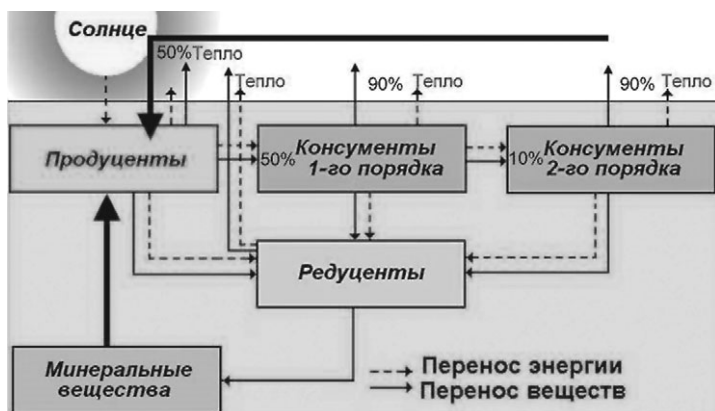


Рис. 141. Упрощенная схема переноса веществ (сплошная линия) и энергии (пунктирная линия) в процессе биологического круговорота

продукцию (ЧПП) экосистемы. Прирост за единицу времени биомассы консументов составляет вторичную продукцию экосистемы.

Биологическая продуктивность экосистемы — производительность экосистемы, измеряемая за единицу времени на единицу площади или объема. Самая высокая продуктивность у коралловых рифов, тропических лесов, заболоченных местностей. Самая низкая продуктивность в тундре, горных степях, большей части морских экосистем.

4.14. Сукцессия. Агроценоз

Саморегуляция в биогеоценозах. Для любого биогеоценоза характерна саморегуляция. Численность популяций любого вида в биогеоценозе остается достаточно стабильной, контролируется «сверху» и «снизу». «Снизу» ее контролируют жизненные ресурсы, «сверху» — организмы следующего трофического уровня. В результате численность популяции подвергается изменениям, но эти изменения обычно закономерны и связаны или с сезонными изменениями абиотических факторов, или вызываются биотическими факторами. Если численность какого-либо вида начинает возрастать — возрастает численность хищников и паразитов, питающихся за его счет, а снижение численности приведет к снижению численности популяций тех видов, для которых он является основным пищевым ресурсом. Таким образом, численность популяций каждого вида за счет саморегуляции поддерживается на оптимальном для данных условий уровне. Причем, чем больше видов входит в состав биогеоценоза, тем сложнее сети питания, тем он устойчивее. Выпадение одного звена в такой эко-

системе обычно не приводит к ее гибели. Исключение контроля «сверху» может привести к очень серьезным последствиям. Во-первых, хищники контролируют численность животных, которыми питаются, во-вторых, добычей хищников становятся в первую очередь больные и ослабленные животные.

На Аляске, в одном из заповедников, чтобы защитить четыре тысячи оленей, был организован полный отстрел волков. В результате через 10 лет оленей стало 42 тысячи, они подорвали кормовую базу и стали вымирать. С другой стороны, введение в экосистему нового вида может привести к серьезным ее изменениям, особенно если у иммигранта не будет естественных врагов. Например, кролики, которые были завезены в Австралию, так размножились, что лишили корма овец и принесли фермерским хозяйствам огромные убытки. Справиться с ними смогли лишь с помощью вируса миксоматоза, который погубил около 98% кроликов. Англичане завезли в Австралию коров, и вроде бы все было хорошо, но коровий навоз не понравился жукам-навозникам, которые перерабатывали фекалии кенгуру. Отсутствие консументов-сапротрофов привело к уменьшению полезной площади, с проблемой справились с помощью жука-навозника, завезенного из Африки.

Сукцессия. Несмотря на то что биогеоценозы являются устойчивыми и саморегулирующимися системами, происходит постепенная смена менее устойчивых биогеоценозов на более устойчивые. Такую закономерную смену биогеоценозов называют сукцессией. Например, после пожара или вырубki елового леса происходит его самовосстановление через ряд менее устойчивых экосистем. Сначала развивается сообщество светолюбивых травянистых растений, затем подрастают светолюбивые древесные породы, под их защитой появляются всходы ели, и примерно через сто лет ели вытесняют светолюбивые породы деревьев. В результате сукцессий формируются климаксные растительные сообщества, сообщества растений, наиболее приспособленных для совместного произрастания в конкретных климатических зонах. С севера на юг формируются фитоценозы тундры, затем тайги с преобладанием хвойных пород, далее — смешанные и широколиственные леса; в условиях недостатка влаги доминируют степные сообщества растений; в наиболее благоприятных климатических зонах образуются субтропические и тропические растительные сообщества. Сукцессия — это закономерный и направленный процесс, поэтому общие изменения, происходящие на той или иной ее стадии, свойственны любому сообществу и не зависят от его видового состава или географического местоположения.

Сукцессия, которая начинается на лишенном жизни месте (например, на вновь образовавшейся песчаной дюне, на вулканическом острове), называется первичной сукцессией. Первичные сукцессии возникают на субстратах, не затронутых почвообразованием, и связаны с формированием не только фитоценоза, но и почвы. Примером первичной сукцессии может являться поселение накипных и листоватых лишайников на камнях. Под действием выделений лишайников каменный субстрат постепенно превращается в подобие почвы, где поселяются уже кустистые лишайники, зеленые мхи, затем травы и другие растения и т. д. Вторичные сукцессии развиваются на месте сформировавшихся биоценозов после их нарушения, например в результате эрозии, засухи, пожа-

ра, вырубки леса. В ходе сукцессии облик сообщества постоянно меняется, меняется видовой состав, увеличивается количество видов, общая биомасса. В результате сукцессий формируются климаксные растительные сообщества, сообщества растений, наиболее приспособленных для совместного произрастания в конкретных климатических зонах. Продолжительность сукцессии во многом определяется структурой сообщества. При первичной сукцессии для развития устойчивого сообщества требуются многие сотни, а то и тысячи лет.

Агроценозы. Искусственные биогеоценозы появились в результате хозяйственной деятельности человека. Сады, парки, посевы сельскохозяйственных растений называются агроценозами. Источником энергии для их существования является не только солнечный свет, но и энергия вносимых органических удобрений, энергия трудовой деятельности человека, энергия сжигаемого горючего. Существенным отличием агроценозов является то, что в агроценозах ослаблено действие естественного отбора, направляющим фактором является искусственный отбор, отбор в пользу наиболее продуктивных сортов растений. Биоценоз отличается меньшим разнообразием видов, часто возделывается одна культура растений (монокультура) — пшеница, рожь, кукуруза. Саморегуляция, обеспечивающая устойчивость естественных биогеоценозов, в агроценозах проявляется очень слабо, так как видовое разнообразие консументов невелико, хищников и паразитов недостаточно для ограничения роста численности растительноядных животных. Поэтому человеку приходится самому регулировать численность многих консументов в агроценозе. Круговорот веществ в искусственных биогеоценозах неполный, большая часть произведенного органического вещества забирается человеком. В результате происходит обеднение почвы, чтобы восстановить ее плодородие, необходимо вносить удобрения.

Для получения необходимых продуктов питания созданы и создаются высокопродуктивные сорта растений, но они требуют высокой культуры земледелия. Необходима правильная и своевременная обработки почвы — весенняя и осенняя вспашка, рыхление, дополнительный полив. Внесение удобрений должно быть дробным — в разные периоды вегетации растению требуются различные удобрения, вносить которые нужно строго по норме. Использование севооборота, научно обоснованного чередования сельскохозяйственных культур и паров способствует восстановлению и повышению плодородия почвы, повышению урожайности. Использование лучших предшественников помогает увеличить урожай и уменьшить количество паразитов и вредителей. Использование бобовых растений приводит к обогащению почвы азотом. Ведется большая работа по созданию новых препаратов для борьбы с насекомыми-вредителями (инсектициды), с грибами-паразитами (фунгициды), с сорняками (гербициды). Для повышения биоразнообразия — основы саморегуляции биогеоценозов — нужно создавать агроэкосистемы — спланированные территории, на которых кроме агроценозов высокое биологическое разнообразие поддерживается за счет чередования полей, лугов, лесов, перелесков, лесополос, водоемов.

4.15. Характеристика биосферы

Биосфера и ее границы. Термин «биосфера» (от греч. *bios* – жизнь, *sphaira* – пленка) был предложен австралийским ученым Э. Зюссом (1831–1914), который понимал под биосферой совокупность живых организмов Земли. Учение о биосфере разработано российским ученым, академиком В. И. Вернадским (1863–1945). Он распространил понятие биосферы не только на живые организмы, но и на геологические оболочки, заселенные ими. В 1926 году вышла его книга «Биосфера», в которой он показал, что деятельность живых организмов изменяет геологические оболочки Земли и создает биосферу. Биосфера – открытая система, источником энергии для ее существования является солнечный свет. В. И. Вернадский, подчеркивая роль живого вещества, писал: «Жизнь захватывает значительную часть атомов, составляющих материю земной поверхности. Под ее влиянием эти атомы находятся в непрерывном интенсивном движении. Из них все время создаются миллионы разнообразнейших соединений. И этот процесс длится без перерыва десятки миллионов лет. На земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом».

В неживой природе биосферы (косное вещество биосферы) В. И. Вернадский различал три геологические оболочки: литосферу, атмосферу и гидросферу, которые в результате воздействия живых организмов стали биокосным веществом (рис. 142). Литосфера, «каменная оболочка» Земли, представляет собой верхнюю часть земной коры, измененной в результате физического, химического и биологического воздействия, чаще ее называют просто почвой. Состоит из осадочных пород, ниже которых находятся гранитный и базальтовые слои. Нижняя граница жизни в литосфере проходит на уровне 4–7 км, ниже проникновение жизни ограничено воздействием высоких температур, отсутствием воды. Наиболее заселены поверхность Земли и верхний слой почвы. Гидросфера, «водная оболочка», образована Мировым океаном, который занимает около 71 % поверхности земного шара, и водоемами суши – реками, озерами – около 5%. Много воды находится в подземных водах и ледниках.

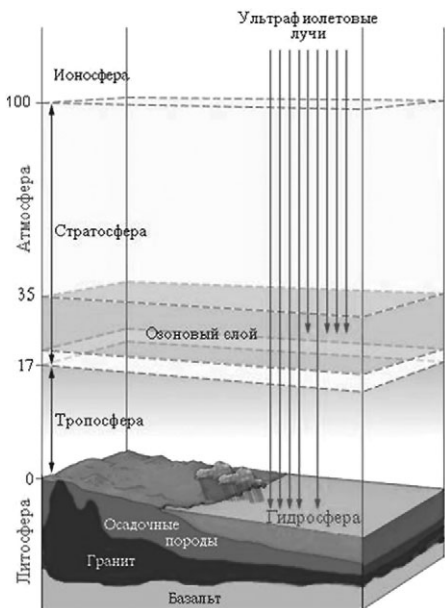


Рис. 142. Геологические оболочки

Литосфера, «каменная оболочка» Земли, представляет собой верхнюю часть земной коры, измененной в результате физического, химического и биологического воздействия, чаще ее называют просто почвой. Состоит из осадочных пород, ниже которых находятся гранитный и базальтовые слои. Нижняя граница жизни в литосфере проходит на уровне 4–7 км, ниже проникновение жизни ограничено воздействием высоких температур, отсутствием воды. Наиболее заселены поверхность Земли и верхний слой почвы. Гидросфера, «водная оболочка», образована Мировым океаном, который занимает около 71 % поверхности земного шара, и водоемами суши – реками, озерами – около 5%. Много воды находится в подземных водах и ледниках.

Гидросфера заселена по всей толщине, живые организмы пред-

ставлены бентосом, планктоном и nekтоном. Атмосфера подразделяется на тропосферу, нижнюю часть атмосферы, высота которой доходит до 20 км, выше находится стратосфера (до 100 км), еще выше ионосфера. Заселена только тропосфера, верхняя граница жизни проходит на высоте около 20 км, куда восходящие потоки воздуха заносят споры микроорганизмов. В атмосфере, на высоте 15–35 км свободный кислород (O_2) превращается в озон (O_3), который отражает жесткий ультрафиолет (свет с длиной волны менее 290 нм), вызывающий мутации в клетках живых организмов. К неживой природе относятся верхняя часть литосферы, гидросфера, нижняя часть атмосферы. Эти геологические оболочки связаны круговоротом веществ и потоками энергии, которые протекают в различных биогеоценозах. Биогеоценоз является элементарной структурной единицей биосферы, а сама биосфера представляет собой глобальную экологическую систему — экосферу.

Энергия солнечного света в процессе фотосинтеза преобразуется в энергию химических связей образованного органического вещества растений, которое во время дыхания частично используется самими растениями. Другая часть образованной органики является строительным материалом и источником энергии для многочисленных гетеротрофов. При разрушении неживой органики остатки энергии теряются в виде теплового излучения.

Вещества биосферы. Различают живое вещество — совокупность живых организмов Земли, косное вещество — вещества неживой природы (песок, глина, гранит, базальт). Биокосное вещество — результат взаимодействия живых организмов с неживой природой — вода, почва, ил. Биогенное вещество — вещество, создаваемое в результате жизнедеятельности организмов, — осадочные породы, каменный уголь, нефть.

Биомасса биосферы. Биомасса биосферы составляет примерно 0,01% от массы земной коры, причем около 99% процентов биомассы приходится на долю растений, на долю консументов и редуцентов — около 1%. Биомасса суши в 1000 раз больше биомассы мирового океана, она составляет почти 99,9%, это объясняется большей массой продуцентов на поверхности Земли. На континентах преобладают растения (99,2%), в океане — животные (93,7%). Использование солнечной энергии для фотосинтеза на суше достигает 0,1%, а в океане — только 0,04%. Тем не менее на океан приходится около 1/3 фотосинтеза, происходящего на всей планете, ежегодно образуется 50–100 млрд. тонн органического вещества. Общая годовая продукция наземной биомассы оценивается приблизительно в 180–200 млрд. тонн.

Биомасса различных участков поверхности Земли зависит от климатических условий — температуры, количества выпадаемых осадков. Суровые климатические условия тундры — низкие температуры, вечная мерзлота, короткое холодное лето — сформировали своеобразные растительные сообщества с небольшой биомассой и небольшим числом видов — около 500. Растительность тундры представлена лишайниками, мхами, стелющимися карликовыми формами деревьев, травянистой растительностью, выдерживающей такие экстремальные условия. Биомасса тайги, затем смешанных и широколиственных лесов постепенно увеличивается. Зона степей сменяется субтропической и тропической

растительностью, где биомасса максимальна. Растительный покров обеспечивает органическим веществом и всех обитателей почвы — животных (позвоночных и беспозвоночных), грибы и огромное количество бактерий. Бактерии и грибы — редуценты, они играют значительную роль в круговороте веществ биосферы, минерализуя органические вещества. «Великие могильщики природы» — так назвал бактерии Л. Пастер.

Гидросфера, «водная оболочка», образована Мировым океаном, который занимает около 71% поверхности земного шара, и водоемами суши — реками, озерами — около 5%. Много воды находится в подземных водах и ледниках. В связи с высокой плотностью воды живые организмы могут нормально существовать не только на дне, но и в толще воды, и на ее поверхности. Поэтому гидросфера заселена по всей толщине, живые организмы представлены бентосом, планктоном, нектоном. Бентосные организмы (от греч. *benthos* — глубина) ведут придонный образ жизни, живут на грунте и в грунте. Фитобентос образован различными растениями — зелеными, бурыми, красными водорослями, которые произрастают на различных глубинах: на небольшой глубине зеленые, затем бурые, глубже — красные водоросли, которые встречаются на глубине до 500 м. Зообентос представлен животными — моллюсками, червями, членистоногими и др. Многие приспособились к жизни даже на глубине более 11 км. Планктонные организмы (от греч. *planktos* — блуждающий) — обитатели толщи воды, они не способны самостоятельно передвигаться на большие расстояния, представлены фитопланктоном и зоопланктоном. К фитопланктону относятся одноклеточные водоросли, цианобактерии, которые находятся в морских водоемах до глубины 100 м и являются основным продуцентом органических веществ — у них необычайно высокая скорость размножения. Зоопланктон — это морские простейшие, кишечнополостные, мелкие ракообразные. Для этих организмов характерны вертикальные суточные миграции, они являются основной пищевой базой для крупных животных — рыб, усатых китов. Нектонные организмы (от греч. *nekton* — плавающий) — обитатели водной среды, способные активно передвигаться в толще воды, преодолевая большие расстояния. Это рыбы, кальмары, китообразные, ластоногие и другие животные.

Биогенная миграция. В биосфере совершается постоянный круговорот активных элементов с помощью живых организмов — биогенная миграция. Различают биогенную миграцию первого рода, которая совершается микроорганизмами. Миграция второго рода осуществляется многоклеточными организмами. Миграция первого рода превышает миграцию второго рода, т.к. у микроорганизмов очень высокая интенсивность жизнедеятельности и скорость размножения. Добыча и транспорт полезных ископаемых, газа, нефти, сжигание топлива — это биогенная миграция третьего рода, осуществляемая человеком.

Различают несколько основных функций живого вещества:

1. Энергетическая функция, связанная с превращением солнечной энергии в энергию химических связей образованного органического вещества. Процесс фотосинтеза обеспечивает энергией все жизненные процессы на Земле.

2. Газовая функция. Фотосинтез, дыхание, деятельность азотфиксирующих и денитрифицирующих бактерий создали атмосферу Земли, содержащую

21% кислорода, 0,03% углекислого газа, около 80% азота. Метан, сероводород — эти газы также биогенного происхождения.

3. Концентрационная функция живого вещества проявляется в захвате и накоплении биогенных химических элементов (элементов первой, второй группы, микроэлементов) — углерода, кислорода, водорода, азота, калия, натрия и др.

4. Окислительно-восстановительная функция связана с химическими превращениями веществ. Эти реакции лежат в основе метаболизма, в основе реакций пластического и энергетического обменов.

Круговорот веществ в биосфере. Деятельность живых организмов приводит к биогенной миграции химических элементов в биогеоценозах, к их круговороту. Автотрофные организмы постоянно извлекают из косного вещества биосферы биогенные элементы, которые движутся по цепям питания, могут на длительное время выводиться из круговорота в форме биогенного вещества, но, в конце концов, редуценты, деструкторы, возвращают их в неживую природу. Круговорот химических элементов рассмотрим на примере круговорота важнейших биогенных элементов — углерода и азота.

Круговорот углерода. Углерод входит в состав всех органических веществ любых живых организмов. Он извлекается из атмосферы в форме углекислого газа во время фотосинтеза, из углекислого газа и воды образуются углеводы и другие органические молекулы. Часть углерода возвращается в атмосферу при дыхании самих растений (до 50%), другая часть начинает движение по пастбищным и детритным цепям питания. Большая часть потребленного каждым организмом органического вещества окисляется при дыхании и только 5–25% превращается в собственное органическое вещество. При переходе от одного организма к другому происходит потеря большей части энергии в форме тепла и разрушение органического вещества до углекислого газа и воды.

Круговорот азота. Несмотря на то что растения буквальнокупаются в азоте (азота в атмосфере около 80%), они не могут его использовать. Атмосферный азот химически инертен, его фиксация осуществляется только некоторыми свободноживущими бактериями, клубень-

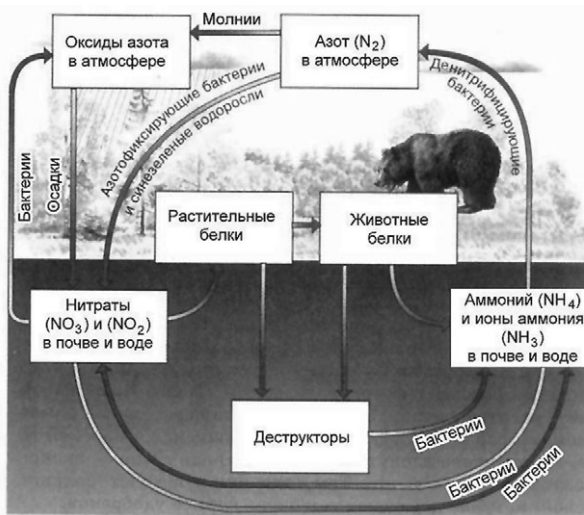


Рис. 143. Круговорот азота

ковыми бактериями и цианобактериями. Часть азота фиксируется из атмосферы в виде оксидов во время грозových разрядов. После азотфиксирующих бактерий соединения азота используются продуцентами, затем консументами (рис. 143). Азот входит в состав белков и нуклеиновых кислот, это один из четырех элементов первой группы, на долю которых приходится до 98% от массы организма.

В результате жизнедеятельности происходит постоянное выведение из организма продуктов белкового обмена — аммиака, мочевины, мочевой кислоты и других. После гибели организмов, при разложении органических веществ аммонифицирующие бактерии образуют аммиак (NH_3). Нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак до нитритов и нитратов. Растения способны усваивать часть нитратов, вновь используя азот для синтеза белков. Возвращают азот в атмосферу денитрифицирующие бактерии, которые превращают нитраты в свободный азот.

4.16. Антропогенное влияние

Человек и биосфера. Появление человечества (около 40 тыс. лет назад) привело к появлению еще одного фактора, антропогенного. Каменный век (палеолит), продолжавшийся около 30 тыс. лет, проходил в период последнего оледенения третичного периода, основой существования человека была охота. 10–12 тыс. лет назад наступило резкое потепление климата, были уничтожены или вымерли крупные животные. Наряду с собирательством и охотой все большее значение приобретает одомашнивание животных, на освободившихся от ледника территориях развивается земледелие. Уже на ранних этапах своего развития человек оказывал серьезное воздействие на окружающую его природу — по его вине исчезли многие виды животных, на больших территориях были вырублены леса, появились пустыни. В настоящее время в связи с развитием промышленности, автотранспорта, ростом населения антропогенное влияние на биосферу стало направляющей силой в эволюции биосферы.

Парниковый эффект и глобальное потепление. Некоторые газы, подобно стеклу в теплице, не пропускают инфракрасное излучение, испускаемое земной поверхностью, и тем самым способствуют сохранению тепла в атмосфере. Этот эффект и называют парниковым, а газы, молекулы которых способствуют накоплению тепла, — парниковыми газами. К ним относят диоксид углерода (за последние 100 лет концентрация углекислоты повысилась на 12%), метан, оксиды азота и фреоны (хлорфторуглероды, ХФУ), которые в XX в. начали широко применять для распыления лаков, красителей и в качестве хладагентов в холодильниках и кондиционерах. Концентрация CH_4 с начала XIX в. почти удвоилась. Добавочное поступление CO_2 связано в основном со сжиганием топлива, а также со сведением лесов и минерализацией гумуса пахотных почв. Возрастающие концентрации метана в атмосфере объясняют увеличением поголовья скота (CH_4 — один из продуктов метаболизма жвачных животных), переувлажнением земель при культивации риса и возрастанием добычи угля, в залежах которого этот газ накапливается. Глобальный нагрев атмосферы, по мнению уче-

ных, на 50% связан с CO_2 , на 18% — с CH_4 , на 14% — с фреонами и на 18% — с другими газами, включая N_2O . Пары воды и озон также усиливают парниковый эффект. Потепление может изменить привычную, частично прогнозируемую схему зарождения тайфунов, привести к уменьшению количества осадков в основных зерновых районах — в США, Китае, Казахстане, к резкому уменьшению урожая риса в Азии (в этом регионе 60% населения потребляют рис как основной продукт). Частичное таяние льдов и подъем уровня Мирового океана, вызванное потеплением, опасны для большинства людей, живущих на побережьях.

Разрушение озонового слоя. Максимальных величин концентрация O_3 достигает на высоте 20–25 км над поверхностью Земли. Роль озонового слоя для биосферы исключительная: он поглощает, не пропуская к поверхности Земли, ультрафиолетовое излучение, смертоносное для живых организмов. Уже ряд лет отмечается ослабление озонового слоя, что, вероятно, связано с попаданием в верхние слои атмосферы фреонов (хлорфторуглеродов, ХФУ).

Загрязнение атмосферы, кислотные дожди. Главные источники выбросов в атмосферу — это потребители энергии, сжигающие ископаемое топливо: промышленность, коммунальное хозяйство и транспорт. Основные загрязнители воздуха — оксиды серы, азота, твердые частицы и оксиды углерода. Особую тревогу вызывает загрязнение воздуха сернистым газом, порождающее кислотные дожди. Последствия кислотных дождей для биосферы исключительно тяжелые. Они превращают озера, реки и пруды в безжизненные водоемы, уничтожая сообщества животных и растений. В атмосферу попадают вещества, являющиеся канцерогенами или сильными мутагенами. Особенно опасны радиоактивные загрязнения, которые происходят при авариях АЭС, испытании ядерного оружия. Население Земли в настоящее время составляет свыше 6 млрд. человек, к 2020 году превысит 7 млрд, а количество производимого белка достаточно только для удовлетворения потребностей половины мирового населения. Расширение пахотных земель сопровождается вырубкой лесов, интенсивно вырубается и тропические леса — основные поставщики кислорода в атмосферу.

Ресурсы планеты. Среди природных богатств планеты различают исчерпаемые и неисчерпаемые ресурсы (рис. 144). Неисчерпаемые ресурсы подразделяются на кос-



Рис. 144. Природные ресурсы

мические, климатические и водные. Это энергия солнечной радиации, морских волн, ветра. Выделение это относительно. Например, пресную воду уже можно рассматривать как ресурс исчерпаемый, поскольку во многих регионах земного шара возник острый дефицит воды. Можно говорить и о неравномерности ее распределения, и невозможности ее использования из-за загрязнения.

Исчерпаемые ресурсы делятся на возобновимые и невозобновимые. Растительный и животный мир Земли, плодородие почвы относятся к возобновимым ресурсам с точки зрения человека. Использование огромного количества газа, нефти, угля, минерального сырья, которые относятся к невозобновимым ресурсам, приведет к их исчерпанию в обозримом будущем, и человечеству придется искать другие источники энергии. Причем несовершенная технология приводит к образованию большого количества отходов, к серьезному загрязнению атмосферы, почвы, воды.

Растительный и животный мир Земли, плодородие почвы относятся к возобновляемым ресурсам с точки зрения человека. Большая часть природных экосистем используется для хозяйственных нужд, но это использование часто приводит к серьезным нарушениям в биогеоценозах. Неправильная агротехника при обработке земель приводит к их эрозии, засолению и выведению из хозяйственной деятельности. Развитие промышленности — закономерный процесс, который нельзя остановить, экологические проблемы необходимо решать. В. И. Вернадский назвал человечество ноосферой, сферой разума. Для сохранения биосферы необходимы согласованные усилия всех стран, развитие человечества не должно сопровождаться разрушением природы. Усиливается экологический контроль за деятельностью предприятий, создаются очистные сооружения и малоотходные предприятия. Разрабатываются законы и правила природопользования, создаются заповедники, заказники, позволяющие сохранить растительный и животный мир Земли. В сельском хозяйстве применяются научно обоснованные методы землепользования, использования ядохимикатов и удобрений. Проблема рационального и разумного использования природных ресурсов на основе экологических законов является одной из важнейших задач человечества.

5. Химический состав клеток

5.1. Химический состав клеток. Вода, соли

Уровни организации жизни на Земле. Жизнь изучается на различных уровнях, самый простой из которых — молекулярный. На этом уровне изучаются неорганические и органические молекулы, входящие в состав живых организмов, их строение и функции в живом организме. На клеточном уровне изучается строение клеток, строение и функции клеточных органоидов. Каждая клетка проявляет все свойства живого — обмен веществ, раздражимость, развитие и размножение. На организменном уровне изучаются ткани, органы, системы органов и их взаимодействие. Правда существуют и одноклеточные организмы. Для существования во времени необходимо воспроизведение себе подобных, и группы живых организмов образуют виды, состоящие из популяций, — это уже популяционно-видовой уровень. Но виды существуют не изолированно, а в природном сообществе, взаимодействуют с другими видами живых организмов и приспосабливаются к факторам неживой природы, формируется биогеоценотический уровень. Самый сложный уровень жизни на Земле — биосферный, это земная оболочка, заселенная живыми организмами.

Химический состав клеток. Изучением клетки занимается цитология (от греч. цитос — клетка и логос — наука). Изучается строение клеток, строение и функции клеточных органоидов, процессы жизнедеятельности, протекающие в клетке. Каждая клетка проявляет все свойства живого — обмен веществ, раздражимость, развитие и размножение, является элементарной (наименьшей) единицей строения. Изучение клетки логично начать с изучения химического состава клетки. Все клетки, независимо от уровня организации, сходны по химическому составу. В живых организмах обнаружено 86 химических элементов периодической системы Д. И. Менделеева. Для 26 элементов известны функции, которые они выполняют в клетке. Эти элементы называются биогенными. По количественному содержанию в живом веществе элементы делятся на три категории: 1) *макроэлементы* — элементы, концентрация которых превышает 0,001%; они составляют основную массу живого вещества клетки (около 99%). Макроэлементы делят на элементы 1 и 2 группы. Элементы 1-ой группы — С, N, H, O (на их долю приходится 98% от всех элементов). Элементы 2-ой группы — K, Na, Ca, Mg, S, P, Cl, Fe (1,9%); 2) *микроэлементы* (Zn, Mn, Cu, Co, Mo и многие другие), доля которых составляет от 0,001% до 0,000001%. Микроэлементы входят в состав биологически активных веществ — ферментов, витаминов и гормонов; 3) *ультрамикроэлементы* (Hg, Au, U, Ra и др.), концентрация которых не превышает 0,000001%. Роль большинства элементов этой группы до сих пор не выяснена. Макро- и микроэлементы присутствуют в живой материи в виде разнообразных химических соединений, которые подразделяются на неорганические и органические вещества.

К неорганическим веществам относятся вода и минеральные вещества. К органическим веществам относятся белки, жиры, углеводы, нуклеиновые

кислоты, АТФ и другие низкомолекулярные органические вещества. Процентное соотношение указано в таблице.

Неорганические	Содержание, %	Органические	Содержание, %
Вода	40–95	Белки	10–20
Другие неорганические вещества	1,0–1,5	Липиды	1–5
		Углеводы	0,2–20
		Нуклеиновые кислоты	1,0–2,0
		АТФ и другие низкомолекулярные органические соединения	0,1–0,5

Неорганические вещества клетки. Вода. Вода – самое распространенное в живых организмах неорганическое соединение. Ее содержание колеблется в широких пределах: в клетках эмали зубов вода составляет по массе около 10%, а в клетках развивающегося зародыша – более 90%. В молекуле воды один атом кислорода ковалентно связан с двумя атомами водорода. Молекула полярна: кислородный атом несет частичный отрицательный заряд, а два водородных – частично положительные заряды. Это делает молекулу воды диполем. Поэтому при взаимодействии молекул воды друг с другом между ними устанавливаются водородные связи. Они слабее ковалентной, но, поскольку каждая молекула воды способна образовывать 4 водородные связи, они существенно влияют на физические свойства воды. Большая теплоемкость, теплота плавления и теплота парообразования объясняются тем, что большая часть поглощаемого водой тепла расходуется на разрыв водородных связей между ее молекулами. Вода обладает высокой теплопроводностью, благодаря чему в различных участках клетки поддерживается одинаковая температура. Вода практически не сжимается, прозрачна в видимом участке спектра. Наконец, вода – вещество, плотность которого в жидком состоянии больше, чем в твердом.

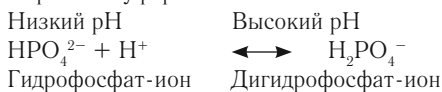
Вода – хороший растворитель ионных (полярных) соединений, а также некоторых неионных, в молекуле которых присутствуют заряженные (полярные) группы. Если энергия притяжения молекул воды к молекулам какого-либо вещества больше, чем энергия притяжения между молекулами вещества, то молекулы гидратируются и вещество растворяется. По отношению к воде различают гидрофильные вещества – вещества, хорошо растворимые в воде, и гидрофобные вещества – вещества, практически нерастворимые в воде. Есть органические молекулы, у которых один участок – гидрофилен, другой – гидрофобен. Такие молекулы называют амфипатическими, к ним относятся, например, фосфолипиды, образующие основу биологических мембран. Вода является непосредственным участником многих химических реакций (гидролитическое

расщепление белков, углеводов, жиров и др.), необходима как метаболит для реакций фотосинтеза. Большинство биохимических реакций может идти только в водном растворе; многие вещества поступают в клетку и выводятся из нее в водном растворе. Благодаря большой теплоте испарения воды происходит охлаждение организма. Максимальная плотность воды при +4°C, при понижении температуры вода поднимается вверх, а так как плотность льда меньше плотности воды, то лед образуется на поверхности, поэтому при замерзании водоемов подо льдом остается жизненное пространство для водных организмов. Несжимаемость воды определяет напряженное состояние клеточных стенок (тургор), а также выполняет опорную функцию (гидростатический скелет, например, у круглых червей).

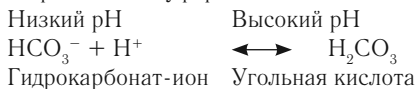
Минеральные вещества. Минеральные вещества клетки в основном представлены солями, которые диссоциируют на анионы и катионы, некоторые используются в неионизированной форме (Fe, Mg, Cu, Co, Ni и др.). Для процессов жизнедеятельности клетки наиболее важны катионы Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , анионы HPO_4^{2-} , Cl^- , HCO_3^- . Концентрации ионов в клетке и среде ее обитания, как правило, различны. В нервных и мышечных клетках концентрация K^+ внутри клетки в 30–40 раз больше, чем вне клетки; концентрация Na^+ вне клетки в 10–12 раз больше, нежели в клетке. Ионов Cl^- вне клетки в 30–50 раз больше, чем внутри клетки. Существует ряд механизмов, позволяющих клетке поддерживать определенное соотношение ионов в протопласте и внешней среде. Различные ионы принимают участие во многих процессах жизнедеятельности клетки: катионы K^+ , Na^+ , Ca^{2+} обеспечивают раздражимость живых организмов; катионы Mg^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+} , Ca^{2+} и др. необходимы для нормального функционирования многих ферментов; образование углеводов в процессе фотосинтеза невозможно без Mg^{2+} (составная часть хлорофилла).

От концентрации солей внутри клетки зависят ее буферные свойства. Буферностью называют способность клетки поддерживать слабощелочную реакцию своего содержимого на постоянном уровне (рН около 7,4). Внутри клетки буферность обеспечивается главным образом анионами H_2PO_4^- и HPO_4^{2-} . Во внеклеточной жидкости и в крови роль буфера играют H_2CO_3 и HCO_3^- .

Фосфатная буферная система:



Бикарбонатная буферная система:



Некоторые неорганические вещества содержатся в клетке не только в растворенном, но и в твердом состоянии. Например, Ca и P содержатся в костной ткани, в раковинах моллюсков в виде двойных углекислых и фосфорнокислых солей.

5.2. Органические вещества. Белки

Органические вещества составляют в среднем 20–30% массы клетки живого организма. К ним относятся биологические полимеры — белки, нуклеиновые кислоты и полисахариды, а также жиры и ряд низкомолекулярных органических веществ — аминокислоты, простые сахара, нуклеотиды и т.д. (рис. 145). Полимеры — сложные разветвленные или линейные молекулы, при гидролизе распадающиеся до мономеров.



Рис. 145. Вещества организмов

Если полимер состоит из одного вида мономеров, то такой полимер называют гомополимером, если в состав полимерной молекулы входят различные мономеры — то это гетерополимер. Если группа различных мономеров в полимерной молекуле повторяется (А,Б,В,А,Б,В,А,Б,В) — это регулярный гетерополимер, если нет повторения определенной группы мономеров — гетерополимер нерегулярный.

Белки. Из органических веществ клетки по количеству и значению на первом месте стоят белки (10–20% от сырой массы клетки). Белки, или протеины, — высокомолекулярные гетерополимеры, органические вещества, распадающиеся при гидролизе до аминокислот. Значение белков настолько велико, что информация о белках включена в два наиболее популярных определения Жизни: «Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка» (Ф. Энгельс). «Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот» (М. В. Волькенштейн).

В состав простых белков (состоящих только из аминокислот) входят углерод, водород, азот, кислород и сера. Часть белков (сложные белки) образует комплексы с другими молекулами, содержащими фосфор, железо, цинк и медь, — это сложные белки, содержащие помимо аминокислот еще и небелковую, простетическую, группу. Она может быть представлена ионами металлов (металлопротеины — гемоглобин), углеводами (гликопротеины), липидами (липопротеины), нуклеиновыми кислотами (нуклеопротеины). Белки обладают огромной молекулярной массой: один из белков — глобулин молока — имеет молекулярную массу 42 000. Его формула $C_{1864}H_{3012}O_{576}N_{468S21}$. Существуют белки,

молекулярная масса которых в 10 и даже в 100 раз больше. Для сравнения: молекулярная масса спирта — 46, уксусной кислоты — 60, бензола — 78. Белки представляют собой нерегулярные гетерополимеры, мономерами которых являются α -аминокислоты. В клетках и тканях обнаружено свыше 170 различных аминокислот, но в состав белков входит лишь 20 α -аминокислот. В зависимости от того, могут ли аминокислоты синтезироваться в организме, различают: заменимые аминокислоты — десять аминокислот, синтезируемых в организме, и незаменимые аминокислоты — аминокислоты, которые в организме не синтезируются. Незаменимые аминокислоты должны поступать в организм вместе с пищей. В зависимости от аминокислотного состава белки бывают полноценными, если содержат весь набор незаменимых аминокислот, и неполноценными, если какие-то незаменимые аминокислоты в их составе отсутствуют.

Все α -аминокислоты при α -атоме углерода содержат атом водорода, карбоксильную группу ($-\text{COOH}$) и аминогруппу ($-\text{NH}_2$). Остальная часть молекулы представлена радикалом. Аминогруппа легко присоединяет ион водорода, т.е. проявляет основные свойства. Карбоксильная группа легко отдает ион водорода — проявляет свойства кислоты. Аминокислоты являются амфотерными соединениями, так как в растворе они могут выступать как в роли кислот, так и оснований.

В водных растворах аминокислоты существуют в разных ионных формах. Это зависит от pH раствора и от того, какая аминокислота: нейтральная, кислая или основная. В зависимости от количества аминогрупп и карбоксильных групп, входящих в состав аминокислот, различают нейтральные аминокислоты, имеющие одну карбоксильную группу и одну аминогруппу, основные аминокислоты, имеющие в радикале еще одну аминогруппу, и кислые аминокислоты, имеющие в радикале еще одну карбоксильную группу. Пептиды — органические вещества, состоящие из небольшого количества остатков аминокислот, соединенных пептидной связью. Образование пептидов происходит в результате реакции конденсации аминокислот. При взаимодействии аминогруппы одной аминокислоты с карбоксильной группой другой между ними возникает ковалентная азот-углеродная связь, которую называют пептидной (рис. 146). В зависимости от количества аминокислотных остатков, входящих в состав пептида, различают дипептиды, трипептиды, тетрапептиды и т.д. Образование пептидной связи может повторяться многократно. Это приводит к образованию полипептидов. Если полипептид состоит из большого количества остатков аминокислот, то его уже называют белком. На одном конце молекулы находится свободная аминогруппа (его называют N-концом), а на другом — свободная карбоксильная группа (его называют C-концом).



Рис. 146. Образование дипептида

Структура белковой молекулы. Выполнение белками определенных специфических функций зависит от пространственной конфигурации их молекул, кроме того, клетке энергетически невыгодно держать белки в развернутой форме, в виде цепочки, поэтому полипептидные цепи подвергаются укладке, приобретая определенную трехмерную структуру, или конформацию. Выделяют 4 уровня пространственной организации белков (рис. 147).

Первичная структура белка — последовательность расположения аминокислотных остатков в полипептидной цепи, составляющей молекулу белка. Связь между аминокислотами — пептидная. Если молекула белка состоит всего из 10 аминокислотных остатков, то число теоретически возможных вариантов белковых молекул, отличающихся порядком чередования аминокислот, — 20^{10} . Белки же, выделенные из живых организмов, образованы сотнями, а иногда и тысячами аминокислотных остатков. В организме человека обнаружено порядка десяти тысяч различных белков, которые отличаются как друг от друга, так и от белков других организмов. Именно первичная структура белковой молекулы определяет свойства молекул белка и ее пространственную конфигурацию. Замена всего лишь одной аминокислоты на другую в полипептидной цепочке приводит к изменению свойств и функций белка. Например, замена в β -субъединице гемоглобина шестой глутаминовой аминокислоты на валин приводит к тому, что молекула гемоглобина в целом не может выполнять свою основную функцию — транспорт кислорода (в таких случаях у человека развивается заболевание — серповидноклеточная анемия). Первым белком, у которого была выявлена аминокислотная последовательность, стал гормон инсулин. Исследования проводились в Кембриджском университете Ф.Сэнгером с 1944 по 1954 год. Было выявлено, что молекула инсулина состоит из двух полипептидных цепей (21 и 30 аминокислотных остатков), удерживаемых около друг друга дисульфидны-

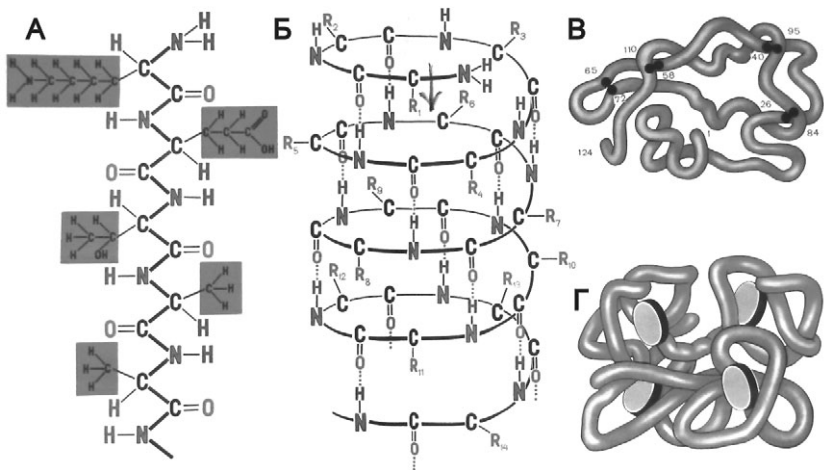


Рис. 147. Структуры белковых молекул:

А — первичная; Б — вторичная; В — третичная; Г — четвертичная структура

ми мостиками. За свой кропотливый труд Ф. Сэнгер был удостоен Нобелевской премии. Вторичная структура — упорядоченное свертывание полипептидной цепи в α -спираль (имеет вид растянутой пружины) или β -структуру (складчатый слой). В α -спирали NH-группа данного остатка аминокислоты взаимодействует с CO-группой четвертого от нее остатка. Практически все «CO-» и «NH-группы» принимают участие в образовании водородных связей. Они слабее пептидных, но, повторяясь многократно, придают данной конфигурации устойчивость и жесткость. На уровне вторичной структуры существуют фиброин (шелк, паутина), кератин (волосы, ногти), коллаген (сухожилия).

Третичная структура — укладка полипептидных цепей в глобулу, возникающую в результате возникновения химических связей (водородных, ионных, дисульфидных) и установления гидрофобных взаимодействий между радикалами аминокислотных остатков. Основную роль в образовании третичной структуры играют гидрофильно-гидрофобные взаимодействия. В водных растворах гидрофобные радикалы стремятся спрятаться от воды, группируясь внутри глобулы, в то время как гидрофильные радикалы стремятся оказаться на поверхности молекулы.

У некоторых белков третичная структура стабилизируется дисульфидными ковалентными связями, возникающими между атомами серы двух остатков цистеина. На уровне третичной структуры существуют ферменты, антитела, некоторые гормоны. По форме молекулы различают белки глобулярные и фибриллярные. Если фибриллярные белки выполняют в основном опорные функции, то глобулярные белки растворимы и выполняют множество функций в цитоплазме клеток или во внутренней среде организма. Четвертичная структура характерна для сложных белков, молекулы которых образованы двумя и более глобулами. Субъединицы удерживаются в молекуле исключительно при помощи нековалентных связей, в первую очередь водородных и гидрофобных. Наиболее изученным белком, имеющим четвертичную структуру, является гемоглобин. Он образован двумя α -субъединицами (141 аминокислотный остаток) и двумя β -субъединицами (146 аминокислотных остатков). С каждой субъединицей связана молекула гема, содержащая железо.

Свойства белков. Аминокислотный состав, структура белковой молекулы определяют его свойства. Белки сочетают в себе основные и кислотные свойства, определяемые радикалами аминокислот; чем больше кислых аминокислот в белке, тем ярче выражены его кислотные свойства. Способность отдавать и присоединять H^+ определяют буферные свойства белков, один из самых мощных буферов — гемоглобин в эритроцитах, поддерживающий pH крови на постоянном уровне. Есть белки растворимые (фибриноген), есть нерастворимые, выполняющие механические функции (фиброин, кератин, коллаген). Есть белки активные в химическом отношении (ферменты), есть химически неактивные, устойчивые к воздействию различных условий внешней среды и крайне неустойчивые. Внешние факторы (нагревание, ультрафиолетовое излучение, тяжелые металлы и их соли, изменения pH, радиация, обезвоживание) могут вызывать нарушение структурной организации молекулы белка. Процесс утраты трехмерной конформации, присущей данной молекуле белка без разрушения первичной

структуры, называют денатурацией. Причиной денатурации является разрыв связей, стабилизирующих определенную структуру белка. Первоначально рвутся наиболее слабые связи, а при ужесточении условий и более сильные. Поэтому сначала утрачивается четвертичная, затем третичная и вторичная структуры. Изменение пространственной конфигурации приводит к изменению свойств белка и, как следствие, делает невозможным выполнение белком свойственных ему биологических функций. Если денатурация не сопровождается разрушением первичной структуры, то она может быть обратимой, в этом случае происходит самовосстановление свойственной белку конформации. Такой денатурации подвергаются, например, рецепторные белки мембраны. Процесс восстановления структуры белка после денатурации называется ренатурацией. Если восстановление пространственной конфигурации белка невозможно, то денатурация называется необратимой. Разрушение первичной структуры белка называется деградацией.

Функции белков. Благодаря сложности, разнообразию форм и состава белки играют важную роль в жизнедеятельности клетки и организма в целом. Функции их разнообразны.

Функция	Примеры и пояснения
Строительная	Белки участвуют в образовании клеточных и внеклеточных структур: входят в состав клеточных мембран (липопротеины, гликопротеины), волос (кератин), сухожилий (коллаген) и т.д.
Транспортная	Белок крови гемоглобин присоединяет кислород и транспортирует его от легких ко всем тканям и органам, а от них в легкие переносит углекислый газ; в состав клеточных мембран входят особые белки, которые обеспечивают активный и строго избирательный перенос некоторых веществ и ионов из клетки во внешнюю среду и обратно
Гормоны	Гормоны белковой природы принимают участие в регуляции процессов обмена веществ. Например, гормон инсулин регулирует уровень глюкозы в крови, способствует синтезу гликогена, увеличивает образование жиров из углеводов
Регуляторная	Белки-репрессоры, например, регулируют транскрипцию генов прокариот

Функция	Примеры и пояснения
Защитная	В ответ на проникновение в организм чужеродных белков или микроорганизмов (антигенов) образуются особые белки — антитела, способные связывать и обезвреживать их. Фибрин, образующийся из фибриногена, способствует остановке кровотечений
Двигательная	Сократительные белки актин и миозин обеспечивают сокращение мышц у многоклеточных животных
Сигнальная	В поверхностную мембрану клетки встроены молекулы белков, способных изменять свою третичную структуру в ответ на действие факторов внешней среды, таким образом осуществляя прием сигналов из внешней среды и передачу команд в клетку
Запасаящая	В организме животных белки, как правило, не запасаются, исключение: альбумин яиц, казеин молока. Но благодаря белкам в организме могут откладываться про запас некоторые вещества, например, при распаде гемоглобина железо не выводится из организма, а сохраняется в организме, образуя комплекс с белком ферритином
Энергетическая	При распаде 1 г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж. Сначала белки распадаются до аминокислот, а затем до конечных продуктов — воды, углекислого газа и аммиака. Однако в качестве источника энергии белки используются только тогда, когда другие источники (углеводы и жиры) израсходованы
Каталитическая	Одна из важнейших функций белков. Обеспечивается белками-ферментами, которые ускоряют биохимические реакции, происходящие в клетках. Например, рибулезобифосфаткарбоксилаза катализирует фиксацию CO_2 при фотосинтезе

Ферменты или энзимы — особый класс белков, являющихся биологическими катализаторами. Благодаря ферментам биохимические реакции протекают с огромной скоростью. Скорость ферментативных реакций в десятки тысяч раз (а иногда и в миллионы) выше скорости реакций, идущих с участием неорганических катализаторов. Вещество, на которое оказывает свое действие фермент, называют субстратом. Ферменты — глобулярные белки, по особенностям строения ферменты можно разделить на две группы: простые и слож-

ные. Простые ферменты являются простыми белками, т.е. состоят только из аминокислот. Сложные ферменты являются сложными белками, т.е. в их состав помимо белковой части входит группа небелковой природы — кофактор. У некоторых ферментов в качестве кофакторов выступают витамины. В молекуле фермента выделяют особую часть, называемую активным центром. Активный центр — небольшой участок фермента (от трех до двенадцати аминокислотных остатков), именно в котором происходит связывание субстрата или субстратов с образованием фермент-субстратного комплекса. По завершении реакции фермент-субстратный комплекс распадается на фермент и продукт (продукты) реакции. Некоторые ферменты имеют (кроме активного) аллостерические центры — участки, к которым присоединяются регуляторы скорости работы фермента (аллостерические ферменты). Для реакций ферментативного катализа характерны: высокая эффективность, строгая избирательность и направленность действия, субстратная специфичность.

Большинство неорганических катализаторов ускоряют химические реакции при очень высоких температурах, имеют максимальную эффективность в сильноокислой или сильнощелочной среде, при высоких давлениях, а большинство ферментов активны при температурах 35–45°C, физиологических значениях кислотности раствора и при нормальном атмосферном давлении; скорость ферментативных реакций в десятки тысяч (а иногда и в миллионы раз) выше скорости реакций, идущих с участием неорганических катализаторов. Например, пероксид водорода без катализаторов разлагается медленно: $2 \text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2 \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$. В присутствии солей железа (катализатора) эта реакция идет несколько быстрее. Фермент каталаза ($M = 252\,000$) за 1 сек. расщепляет 100 тыс. молекул H_2O_2 ($M = 34$). Известно более 2000 различных ферментов, представленных белками с высокой молекулярной массой. Скорость ферментативных реакций зависит от температуры, концентрации фермента, концентрации субстрата, рН. Следует подчеркнуть, что поскольку ферменты являются белками, то их активность наиболее высока при физиологически нормальных условиях.

5.3. Углеводы, липиды

Углеводы. Углеводы, или сахараиды, — органические вещества, в состав которых входят углерод, кислород, водород. Химический состав углеводов характеризуется их общей формулой $\text{C}_x(\text{H}_2\text{O})_y$, где $x \geq y$. Углеводы составляют около 1% массы животных клеток, а в клетках печени и мышц — до 5%. Наиболее богаты углеводами растительные клетки (до 90%). Количество атомов водорода в молекулах углеводов, как правило, в два раза больше количества атомов кислорода (то есть как в молекуле воды). Отсюда и название — углеводы. Различают две группы углеводов: простые и сложные. Простые углеводы называют моносахаридами, так как они не гидролизуются при переваривании в отличие от сложных, которые при гидролизе распадаются с образованием моносахаридов. Общая формула простых сахаров — $(\text{CH}_2\text{O})_n$, где $n \geq 3$. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле моносахаридов различают: триозы (3С), тетрозы (4С), пентозы (5С), гексозы (6С), гептозы (7С). В природе наиболее широко распространены пентозы и гексозы.

Важнейшие моносахариды: из пентоз — рибоза ($C_5H_{10}O_5$) и дезоксирибоза ($C_5H_{10}O_4$) (рис. 148), входящие в состав нуклеотидов ДНК, РНК и АТФ. Дезоксирибоза отличается от рибозы тем, что при втором атоме углерода имеет атом водорода, а не гидроксильную группу, как у рибозы. Из гексоз наиболее распространены глюкоза, фруктоза и галактоза (общая формула $C_6H_{12}O_6$). Глюкоза (виноградный сахар) — это первичный источник энергии

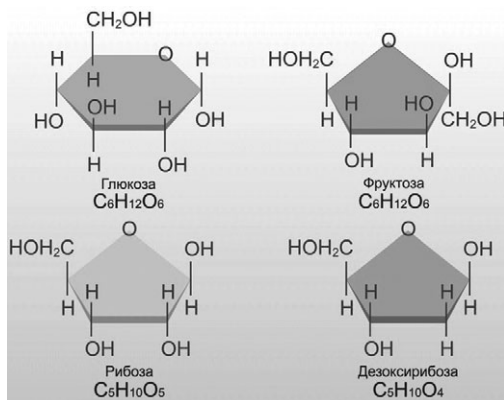


Рис. 148. Моносахариды

для клеток. Входит в состав сложных углеводов. Обязательный компонент крови. Снижение ее количества приводит к немедленному нарушению жизнедеятельности нервных и мышечных клеток. Находясь в клетках, регулирует осмотическое давление. Фруктоза в свободном виде встречается в плодах. Особенно много ее в меде, фруктах. Значительно слаще глюкозы и других сахаров. Входит в состав олиго- и полисахаридов, участвует в поддержании тургора растительных клеток. Галактоза — также пространственный изомер глюкозы. Вместе с глюкозой образуют важнейший дисахарид молока — лактозу, называемую молочным сахаром. Легко превращается в глюкозу. Молекулы моносахаридов могут иметь вид прямолинейных цепочек или циклических структур. Для пентоз и гексоз наиболее характерна именно циклическая структура, линейные молекулы встречаются очень редко. Молекулы дисахаридов и полисахаридов также образованы циклическими формами моносахаридов. Моносахариды могут быть представлены в форме α - и β -изомеров. Гидроксильная группа при первом атоме углерода может располагаться как под плоскостью цикла (α -изомер), так и над ней (β -изомер), α -изомеры образуют молекулы крахмала и гликогена, β -изомеры — целлюлозы. Свойства моносахаридов: низкая молекулярная масса, сладкий вкус, легко растворяются в воде, кристаллизуются, относятся к редуцирующим (восстанавливающим) сахарам.

Сложные углеводы. Сложными называют углеводы, молекулы которых при гидролизе распадаются с образованием моносахаридов. Их состав выражается общей формулой $C_x(H_2O)_y$, где $x > y$. Сложные углеводы делятся на олигосахариды и полисахариды. Олигосахаридами называют сложные углеводы, содержащие от 2 до 10 моносахаридных остатков. В зависимости от количества остатков моносахаридов, входящих в молекулы олигосахаридов, различают дисахариды, трисахариды, тетрасахариды и т.д. Наиболее широко распространены в природе дисахариды. Дисахариды — олигосахариды, молекулы которых образованы двумя остатками моносахаридов. Дисахариды образуются в результате конденсации двух моносахаридов. Связь, возникающую между двумя

моносахаридами, называют гликозидной. Обычно она образуется между 1-м и 4-м углеродными атомами соседних моносахаридных единиц — 1,4-гликозидная связь. Важнейшие дисахариды — мальтоза, лактоза, сахароза. Мальтоза (солодовый сахар) состоит из двух остатков α -глюкозы. Дисахарид хорошо растворим в воде. Образуется в результате реакции конденсации двух молекул α -глюкозы или ферментом мальтаза при гидролизе крахмала. Сахароза (тростниковый, свекловичный сахар) состоит из остатков α -глюкозы и фруктозы. Легко растворим в воде. Широко распространен в растениях. Углеводы, образовавшиеся в процессе фотосинтеза, в виде сахарозы оттекают из листьев. Сахароза легко превращается в крахмал и гликоген. Играет огромную роль в питании животных и человека. В основном сахарозу получают из сахарной свеклы и сахарного тростника. Лактоза (молочный сахар) образована остатками галактозы и глюкозы. Плохо растворим в воде. Входит в состав молока. Является источником энергии для детенышей млекопитающих. В свободном виде обнаружен у некоторых растений. Используется в микробиологической промышленности для приготовления питательных сред. Свойства олигосахаридов: сравнительно невысокая (несколько сотен) молекулярная масса, хорошая растворимость в воде, легко кристаллизуются, обладают, как правило, сладким вкусом, могут быть как редуцирующими, так и нередуцирующими.

Полисахариды. Высокомолекулярные органические вещества, биополимеры, мономерами которых являются простые углеводы. Чаще всего мономером полисахаридов является глюкоза, иногда галактоза и другие сахара. Как правило, в состав полисахаридов входит несколько сотен мономерных единиц. Полисахариды образуются в результате реакции поликонденсации. Если в молекуле полисахарида присутствуют только 1,4-гликозидные связи, то образуется линейный, неразветвленный полимер (целлюлоза). Если присутствуют как 1,4-, так и 1,6-гликозидные связи, полимер будет разветвленным (гликоген). 1,6-гликозидная связь образуется между остатками моносахаридов, входящих в состав разных линейных цепей. Наиболее важные полисахариды — крахмал, гликоген, целлюлоза, хитин, муцин. Крахмал — основной резервный углевод растений. Общая формула $(C_6H_{10}O_5)_n$, где n — количество остатков α -глюкозы. Нерастворим в холодной воде. В горячей воде образует раствор, по свойствам напоминающий коллоидный (крахмальный клейстер). Молекула крахмала примерно на 20% состоит из амилозы и на 80% из амилопектина. Линейные цепи амилозы состоят из нескольких тысяч остатков глюкозы и способны спирально свертываться, принимая более компактную форму. Амилопектин интенсивно ветвится, и за счет этого обеспечивается его компактность.

Гликоген — основной резервный углевод животных и человека. Обнаружен также в грибах, дрожжах и зернах кукурузы. Содержится, главным образом, в печени (20%) и мышцах (4%). Служит источником глюкозы. Молекула сходна с молекулой амилопектина, но сильнее ветвится. Гликоген сравнительно хорошо растворим в горячей воде. Целлюлоза (клетчатка) — основной структурный углевод клеточных стенок растений. Один из самых распространенных природных полимеров: в ней аккумулировано около 50% всего углерода биосферы. Целлюлоза нерастворима в воде, лишь набухает в ней. Является линейным

полимером β -глюкозы. В отличие от крахмала остатки глюкозы соединены в молекуле целлюлозы β -гликозидными связями, что исключает ее расщепление пищеварительными соками человека, так как у человека отсутствуют ферменты, способные разрывать β -гликозидные связи целлюлозы. Хитин — полисахарид, полимер аминопроизводного α -глюкозы, выполняет защитную и структурную функции в клеточных стенках некоторых животных и грибов. Муреин — полисахарид, состоящий из сети полисахаридных цепей, соединенных многочисленными пептидными цепями. Образует муреиновый каркас бактериальной стенки. Свойства полисахаридов. Имеют большую молекулярную массу (обычно сотни тысяч), не дают ясно оформленных кристаллов, либо нерастворимы в воде, либо образуют растворы, напоминающие по свойствам коллоидные, сладкий вкус не характерен, относятся к нередуцирующим углеводам.

Функции углеводов. Энергетическая — одна из основных функций углеводов. Углеводы (глюкоза) — основные источники энергии в животном организме. Обеспечивают до 67% суточного энергопотребления (не менее 50%). При расщеплении 1 г углевода выделяется 17,6 кДж, вода и углекислый газ. Запасающая функция выражается в накоплении крахмала клетками растений и гликогена клетками животных, которые играют роль источников глюкозы, легко высвобождая ее по мере необходимости. Опорно-строительная функция. Углеводы входят в состав клеточных мембран и клеточных стенок (целлюлоза входит в состав клеточной стенки растений, из хитина образован панцирь членистоногих, муреин образует клеточную стенку бактерий). Соединяясь с липидами и белками, образуют гликолипиды и гликопротеины. Рибоза и дезоксирибоза входят в состав мономеров нуклеотидов. Рецепторная функция. Олигосахаридные фрагменты гликопротеинов и гликолипидов клеточных стенок выполняют рецепторную функцию, воспринимая сигналы, поступающие из внешней среды. Защитная. Слизи, выделяемые различными железами, богаты углеводами и их производными (например, гликопротеинами). Они предохраняют пищевод, кишечник, желудок, бронхи от механических повреждений, препятствуют проникновению в организм бактерий и вирусов.

Липиды. Липиды — сборная группа органических соединений, не имеющих единой химической характеристики. Их объединяет то, что все они нерастворимы в воде, но хорошо растворимы в органических растворителях (эфире, хлороформе, бензине). Липиды содержатся во всех клетках животных и растений. Содержание липидов в клетках составляет до 5%, но в жировой ткани может иногда достигать 90%.

Различают простые и сложные липиды. Простые липиды представляют собой двухкомпонентные вещества, являющиеся сложными эфирами высших жирных кислот и какого-либо спирта, чаще — глицерина. Сложные липиды имеют многокомпонентные молекулы. Из простых липидов рассмотрим жиры и воска. Жиры широко распространены в природе.

Жиры — это сложные эфиры высших жирных кислот и трехатомного спирта — глицерина (рис. 149). В химии эту группу органических соединений принято называть триглицеридами, так как все три гидроксильные группы глицерина связаны с жирными кислотами. В составе триглицеридов обнаружено более 500



Рис. 149. Образование молекулы триглицерида.

имеет вид R-COОН. Радикал представляет собой углеводородный хвост, отличающийся у разных жирных кислот количеством группировок $-\text{CH}_2$. Большая часть жирных кислот содержит в «хвосте» четное число атомов углерода, от 14 до 22 (чаще всего 16 или 18). Кроме того, углеводородный хвост может содержать различное количество двойных связей. По наличию или отсутствию двойных связей в углеводородном хвосте различают насыщенные жирные кислоты, не содержащие в углеводородном хвосте двойных связей, и ненасыщенные жирные кислоты, имеющие двойные связи между атомами углерода ($-\text{CH}=\text{CH}-$). Если в триглицеридах преобладают насыщенные жирные кислоты, то они твердые при комнатной температуре (жиры), если ненасыщенные — жидкие (масла). Плотность жиров ниже, чем у воды, поэтому в воде они всплывают и находятся на поверхности. Воски — группа простых липидов, представляющих собой сложные эфиры высших жирных кислот и высших высокомолекулярных спиртов. Встречаются как в животном, так и в растительном царстве, где выполняют, главным образом, защитные функции.

К сложным липидам относятся фосфолипиды, гликолипиды, липопротенины, стероиды, стероидные гормоны, витамины А, D, E, К. Фосфолипиды — сложные эфиры многоатомных спиртов с высшими жирными кислотами, содержащие остаток фосфорной кислоты. Иногда с ней могут быть связаны добавочные группировки (азотистые основания, аминокислоты). Как правило, в молекуле фосфолипидов имеется два остатка высших жирных и один остаток фосфорной кислоты. Фосфолипиды участвуют, главным образом, в формировании фосфолипидного бислоя клеточных мембран — остатки фосфорной кислоты гидрофильны и всегда направлены к внешней и внутренней поверхности мембраны, а гидрофобные хвосты направлены друг к другу внутри мембраны. Гликолипиды — это углеводные производные липидов. В состав их молекул наряду с многоатомным спиртом и высшими жирными кислотами входят также углеводы. Они локализованы преимущественно на наружной поверхности плазматической мембраны, где их углеводные компоненты входят в число других углеводов клеточной поверхности. Липопротенины — липидные молекулы, связанные с белками. Их очень много в мембранах, белки могут пронизывать мембрану насквозь, находиться под- или над мембраной, могут быть погружены в липидный бислой на различную глубину. Липоиды — жироподобные веществ-

жирных кислот, молекулы которых имеют сходное строение. Как и аминокислоты, жирные кислоты имеют одинаковую для всех кислот группировку — гидрофильную карбоксильную группу ($-\text{COOH}$) и гидрофобный радикал, которым они отличаются друг от друга. Поэтому общая формула жирных кислот

тва. К ним относятся стероиды (широко распространенный в животных тканях холестерин и его производные — гормоны коры надпочечников — минералокортикоиды, глюкокортикоиды, эстрадиол и тестостерон — соответственно женский и мужской половые гормоны). К липоидам относятся терпены (эфирные масла, от которых зависит запах растений), гиббереллины (ростовые вещества растений), некоторые пигменты (хлорофилл, билирубин), жирорастворимые витамины (А, D, E, К).

Функции липидов

Функция	Примеры и пояснения
Энергетическая	Основная функция триглицеридов. При расщеплении 1 г липидов выделяется 38,9 кДж
Структурная	Фосфолипиды, гликолипиды и липопротеины принимают участие в образовании клеточных мембран
Запасаящая	Жиры и масла являются резервным пищевым веществом у животных и растений. Важно для животных, впадающих в холодное время года в спячку или совершающих длительные переходы через местность, где нет источников питания. Масла семян растений необходимы для обеспечения энергией проростка
Защитная	Прослойки жира и жировые капсулы обеспечивают амортизацию внутренних органов. Слои воска используются в качестве водоотталкивающего покрытия у растений и животных
Теплоизоляционная	Подкожная жировая клетчатка препятствует оттоку тепла в окружающее пространство. Важно для водных млекопитающих или млекопитающих, обитающих в холодном климате
Регуляторная	Гиббереллины регулируют рост растений. Половой гормон тестостерон отвечает за развитие мужских вторичных половых признаков. Половой гормон эстроген отвечает за развитие женских вторичных половых признаков, регулирует менструальный цикл. Минералокортикоиды (альдостерон и др.) контролируют водно-солевой обмен. Глюкокортикоиды (кортизол и др.) принимают участие в регуляции углеводного и белкового обменов

Функция	Примеры и пояснения
Источник метаболической воды	При окислении 1 кг жира выделяется 1,1 кг воды. Важно для обитателей пустынь
Каталитическая	Жирорастворимые витамины А, D, Е, К являются кофакторами ферментов, т. е. сами по себе эти витамины не обладают каталитической активностью, но без них ферменты не могут выполнять свои функции

5.4. Нуклеиновые кислоты. ДНК

Нуклеиновые кислоты. К нуклеиновым кислотам относят высокополимерные соединения, распадающиеся при гидролизе на пуриновые и пиримидиновые азотистые основания, пентозу и фосфорную кислоту. Нуклеиновые кислоты содержат углерод, водород, фосфор, кислород и азот. Нуклеиновые кислоты впервые были выделены Ф. Мишером в 1869 г. из ядер клеток погибших лейкоцитов, а сам термин предложен А. Косселем в 1889 г. Различают два класса нуклеиновых кислот: рибонуклеиновые кислоты (РНК), содержащие сахар рибозу ($C_5H_{10}O_5$), и дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК), содержащие сахар дезоксирибозу ($C_5H_{10}O_4$). Значение нуклеиновых кислот для живых организмов заключается в обеспечении хранения, реализации и передачи наследственной информации. ДНК содержится в ядре, митохондриях и хлоропластах — хранят генетическую информацию. РНК — содержится еще и в цитоплазме и отвечают за биосинтез белка.

Строение и функции ДНК. Молекула ДНК — гетерополимер, мономерами

которой являются дезоксирибонуклеотиды. Модель пространственного строения молекулы ДНК в виде двойной спирали была предложена в 1953 г. Дж. Уотсоном и Ф. Криком (Нобелевская премия), для построения этой модели они использовали работы М. Уилкинса, Р. Франклин, Э. Чаргаффа.

Молекула ДНК образована двумя полинуклеотидными цепями, спирально закрученными друг около друга и вместе вокруг воображаемой оси, т.е. представляет собой двойную спираль (исключение — некоторые ДНК-содержащие вирусы имеют одноцепочечную ДНК). Диаметр двойной спирали ДНК — 2 нм, расстояние между соседними нуклеотидами — 0,34 нм, на один оборот спирали приходится 10 пар нуклеотидов (рис. 150). Длина молекулы может достигать нескольких сантиметров. Молекулярный вес — десятки и сотни миллионов. Суммарная длина 46 молекул ДНК ядра соматической клетки человека — более 2 м.

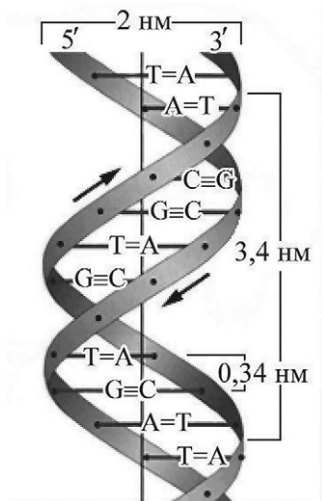


Рис. 150. Строение ДНК

В эукариотических клетках ДНК образует комплексы с белками и имеет специфическую пространственную конформацию. Мономер ДНК — нуклеотид (дезоксирибонуклеотид) — состоит из остатков трех веществ: азотистого основания, пятиуглеродного моносахарида (дезоксирибозы) и фосфорной кислоты. Азотистые основания нуклеиновых кислот относятся к классам пиримидинов и пуринов. Пиримидиновые основания ДНК (имеют в составе своей молекулы одно кольцо) — тимин, цитозин. Пуриновые основания (имеют два кольца) — аденин и гуанин. Образование нуклеотида происходит в два этапа. На первом этапе в результате реакции конденсации образуется нуклеозид — комплекс азотистого основания с сахаром. На втором этапе нуклеозид подвергается фосфорилированию.

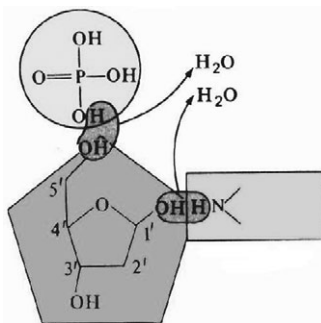


Рис. 151. Образование нуклеотида ДНК

При этом между остатком сахара и фосфорной кислотой возникает фосфоэфирная связь. Таким образом, нуклеотид представляет собой нуклеозид, соединенный с остатком фосфорной кислоты (рис. 151). Название нуклеотида является производным от названия соответствующего основания. Полинуклеотидная цепь образуется в результате реакций конденсации нуклеотидов.

При этом между 3'-углеродом остатка дезоксирибозы одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого возникает фосфодиэфирная связь (относится к категории прочных ковалентных связей). Один конец полинуклеотидной цепи заканчивается 5'-углеродом (его называют 5'-концом), другой — 3'-углеродом (3'-концом). Против одной цепи нуклеотидов располагается вторая цепь. Расположение нуклеотидов в этих двух цепях не случайное, а строго определенное: против аденина одной цепи в другой цепи всегда располагается тимин, а против гуанина — всегда цитозин. Между аденином и тиминном возникают две водородные связи, а гуанином и цитозином — три водородные связи (рис. 152). Закономерность, согласно которой нуклеотиды разных цепей ДНК располагаются строго упорядоченно (аденин — тимин, гуанин — цитозин) и избирательно соединяются друг с другом, называется принципом комплементарности. Следует отметить, что Дж. Уотсон и Ф. Крик пришли

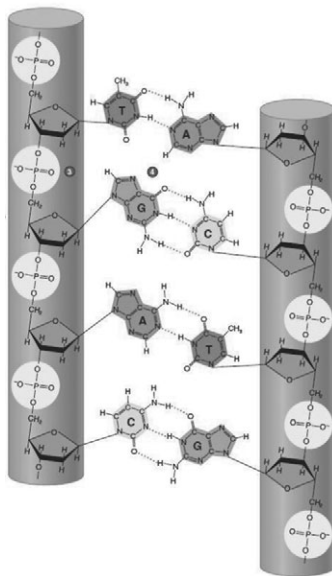


Рис. 152. Водородные связи в ДНК

к пониманию принципа комплементарности после ознакомления с работами Э. Чаргаффа.

Э. Чаргафф, изучив большое количество образцов тканей и органов различных организмов, установил, что в любом фрагменте ДНК содержание остатков гуанина всегда точно соответствует содержанию цитозина, а аденина — тимина («правило Чаргаффа»), но объяснить этот факт он не смог. Это положение получило название «правило Чаргаффа»:

$$A = T; G = C \quad \text{или} \quad \frac{A + G}{C + T} = 1.$$

Из принципа комплементарности следует, что последовательность нуклеотидов одной цепи определяет последовательность нуклеотидов другой. Цепи ДНК антипараллельны (разнонаправлены), то есть нуклеотиды разных цепей располагаются в противоположных направлениях, и, следовательно, напротив 3'-конца одной цепи находится 5'-конец другой. Молекулу ДНК иногда сравнивают с винтовой лестницей. «Перила» этой лестницы — сахарофосфатный остов (чередующиеся остатки дезоксирибозы и фосфорной кислоты); «ступени» — комплементарные азотистые основания.

Удвоение ДНК. Репликация ДНК — процесс самоудвоения, главное свойство молекулы ДНК. Репликация относится к категории реакций матричного синтеза, идет с участием ферментов. Под действием ферментов молекула ДНК раскручивается, и около каждой цепи, выступающей в роли матрицы, по принципам комплементарности и антипараллельности достраивается новая цепь. Таким образом, в каждой дочерней ДНК одна цепь является материнской, а вторая — вновь синтезированной, такой способ синтеза называется полуконсервативным (рис. 153). «Строительным материалом» и источником энергии для репликации являются дезоксирибонуклеозидтрифосфаты. При включении остатка фосфорной кислоты отщепляется и освободившаяся энергия используется на образование фосфодиэфирной связи между нуклеотидами.



Рис. 153. Репликация ДНК

С помощью ферментов в определенных участках ДНК расплетается, одноцепочечные участки ДНК связываются дестабилизирующими белками, образуется репликационная вилка. ДНК-полимераза может присоединять нуклеотид только к 3'-углероду дезоксирибозы предыдущего нуклеотида, поэтому данный фермент способен передвигаться по матричной ДНК только в одном направлении: от 3'-конца к 5'-концу этой матричной ДНК. Так как в материнской ДНК цепи антипараллельны, то на ее разных цепях сборка дочерних полинук-

леотидных цепей происходит по-разному и в противоположных направлениях. На цепи «3'–5'» синтез дочерней полинуклеотидной цепи идет без перерывов, эта дочерняя цепь будет называться лидирующей. На цепи «5'–3'» – прерывисто, фрагментами (фрагменты Оказаки), которые после завершения репликации ДНК-лигазами сшиваются в одну цепь; эта дочерняя цепь будет называться запядающей (отстающей).

Репликация протекает сходно у прокариот и эукариот. Скорость синтеза ДНК у прокариот на порядок выше (1000 нуклеотидов в секунду), чем у эукариот (100 нуклеотидов в секунду). Известно, что первая аутосома человека содержит около 263×10^6 пар нуклеотидов. Можно определить длину ДНК данной аутосомы в нанометрах, микрометрах, миллиметрах и сантиметрах, а также время репликации (в секундах, минутах и часах) в том случае, если бы репликация осуществлялась одним репликоном с конца аутосомы, одной репликативной вилкой со скоростью 100 нуклеотидов в секунду. Длину ДНК определяем, зная, что пара нуклеотидов занимает $0,34 \text{ нм}$. $263 \times 10^6 \times 0,34 \text{ нм} = 89\,420\,000 \text{ нм}$; $89\,420 \text{ мкм}$; $89,42 \text{ мм}$; $8,9 \text{ см}$. Время репликации = $263 \times 10^6 / 100 = 2\,630\,000 \text{ сек}$, $43\,833 \text{ мин}$, 730 час , 30 суток (месяц).

Но репликация начинается одновременно в нескольких участках молекулы ДНК, имеющих определенную нуклеотидную последовательность и называемых ориджинами (англ. origin – начало), и в двух направлениях. Фрагмент ДНК от одной точки начала репликации до другой образует единицу репликации – репликон (рис. 154). Эукариотические хромосомы содержат большое число репликонов. Репликационная вилка начинается с образования особой структуры – репликационного глаза. Участок, в котором образуется репликационный глаз, называют точкой начала репликации (около 300 нуклеотидов). Репликация идет в обоих направлениях, полная репликация генома млекопитающих заканчивается за 9 часов. Репликация происходит перед делением клетки. Благодаря этой способности ДНК осуществляется передача наследственной информации от материнской клетки дочерним.

Репарация («ремонт») – процесс устранения повреждений нуклеотидной последовательности ДНК.

Осуществляется особыми ферментными системами клетки (ферменты репарации). В процессе восстановления структуры ДНК можно выделить следующие этапы: ДНК-репарирующие нуклеазы распознают и удаляют поврежденный участок, в результате чего в цепи ДНК образуется брешь; ДНК-полимераза заполняет эту брешь, копируя информацию со второй («хорошей») цепи; ДНК-лигаза «сшивает» нуклеотиды, завершая репарацию.

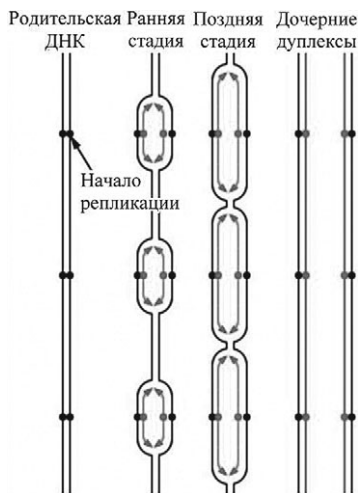


Рис. 154. Репликоны ДНК

5.5. РНК. АТФ

Рибонуклеиновые кислоты. РНК — молекулы гетерополимеры, мономерами которых являются рибонуклеотиды. РНК состоит из одной полинуклеотидной цепочки. Нуклеотиды РНК способны образовывать водородные связи между собой, но это внутри-, а не межцепочечные связи. Цепи РНК значительно короче цепей ДНК. Мономер РНК — нуклеотид (рибонуклеотид) — состоит из остатков трех веществ: азотистого основания, пятиуглеродного моносахарида (рибозы) и фосфорной кислоты (рис. 155). Азотистые основания РНК также относятся к классам пиримидинов и пуринов. Пиримидиновые основания РНК — урацил, цитозин, пуриновые основания — аденин и гуанин. Различают три вида РНК: информационная (матричная) РНК — иРНК (мРНК), транспортная РНК — тРНК, рибосомная РНК — рРНК.

Все виды РНК представляют собой неразветвленные полинуклеотидные цепочки, имеют специфическую пространственную конформацию и принимают участие в процессах синтеза белка. Информация о строении всех видов РНК хранится в ДНК. Процесс синтеза РНК на матрице ДНК называется транскрипцией. Транспортные РНК содержат обычно от 76 до 85 нуклеотидов; молекулярная масса — 25 000–30 000. На долю тРНК приходится около 10% от общего содержания РНК в клетке. Отвечает тРНК за транспорт аминокислот к месту синтеза белка, к рибосомам. В клетке встречается около 30 видов тРНК, каждый из них имеет характерную только для него последовательность нуклеотидов. Однако у всех тРНК имеется несколько внутримолекулярных комплементарных участков, из-за которых тРНК приобретают конформацию, напоминающую по форме лист клевера. У любой тРНК есть петля для контакта с рибосомой, антикодоновая петля с антикодоном, петля для контакта с ферментом, акцепторный стебель. Аминокислота присоединяется к 3'-концу акцепторного стебля. Антикодон — три нуклеотида, «опознающие» кодон

иРНК. Следует подчеркнуть, что конкретная тРНК может транспортировать строго определенную аминокислоту, соответствующую ее антикодону. Специфичность соединения аминокислоты и тРНК достигается благодаря свойствам ферментов аминоацил-тРНК-синтетаз.

Рибосомные РНК содержат 3 000–5 000 нуклеотидов. На долю рРНК приходится 80–85% от общего содержания РНК в клетке. Цитоплазматические рибосомы содержат 4 разных молекулы РНК. В малой субъединице одна молекула, в большой — три молекулы РНК. В рибосоме около 100 белковых молекул. В эукариотических клетках синтез рРНК происходит в ядрышках. Информационные РНК разнообразны по содержанию нуклеотидов и молеку-

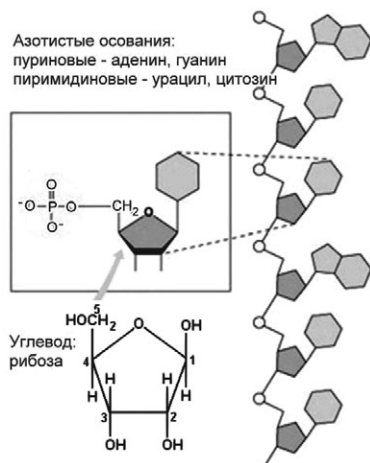


Рис. 155. Строение РНК

лярной массе (до 30 000 нуклеотидов). На долю иРНК приходится до 5% от общего содержания РНК в клетке. Функции иРНК — перенос генетической информации от ДНК к рибосомам; матрица для синтеза молекулы белка; определение аминокислотной последовательности первичной структуры белковой молекулы.

АТФ. Аденозинтрифосфорная кислота — универсальный источник и основной аккумулятор энергии в живых клетках. АТФ содержится во всех клетках растений и животных. Количество АТФ в среднем составляет 0,04% (от сырой массы клетки), наибольшее количество АТФ (0,2–0,5%) содержится в скелетных мышцах. В клетке молекула АТФ расходуется в течение одной минуты после ее образования. У человека количество АТФ, равное массе тела, образуется и разрушается каждые 24 часа. АТФ — мононуклеотид, состоящий из остатков азотистого основания (аденина), рибозы и трех остатков фосфорной кислоты (рис. 156). Поскольку АТФ содержит не один, а три остатка фосфорной кислоты, она относится к рибонуклеозидтрифосфатам. Для большинства видов работ, происходящих в клетках, используется энергия гидролиза АТФ. При этом при отщеплении конечного остатка фосфорной кислоты АТФ переходит в АДФ (аденозиндифосфорную кислоту), при отщеплении второго остатка фосфорной кислоты — в АМФ (аденозинмонофосфорную кислоту). Выход свободной энергии при отщеплении как конечного, так и второго остатков фосфорной кислоты составляет около 40 кДж/моль. Отщепление третьей фосфатной группы сопровождается выделением гораздо меньшей энергии. Связи между конечным и вторым, вторым и первым остатками фосфорной кислоты называются макроэргическими (высокоэнергетическими). Запасы АТФ постоянно пополняются. В клетках всех организмов синтез АТФ происходит в процессе фосфорилирования, т.е. присоединения фосфорной кислоты к АДФ. Фосфорилирование происходит с разной интенсивностью при дыхании (митохондрии), гликолизе (цитоплазма), фотосинтезе (хлоропласты).

АТФ является основным связующим звеном между процессами, сопровождающимися выделением и накоплением энергии, и процессами, протекающими с затратами энергии. Кроме этого, АТФ наряду с другими рибонуклеозидтрифосфатами (ГТФ, ЦТФ, УТФ) является субстратом для синтеза РНК. Кроме АТФ есть и другие молекулы с макроэргическими связями.

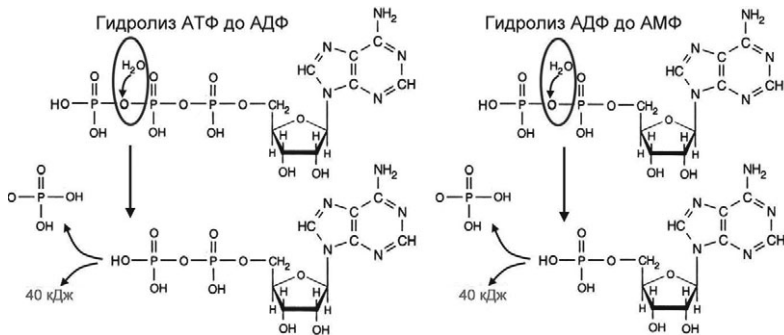


Рис. 156. Гидролиз АТФ

5.6. Клеточная теория. Клеточная оболочка

Создание и основные положения клеточной теории. Клеточная теория — важнейшее биологическое обобщение, согласно которому все живые организмы состоят из клеток. Изучение клеток стало возможным после изобретения микроскопа. В 1590 году Янсен изобрел микроскоп, в котором увеличение обеспечивалось соединением двух линз. Впервые клеточное строение у растений (срез пробки) обнаружил английский ученый, физик Р. Гук, он же предложил термин «клетка» (1665 г.). Голландский ученый Антони ван Левенгук впервые описал эритроциты позвоночных, сперматозоиды, разнообразные микроструктуры растительных и животных клеток, различные одноклеточные организмы, в том числе бактерии. В 1831 г. английский ботаник Роберт Броун смог увидеть внутри клеток листа плотное образование, которое он назвал ядром. В 1838 г. немецкий ботаник М. Шлейден привлек внимание к ядру, считал его образо­вателем клетки. По Шлейдену, из зернистой субстанции конденсируется ядрышко, вокруг которого формируется ядро, а вокруг ядра — клетка, причем ядро в процессе образования клетки может исчезать. После почти пяти лет методичных изысканий Шлейден закончил свою работу. Он убедительно доказал, что все органы растений имеют клеточную природу. Немецкий зоолог Т. Шванн показал, что из клеток состоят и ткани животных. Он создал теорию, утверждающую, что клетки, содержащие ядра, представляют собой структурную и функциональную основу всех живых существ. Клеточная теория строения была сформулирована и опубликована Т. Шванном в 1839 г. Суть ее можно выразить в следующих положениях:

- Клетка — элементарная структурная единица строения всех живых существ.
- Клетки растений и животных имеют общие принципы строения.
- Каждая клетка самостоятельна, а деятельность организма определяется деятельностью отдельных клеток.

Еще в 1827 г. академик Российской академии наук К. М. Бэр, открыв яйцеклетки млекопитающих, установил, что все организмы начинают свое развитие с одной клетки, представляющей собой оплодотворенное яйцо. Это открытие показало, что клетка является не только единицей строения, но и единицей развития всех живых организмов. В 1855 г. немецкий врач Р. Вирхов приходит к выводу, что клетка может возникнуть только из предшествующей клетки. На современном уровне развития биологии основные положения клеточной теории можно представить следующим образом:

1. Клетка — элементарная живая система, единица строения, жизнедеятельности, размножения и индивидуального развития организмов.
2. Клетки всех живых организмов сходны (гомологичны) по строению и химическому составу.
3. Новые клетки возникают только путем деления ранее существовавших клеток.
4. Клетка может быть самостоятельным организмом, осуществляющим всю полноту процессов жизнедеятельности (прокариоты и одноклеточные эукариоты). Все многоклеточные организмы состоят из клеток. Рост и развитие много-

клеточного организма — следствие роста и размножения одной или нескольких исходных клеток. Многоклеточные организмы представляют собой ассоциации специализированных клеток, объединенных в целостные системы, которые регулируются нервными и гуморальными механизмами.

5. Клеточная организация возникла на заре жизни и прошла длительный путь эволюционного развития от безъядерных форм (прокариот) к ядерным (эукариотам).

6. Клеточное строение организмов — доказательство единства происхождения всего живого.

Изучение клеток осуществляется с помощью различных методов: световой и электронной микроскопии, дифференциального ультрацентрифугирования, рентгеноструктурного анализа, хроматографии, электрофореза, микрохирургии, метода культуры клеток, метода радиоактивных изотопов и др.

Строение клеточной оболочки. Клетка является основной структурной и функциональной единицей живых организмов, осуществляющей рост, развитие, обмен веществ и энергии, хранящей и реализующей генетическую информацию. Размеры клеток достаточно широко варьируются, у человека, например, от нескольких микрометров (малые лимфоциты — 7 мкм) до 100 мкм (яйцеклетка). В среднем диаметр животных клеток равен приблизительно 20 мкм, а растительных — 40 мкм. Состоит эукариотическая клетка из трех основных частей — клеточной оболочки, цитоплазмы и ядра. Клеточная оболочка состоит из двух слоев — плазмалеммы и наружного слоя. Плазмалемма прилегает к цитоплазме и ограничивает содержимое эукариотической клетки. Над мембраной формируется наружный слой, в животной клетке он тонкий и называется гликокаликсом (образован гликопротеинами, гликолипидами, липопротеинами), в растительной клетке — толстый, называется клеточной стенкой (образован целлюлозой), в грибной — клеточная стенка образована хитином, в прокариотической клетке — муренином.

Строение мембран. Все биологические мембраны имеют общие структурные особенности и свойства. В настоящее время общепринята жидкостно-мозаичная модель строения мембраны. Основу мембраны составляет липидный бислой, образованный в основном фосфолипидами (рис. 157). Фосфолипиды — триглицериды, у которых один остаток жирной кислоты замещен на остаток фосфорной кислоты.

Участок молекулы, в котором находится остаток фосфорной кислоты, называют гидрофильной головкой; участки, в которых находятся остатки жирных кислот, — гидрофобными хвостами. В мембране фосфолипиды

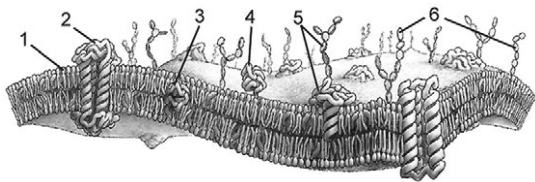


Рис. 157. Строение плазмалеммы:

1 — бислой фосфолипидов; 2 — интегральный белок; 3 — полуинтегральный белок; 4 — периферический белок, липопротеин; 5 — гликопротеин; 6 — гликолипидные молекулы

располагаются строго упорядоченно: гидрофобные хвосты молекул обращены друг к другу, а гидрофильные головки — наружу, к воде. Помимо липидов в состав мембраны входят белки (в среднем → 60%). Они определяют большинство специфических функций мембраны (транспорт определенных молекул, катализ реакций, получение и преобразование сигналов из окружающей среды и др.). Различают периферические белки (расположены на наружной или внутренней поверхности липидного бислоя), полуинтегральные белки (погружены в липидный бислой на различную глубину) и интегральные, или трансмембранные белки (пронизывают мембрану насквозь, контактируя при этом и с наружной, и с внутренней средой клетки). Интегральные белки в ряде случаев называют каналобразующими или канальными, так как их можно рассматривать как гидрофильные каналы, по которым в клетку проходят полярные молекулы (липидный компонент мембраны их бы не пропустил). В состав мембраны могут входить углеводы (до 10%). Углеводный компонент мембран представлен олигосахаридными или полисахаридными цепями, связанными с молекулами белков (гликопротеины) или липидов (гликолипиды). В основном углеводы располагаются на наружной поверхности мембраны. Углеводы обеспечивают рецепторные функции мембраны. В животных клетках гликопротеины, липопротеины и гликолипиды образуют надмембранный комплекс — гликокаликс, имеющий толщину несколько десятков нанометров. В нем располагаются многие рецепторы клетки, с его помощью происходит адгезия клеток. Молекулы белков, углеводов и липидов подвижны, способны перемещаться в плоскости мембраны. Толщина плазматической мембраны примерно 7,5 нм.

Функции оболочки. Плазмалемма с гликокаликсом выполняют множество функций — отделяют клеточное содержимое от внешней среды, регулируют обмен веществ между клеткой и средой, место локализации различных ферментов, обеспечивают связь между клетками в тканях многоклеточных организмов, рецепторная функция связана с распознаванием сигналов. Важнейшее свойство мембран — избирательная проницаемость, то есть мембраны хорошо проницаемы для одних веществ или молекул и плохо проницаемы (или совсем непроницаемы) для других. Это свойство регуляции обмена веществ между клеткой и внешней средой. Процесс прохождения веществ через клеточную мембрану называют транспортом веществ. Различают пассивный транспорт — процесс прохождения веществ, идущий без затрат энергии, и активный транспорт — процесс прохождения веществ, идущий с затратами энергии. При пассивном транспорте вещества перемещаются из области с более высокой концентрацией в область с более низкой, то есть по градиенту концентрации. В любом растворе имеются молекулы растворителя и растворенного вещества. Процесс перемещения молекул растворенного вещества называют диффузией, перемещения молекул растворителя — осмосом. Если молекула заряжена, то на ее транспорт влияет и электрический градиент — разность зарядов. Наружная сторона мембраны заряжена положительно, внутренняя — отрицательно, что влияет на движение через мембрану катионов и анионов. Поэтому часто говорят об электрохимическом градиенте, объединяя оба градиента вместе. Скорость транспорта зависит от величины градиента. Например, ионы калия выходят из

клетки через калийные каналы по градиенту концентрации — снаружи клетки их в 40 раз меньше, но против электрического градиента — снаружи мембрана заряжена положительно, внутри — отрицательно.

Различают несколько видов пассивного транспорта: простую диффузию, диффузию через белковые каналы и облегченную диффузию (рис. 158). Простая диффузия — диффузия веществ непосредственно через липидный бислой (диффузия молекул жирорастворимых веществ, кислорода, углекислого газа, воды). Ионы Na^+ , K^+ , Ca_2^+ , Cl^- проходят через мембрану через каналообразующие белки — это диффузия через мембранные каналы.

Облегченная диффузия — транспорт веществ с помощью специальных транспортных белков, каждый из которых отвечает за перемещение определенных молекул или групп родственных молекул (глюкоза, аминокислоты, нуклеотиды). Транспорт молекул растворителя — воды (во всех биологических системах растворителем является именно вода) — называется осмосом. Классическим примером осмоса (движения молекул воды через мембрану) являются явления плазмолиза и деплазмолиза. При добавлении 10% раствора поваренной соли к препарату кожицы лука наблюдается плазмолиз — ионы Na^+ и Cl^- вызывают выход воды из протопласта клетки и отставание протопласта от клеточной стенки. При удалении раствора соли и добавлении воды идет обратный процесс — деплазмолиз. Необходимость активного транспорта возникает тогда, когда необходимо обеспечить перенос через мембрану молекул против электрохимического градиента. Этот транспорт осуществляется особыми белками-переносчиками, деятельность которых требует затрат энергии. Источником энергии служат молекулы АТФ. Примером активного транспорта является работа Na^+/K^+ -насоса (натрий-калиевого насоса), фагоцитоз и пиноцитоз.

Работа Na^+/K^+ -насоса. Для нормального функционирования клетка должна поддерживать определенное соотношение ионов « K^+ » и « Na^+ » в цитоплазме и во внешней среде. Концентрация « K^+ » внутри клетки должна быть значительно выше, чем за ее пределами, а « Na^+ » — наоборот. Следует отметить,

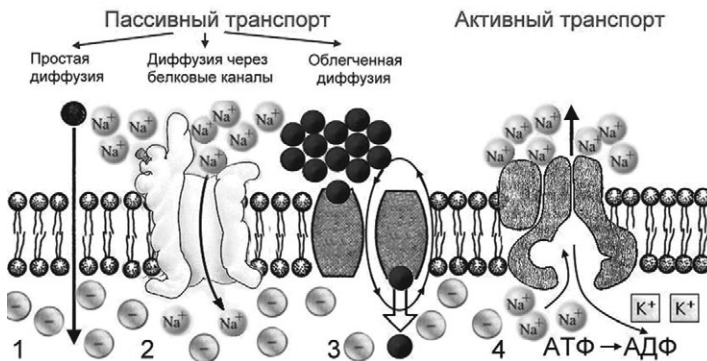


Рис. 158. Виды транспорта через мембрану

что «Na⁺» и «K⁺» могут свободно диффундировать через мембранные каналы. Na⁺/K⁺-насос противодействует выравниванию концентраций этих ионов и активно перекачивает «Na⁺» из клетки (против концентрационного и электростатического градиентов), а «K⁺» в клетку (против концентрационного, но по электростатическому градиенту). Na⁺/K⁺-насос представляет собой трансмембранный белок, способный к конформационным изменениям, вследствие чего он может присоединять как «K⁺», так и «Na⁺». За один цикл работы насос выводит из клетки три «Na⁺» и заводит два «K⁺» за счет энергии молекулы АТФ. На работу натрий-калиевого насоса тратится почти треть всей энергии, необходимой для жизнедеятельности клетки.

Эндоцитоз — процесс поглощения клеткой крупных частиц и макромолекул. Различают два типа эндоцитоза: фагоцитоз — захват и поглощение крупных частиц (клеток, частей клеток, макромолекул) и пиноцитоз — захват и поглощение жидкого материала (раствор, коллоидный раствор, суспензия). Явление фагоцитоза открыто И. И. Мечниковым в 1882 г. При эндоцитозе плазматическая мембрана образует впячивание, края ее сливаются, и происходит отщуровывание в цитоплазму структур, ограниченных от цитоплазмы одиночной мембраной. К фагоцитозу способны многие простейшие, некоторые лейкоциты. Пиноцитоз наблюдается в эпителиальных клетках кишечника, в эндотелии кровеносных капилляров. Экзоцитоз — процесс, обратный эндоцитозу: выведение различных веществ из клетки. При экзоцитозе мембрана пузырька сливается с наружной цитоплазматической мембраной, содержимое везикулы выводится за пределы клетки, а ее мембрана включается в состав наружной цитоплазматической мембраны. Таким способом из клеток желез внутренней секреции выводятся гормоны, у простейших — непереваренные остатки пищи.

Цитоплазма — обязательная часть клетки, заключенная между плазматической мембраной и ядром, подразделяется на гиалоплазму (основное вещество цитоплазмы), органоиды (постоянные компоненты цитоплазмы) и включения (временные компоненты цитоплазмы). Химический состав цитоплазмы — основу составляет вода (60-90% всей массы цитоплазмы), различные органические и неорганические соединения. Цитоплазма имеет щелочную реакцию. Характерная особенность цитоплазмы эукариотической клетки — постоянное движение (циклоз). Оно обнаруживается, прежде всего, по перемещению органоидов клетки, например хлоропластов. Если движение цитоплазмы прекращается, клетка погибает, так как, только находясь в постоянном движении, она может выполнять свои функции. Гиалоплазма (цитозоль) — представляет собой бесцветный, слизистый, густой и прозрачный коллоидный раствор. Именно в ней протекают все процессы обмена веществ, она обеспечивает взаимосвязь ядра и всех органоидов. В зависимости от преобладания в гиалоплазме жидкой части или крупных молекул различают две формы гиалоплазмы: золь — более жидкая гиалоплазма и гель — более густая гиалоплазма. Между ними возможны взаимопереходы: гель превращается в золь и наоборот. Цитоплазма объединяет все компоненты клетки в единую систему, среда для прохождения многих биохимических и физиологических процессов, среда для существования и функционирования органоидов.

5.7. Одномембранные органоиды

Органоиды – постоянные, обязательно присутствующие структуры клетки, выполняющие специфические функции и имеющие определенное строение. В зависимости от строения органоиды можно разделить на две группы – мембранные, в состав которых обязательно входят мембраны, и немембранные (рис. 159). В свою очередь мембранные органоиды могут быть одномембранными, если образованы одной мембраной, и двумембранными – если оболочка органоидов состоит из двух мембран. Рассмотрим строение и функции одномембранных органоидов.



Рис. 159. Органоиды клетки

Эндоплазматический ретикулум (ЭПР) – одномембранный органоид. Представляет собой систему мембран, формирующих цистерны и каналы, соединенных друг с другом и ограничивающих единое внутреннее пространство – полости ЭПС. Мембраны с одной стороны связаны с цитоплазматической мембраной, с другой – с наружной ядерной мембраной. Различают три вида ЭПС (рис. 160): шероховатую (гранулярную), содержащую на своей поверхности рибосомы и представляющую собой совокупность уплотненных мешочков, связанных друг с другом; гладкую (агранулярную), имеющую трубчатое строение, мембраны которой не несут рибосом; и промежуточную, соединяющую шероховатую

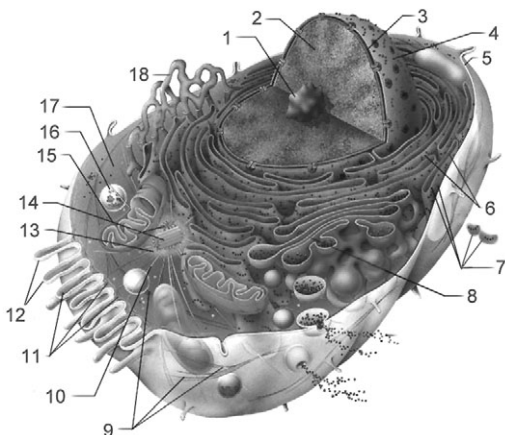


Рис. 160. Схема строения эукариотической клетки:

1 – ядрышко; 2 – ядерный сок, кариоплазма; 3 – ядерная оболочка; 4 – ядро; 5 – плазматическая мембрана; 6 – шероховатая эндоплазматическая сеть; 7 – рибосомы; 8 – комплекс Гольджи; 9 – промежуточные филаменты; 10 – микротрубочки; 11 – микрофиламенты; 12 – микроворсинки; 13 – центросома; 14 – центриоли; 15 – митохондрия; 16 – лизосома; 17 – цитозоль (цитоплазма); 18 – гладкая эндоплазматическая сеть

и гладкую ЭПС. ЭПС отвечает за транспорт веществ, образует компартменты («отсеки»), в которых происходят различные реакции.

На гладкой ЭПС происходит синтез углеводов и липидов, на шероховатой — синтез белка. По каналам ЭПС молекулы белка транспортируются к комплексу Гольджи, отделяются от ЭПС в виде мембранных пузырьков с органическими молекулами, которые сливаются с комплексом Гольджи.

Аппарат Гольджи. Комплекс Гольджи — одномембранный органоид. Представляет собой стопки уплощенных «цистерн» с расширенными краями, с которыми связана система мелких одномембранных пузырьков (пузырьки Гольджи). Пузырьки Гольджи в основном сконцентрированы на стороне, примыкающей к ЭПР, и по периферии стопок. Они переносят в аппарат Гольджи белки и липиды, молекулы которых, передвигаясь из цистерны в цистерну, подвергаются химической модификации. Важнейшая функция комплекса Гольджи — выведение из клетки различных секретов (ферментов, гормонов), поэтому он хорошо развит в секреторных клетках — «экспортная система» клетки. У аппарата Гольджи выделяют две разные стороны: формирующую (cis-полюс), обращенную к ЭПС, поскольку именно отсюда поступают небольшие пузырьки, несущие в аппарат Гольджи белки и липиды, и зрелую (trans-полюс), от которой постоянно отпочковываются пузырьки, несущие белки и липиды в разные компартменты клетки или за ее пределы (рис. 161).

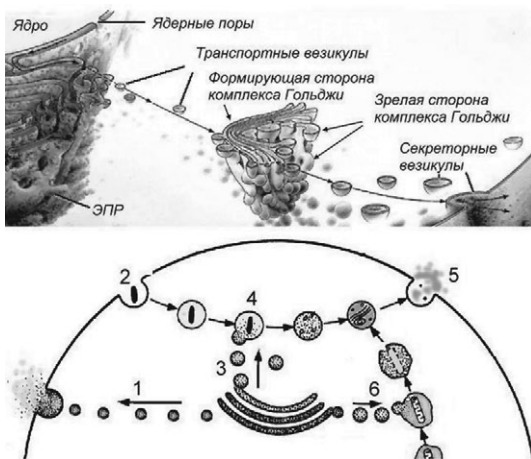


Рис. 161. Комплекс Гольджи:

1 — экзоцитоз веществ в пузырьках Гольджи из комплекса Гольджи; 2 — фагоцитоз; 3 — образование первичных лизосом; 4 — слияние первичных лизосом с фагоцитозной вакуолью; 5 — экзоцитоз остаточного тельца; 6 — слияние первичных лизосом с вакуолью, содержащей митохондрию, предназначенную для автолиза, образование автофагических лизосом

Каждая стопка комплекса Гольджи обычно состоит из четырех-шести уплощенных «цистерн», является структурно-функциональной единицей аппарата Гольджи и называется диктиосомой. Число диктиосом в клетке колеблется от одной до нескольких сотен. В растительных клетках диктиосомы обособлены. Аппарат Гольджи обычно расположен около клеточного ядра (в животных клетках часто вблизи клеточного центра). Наружная часть аппарата Гольджи постоянно расходится в результате отщуривания пузырьков, а внутренняя — постепенно формируется за счет деятельности ЭПР. Функции комплекса Голь-

джи: накопление белков, липидов, углеводов; модификация и упаковка в мембранные пузырьки (везикулы) поступивших органических веществ; секреция белков, липидов, углеводов; место образования лизосом. Секреторная функция является важнейшей, поэтому аппарат Гольджи хорошо развит в секреторных клетках.

Лизосомы — одномембранные органонды. Представляют собой мелкие пузырьки (диаметр от 0,5 до 2 мкм), содержащие набор гидролитических ферментов. Ферменты синтезируются на шероховатой ЭПС, перемещаются в аппарат Гольджи, где происходит их модификация и упаковка в мембранные пузырьки лизосом. Лизосома может содержать от 20 до 60 различных видов гидролитических ферментов. Расщепление веществ с помощью ферментов называют лизисом. Различают первичные и вторичные лизосомы. Первичными называются лизосомы, отпочковавшиеся от аппарата Гольджи. Вторичными называются лизосомы, образовавшиеся в результате слияния первичных лизосом с эндодигнозными вакуолями. В этом случае в них происходит переваривание веществ, поступивших в клетку путем фагоцитоза или пиноцитоза, поэтому их можно назвать пищеварительными вакуолями.

Автофагия — процесс уничтожения ненужных клетке структур. Сначала подлежащая уничтожению структура окружается одинарной мембраной, затем образовавшаяся мембранная везикула сливается с первичной лизосомой, в результате также образуется вторичная лизосома — автофагическая вакуоль, в которой эта структура переваривается. Продукты переваривания усваиваются цитоплазмой клетки, но часть материала так и остается непереваренной. Вторичная лизосома, содержащая этот непереваренный материал, называется остаточным тельцем. Путем экзоцитоза непереваренные частицы удаляются из клетки. Автолиз — саморазрушение клетки, наступающее вследствие высвобождения содержимого лизосом. В норме автолиз имеет место при метаморфозах (исчезновение хвоста у головастика лягушек), инволюции матки после родов, в очагах омертвления тканей. Таким образом, лизосомы отвечают за внутриклеточное разрушение макромолекул органических веществ (это «пищеварительная система» клетки) и за уничтожение ненужных клеточных и неклеточных структур.

Вакуоли представляют собой «емкости», заполненные водными растворами органических и неорганических веществ. В образовании вакуолей принимают участие ЭПС и аппарат Гольджи. Молодые растительные клетки содержат много мелких вакуолей, которые затем по мере роста и дифференцировки клетки сливаются друг с другом и образуют одну большую центральную вакуоль. Центральная вакуоль может занимать до 95% объема зрелой клетки, ядро и органонды оттесняются при этом к клеточной оболочке. Мембрана, ограничивающая растительную вакуоль, называется тонопластом. Жидкость, заполняющая растительную вакуоль, называется клеточным соком. В состав клеточного сока входят водорастворимые органические и неорганические соли, моносахариды, дисахариды, аминокислоты, конечные или токсические продукты обмена веществ (гликозиды, алкалоиды), некоторые пигменты (антоцианы). Из органических веществ чаще запасаются сахара и белки. Сахара — чаще в виде рас-

творов, белки поступают в виде пузырьков ЭПР и аппарата Гольджи, после чего вакуоли обезвоживаются, превращаясь в алейроновые зерна. В животных клетках имеются мелкие пищеварительные и автофагические вакуоли, относящиеся к группе вторичных лизосом и содержащие гидролитические ферменты. У одноклеточных животных есть еще сократительные вакуоли, выполняющие функцию осморегуляции и выделения. Растительные вакуоли отвечают за накопление воды и поддержание тургорного давления, накопление водорастворимых метаболитов — запасных питательных веществ и минеральных солей, окрашивание цветов и плодов и привлечение тем самым опылителей и распространителей семян. Пищеварительные и автофагические вакуоли разрушают органические макромолекулы; сократительные вакуоли регулируют осмотическое давление клетки и выводят ненужные вещества из клетки. Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы и вакуоли образуют единую мембранную сеть клетки, отдельные элементы которой могут переходить друг в друга.

Многие клетки могут иметь на поверхности тонкие выпячивания — микроворсинки для увеличения поверхности (клетки тонкого кишечника, извитых канальцев почек). В отличие от ресничек они не способны совершать движения, у них под мембраной отсутствуют микротрубочки аксонемы.

5.8. Немембранные органоиды

Рибосомы. К немембранным органоидам относятся рибосомы, клеточный центр, цитоскелет, реснички и жгутики прокариот и эукариот. Рибосомы — органоиды, встречающиеся в клетках всех организмов. Это мелкие органеллы, представленные глобулярными частицами диаметром порядка 20 нм. Рибосомы состоят из двух субъединиц неравного размера — большой и малой, на которые они могут диссоциировать. В состав рибосом входят белки и рибосомальные РНК (рРНК). Молекулы рРНК составляют 50–63% массы рибосомы и образуют ее структурный каркас. Большинство белков специфически связано с определенными участками рРНК. Некоторые белки входят в состав рибосом только во время биосинтеза белка.

Различают два основных типа рибосом: эукариотические (с константами седиментации целой рибосомы — 80S, малой субъединицы — 40S, большой — 60S) и прокариотические (соответственно 70S, 30S, 50S). В состав рибосом эукариот входит 4 молекулы рРНК и около 100 молекул белка, прокариот — 3 молекулы рРНК и около 55 молекул белка. В зависимости от локализации в клетке различают свободные рибосомы — рибосомы, находящиеся в цитоплазме, синтезирующие белки для собственных нужд клетки, и прикрепленные рибосомы — рибосомы, связанные большими субъединицами с наружной поверхностью мембран ЭПР, синтезирующие белки, которые поступают в комплекс Гольджи, а затем секретируются клеткой. Во время биосинтеза белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — полирибосомы (полисомы). В таких комплексах они связаны друг с другом одной молекулой иРНК. Рибосомы эукариот образуются в ядрышке. Сначала на ядрышковой ДНК синтезируются рРНК, которые затем покрываются поступающими из цитоплазмы рибосомальными

белками, расщепляются до нужных размеров и формируют субъединицы рибосом. Полностью сформированных рибосом в ядре нет. Объединение субъединиц в целую рибосому происходит в цитоплазме, как правило, во время биосинтеза белка.

Цитоскелет. Одной из отличительных особенностей

эукариотической клетки является наличие в ее цитоплазме скелетных образований в виде микротрубочек и пучков белковых волокон (рис. 162). Элементы цитоскелета, тесно связанные с наружной цитоплазматической мембраной и ядерной оболочкой, образуют сложные переплетения в цитоплазме.

Цитоскелет образован микротрубочками, микрофиламентами и промежуточными филаментами. Цитоскелет определяет форму клетки, участвует в движениях клетки, в делении и перемещениях самой клетки, во внутриклеточном транспорте органоидов. Микротрубочки содержатся во всех эукариотических клетках и представляют собой полые неразветвленные цилиндры, диаметр которых не превышает 30 нм, а толщина стенки — 5 нм. В длину они могут достигать нескольких микрометров. Легко распадаются и собираются вновь. Стенка микротрубочек в основном построена из спирально уложенных субъединиц белка тубулина. Функции микротрубочек: выполняют опорную функцию; придают клетке определенную форму; образуют веретено деления; обеспечивают расхождение хромосом к полюсам клетки; отвечают за перемещение клеточных органелл; принимают участие во внутриклеточном транспорте, секреции, формировании клеточной стенки; являются структурным компонентом ресничек, жгутиков, базальных телец и центриолей.

Микрофиламенты представлены нитями диаметром 6 нм, состоящими из белка актина, близкого к актину мышц. Актин составляет 10–15% общего количества белка клетки. В большинстве животных клеток образуется густая сеть из актиновых филаментов и связанных с ними белков под самой плазматической мембраной. Эта сеть придает поверхностному слою клетки механическую прочность и позволяет клетке изменять свою форму и двигаться. Помимо актина в клетке обнаруживаются и нити миозина. Однако количество их значительно меньше. Благодаря взаимодействию актина и миозина происходит сокращение мышц. Микрофиламенты связаны с движением всей клетки либо ее отдельных структур внутри нее. В некоторых случаях движение обеспечивается только актиновыми филаментами, в других — актином вместе с миозином. Промежуточные филаменты, микротрабекулярная система, представляет собой сеть из тонких фибрилл — трабекул (перекладин), в точках пересечения или соединения концов которых располагаются рибосомы. Микротрабекулярная система — динамичная структура: при изменении условий она может распадаться и вновь собираться. Функции микротрабекулярной решетки: служит опорой для

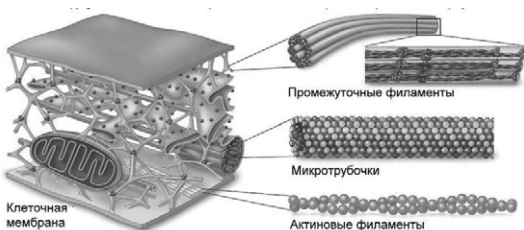


Рис. 162. Цитоскелет эукариотической клетки

клеточных органелл; осуществляет связь между отдельными частями клетки; направляет внутриклеточный транспорт.

Клеточный центр образован двумя центриолями и уплотненной цитоплазмой — центросферой, отвечает за образование цитоскелета и за расхождение хромосом при клеточном делении. Центриоль представляет собой цилиндр (длиной 0,3 мкм и диаметром 0,1 мкм), стенка которого образована девятью группами из трех слившихся микротрубочек (9 триплетов), соединенных между собой через определенные интервалы поперечными шпильками. Часто центриоли объединены в пары, где они расположены под прямым углом друг к другу. Если центриоль лежит в основании реснички или жгутика, то ее называют базальным тельцем.

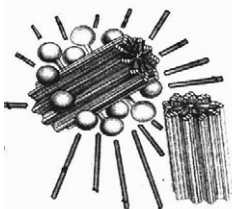


Рис. 163. Клеточный центр

Почти во всех животных клетках имеется пара центриолей, являющихся срединным элементом клеточного центра (рис. 163). Перед делением центриоли расходятся к противоположным полюсам, и возле каждой из них возникает дочерняя центриоль. От центриолей, расположенных на разных полюсах клетки, образуются микротрубочки, растущие навстречу друг другу. Они формируют митотическое веретено, способствующее равномерному распределению генетического материала между дочерними клетками, являются центром организации цитоскелета. Часть нитей веретена прикрепляется к хромосомам. В клетках высших растений и грибов клеточный центр центриолей не имеет. Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Они возникают в результате дупликации уже имеющихся. Это происходит при расхождении центриолей. Незрелая центриоль содержит 9 одиночных микротрубочек; по-видимому, каждая микротрубочка является матрицей при сборке триплетов, характерных для зрелой центриоли.

Реснички и жгутики. Эти органоиды участвуют в процессах движения и представляют собой каркас из микротрубочек, называемый аксонемой, окруженный плазмалеммой (рис. 164). Длина ресничек — до 10 мкм, жгутики отличаются только размерами, их длина достигает 70 мкм. В основании ресничек и жгутиков находится базальное тельце, в котором 9 триплетов микротрубочек.

Аксонема образована 9 периферическими парами микротрубочек и одной центральной парой, напоминает велосипедное колесо: ось — пара микротрубочек, спицы — особые белки, соединяющие центральную пару микротрубочек с периферическими парами, и обод, образованный 9 парами микротрубочек. Реснички имеют клетки дыхательных путей человека, эпителий маточных труб. Жгутики у человека имеются только у мужских половых клеток — сперматозоидов. У прокариот строение жгутиков иное, и они не окружены мембраной.

Включения. Временные компоненты цитоплазмы, то возникающие, то исчезающие. Как правило, они содержатся в клетках на определенных этапах жизненного цикла. Специфика включений зависит от специфики соответствующих клеток тканей и органов. Включения встречаются преимущественно в раститель-

ных клетках. Они могут возникать в гиалоплазме, различных органеллах, реже в клеточной стенке. В функциональном отношении включения представляют собой либо временно выведенные из обмена вещества клетки соединения (запасные вещества — крахмальные зерна, липидные капли и отложения белков), либо конечные продукты обмена (кристаллы некоторых веществ). Крахмальные зерна — это наиболее распространенные включения растительных клеток. Крахмал запасается у растений исключительно в виде крахмальных зерен. Они образуются только в стромах пластид живых клеток. В процессе фотосинтеза в зеленых листьях образуется ассимиляционный, или первичный, крахмал. Ассимиляционный крахмал в листьях не накапливается и, быстро гидролизуясь до сахаров, оттекает в части растения, в которых происходит его накопление. Там он вновь превращается в крахмал, который называют вторичным. Вторичный крахмал образуется и непосредственно в клубнях, корневищах, семенах, то есть там, где он откладывается в запас. Тогда его называют запасным. Лейкопласты, накапливающие крахмал, называют амилопластами. Особенно богаты крахмалом семена, подземные побеги (клубни, луковицы, корневища), паренхима проводящих тканей корней и стеблей древесных растений.

Липидные капли встречаются практически во всех растительных клетках. Наиболее богаты ими семена и плоды. Жирные масла в виде липидных капель — вторая по значению (после крахмала) форма запасных питательных веществ. Семена некоторых растений (подсолнечник, хлопчатник и т. д.) могут накапливать до 40% масла от массы сухого вещества. Липидные капли, как правило, накапливаются непосредственно в гиалоплазме. Они представляют собой сферические тела обычно субмикроскопического размера. Липидные капли могут накапливаться и в лейкопластах, которые называют элайопластами. Белковые включения образуются в различных органеллах клетки в виде аморфных или кристаллических отложений разнообразной формы и строения. Наиболее часто кристаллы можно встретить в ядре — в нуклеоплазме, иногда в перинуклеарном пространстве, реже в гиалоплазме, стромах пластид, в расширениях цистерн ЭПР, матриксе пероксисом и митохондриях. В вакуолях встречаются как кристаллические, так и аморфные белковые включения. В наибольшем количестве кристаллы белка встречаются в запасяющих клетках сухих семян в виде так называемых алейроновых зерен. Запасные белки синтезируются рибосомами во время развития семени и откладываются в вакуоли. При созревании семян, сопровождающемся их обезвоживанием, белковые вакуоли высыхают и белок кристаллизуется. В результате этого в зрелом сухом семени белковые вакуоли превращаются в белковые тельца (алеироновые зерна).

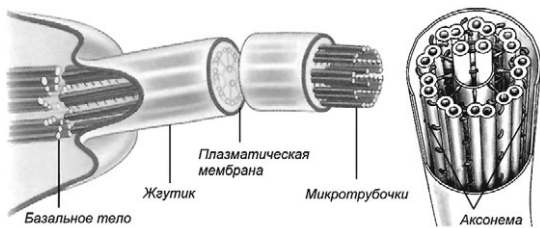


Рис. 164. Строение жгутиков и ресничек эукариот

5.9. Двумембранные органоиды

Митохондрии — двумембранные, полуавтономные органоиды, обеспечивающие клетку основной энергией, получаемой в результате окисления органических молекул с помощью кислорода. Присутствуют в клетках грибов, растений и животных. Форма, размеры и количество митохондрий чрезвычайно варьируются. По форме митохондрии могут быть палочковидными, округлыми, спиральными, чашевидными, разветвленными. Длина митохондрий колеблется в пределах от 1,5 до 10 мкм, диаметр — от 0,25 до 1,00 мкм. Количество митохондрий в клетке может достигать 500–1000 в тех клетках, которым нужно очень много энергии, т. е. количество митохондрий зависит от метаболической активности клетки. Кроме того, наибольшее количество митохондрий находится в участках клетки, которые потребляют больше энергии — вблизи ионных насосов, в мышечных клетках — вблизи миофибрилл.

Митохондрия имеет оболочку из двух мембран, наружная мембрана гладкая, внутренняя образует многочисленные складки — кристы (рис. 165). Кристы увеличивают площадь поверхности внутренней мембраны, на них располагаются ферменты дыхательной цепи и АТФ-синтазы. АТФ-синтазы отвечают за фосфорилирование АДФ до АТФ. Ширина межмембранного пространства (протонного резервуара) — 10–20 нм. Внутреннее пространство митохондрий заполнено внутренней средой, матриксом. В матриксе содержатся различные ферменты (например ферменты цикла Кребса), кольцевые ДНК и собственный белоксинтезирующий аппарат. Митохондриальные ДНК не связаны с белками («голые»), прикреплены к внутренней мембране. Митохондриальная ДНК кодирует иРНК, тРНК, рРНК, формируя собственные системы репликации ДНК, транскрипции и трансляции некоторых белков.

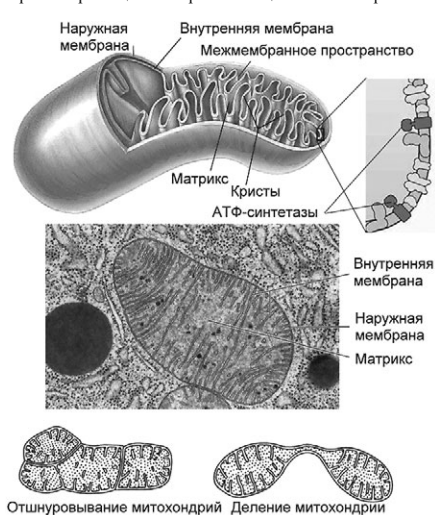


Рис. 165. Строение и образование митохондрий

Генетический код ДНК митохондрий имеет несколько отличий от генетического кода эукариот. Рибосомы митохондрий прокариотического типа (70S-типа), большая часть рибосомальных белков синтезируется в цитоплазме, а затем транспортируется в митохондрии. Основная функция — окисление органических молекул с образованием энергии в форме тепла и в форме АТФ. Но в клетках бурого жира (например у медведя во время зимнего сна) митохондрии не образуют АТФ, вся энергия выделяется в форме тепла и поддерживает определенную температуру тела. Кроме этого, в митохондриях происходит синтез некоторых (около 5%) митохондриальных белков. Митохонд-

рии способны размножаться путем деления или отшнуровывания новых митохондрий от ранее существующих; разрушение их происходит с помощью автофагии. Наследуются митохондрии у многих видов, в том числе и у человека, по материнской линии, митохондрии отца разрушаются в процессе оплодотворения.

Согласно теории симбиогенеза митохондрии произошли от древних свободноживущих аэробных прокариотических организмов, которые, проникнув в клетку-хозяина (анаэробную архебактерию), образовали с ней взаимовыгодный симбиотический комплекс. В пользу этой гипотезы свидетельствуют следующие данные. Во-первых, митохондриальная ДНК имеет такие же особенности строения, как и ДНК современных бактерий (замкнута в кольцо, не связана с белками). Во-вторых, митохондриальные рибосомы и рибосомы бактерий относятся к одному типу — 70S-типу. В-третьих, механизм деления митохондрий сходен с таковым бактерий. В-четвертых, синтез митохондриальных и бактериальных белков подавляется одинаковыми антибиотиками. Но в процессе эволюции большая часть генов митохондрий переместилась в ядро, и синтез большинства митохондриальных белков происходит в цитоплазме клетки, т. е. митохондрии являются полуавтономными органоидами эукариотической клетки.

Пластиды. Характерны только для растительных клеток. Различают три основных типа пластид: лейкопласты — бесцветные пластиды в клетках неокрашенных частей растений, хромопласты — окрашенные пластиды обычно желтого, красного и оранжевого цвета, хлоропласты — зеленые пластиды.

Хлоропласты. В клетках высших растений хлоропласты имеют форму двояковыпуклой линзы. Длина хлоропластов колеблется в пределах от 5 до 10 мкм, диаметр — от 2 до 4 мкм. Хлоропласты ограничены двумя мембранами (рис. 166). Наружная мембрана гладкая, внутренняя имеет сложную складчатую структуру. Наименьшая складка называется тилакоидом. Группа тилакоидов, уложенных наподобие стопки монет, называется граной. В хлоропласте содержится в среднем 40–60 гран, расположенных в шахматном порядке. Граны связываются друг с другом уплощенными каналами — ламеллами. В мембраны тилакоидов встроены фотосинтетические пигменты и ферменты, обеспечивающие синтез АТФ. Главным фотосинтетическим пигментом является хлорофилл, именно он обуславливает зеленый цвет хлоропластов. Внутреннее пространство хлоропластов заполнено стромой. В строме имеются кольцевая «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, ферменты цикла Кальвина, зерна первичного крахмала.

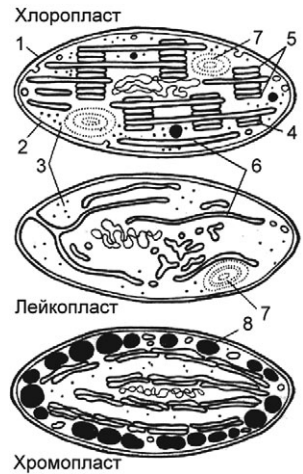


Рис. 166. Строение пластид:

1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — стромы; 4 — тилакоид; 5 — грана; 6 — ламелла; 7 — зерно первичного крахмала; 8 — липидные капли

Внутри каждого тилакоида находится протонный резервуар, происходит накопление «Н⁺». Хлоропласты так же, как митохондрии, способны к автономному размножению путем деления надвое или образуются из пропластид.

Хлоропласты содержатся в клетках зеленых частей высших растений, особенно много хлоропластов в листьях и зеленых плодах. Хлоропласты низших растений называют хромофорами. Основная функция хлоропластов — фотосинтез. Полагают, что хлоропласты произошли от древних эндосимбиотических цианобактерий (теория симбиогенеза). Основанием для такого предположения является сходство хлоропластов и современных бактерий по ряду признаков (кольцевая, «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, способ размножения).

Лейкопласты. Форма варьирует (шаровидные, округлые, чашевидные и др.). Лейкопласты ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана гладкая, внутренняя образует малочисленные тилакоиды. В строме имеются кольцевая «голая» ДНК, рибосомы 70S-типа, ферменты синтеза и гидролиза запасных питательных веществ. Пигменты отсутствуют. Особенно много лейкопластов имеют клетки подземных органов растения (корни, клубни, корневища и др.). Функция: синтез, накопление и хранение запасных питательных веществ. В зависимости от накопленных органических веществ различают амилопласты — лейкопласты, которые синтезируют и накапливают крахмал, элайоласты — масла, протеиноласты — белки. Кроме того, в одном и том же лейкопласте могут накапливаться разные вещества.

Хромопласты. Ограничены двумя мембранами. Наружная мембрана гладкая, внутренняя или также гладкая, или образует единичные тилакоиды. В строме имеются кольцевая ДНК и пигменты — каротиноиды, придающие хромопластам желтую, красную или оранжевую окраску. Форма накопления пигментов различна: в виде кристаллов, липидных капель и др. Содержатся в клетках зрелых плодов, лепестков, осенних листьев, редко — корнеплодов. Хромопласты считаются конечной стадией развития пластид. Функция: окрашивание цветов и плодов и тем самым привлечение опылителей и распространителей семян. Все виды пластид могут образовываться из пропластид. Пропластиды — мелкие органоиды, содержащиеся в образовательных тканях зародыша семени. Поскольку пластиды имеют общее происхождение, между ними возможны превращения. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (позеленение клубней картофеля на свету) и хромопласты (при созревании корнеплодов). Хлоропласты осенью, при разрушении хлорофилла, становятся хромопластами (изменение окраски листьев связано с выявлением каротиноидов — пигментов желтого цвета ксантофиллов и оранжевых пигментов каротинов). Превращение хромопластов в лейкопласты или хлоропласты считается невозможным.

Ядро. Как правило, эукариотическая клетка имеет одно ядро, но встречаются двуядерные (инфузории) и многоядерные клетки (опалина). Некоторые высокоспециализированные клетки вторично утрачивают ядро (эритроциты млекопитающих, ситовидные трубки покрытосеменных). Форма ядра обычно сферическая, диаметр от 3 до 10 мкм. Ядро (рис. 167) ограничено от цитоплазмы ядерной оболочкой из двух мембран, между которыми перинуклеарное пространство, узкая щель (15–40 нм), заполненная полужидким веществом.

В некоторых местах мембраны сливаются друг с другом, образуя поры, через которые происходит обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Наружная мембрана покрыта рибосомами и связана с мембранами гранулярной ЭПС, образуя единую систему сообщающихся каналов. Внутренняя мембрана гладкая, под ней находится ядерная ламина — часть кариеоскелета, состоящая из промежуточных филаментов. Ядерная ламина поддерживает форму ядра, участвует в упорядоченной укладке хроматина внутри ядра и организации ядерных пор. Кариоплазма (ядерный сок, нуклеоплазма) — внутренняя среда ядра, в которой располагаются хроматин и одно или несколько ядрышек. В состав ядерного сока входят различные белки (в том числе ферменты ядра), свободные нуклеотиды. Ядрышко представляет собой округлое плотное тельце, погруженное в ядерный сок. Количество ядрышек зависит от функционального состояния ядра и варьирует от 1 до 10 и более. Ядрышки обнаруживаются только в неделящихся ядрах, во время митоза они исчезают. Ядрышко образуется на определенных участках хромосом, несущих информацию о структуре рРНК. Такие участки называются ядрышковыми организаторами и содержат многочисленные копии генов, кодирующих рРНК. Из рРНК и белков, поступающих из цитоплазмы, формируются субъединицы рибосом. Таким образом, ядрышко представляет собой скопление рРНК и рибосомальных субъединиц на разных этапах их формирования.

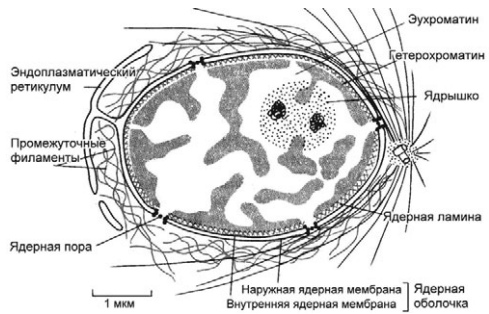


Рис. 167. Строение ядра

Хроматин — внутренние нуклеопротеидные структуры ядра, окрашивающиеся некоторыми красителями и отличающиеся по форме от ядрышка. Хроматин имеет вид глыбок, гранул и нитей. Химический состав хроматина: ДНК (30–45%), гистоновые белки (30–50%), негистоновые белки (4–33%), таким образом, хроматин является дезоксирибонуклеопротеидным комплексом (ДНП). В зависимости от функционального состояния хроматина различают: гетерохроматин и эухроматин. Эухроматин — генетически активные, гетерохроматин — генетически неактивные участки хроматина. Эухроматин при световой микроскопии не различим, слабо окрашивается и представляет собой деконденсированные (деспирализованные, раскрученные) участки хроматина. Гетерохроматин под световым микроскопом имеет вид глыбок или гранул, интенсивно окрашивается и представляет собой конденсированные (спирализованные, уплотненные) участки хроматина. Хроматин — форма существования генетического материала в интерфазных клетках. Во время деления клетки (митоз, мейоз) хроматин преобразуется в хромосомы. Функции ядра: хранение наследственной информации и передача ее дочерним клеткам в процессе деления, регуляция жизнедеятельности клетки путем регуляции синтеза различных

Хроматин — внутренние нуклеопротеидные структуры ядра, окрашивающиеся некоторыми красителями и отличающиеся по форме от ядрышка. Хроматин имеет вид глыбок, гранул и нитей. Химический состав хроматина: ДНК (30–45%), гистоновые белки (30–50%), негистоновые белки (4–33%), таким образом, хроматин является дезоксирибонуклеопротеидным комплексом (ДНП). В зависимости от функционального состояния хроматина различают: гетерохроматин и эухроматин. Эухроматин — генетически активные, гетерохроматин — генетически неактивные участки хроматина. Эухроматин при световой микроскопии не различим, слабо окрашивается и представляет собой деконденсированные (деспирализованные, раскрученные) участки хроматина. Гетерохроматин под световым микроскопом имеет вид глыбок или гранул, интенсивно окрашивается и представляет собой конденсированные (спирализованные, уплотненные) участки хроматина. Хроматин — форма существования генетического материала в интерфазных клетках. Во время деления клетки (митоз, мейоз) хроматин преобразуется в хромосомы. Функции ядра: хранение наследственной информации и передача ее дочерним клеткам в процессе деления, регуляция жизнедеятельности клетки путем регуляции синтеза различных

белков, место образования субъединиц рибосом. Хромосомы — органоиды ядра, представляющие собой конденсированный хроматин и появляющиеся в клетке во время митоза или мейоза. Хромосомы и хроматин — различные формы пространственной организации дезоксирибонуклеопротеидного комплекса (ДНП), соответствующие разным фазам жизненного цикла клетки. Химический состав хромосом такой же, как у хроматина: ДНК до 40%, белки до 60%.

Основу хроматиды составляет одна непрерывная двухцепочечная молекула ДНК, длина ДНК одной хроматиды может достигать нескольких сантиметров. Понятно, что молекула такой длины не может располагаться в клетке в вытянутом виде, а подвергается укладке, приобретая определенную трехмерную структуру, или конформацию. Выделяют следующие уровни пространственной укладки ДНК и ДНП: нуклеосомный (накручивание ДНК на белковые глобулы — нуклеосомы). Каждая глобула, нуклеосома состоит из 8 гистоновых белковых молекул, ДНК делает вокруг нуклеосомы 1,75 оборота.

Нуклеосомы спирально закручиваются, образуя нуклеосомную фибриллу; нуклеосомная фибрилла собирается в крупные сближенные петли, образуя хромонему, хромонема закручивается в суперспираль, образуя хроматиду (рис. 168). Хромосома перед делением клетки состоит из двух хроматид. В хромосоме различают первичную перетяжку, плечи хромосомы (части хромосомы по обе стороны от первичной перетяжки), теломеры (концевые участки плеч, защищающие хромосомы от слипания). Некоторые хромосомы имеют вторичные перетяжки, отделяющие часть хромосомы, называемую спутником (у человека пять пар хромосом имеют вторичные перетяжки). В области вторичных перетяжек копии генов, несущих информацию о строении рРНК, поэтому эти хромосомы называются ядрышкообразующими. По положению центромеры хромосомы делят на метацентрические (равноплечие), субметацентрические (неравноплечие), акроцентрические (резко неравноплечие), телоцентрические (одноплечие) и спутничные. Соматические клетки содержат диплоидный, двойной — 2n

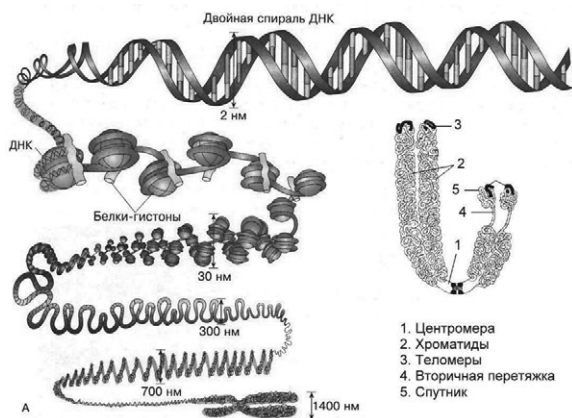


Рис. 168. Строение хромосом. Компактизация ДНК

набор хромосом. Половые клетки — гаплоидный, одинарный — n. Диплоидный набор дрозофилы — 8, шимпанзе — 48, гороха — 14 хромосом. Хромосомы диплоидного набора разбиваются на пары, попарно одинаковые хромосомы, несущие одинаковые группы генов, имеющие одинаковое строение и размеры, называются гомологичными.

5.10. Прокариоты

Характеристика прокариот. Все прокариоты объединены в надцарство Прокариоты, царство Дробянки, в котором выделяют три подцарства — архебактерии, эубактерии (настоящие бактерии) и цианобактерии (сине-зеленые водоросли). Прокариоты — одноклеточные и колониальные организмы, среди цианобактерий встречаются и многоклеточные (нитчатые) организмы. В клетках отсутствует ядро, генетическая информация прокариот представлена голой (без белков) кольцевой молекулой ДНК. Это самые древние и примитивные организмы на Земле. Распространены повсеместно: в воде, почве, воздухе, живых организмах. Они обнаруживаются как в самых глубоких океанических впадинах, так и на высочайшей горной вершине Земли — Эвересте, как во льдах Арктики и Антарктиды, так и в горячих источниках (с температурой воды более 90°C). В почве они проникают на глубину 4 и более км, споры бактерий в атмосфере встречаются на высоте до 20 км, гидросфера вообще не имеет границ обитания этих организмов. Бактерии способны поселяться практически на любом как органическом, так и неорганическом субстрате. Несмотря на простоту строения они обладают высокой степенью приспособленности к самым разнообразным условиям среды. Это возможно благодаря способности бактерий к быстрой смене поколений. При резкой смене условий существования среди бактерий быстро появляются мутантные формы, способные существовать в новых условиях среды.

Средние размеры — от 1 до 10 мкм. Форма бактериальной клетки может быть самой разнообразной. Шаровидные бактерии по расположению клеток после деления подразделяют на несколько форм: монококки — одиночные; диплококки — образуют пары; тетракокки — образуют тетрады; стрептококки — делятся в одной плоскости, образуют цепочки; стафилококки — делятся в разных плоскостях, образуют скопления, напоминающие грозди винограда; сарцины образуют пакеты по 8 особей. Вытянутые, палочковидные бактерии называются бациллами. Извитые, в виде запятой — вибрионы, имеющие до 6 витков — спириллы, спирохеты — длинные и тонкие извитые формы с числом витков от 6 до 15. Помимо основных в природе встречаются и другие, весьма разнообразные, формы бактериальных клеток. Бактериальная клетка ограничена оболочкой.

Внутренний слой оболочки представлен цитоплазматической мембраной, над мембраной находится клеточная стенка, над клеточной стенкой у многих бактерий — слизистая капсула (рис. 169). Строение и функции цитоплазматической мембраны не отличаются от таковых мембран эукариотической клетки. Мембрана может образовывать складки, называемые мезосомами. На поверхности мезосом располагаются ферменты. Мезосомы с фотосинтетическими пигментами называют хлоросомами. Клеточная стенка — толстая, плотная, жесткая, состоит из мууреина (главный компонент) и других органических веществ. Муурейн представляет собой правильную сеть из параллельных полисахаридных цепей, сшитых друг с другом короткими белковыми цепочками. В зависимости от особенностей строения клеточной стенки бактерии подразделяются на грамположительные (окрашиваются по Граму) и грамотрицательные (не окрашиваются). У грамотрицательных бактерий стенка устроена сложнее, и над мууреиновым

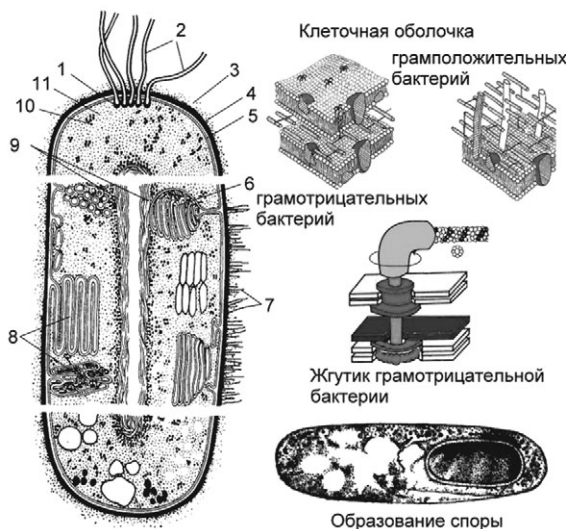


Рис. 169. Строение бактериальной клетки:

1 — базальное тельце; 2 — жгутик; 3 — слизистая капсула; 4 — клеточная стенка; 5 — цитоплазматическая мембрана; 6 — мезосома; 7 — пили; 8 — мембранные структуры (хлоросомы); 9 — нуклеоид; 10 — рибосомы; 11 — цитоплазма

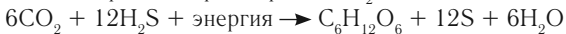
слоем снаружи имеет еще одна мембрана. Внутреннее пространство заполнено цитоплазмой. Генетический материал представлен кольцевыми молекулами ДНК. Эти ДНК можно условно разделить на «хромосомные» и плазмидные. «Хромосомная» ДНК — одна, прикреплена к мембране, содержит несколько тысяч генов, в отличие от хромосомных ДНК эукариот она не линейная, а кольцевая и не связана с белками, «голая». В отличие от большинства растений и животных набор генов у прокариот — гаплоидный. Зона, в

которой расположена эта ДНК, называется нуклеоидом. Плазмиды — внехромосомные генетические элементы, представляют собой небольшие кольцевые ДНК, не связаны с белками, не прикреплены к мембране, содержат небольшое число генов. Количество плазмид может быть различным. Наиболее изучены плазмиды, несущие информацию об устойчивости к лекарственным препаратам (R-факторы) и принимающие участие в половом процессе (F-факторы). Плаزمида, способная объединяться с хромосомой, называется эписомой.

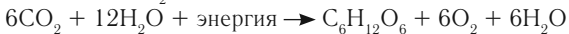
В бактериальной клетке отсутствуют все мембранные органоиды, характерные для эукариотической клетки (митохондрии, пластиды, ЭПС, аппарат Гольджи, лизосомы). В цитоплазме бактерий находятся рибосомы 70S-типа, включения, могут быть газовые вакуоли. Как правило, рибосомы собраны в полисомы. Каждая рибосома состоит из малой (30S) и большой субъединиц (50S). Включения могут быть представлены глыбками крахмала, гликогена, волютина, липидными каплями. У многих бактерий имеются жгутики и пили (фимбрии). Жгутики не ограничены мембраной, это микротрубочки, состоящие из сферических субъединиц белка флагеллина. Эти субъединицы расположены по спирали и образуют полый цилиндр диаметром 10—20 нм. Количество и расположение жгутиков может быть различным. Пили — прямые нитевидные

структуры на поверхности бактерий. Они тоньше и короче жгутиков. Представляют собой короткие полые цилиндры из белка пилина. Пили служат для прикрепления бактерий к субстрату и друг к другу. Во время конъюгации образуются особые F-пили, по которым осуществляется передача генетического материала от одной бактериальной клетки к другой.

Вместе с пищей бактерии, как и другие организмы, получают энергию для процессов жизнедеятельности и строительный материал для синтеза клеточных структур. По способу питания бактерии делятся на гетеротрофов и автотрофов. Гетеротрофы могут быть сапротрофами, то есть питаться мертвым органическим веществом; паразитами, то есть потреблять органическое вещество живых организмов, и симбионтами, живущими и питающимися совместно с другими организмами (кишечная палочка, клубеньковые бактерии). Другая группа, автотрофы, способна синтезировать органические вещества из неорганических. Среди них различают: фотоавтотрофов, синтезирующих органические вещества за счет энергии света, и хемоавтотрофов, синтезирующих органические вещества за счет химической энергии окисления неорганических веществ: серы, сероводорода, аммиака. К ним относятся, например, нитрифицирующие бактерии, железобактерии, водородные бактерии. Одна группа фотоавтотрофных бактерий (зеленые и пурпурные) имеют фотосистему-1 и при фотосинтезе не выделяют кислород, донор водорода — H_2S :



Необходимую для фотосинтеза энергию они получают с помощью пигментов бактериохлорофиллов, близких к хлорофиллу а. Бактериохлорофиллы поглощают свет в более длинноволновой части спектра, в том числе и в инфракрасной. Эта способность поглощать световые лучи с длиной 800—1100 нм позволяет этим бактериям жить при отсутствии видимого света, используя инфракрасные, тепловые лучи. У цианобактерий (сине-зеленых) появилась еще и фотосистема-2, и при фотосинтезе кислород выделяется, донором водорода для синтеза органики является H_2O :



Спорообразование у бактерий — способ переживания неблагоприятных условий. Споры формируются обычно по одной внутри «материнской клетки» и называются эндоспорами. Споры обладают высокой устойчивостью к радиации, экстремальным температурам, высушиванию и другим факторам, вызывающим гибель вегетативных клеток. При этом клетка обезвоживается, нуклеоид сосредотачивается в спорогенной зоне. Образуются защитные оболочки, предохраняющие споры бактерий от действия неблагоприятных условий (споры многих бактерий выдерживают нагревание до $130^{\circ}C$, сохраняют жизнеспособность десятки лет). При наступлении благоприятных условий спора прорастает, и образуется вегетативная клетка. Размножаются бактерии только бесполом способом — делением «материнской клетки» надвое или почкованием. Перед делением происходит репликация ДНК, некоторые бактерии при благоприятных условиях способны делиться каждые 20 минут.

У бактерий не образуются гаметы, не происходит слияние содержимого клеток, а имеет место генетическая рекомбинация, при которой происходит пе-

редача ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту. Различают три способа передачи ДНК — конъюгация, трансформация, трансдукция. Конъюгация — однонаправленный перенос F-плазмиды от клетки-донора (F⁺) в клетку-реципиент (F⁻). Клетка-донор (F⁺) образует F-пилю, ее образование контролируется особой плазмидой — F-плазмидой. Во время конъюгации ДНК передается только в одном направлении (от донора к реципиенту), обратной передачи нет. Обычно при конъюгации передается только одна цепь нуклеотидов F-плазмиды ДНК-донора, комплементарная цепь достраивается в клетке реципиента. Трансформация — однонаправленный перенос фрагментов ДНК из внешней среды в бактерию-реципиент. При этом ДНК активно поглощается клеткой-реципиентом и встраивается в собственную «хромосому». Трансдукция — перенос фрагмента ДНК от клетки-донора к клетке-реципиенту с помощью бактериофагов.

В подцарстве Архебактерии — около 40 видов наиболее древних прокариотических организмов. Они отличаются от эубактерий рядом признаков. Гены архебактерий имеют мозаичное строение (как и у эукариот), состоят из экзонов (кодирующие участки) и интронов (некодирующие участки), а хромосома эубактерий интронов не имеет. Последовательность нуклеотидов рРНК и тРНК резко отличается как от эубактерий, так и от эукариот. Клеточная мембрана не содержит жирных кислот, образована эфирами глицерина с полимерами изопрена, а в клеточной стенке вместо муреина кислые полисахариды. Среди архебактерий есть термоацидофилы — любители тепла и кислоты, они обитают в вулканических источниках с температурой 90°C и более и способны окислять сероводород и серу до серной кислоты. Есть метаногены — облигатные (строгие) анаэробы, обитающие в болотах, в желудках жвачных животных и выделяющие метан (CH₄) из водорода (H₂), образующегося при брожении углекислого газа (CO₂). С помощью метанобактерий из отходов получают биогаз. Среди архебактерий есть и фотосинтетики — галобактерии, обитающие в чрезвычайно соленых водах и придающие им пурпурно-красный цвет. Фотосинтетический пигмент у них не хлорофилл, а родопсин.

В подцарство Цианобактерии объединены фотосинтетические прокариоты, способные при фотосинтезе выделять кислород, т.е. с фотосистемой-2. Основной фотосинтетический пигмент — хлорофилл, вспомогательные — синие фикоцианины, красные — фикоэритрины, оранжево-желтые каротиноиды и др., всего около 30 вспомогательных пигментов. Снаружи клеточной мембраны находится клеточная стенка из пектина (а не клетчатки, как у растений), за клеточной стенкой находится вторая мембрана и слизистый чехол. Слизь может окрашиваться в самые различные яркие цвета — золотистый, красный, зеленый, коричневый, синий. Есть одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы. Клетки в нитях соединены плазмодесмами, у некоторых видов в нитях встречаются крупные неокрашенные клетки — гетероцисты, в которых происходит фиксация азота. Остатки древних цианобактерий, существовавших более 3 млрд. лет назад, найдены в строматолитах — конусообразных или колоннообразных образованиях, в которых обширные колонии цианобактерий пропитывались и укреплялись солями кальция. Современные строматолиты образуются в мелководных водоемах в районах с жарким и сухим климатом.

Способны образовывать споры и таким образом переносить неблагоприятные условия. Жгутиковые стадии у цианобактерий отсутствуют. Благодаря слизистым чехлам, которые эффективно поглощают и удерживают влагу, цианеи могут обитать в пустынях, первыми поселяются на скалах — они были первыми поселенцами, заселившими скалы вулкана Кракатау и возникшего вулканического острова Сурцей вблизи Ирландии. Цианеи способны фиксировать атмосферный азот, превращая его в аммиак, а соединения аммиака включаются затем в органические соединения. В Красном море цианобактерия триходесмиум фиксирует 1/4 поглощаемого морем азота. Периодически триходесмиума становится так много, что вода в море становится красной.

Бактерии играют огромное значение и в биосфере, и в жизни человека. Бактерии принимают участие во многих биологических процессах, особенно в круговороте веществ в природе. Гнилостные бактерии разрушают азотсодержащие органические соединения неживых организмов, превращая их в перегной. Минерализующие бактерии разлагают сложные органические соединения перегной до простых неорганических веществ, делая их доступными для растений. Многие бактерии могут фиксировать атмосферный азот. Причем азотобактер, свободно живущий в почве, фиксирует азот независимо от растений, а клубеньковые бактерии проявляют свою активность только в симбиозе с корнями высших растений (преимущественно бобовых), благодаря этим бактериям почва обогащается азотом и повышается урожайность растений. Фиксируют атмосферный азот и цианобактерии. Помимо углекислого газа при разложении органического вещества в атмосферу попадают и другие газы: N, N₂, H₂S, CH₄ и др. Таким образом, бактерии регулируют газовый состав атмосферы.

Симбиотические бактерии кишечника животных (прежде всего травоядных) и человека обеспечивают усвоение клетчатки. Некоторые вещества, образующиеся в процессе жизнедеятельности бактерий, важны и для человека. Деятельность бактерий используется для получения молочно-кислых продуктов, для квашения капусты, силосования кормов; для получения органических кислот, спиртов, ацетона, ферментативных препаратов; в настоящее время бактерии активно используются в качестве продуцентов многих биологически активных веществ (антибиотиков, аминокислот, витаминов и др.), используемых в медицине, ветеринарии и животноводстве. Благодаря методам генной инженерии с помощью бактерий получают такие необходимые вещества, как человеческий инсулин, гормон роста, интерферон.

Отрицательную роль играют патогенные бактерии, вызывающие заболевания растений, животных, многие бактерии вызывают порчу продуктов, выделяя при этом токсичные вещества. Многие бактерии паразитируют и в организме человека. Дыхательные пути и легкие поражают возбудители дифтерии, туберкулеза, коклюша. В пищеварительной системе паразитируют возбудители холеры, бациллярной дизентерии, сальмонеллеза, брюшного тифа; заражение пероральное. Половую систему поражают возбудители гонореи, сифилиса; заражение при половых контактах. В кровеносной системе локализируются возбудители тифа (возбудителей заражения переносят блохи и вши) и столбняка, возбудители которого попадают в кровь при ранениях.

5.11. Вирусы

Характеристика. Вирусы — мельчайшие организмы, неклеточные формы жизни. Проявляют признаки, характерные для живых организмов, только во время паразитирования в клетках других организмов. Вне клетки вирус не проявляет никаких свойств живого организма — «вещество», многие способны к кристаллизации, и, только попадая в клетку, вирус становится «существом». Они не могут развиваться на обычных питательных средах, в лабораториях их культивируют на куриных эмбрионах или в других клетках. Вирусы являются внутриклеточными паразитами, но в отличие от других паразитов они паразитируют на генетическом уровне. Размеры вирусов от 10 до 300 нм. Форма вирусов: шаровидная, палочковидная, нитевидная, цилиндрическая и др. Вирусы открыты в 1892 г. Д. И. Ивановским при изучении мозаичной болезни табака (пятнистость листьев). Пропуская сок из больных листьев через фарфоровые фильтры, задерживающие все виды бактерий, Ивановский установил, что фильтрат все же содержит возбудителей заболевания, и назвал их «фильтрующимися возбудителями». Но в отличие от бактерий возбудители табачной мозаики не способны расти на искусственных питательных средах. В своей диссертации Д. И. Ивановский показал, что при разбавлении в несколько раз фильтрат полностью сохраняет свои свойства, а при нагревании до 60–70°C возбудители погибают, что свидетельствовало о живой природе возбудителя. Голландец Бейеринк предложил для загадочного агента термин «вирус» (яд), название прижилось. Вирусы состоят из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК) и белков, образующих оболочку вокруг этой нуклеиновой кислоты, т. е. представляют собой нуклеопротеидный комплекс. В состав некоторых вирусов входят липиды и углеводы. Вирусы содержат всегда один тип нуклеиновой кислоты — либо ДНК, либо РНК. Причем каждая из нуклеиновых кислот может быть как одноцепочечной, так и двухцепочечной, как линейной, так и кольцевой.



Рис. 170.
Строение вируса табачной мозаики: молекула РНК (в центре) окружена капсидом из белковых молекул, расположенных по спирали

РНК-геномными вирусами вызываются мозаичная болезнь табака (рис. 170), полиомиелит, грипп, корь, бешенство, свинка. Среди них есть и онкогенные вирусы, вызывающие рак у рептилий, птиц, млекопитающих и человека. Есть вирусы с двумя молекулами РНК — ВИЧ, саркома Рауса. К ДНК-геномным вирусам относятся вирусы оспы, герпеса, аденовирусы, вирус гепатита В. Капсид — оболочка вируса, образована белковыми субъединицами, уложенными определенным образом. Капсид защищает нуклеиновую кислоту вируса от различных воздействий и обеспечивает осаждение вируса на поверхности клетки-хозяина. Суперкапсид характерен для сложноорганизованных вирусов (ВИЧ, вирусы гриппа, герпеса). Возникает во время выхода вируса из клетки-хозяина и представляет собой модифицированный участок ядерной или наружной цитоплазматической мембраны клетки-хо-

зяина. Если вирус находится внутри клетки-хозяина, то он существует в форме нуклеиновой кислоты.

Если вирус находится вне клетки-хозяина, то он представляет собой нуклеопротеидный комплекс, и эта форма существования называется вирионом. Следует отметить, что вирусы обладают высокой специфичностью, т.е. они могут использовать для своей жизнедеятельности строго определенный круг хозяев. Вирусы, паразитирующие в бактериальных клетках, называются бактериофагами (рис. 171). Бактериофаги имеют наиболее сложную форму, состоят из головки, хвостика и хвостовых отростков, с помощью которых они осаждаются на оболочке бактерий. В головке содержится ДНК или РНК. Фаг частично растворяет клеточную стенку и мембрану бактерии или за счет сократительной реакции хвостика пробивает бактериальную оболочку и «впрыскивает» свою нуклеиновую кислоту в ее клетку. Только паразитируя в клетке-хозяине, вирус может размножаться, воспроизводить себе подобных. В цикле репродукции вируса можно выделить следующие стадии: сначала происходит осаждение на поверхности клетки-хозяина с помощью особых белков вируса, комплементарных рецепторным участкам заражаемой клетки. Затем происходит проникновение вирусной НК в клетку-хозяина, которая может попасть в клетку-хозяина путем «инъекции», растворения оболочки клетки вирусными ферментами или с помощью эндоцитоза. Попав внутрь, вирусная НК переводит белок-синтезирующий аппарат клетки под собственный контроль. На следующем этапе происходит синтез необходимых для вируса соединений — синтезируются мРНК для синтеза вирусных белков, затем происходит тиражирование вирусной нуклеиновой кислоты. Причем мелкие ДНК-геномные вирусы проникают для синтеза иРНК в ядро и используют РНК-полимеразы клетки.

Крупные вирусы (например вирус оспы) не могут проникнуть в ядро и используют собственные РНК-полимеразы, а затем происходит синтез вирусных белков с помощью белок-синтезирующего аппарата (рибосом, тРНК, ферментов, аминокислот, энергии) зараженной клетки. РНК-геномные вирусы синте-

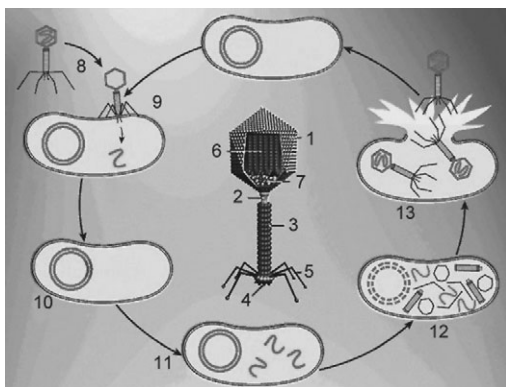


Рис. 171. Строение и жизненный цикл бактериофага:

1 — головка вируса; 2 — воротничок; 3 — сократительный чехол вокруг полого стержня; 4 — базальная пластинка; 5 — нити хвостового отростка, комплементарно связывающиеся с рецепторными участками бактериальной клетки; 6 — нуклеиновая кислота вируса; 7 — вирусные ферменты; 8 — осаждение бактериофага; 9 — проникновение вирусной НК в клетку; 10 — встраивание вирусной ДНК в бактериальную хромосому; 11 — репликация вирусной НК; 12 — синтез вирусных белков; 13 — самосборка и выход бактериофагов

зируют белки по-разному: у одной группы транскрипция вообще отсутствует, они сами выполняют функцию иРНК и на них происходит синтез белка. Это плюс-нитевые вирусы (вирусы с позитивным геномом), синтез белка у них идет по схеме: РНК → белок. У другой группы на вирусной РНК синтезируется комплементарная ей иРНК (вирус гриппа, кори, паротита), на которой происходит синтез вирусных белков — это минус-нитевые вирусы, вирусы с негативным геномом. У третьей группы ретровирусов синтез белка происходит наиболее сложно, на однонитчатой РНК синтезируется ДНК ферментом РНК-зависимой ДНК-полимеразой или ревертазой.

Эта ДНК встраивается в ДНК клетки-хозяина и там многократно транскрибируется. Образовавшиеся иРНК с одной стороны необходимы для синтеза вирусных белков, кроме того, они сами являются РНК вириона. Синтез белка здесь идет по схеме РНК → ДНК → РНК → белок. На последнем этапе происходит самосборка и выход из клетки дочерних вирусов, а клетка либо погибает, либо продолжает существовать и производить новые поколения вирусных частиц. Внедрившись в ДНК клетки-хозяина, многие вирусы длительное время могут себя не проявлять, причем при делении клетки ДНК вирус тиражируется и попадает во все дочерние клетки. Такие вирусы называются умеренными, но рано или поздно вирусы активируются и разрушают клетки. Умеренные бактериофаги используются микробиологами в качестве векторов для переноса генов человека в бактериальные клетки. И в природе вирусы способны переносить различные гены между отдаленными группами живых организмов. Борьба с вирусами с помощью антибиотиков неэффективна, так как они не действуют на вирусы вне и внутри клетки. Кроме того, многие вирусы, отпочковываясь от клетки, одеваются в ее мембрану — «плащ-невидимку», и иммунная система организма на них не реагирует, антитела на них не образуются (ВИЧ). К тому же многие вирусы легко мутируют, иммунитет, выработанный на определенный вирус, не срабатывает при попадании в организм вируса-мутанта. Кроме антител, главного оружия иммунитета, организм борется с вирусами с помощью интерферонов — после попадания в клетку НК вируса клетка выделяет особые белки-интерфероны. Молекулы интерферонов, взаимодействуя с соседними клетками, вызывают у последних блокирование синтеза белков как вируса, так и самой клетки, и размножение в этих клетках вируса становится невозможным.

Вирусы способны паразитировать в клетках большинства существующих живых организмов, вызывая различные заболевания (грипп, коревая краснуха, полиомиелит, СПИД, оспа, бешенство и др.). Возбудитель СПИДа — вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) — относится к ретровирусам. Имеет сферическую форму, диаметр 100–150 нм. Наружная оболочка вируса, суперкапсид, состоит из мембраны, образованной из клеточной мембраны клетки-хозяина, лежащей на белковом подмембранном каркасе. В мембрану встроены рецепторные «грибовидные» образования, в шляпке которых находятся рецепторы на белки CD4. Под суперкапсидом располагается сердцевина вируса, имеющая форму усеченного конуса и образованная особыми белками. Внутри сердцевины располагаются две молекулы вирусной РНК. Каждая молекула РНК содержит 9 генов ВИЧ и фермент (обратная транскриптаза), осуществляющий синтез ви-

русной ДНК на матрице вирусной РНК. Вирус иммунодефицита человека поражает, главным образом, CD4-лимфоциты (хелперы), именно на их поверхности есть CD4-белки, способные связываться с поверхностным белком ВИЧ. Кроме того, ВИЧ проникает в клетки нейроглии ЦНС, кожи, кишечника, В-лимфоциты и макрофаги, которые также имеют на поверхности CD4-белки. Хелперы начинают иммунный ответ; если численность их популяции невелика, не будет иммунного ответа, иммунная система организма человека утрачивает свои защитные свойства и оказывается не в состоянии противостоять возбудителям различных инфекций. Средняя продолжительность жизни инфицированного человека составляет 7–10 лет. ВИЧ передается половым путем, через инфицированные инструменты, кровь и ткани, от инфицированной матери к плоду во время беременности, при родах, при вскармливании молоком.

Существует несколько точек зрения на происхождение вирусов: вирусы можно рассматривать как группу «потерявшихся», вышедших из-под контроля клетки генов («осколок генома, например плазмиды»). Эту версию подтверждает существование в бактериальных клетках плазмид, некоторые из них могут переходить из одной бактериальной клетки в другую и автономно реплицироваться. Согласно другой гипотезе, вирусы возникли в результате деградации клеточных форм организмов в связи с паразитическим образом жизни внутри клетки (известны бактерии, которые являются внутриклеточными паразитами).

Вирусы способны поражать большинство существующих живых организмов, вызывая различные заболевания. Вирусные заболевания человека: грипп, СПИД, герпес, клещевой энцефалит, оспа, бешенство, корь, инфекционный насморк. У животных — ящур, коровья оспа, бешенство. У растений — МБТ (мозаичная болезнь табака), вирусы могут определять пятнистость окраски цветков (например у тюльпана), изменения окраски листьев у многих растений.

5.12. Код ДНК. Транскрипция

Обмен веществ. Важнейшее свойство живых организмов — обмен веществ. Любой живой организм — открытая система, которая потребляет из окружающей среды различные вещества и использует их в качестве строительного материала или как источник энергии и выделяет в окружающую среду продукты жизнедеятельности и энергию. Совокупность реакций обмена веществ, протекающих в организме, называется метаболизмом, состоящим из взаимосвязанных реакций ассимиляции (пластического обмена, анаболизма) и реакций диссимиляции (энергетического обмена, катаболизма). Эти две группы реакций взаимосвязаны, реакции биосинтеза невозможны без энергии, которая выделяется в реакциях энергетического обмена, реакции диссимиляции не идут без ферментов, образующихся в реакциях пластического обмена. Для поддержания различных процессов жизнедеятельности (например для движения, для биосинтеза различных органических соединений, для поглощения веществ) организму необходима энергия. Одна группа организмов (фотоавтотрофы) использует солнечную энергию. Вторая группа (хемотротрофы) использует энергию, выделяющуюся при окислении неорганических веществ.

Третья группа организмов (хемогетеротрофы) окисляет органические вещества и использует выделяющуюся при этом энергию. Если организмы в зависимости от условий ведут себя как авто- либо как гетеротрофы, то их называют миксотрофами. Метаболизм авто- и гетеротрофов различается. В качестве источника углерода автотрофы используют неорганические вещества (CO_2), а гетеротрофы — органические. Различны и источники энергии: у автотрофов — энергия солнечного света или энергия, выделяющаяся при окислении неорганических соединений, у гетеротрофов — энергия окисления органических веществ. Из реакций обмена веществ рассмотрим важнейшие реакции пластического обмена — биосинтез белка и фото- и хемосинтез; из реакций энергетического обмена — реакции получения энергии на примере окисления углеводов.

Код ДНК. В каждой клетке синтезируется несколько тысяч различных белковых молекул. Белки недолговечны, время их существования ограничено, после чего они разрушаются. Способность синтезировать строго определенные белки закреплена наследственно, информация о последовательности аминокислот в белковой молекуле закодирована в виде последовательности нуклеотидов в ДНК. В геноме человека около 30 000 генов, которые находятся в 23 хромосомах. Одна хромосома содержит несколько тысяч генов, которые располагаются в линейном порядке в определенных участках хромосомы — локусах. Ген — участок молекулы ДНК, кодирующий первичную последовательность аминокислот в полипептиде или последовательность нуклеотидов в молекулах транспортных и рибосомных РНК. Итак, последовательность нуклеотидов каким-то образом кодирует последовательность аминокислот.

Все многообразие белков образовано из 20 различных аминокислот, а нуклеотидов в составе ДНК — 4 вида. Если предположить, что один нуклеотид кодирует одну аминокислоту, то 4 нуклеотидами можно закодировать 4 аминокислоты, если 2 нуклеотида кодируют одну аминокислоту, то количество кодируемых кислот возрастает до 42—16. Значит, код ДНК должен быть триплетным. Было доказано,

что именно три нуклеотида кодируют одну аминокислоту, в этом случае можно будет закодировать 43—64 аминокислоты. А так как аминокислот всего 20, то некоторые аминокислоты должны кодироваться несколькими триплетами.

Свойства генетического кода. Триплетность: каждая аминокислота кодируется триплетом нуклеотидов — кодоном (рис. 172). Однозначность: кодовый триплет, кодон,

		Второй нуклеотид					
		У	Ц	А	Г		
Первый нуклеотид	У	УУУ — Фенилаланин УУЦ — Лейцин	УЦУ — Серин УЦА — Серин УЦГ — Серин	УАУ — Тирозин УАЦ — Тирозин УАА — Стоп-кодон УАГ — Стоп-кодон	УГУ — Цистеин УГЦ — Цистеин УГА — Стоп-кодон УГГ — Триптофан	У	Ц
	Ц	ЦУУ — Лейцин ЦУЦ — Лейцин ЦУА — Лейцин ЦУГ — Лейцин	ЦЦУ — Пролин ЦЦА — Пролин ЦЦГ — Пролин	ЦАУ — Гистидин ЦАЦ — Гистидин ЦАА — Глутамин ЦАГ — Глутамин	ЦГУ — Аргинин ЦГЦ — Аргинин ЦГА — Аргинин ЦГГ — Аргинин	Ц	А
	А	АУУ — Изолейцин АУЦ — Изолейцин АУА — Метионин АУГ — Метионин старт-кодон	АЦУ — Треонин АЦА — Треонин АЦГ — Треонин	ААУ — Аспарагин ААЦ — Аспарагин ААА — Лизин ААГ — Лизин	АГУ — Серин АГЦ — Серин АГА — Аргинин АГГ — Аргинин	А	Г
Г	ГУУ — Валин ГУЦ — Валин ГУА — Валин ГУГ — Валин	ГЦУ — Аланин ГЦА — Аланин ГЦГ — Аланин	ГАУ — Аспарагиновая кислота ГАЦ — Аспарагиновая кислота ГАА — Глутаминовая кислота ГАГ — Глутаминовая кислота	ГГУ — Глицин ГГЦ — Глицин ГГА — Глицин ГГГ — Глицин	Г	Ц	

Рис. 172. Таблица генетического кода

Первый нуклеотид в триплете — один из четырех левого вертикального ряда, второй — один из верхнего горизонтального ряда, третий — из правого вертикального

соответствует только одной аминокислоте. Вырожденность (избыточность): одну аминокислоту могут кодировать несколько (до шести) кодонов. Случайная ошибка в третьем нуклеotide кодона не всегда приводит к изменениям в структуре белка, например, замена третьего нуклеотида в кодонах валина, пролина, треонина, аланина не приводит к замене данных аминокислот. Неперекрываемость: последовательность нуклеотидов имеет рамку считывания по 3 нуклеотида, один и тот же нуклеотид не может быть в составе двух триплетов. Универсальность: генетический код одинаков, одинаковые аминокислоты кодируются одними и теми же триплетами нуклеотидов у всех организмов Земли. Однако и у прокариот и у эукариот

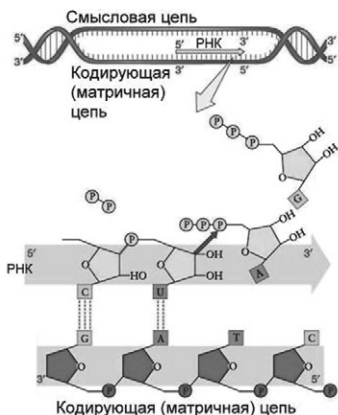


Рис. 173. Образование иРНК

встречаются отклонения от стандартного генетического кода. Например, кодон УГА в митохондриях всех исследованных организмов кодирует триптофан, а не является стоп-кодоном. Знаки препинания: из 64 кодовых триплетов 61 кодон — кодирующие, кодируют аминокислоты, а 3 — стоп-кодона, не кодируют аминокислоты, терминируют синтез полипептида при работе рибосомы (УАА, УГА, УАГ). Кроме того, есть кодон — инициатор (метиониновый), с которого начинается синтез любого полипептида. В начале 50 гг. Ф. Крик сформулировал центральную догму молекулярной биологии: ДНК → РНК → белок. Информация о белке находится на ДНК, на матрице ДНК синтезируется иРНК, которая является матрицей для синтеза белковой молекулы. Матричный синтез позволяет очень точно и быстро синтезировать макромолекулы полимеров, состоящие из огромного количества мономеров. С реакциями матричного синтеза мы встречались при удвоении молекулы ДНК, синтез иРНК (транскрипция) и синтез молекулы белка на иРНК (трансляция) — также реакции матричного синтеза.

Транскрипция. В соответствии с принятыми соглашениями начало гена на кодирующей цепи (транскрибируемой) изображают слева (рис. 173). У смысловой цепи молекулы ДНК левый конец 5', правый 3'. Фермент, отвечающий за синтез иРНК, РНК-полимераза присоединяется к промотору, который находится на 3'-конце матричной цепи ДНК и движется всегда от 3' к 5' концу. Промотор — определенная последовательность нуклеотидов, к которой может присоединиться фермент РНК-полимераза, необходим для того, чтобы синтез иРНК был начат строго в начале гена. Из свободных рибонуклеозидтрифосфатов (АТФ, УТФ, ГТФ, ЦТФ), комплементарных нуклеотидам матричной ДНК, РНК-полимеразы образуют РНК. Образованные РНК могут быть трех видов — иРНК, кодирующая информацию о полипептиде, транспортные РНК (тРНК) и рибосомные РНК (рРНК).

Образование РНК происходит в соответствии с принципами комплементарности и антипараллельности: против А — У-нуклеотид, против Т — А-нук-

леотид, против Г — Ц-нуклеотид и против Ц — Г-нуклеотид. РНК-полимераза всегда движется от 3' к 5' концу, а иРНК образуется антипараллельно — от 5' к 3' концу. Например, если кодон ДНК 3'-САТ-5', то кодон иРНК 5'-GUA-3', считывание кодона ДНК происходит от 3'-конца к 5'-концу, а считывание кодона РНК происходит от 5'-конца к 3'-концу. Энергия для синтеза РНК содержится в макроэргических связях рибонуклеозидтрифосфатов, при присоединении нуклеозидтрифосфата к РНК отщепляются два остатка фосфорной кислоты и за счет этой энергии происходит образование химической связи между нуклеотидами. Для транскрипции необходимы: кодирующая цепь ДНК, матрица; РНК-полимераза; рибонуклеозидтрифосфаты.

Известно, что у эукариот большинство генов, кодирующих полипептиды, «мозаичные», содержат кодирующие участки — экзоны и некодирующие аминокислоты участки — интроны, причем общая длина интронов может превышать длину экзонов в 2 и более раз.

При образовании иРНК в результате транскрипции образуется «незрелая» иРНК, предшественник, (пре-иРНК), которая проходит стадию созревания



Рис. 174. Зрелая иРНК

1 — КЭП; 2—5' НТО; 3 — старт-кодон; 4 — транскрибируемая область; 5 — стоп-кодон; 6 — 3' НТО; 7 — поли-А «хвост»

или процессинга. Процессинг включает в себя: КЭПирование 5'-конца, присоединение особого нуклеотида (КЭП), полиаденилирование 3'-конца (присоединение около 200 адениловых нуклеотидов) и сплайсинг — вырезание интронов и сшивание экзонов. В зрелой иРНК выделяют КЭП, 5'-нетранслируемую область (5'НТО), транслируемую область (считываемую в одно целое экзоны), 3'-нетранслируемую область (3'НТО) и поли-А «хвост» (рис. 174). Возможен альтернативный сплайсинг (рис. 175), при котором вместе с интронами вырезаются и экзоны. При этом с одного гена могут образовываться разные белки. Таким образом, утверждение — «Один ген — один полипептид» — неверно. Транслируемая область начинается старт-кодом,

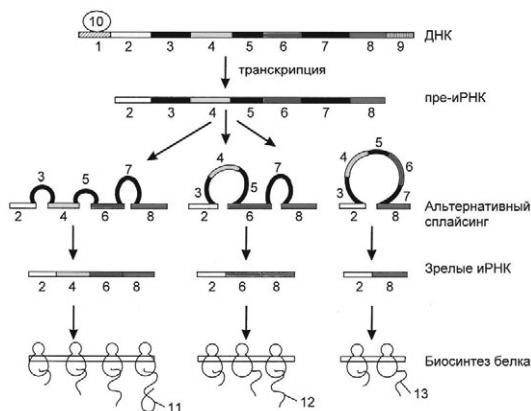


Рис. 175. Процессинг пре-иРНК

1 — промотор; 2, 4, 6 и 8 — экзоны; 3, 5 и 7 — интроны; 9 — терминальная область на ДНК; 10 — РНК-полимераза; 11 — синтез белка с 4 экзонами; 12 — альтернативный сплайсинг и синтез белка с 3 экзонами; 13 — синтез белка с 2 экзонами

заканчивается стоп-кодом. НТО содержат информацию, определяющую поведение РНК в клетке: срок «жизни», активность, локализацию.

Транскрипция и процессинг происходят в клеточном ядре. Зрелая иРНК приобретает определенную пространственную конформацию, окружается белками и в таком виде через ядерные поры транспортируется к рибосомам. Информационные РНК эукариот, как правило, моноцистронны (имеют только один кодон инициатор и один кодон терминатор, несут информацию об одном полипептиде).

5.13. Трансляция

Транскрипция и процессинг происходят в клеточном ядре. Зрелая иРНК приобретает определенную пространственную конформацию, окружается белками и в таком виде через ядерные поры транспортируется к рибосомам.

Для транспорта аминокислот к рибосомам используются транспортные РНК, тРНК. Длина тРНК 76–85 нуклеотидных остатков, они имеют третичную структуру за счет спаривания комплементарных нуклеотидов и по форме напоминают лист клевера. В тРНК различают антикодоновую петлю и акцепторный участок на 3'-конце. На верхушке антикодоновой петли каждая тРНК имеет антикодон, комплементарный кодовому триплету определенной аминокислоты, а акцепторный участок на 3'-конце способен с помощью фермента аминоацил-тРНК-синтетазы присоединить именно эту аминокислоту (с затратой АТФ) (рис. 176). Таким образом, у каждой аминокислоты есть свои тРНК и свои ферменты, присоединяющие аминокислоту к тРНК.

Например, если кодон иРНК 5'-АУЦ-3', то антикодон тРНК 3'-УАГ-5', считывание кодона иРНК происходит от 5'-конца к 3'-концу, образование водородных связей между комплементарными нуклеотидами иРНК и тРНК происходит по принципу антипараллельности. Определение аминокислоты, которую транспортирует тРНК, производят по кодону иРНК.

Двадцать видов аминокислот кодируются 61 кодовым триплетом, теоретически может иметься 61 вид тРНК с соответствующими антикодонами, то есть у одной аминокислоты может быть несколько тРНК.

Установлено существование нескольких тРНК, способных связываться с одним и тем же кодомом (первый с

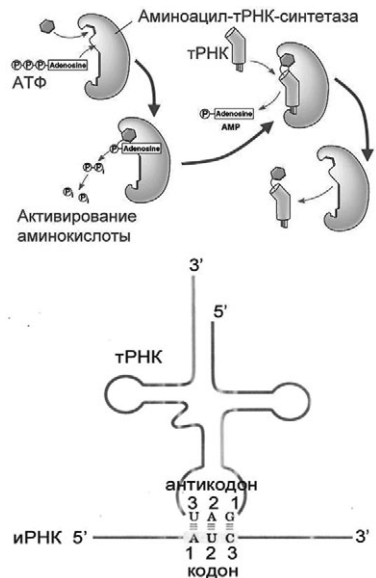


Рис. 176. Присоединение аминокислоты к тРНК. Строение тРНК

5'-конца нуклеотид в антикодоне не всегда важен из-за вырожденности генетического кода). Обнаружено всего более 30 различных тРНК.

Трансляция. Трансляция — процесс образования полипептидной цепи на матрице иРНК, или преобразование информации, закодированной в виде последовательности нуклеотидов иРНК, в последовательность аминокислот в полипептиде. Синтез белковых молекул происходит в цитоплазме или на шероховатой эндоплазматической сети. В цитоплазме синтезируются белки для собственных нужд клетки, белки, синтезируемые на ЭПС, транспортируются по ее каналам в комплекс Гольджи и выводятся из клетки. Органоиды, отвечающие за синтез белков в клетке, — рибосомы. У эукариот рибосомы находятся в некоторых органоидах — митохондриях и пластидах (70-S рибосомы) и в цитоплазме: в свободном виде и на мембранах эндоплазматической сети (80-S рибосомы). В рибосоме различают функциональный центр (ФЦР) с двумя участками — пептидилным (Р-участок) и аминоацильным (А-участок). В ФЦР может находиться шесть нуклеотидов иРНК, три в пептидилном и три в аминоацильном участках. В трансляции различают три этапа: инициацию, элонгацию и терминацию.

Инициация. Синтез белка начинается с того момента, когда к 5'-концу иРНК присоединяется малая субъединица рибосомы, в Р-участок которой заходит метиониновая тРНК с аминокислотой метионин (рис. 177). За счет АТФ происходит передвижение инициаторного комплекса (малая субъединица рибосомы, тРНК с метионином) по НТО до метионинового кодона АУГ. Этот процесс называется сканированием. Как только в Р-участок сканирующего комплекса попадает кодон АУГ, происходит присоединение большой субъединицы рибосомы.

Элонгация. В А-участок ФЦР поступает вторая тРНК, чей антикодон комплементарно спаривается со вторым кодоном иРНК, находящимся в А-участке. Синтез полипептида идет от N-конца к С-концу, то есть пептидная связь образуется между карбоксильной группой метионина и аминогруппой второй аминокислоты.

Любая полипептидная цепь на N-конце сначала имеет метионин, который в дальнейшем чаще всего отщепляется. Пептидилтрансферазный центр большой

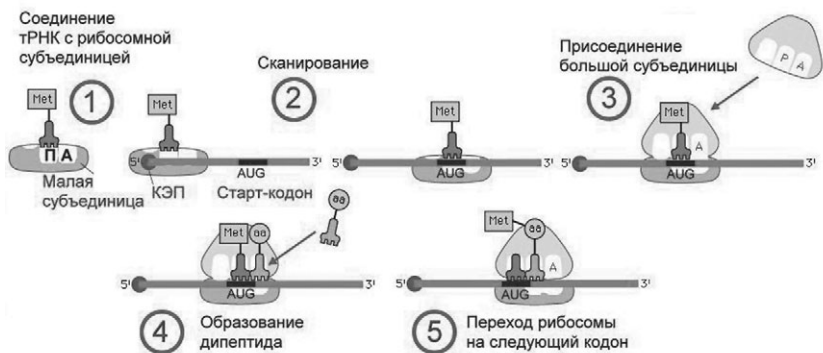


Рис. 177. Трансляция

субчастицы катализирует образование пептидной связи между метионином и второй аминокислотой. Энергия для образования пептидной связи поставляется за счет гидролиза ГТФ.

Как только образовалась пептидная связь, метиониновая тРНК отсоединяется от метионина, а рибосома за счет энергии ГТФ передвигается на следующий кодовый триплет иРНК, который оказывается в А-участке рибосомы, а метиониновая тРНК выталкивается в цитоплазму. На один цикл расходуется 2 молекулы ГТФ. Затем все повторяется, образуется пептидная связь между второй и третьей аминокислотами.

Терминация. Трансляция идет до тех пор, пока в А-участок не попадает стоп-кодон (УАА, УАГ или УГА), с которым связывается особый белковый фактор освобождения, белковая цепь отделяется от тРНК и покидает рибосому. Происходит диссоциация, разъединение субъединиц рибосомы.

Многие белки синтезируются в виде предшественников, содержащих ЛП — лидерную последовательность (15—25 аминокислотных остатков на N-конце, «паспорт белка»). ЛП определяют места назначения белков, «направление» белка (в ядро, в митохондрию, в пластиды, в комплекс Гольджи). Затем протеолитические ферменты отщепляют ЛП. Скорость передвижения рибосомы по иРНК — 5—6 триплетов в секунду, на синтез белковой молекулы, состоящей из сотен аминокислотных остатков, клетке требуется несколько минут. Таким образом, для трансляции необходимы: иРНК, кодирующая последовательность аминокислот в полипептиде, рибосомы, декодирующие иРНК и образующие полипептид, тРНК, транспортирующие аминокислоты в рибосомы, энергия в форме АТФ и ГТФ для присоединения аминокислот к тРНК и для работы рибосомы, аминокислоты, строительный материал, ферменты (аминоацил-тРНК-синтетазы и др.). Для увеличения производства белка через иРНК могут одновременно проходить несколько рибосом, последовательно транслирующие один и тот же белок. Такую структуру, объединенную одной молекулой иРНК, называют полисомой. Белки «на экспорт» синтезируются на шероховатой ЭПС и транспортируются в комплекс Гольджи.

5.14. Оперон прокариот

Клетки млекопитающих обладают объемом генетической информации, более чем в 1000 раз большим, чем клетки кишечной палочки (*Escherichia coli*). Длина хромосомной ДНК *E. coli* составляет около 4,6 млн. пар нуклеотидов, геном человека (23 молекулы ДНК) — более 3 млрд. пар нуклеотидов. Причем кодирующие белки или РНК гены человека составляют менее чем 1,5 % генома. Примерно 75 % транскрипционных единиц ДНК (участок ДНК от промотора до терминатора) содержит 1 ген (обычно это гены «домашнего хозяйства», то есть гены, необходимые для поддержания жизнедеятельности клетки), остальные 25 % представляют собой опероны (геном *E. coli* содержит 600—700 оперонов). Оперон — функциональная единица генома, кодирующая совместно работающие белки, объединенные обычно под одним промотором. На ДНК оперона образуется полицистронная мРНК, с которой и синтезируются несколько совместно работающих ферментов. Цистрон — участок ДНК, содержащий ин-

формацию об одном ферменте, имеет старт- и стоп-кодон. Полицистронные мРНК характерны для прокариот.

Экспрессия генетической информации, работа генов, должна регулироваться. Известно два типа регуляции экспрессии генов — позитивная и негативная. Когда благодаря действию специфических регуляторных элементов уровень экспрессии генетической информации количественно возрастает, регуляция называется позитивной. Если уровень экспрессии благодаря действию иных регуляторных элементов понижается, говорят о негативной регуляции. Регуляторный элемент или молекулу, участвующих в качестве «посредников» в негативной регуляции, называют негативными регуляторами; элементы, осуществляющие позитивную регуляцию, — позитивными регуляторами.

Лас-оперон. В 1961 г. Франсуа Жакоб и Жак Моно описали ставшую теперь классической модель оперона (Нобелевская премия, 1965). Их концепция в значительной мере была основана на изучении регуляции метаболизма лактозы у кишечной палочки *E. coli*. Молекулярный механизм регуляции генов, участвующих в метаболизме лактозы, на сегодняшний день наиболее изучен. Они предположили существование регуляторного гена, кодирующего регуляторный белок репрессор, выключающий лактозный оперон. Регуляторный белок (репрессор) взаимодействует с оператором, который находится перед структурными генами, и блокирует присоединение РНК-полимеразы к промотору (рис. 178).

Оператор — это определенный участок последовательности двухцепочечной ДНК, находящийся перед структурными генами и участвующий в регуляции транскрипции структурных генов. Для метаболизма лактозы (дисахарид, молочный сахар) необходимы три фермента, информация о них находится в структурных генах после оператора. Такая генетическая компоновка структурных и соответствующих регуляторных генов обеспечивает скоординированную

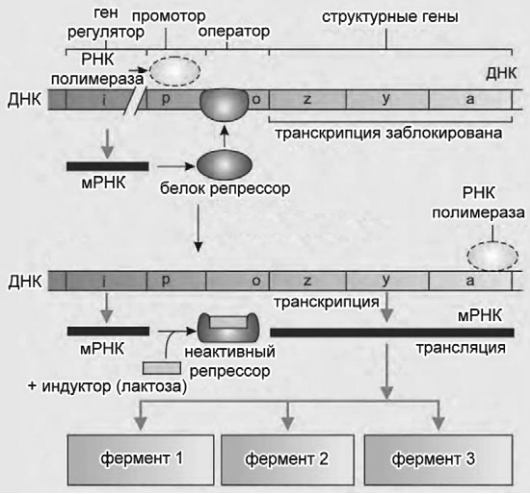


Рис. 178. Лак-оперон кишечной палочки

экспрессию всех трех ферментов метаболизма лактозы. Все три гена транскрибируются в виде общей молекулы мРНК, содержащей независимые кодоны начала трансляции (AUG) и стоп-кодоны для каждого цистрона. Такая мРНК называется полицистронной. Промотор, оператор и структурные гены и образуют лактозный оперон. Когда клетки *E. coli* выращивают в среде, содержащей смесь лактозы и глюкозы, в качестве единственных источников углерода, то в первую очередь метаболи-

зируется глюкоза и Лас-оперон заблокирован репрессором. Таким образом, репрессор является негативным регулятором, в его присутствии подавляется экспрессия структурных генов. После истощения глюкозы в среде рост клеток временно приостанавливается, пока не пройдет индукция лактозного оперона. Индуктором является лактоза, она связывается с молекулой репрессора, прикрепленной к операторному локусу, вызывает изменения структуры репрессора и приводит к его уходу с ДНК. Но для связывания РНК-полимеразы с последовательностью промотора необходимо наличие белка-активатора, активная форма которого образуется при голодании, в отсутствие глюкозы.

Активная форма активатора действует как позитивный регулятор, поскольку его присутствие необходимо для обеспечения экспрессии генов.

Таким образом, позитивные регуляторы — лактоза и активная форма белка активатора, негативный регулятор — белок репрессор.

Возможна репрессия конечным продуктом (рис. 179). Например, если в среде есть, например, аминокислота гистидин, то клетка перестает вырабатывать

весь набор ферментов, необходимых для синтеза этой аминокислоты. Когда в среде избыток аминокислоты, то эта молекула, получившая название «коррепрессор», связывается с белком репрессором, который приобретает сходство к оператору, и синтез ферментов прекращается. При отсутствии гистидина регуляторный белок репрессор не имеет сходства к оператору, уходит с него, и образуется полицистронная мРНК, происходит трансляция ферментов, осуществляющих синтез данной аминокислоты.

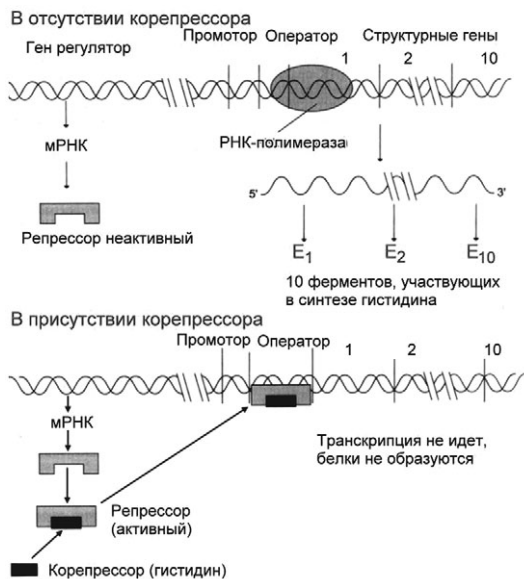
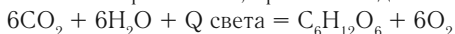


Рис. 179. Гистидиновый оперон

5.15. Фотосинтез, хемосинтез

Фотосинтез. Растения относятся к фотоавтотрофным организмам, способным к синтезу органических веществ за счет энергии солнечного света. Фотосинтез — процесс образования органических веществ из углекислого газа и воды за счет энергии света, при этом выделяется кислород.



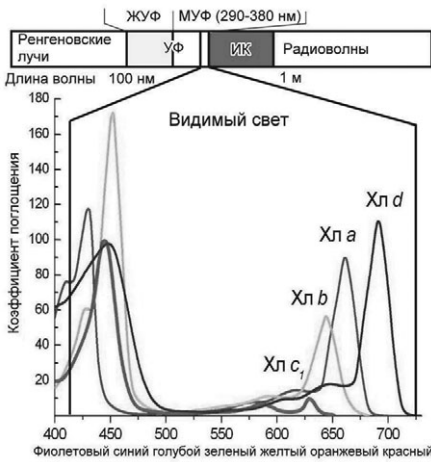


Рис. 180. Длины волн солнечного излучения

Главным органом фотосинтеза является лист, в клетках которого имеются специализированные органеллы, ответственные за фотосинтез, — хлоропласты.

Свет с длиной волны меньше 290 нм, жесткий ультрафиолет (ЖУФ), отражается озоновым экраном, значительная часть инфракрасных волн поглощается водяными парами и углекислотой атмосферы (рис. 180). Энергия фотона всегда обратно пропорциональна длине волны, фотоны фиолетового света несут почти вдвое больше энергии, чем фотоны красного света.

Световая фаза. В процессе фотосинтеза различают две фазы: световую и темновую. Световая фаза происходит только на свету в мембранах тилакоидов. Тилакоид представляет собой уплощенный мешочек, образованный мембранами, содержащими молекулы хлорофилла, белки цепи переноса электронов и особые ферменты — АТФ-синтазы (рис. 181). Молекулы хлорофилла в мембранах тилакоидов организованы в фотосистемы, содержащие около 300 молекул. Более древняя фотосистема появилась у фотосинтезирующих бактерий — фотосистема-1, она способна отбирать электроны и протоны у сероводорода, при этом не происходит выделения O_2 : $CO_2 + 2H_2S + \text{световая энергия} \rightarrow (CH_2O) + H_2O + 2S$. У сине-зеленых водорослей, а затем у всех настоящих растений кроме фотосистемы-1 появляется фотосистема-2, способная разлагать воду с

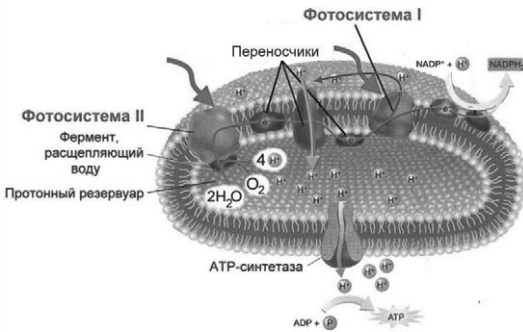


Рис. 181. Световая фаза фотосинтеза

Фотосистема I

Переносчики

Фотосистема II

Фермент, расщепляющий воду

Протонный резервуар

АТФ-синтаза

$NADP^+ + H^+ \rightarrow NADPH$

$ADP + P_i \rightarrow ATP$

$2H_2O \rightarrow O_2 + 4H^+$

выделением O_2 , способная отбирать электроны у водорода воды:



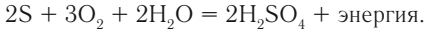
Под действием энергии кванта света электроны реакционного центра фотосистемы-2 (P-680) возбуждаются, покидают молекулу и попадают на молекулы переносчиков, встроенные в мембрану тилакоида. Переносчики передают их на фотосистему-1 и за счет их избыточной энергии пополняют протонный резервуар, перемещая протоны водорода из стромы в полость тилакоида. Окисленные молекулы реакционного центра (P-680) восстанавливаются, отбирая электроны у водорода воды с помощью особого фермента, связанного с фотосистемой-2.

Кислород при этом удаляется во внешнюю среду, а протоны накапливаются в протонном резервуаре. Электроны, с помощью переносчиков попавшие на фотосистему-1, передаются на ее реакционный центр (P-700), за счет энергии фотонов выбиваются на внешнюю поверхность мембраны тилакоида, где их энергия используется для восстановления переносчика водорода НАДФ+ до НАДФ+H₂ (Z-путь). Если не хватает АТФ, то электроны вновь передаются на молекулы переносчиков (циклический путь), и их энергия затрачивается на пополнение протонного резервуара, то есть, в конечном счете, на синтез АТФ АТФ-синтетазой. Когда разность потенциалов между наружной и внутренней сторонами мембраны тилакоида достигает 200 мВ, срабатывает фермент АТФ-синтетаза, протоны проталкиваются через его канал и происходит фосфорилирование АДФ до АТФ. Таким образом, в световую фазу происходит фотолиз воды, который сопровождается тремя важнейшими процессами: выделением кислорода, образованием АТФ, образованием НАДФ · H₂.

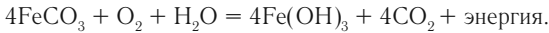
Темновая фаза протекает в другое время и в другом месте — в строме хлоропласта. Для ее реакций не нужна энергия света. Происходит фиксация углекислого газа, содержащегося в воздухе, причем акцептором углекислого газа является пятиуглеродный сахар рибулозобисфосфат. Мелвин Кальвин, лауреат Нобелевской премии, показал, как происходит образование углеводов в темновой фазу фотосинтеза. Фермент РиБФ-карбоксилаза (самый распространенный в мире фермент) катализирует реакцию карбоксилирования рибулозобисфосфата с образованием 6-углеродного соединения. Затем происходит цикл реакций, в которых через ряд промежуточных продуктов происходит образование глюкозы и регенерация рибулозобисфосфата. В этих реакциях используется энергия АТФ и НАДФ · H₂, образованных в световую фазу, цикл этих реакций получил название «цикл Кальвина» (рис. 182). Кроме глюкозы, в процессе фотосинтеза образуются другие мономеры сложных органических соединений — аминокислоты, глицерин и жирные кислоты, нуклеотиды. Благодаря фотосинтезу, ежегодно из атмосферы поглощаются миллиарды тонн углекислого газа, выделяются миллиарды тонн кислорода, фотосинтез является основным источником образования органических веществ. Из кислорода образуется озоновый слой, защищающий живые организмы от коротковолновой ультрафиолетовой радиации.

Хемоавтотрофный тип питания. Кроме фотоавтотрофных организмов, существует группа хемоавтотрофных организмов, использующих неорганический источник углерода и энергию окисления неорганических соединений. Хемоавтотрофный тип питания открыт в 1887 году С. Н. Виноградским, который впервые

показал возможность получения энергии за счет окисления сероводорода и использования ее для ассимиляции углекислого газа. Хемоавтотрофы окисляют сероводород, серу, соединения железа, аммиак (нитрифицирующие бактерии) и водород. Источником водорода для восстановления углекислого газа является вода. Бесцветные серобактерии окисляют сероводород и накапливают в своих клетках серу (С. Н. Виноградский): $2\text{H}_2\text{S} + \text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O} + 2\text{S} + \text{энергия}$. При недостатке сероводорода бактерии производят дальнейшее окисление серы до серной кислоты (С. Н. Виноградский):



Железобактерии окисляют двухвалентное закисное железо до трехвалентно-окисного (С. Н. Виноградский):



Важнейшая группа хемоавтотрофов – нитрифицирующие бактерии, способные окислять аммиак, образующийся при гниении органических остатков, сначала до азотистой, а затем до азотной кислоты: $2\text{NH}_3 + 3\text{O}_2 = 2\text{HNO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} + \text{энергия}$; $2\text{HNO}_2 + \text{O}_2 = 2\text{HNO}_3 + \text{энергия}$. Азотная кислота, реагируя с минеральными соединениями почвы, образует нитраты, которые хорошо усваиваются растениями.

Водородные бактерии используют энергию, выделяющуюся при окислении молекулярного водорода: $2\text{H}_2 + \text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O} + \text{энергия}$.

Хемоавтотрофные бактерии играют очень важную роль в биосфере, обеспечивая круговорот азота, серы и других элементов.

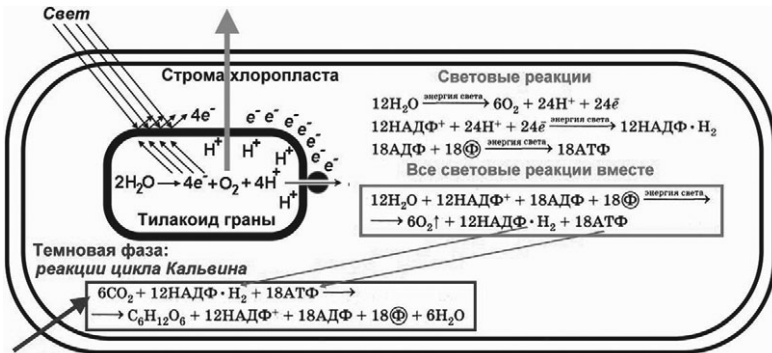
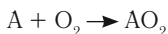


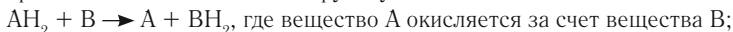
Рис. 182. Фотосинтез

5.16. Энергетический обмен

Органические вещества пищи являются основным источником не только материи, но и энергии для жизнедеятельности клеток организма. При образовании сложных органических молекул была затрачена энергия, потенциально она находится в форме образованных химических связей. В результате реакций энергетического обмена происходит окисление сложных молекул до более простых и разрушение химических связей, при этом высвобождается энергия. Биологическое окисление в клетках происходит с участием O_2 :



и без его участия, за счет дегидрирования, переноса атомов водорода или электронов от одного вещества к другому:

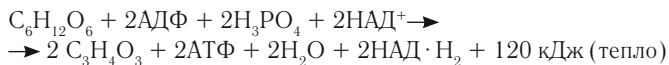


$Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+} + e^-$, где двухвалентное железо окисляется до трехвалентного. При этом выделяется энергия, которую организмы используют для синтеза АТФ.

Этапы энергообмена. Процесс энергетического обмена можно разделить на три этапа: на первом, подготовительном, этапе происходит пищеварение, то есть сложные органические молекулы расщепляются до мономеров, на втором происходит бескислородное окисление этих мономеров — гликолиз, и на последнем этапе идет окисление с участием кислорода в митохондриях. Древнейшие организмы существовали в первичной бескислородной атмосфере Земли и были анаэробными и гетеротрофами. Обеспечение клеток энергией шло за счет процессов только бескислородного окисления.

Подготовительный этап. Под действием ферментов пищеварительного тракта или ферментов лизосом белковые молекулы расщепляются до аминокислот, жиры — до глицерина и карбоновых кислот, углеводы — до глюкозы, нуклеиновые кислоты — до нуклеотидов. Вся энергия при этом рассеивается в виде тепла.

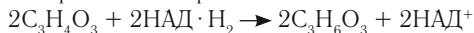
Гликолиз, или бескислородное окисление. Окисление глюкозы в клетках без участия кислорода происходит путем дегидрирования, акцептором H служит кофермент НАД⁺. Реакции протекают в цитоплазме, глюкоза с помощью 10 ферментативных реакций превращается в 2 ПВК — пировиноградную кислоту, и образуется восстановленная форма переносчика водорода НАД · H₂ — никотинамидадениндинуклеотида. При этом на моль глюкозы выделяется 200 кДж энергии, 120 рассеивается в форме тепла, 80 кДж запасается в форме 2 моль АТФ:



Дальнейшая судьба ПВК зависит от присутствия O₂ в клетке, если O₂ нет, происходит анаэробное окисление, причем у дрожжей и растений происходит спиртовое брожение, при котором сначала образуется уксусный альдегид, а затем этиловый спирт:



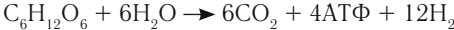
У животных и некоторых бактерий при недостатке O₂ происходит молочнокислое брожение с образованием молочной кислоты:



Третий этап энергетического обмена — кислородное окисление, или дыхание, происходит в митохондриях. Пировиноградная кислота транспортируется в митохондрии, происходит ее дегидрирование (отщепление водорода) и декарбоксилирование (отщепление углекислого газа) с образованием двухуглеродной ацетильной группы, которая вступает в цикл реакций, получивших название реакций цикла Кребса.

Существенно, что при окислении глюкозы, жирных кислот и некоторых аминокислот образуется одинаковый конечный продукт — ацетил-КоА, с которого начинается цикл Кребса. Таким способом готовится «топливо» для основной биологической «топки» в митохондриях. На следующем этапе ацетильная группа соединяется с молекулой шавелевоуксусной кислоты, и при этом образуется лимонная кислота (рис. 183).

В цикле Кребса происходит дальнейшее окисление, связанное с дегидрированием и декарбоксилированием лимонной кислоты, которая опять превращается в шавелевоуксусную кислоту. В результате на каждую разрушенную молекулу ПВК из митохондрии удаляется 3 молекулы CO_2 , образуется 5 пар атомов водорода, связанных с переносчиками (4 $\text{НАДН}\cdot\text{H}^+$, ФАДН_2), а также молекула АТФ. Цикл превращения лимонной кислоты в живых клетках был открыт и изучен немецким биохимиком Хансом Кребсом, за эту работу он был удостоен Нобелевской премии (1952). У эукариот все реакции цикла Кребса протекают внутри митохондрий. У прокариот реакции цикла протекают в цитоплазме. Суммарная реакция гликолиза и разрушения ПВК в митохондриях до водорода и углекислого газа выглядит следующим образом:



2АТФ образуются при гликолизе, две — в цикле Кребса; 2 пары атомов ($2\text{НАД}\cdot\text{H}_2$) образовались при гликолизе, 2 пары при дегидрировании 2 молекул ПВК в митохондрии ($2\text{НАД}\cdot\text{H}_2$), 8 пар — в цикле Кребса ($6\text{НАД}\cdot\text{H}_2$, $2\text{ФАД}\cdot\text{H}_2$).

Последним этапом является окисление пар атомов водорода с участием O_2 до H_2O с одновременным фосфорилированием АДФ до АТФ. Этот процесс происходит на внутренней мембране митохондрий. Водород передается по трем большим ферментным комплексам дыхательной цепи (флавопротеин, кофермент Q, цитохромы), расположенным во внутренней мембране митохондрий. У водорода отбираются электроны, а протоны заводятся в межмембранное пространство митохондрий, в «протонный резервуар».

Внутренняя мембрана непроницаема для протонов. Электроны передаются по ферментам дыхательной цепи на цитохромоксидазу и на кислород. Когда разность потенциалов на внешней и внутренней мембранах достигает 200 мВ, протоны проходят через канал фермента АТФ-син-

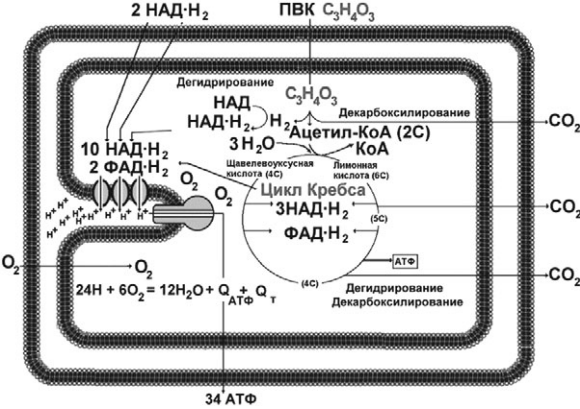
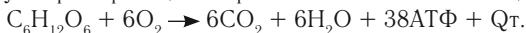


Рис. 183. Этапы кислородного окисления

тетазы и с помощью цитохромоксидазы происходит восстановление кислорода до воды с выделением энергии, часть которой (55%) запасается в форме 34АТФ:



Суммарная реакция энергетического обмена выглядит так:



Если внутренняя мембрана повреждена, то не работает АТФ-синтетаза и образования АТФ не происходит, вся энергия выделяется в форме тепла.

5.17. Митоз

Организация генетического материала эукариот. Между делениями клетки генетический материал в ядре находится в форме хроматина. Хроматин имеет вид глыбок, гранул и нитей. Химический состав хроматина: ДНК (40%), белки (60%). В каждой соматической клетке человека находится 46 хромосом, но в разных клетках работают различные группы генов. В зависимости от функционального состояния хроматина различают: гетерохроматин и эухроматин. Эухроматин – генетически активные, гетерохроматин – генетически неактивные участки хроматина. Эухроматин при световой микроскопии не различим, слабо окрашивается и представляет собой деконденсированные (деспирализованные, раскрученные) участки хроматина. Гетерохроматин под световым микроскопом имеет вид глыбок или гранул, интенсивно окрашивается и представляет собой конденсированные (спирализованные, уплотненные) участки хроматина. Во время деления клетки (митоз, мейоз) хроматин преобразуется в хромосомы. Хромосомы – органоиды ядра, представляющие собой конденсированный хроматин и появляющиеся в клетке во время митоза или мейоза. Химический состав хромосом такой же, как у хроматина: ДНК до 40%, белки до 60%. Перед делением происходит удвоение ДНК, и хромосомы состоят из двух хроматид. Основу каждой хроматиды составляет одна непрерывная двухцепочечная молекула ДНК, длина ДНК одной хроматиды может достигать нескольких сантиметров. Гаплоидный геном человека содержит более 3×10^9 нуклеотидных пар ДНК. Длину 23 молекул ДНК можно рассчитать, зная расстояние, которое занимает одна нуклеотидная пара – 0,34 нм.

$$0,34 \text{ нм} \times 3\,000\,000\,000 = 1\,020\,000\,000 \text{ нм} = 1,02 \text{ м.}$$

Длина ДНК 46 хромосом, состоящих из 2 хроматид, равна $1,02 \text{ м} \times 4 = 4,08 \text{ м}$.

Понятно, что при делении ДНК должна подвергаться укладке, приобретая компактную структуру, превращаясь в хромосомы. Различают нуклеосомный уровень, каждая нуклеосома состоит из 8 гистоновых белковых молекул, ДНК делает вокруг нуклеосомы 1,75 оборота (рис. 184). Нуклеосомы спирально закручиваются, образуя нуклеосомную фибриллу, нуклеосомная фибрилла собирается в крупные сближенные петли, образуя хромонему, хромонема закручивается в суперспираль, образуя хроматиду. Хромосома перед делением клетки состоит из двух хроматид.

Деление клеток. В настоящее время известно несколько способов деления клетки: прямое бинарное деление прокариот, митоз, амитоз и мейоз у эукариот.

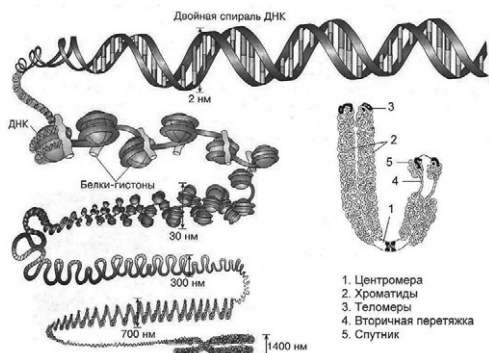


Рис. 184. Структура хромосомы

по одной идентичной молекуле ДНК. Такой процесс получил название прямого бинарного деления. У простейших митотическое деление клетки — основной способ размножения. Амеба, например, не подвергается естественной смерти, и вместо гибели она просто делится на две новые клетки. Понятно, что клетки многоклеточного организма не могут делиться бесконечно, иначе все существа, и люди в том числе, стали бы бессмертными. Этого не происходит потому, что ДНК клетки содержит особые «гены смерти», которые рано или поздно активируются. Это приводит к синтезу особых белков, которые убивают эту клетку: она сжимается, ее органеллы и мембраны разрушаются, но таким образом, чтобы их части можно было использовать вторично. Такая «запрограммированная» клеточная смерть называется апоптозом.

Амитоз, или прямое деление, — это деление интерфазного ядра путем перетяжки. При амитозе веретено деления не образуется и хромосомы в световом микроскопе неразличимы. Такое деление встречается у одноклеточных организмов (например, так делятся большие полиплоидные ядра инфузорий), а также в некоторых высокоспециализированных с ослабленной физиологической активностью, дегенерирующих, обреченных на гибель клетках растений и животных либо при различных патологических процессах. У животных и человека такой тип деления характерен для клеток печени, хрящей, роговицы глаза. При амитозе часто наблюдается только деление ядра: в этом случае могут возникнуть двух- и многоядерные клетки. Если же за делением ядра следует деление цитоплазмы, то распределение клеточных компонентов, как и ДНК, осуществляется произвольно. Амитоз в отличие от митоза является самым экономичным способом деления, так как энергетические затраты при этом весьма незначительны.

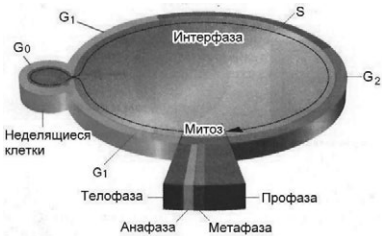


Рис. 185. Клеточный цикл

Бактериальные клетки содержат только одну кольцевую молекулу ДНК, прикрепленную к клеточной мембране. Перед делением клетки ДНК реплицируется и образуются две идентичные молекулы ДНК, каждая из которых также прикреплена к клеточной мембране. При делении клетки мембрана врастает между двумя молекулами ДНК так, что в конечном итоге в каждой дочерней клетке оказывается

Клеточный и митотический циклы. Жизнь клетки от момента начала деления материнской клетки и до ее собственного деления или гибели получила название

клеточного, или жизненного, цикла. Промежуток времени между делениями называют интерфазой, которая, в свою очередь, делится на три периода — G_1 (пресинтетический), S (синтетический) и G_2 (постсинтетический) (рис. 185).

G_1 — период роста, по времени самый продолжительный, может включать G_0 период, когда выросшая клетка или находится в состоянии покоя, или дифференцируется, превращается, например, в клетку печени и функционирует как клетка печени, а затем отмирает. Набор хромосом и ДНК диплоидной клетки в этот период $2n2c$, где n — число хромосом, c — число молекул ДНК. В S-период происходит основное событие интерфазы — репликация ДНК и набор хромосом и ДНК становится $2n4c$, так число молекул ДНК удвоилось.

В G_2 клетка активно синтезирует необходимые ферменты, происходит увеличение числа органоидов, набор хромосом и ДНК не изменяется — $2n4c$. Митотический цикл наблюдается у клеток, которые постоянно делятся, у них отсутствует период G_0 . Примером таких клеток являются многие клетки базального слоя эпителия, стволовые гемопоэтические клетки. Митотический цикл продолжается около 24 часов, примерная продолжительность стадий для быстро делящихся клеток человека примерно такова: G_1 -период 9 ч, S-период — 10 часов, G_2 -период — 4,5 ч, митоз — 0,5 ч.

Митоз — основной способ деления эукариотических клеток, при котором дочерние клетки сохраняют хромосомный набор исходной материнской клетки. Митоз представляет собой непрерывный процесс, в котором выделяют четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Профаза ($2n4c$) — происходит разрушение ядерной оболочки на фрагменты, расхождение центриолей к разным полюсам клетки, формирование нитей веретена деления, «исчезновение» ядрышек, конденсация двуххроматидных хромосом. Это самая продолжительная фаза митоза (рис. 186). Метафаза ($2n4c$) — выстраивание максимально конденсированных двуххроматидных хромосом в экваториальной плоскости клетки (образуется метафазная пластинка), прикрепление нитей веретена деления одним концом — к центриолям, другим — к центромерам хромосом. Анафаза ($4n4c$) — деление двуххроматидных хромосом на хроматиды и расхождение этих сестринских хроматид к противоположным полюсам клетки (при этом хроматиды становятся самостоятельными однохроматидными хромосомами). Телофаза ($2n2c$ в каждой дочерней клетке) — деконденсация хромосом, образование вокруг каждой группы хромосом ядерных мембран, распад нитей веретена деления, появление ядрышка, деление цитоплазмы (цитотомия). Цитотомия в жи-

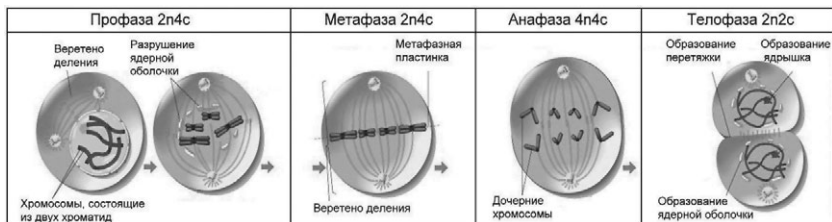


Рис. 186. Фазы митоза

вотных клетках происходит за счет борозды деления, в растительных клетках — за счет клеточной пластинки.

Образовавшиеся в результате этого способа деления дочерние клетки являются генетически идентичными материнской. Митоз обеспечивает постоянство хромосомного набора в ряду поколений клеток. Лежит в основе таких процессов, как рост, регенерация, бесполое размножение.

5.18. Мейоз

Мейоз — особый способ деления эукариотических клеток, в результате которого образуются клетки с уменьшенным в два раза набором хромосом; образованные клетки имеют различный набор аллелей генов — генетически неодинаковы; эти клетки превращаются в гаметы (у животных) или споры (у растений и грибов). Различают три типа мейоза — зиготический, спорический и гаметический. При зиготическом типе после слияния гамет образуется зигота, которая претерпевает мейоз. Такой тип мейоза у гаплоидных зеленых водорослей (хламидомонада, спирогира). Спорический мейоз у всех высших растений, в результате мейоза образуются микро- и мегаспоры. Гаметический тип мейоза у животных и человека, мейоз происходит при образовании гамет. Для примера рассмотрим созревание половых клеток у человека. В каждой клетке человеческого тела диплоидный набор хромосом ($2n$) составляет 46. Следовательно, при «производстве» яйцеклеток и сперматозоидов необходим особый тип деления клеток, при котором в дочерних клетках будет гаплоидный набор хромосом. Такой тип деления, во время которого из одной диплоидной ($2n$) клетки образуются четыре гаплоидные (n), и получил название мейоза. Мейоз состоит из двух последовательных делений, которым предшествует однократная репликация ДНК.

Первое мейотическое деление (мейоз I) называется редукционным, поскольку именно во время этого деления происходит уменьшение числа хромосом вдвое: из одной диплоидной клетки ($2n4c$) образуются две гаплоидные ($1n2c$). Интерфаза I (в начале — $2n2c$, в конце — $2n4c$) происходит обычно и сопровождается ростом, синтезом и накоплением веществ и энергии, необходимых для осуществления обоих делений, увеличением числа органоидов, удвоением центриолей, репликацией ДНК, которая завершается в профазе I.

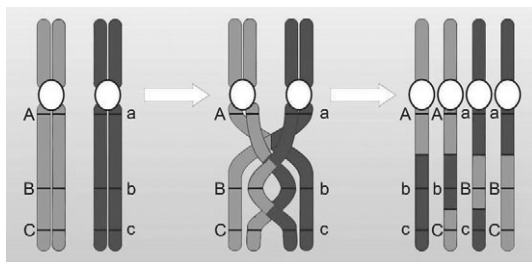


Рис. 187. Кроссинговер

Профаза I ($2n4c$) — самая продолжительная и сложная фаза мейоза. В профазу I ($2n4c$) происходит конъюгация хромосом, т.е. каждая хромосома «находит» гомологичную себе и сближается с ней.

Во время этого контакта между отцовской и материнской хромосомами происходит процесс, от-

существующий при митозе, — конъюгация, процесс тесного сближения гомологичных хромосом. Пару конъюгирующих гомологичных хромосом называют бивалентом (это пара хромосом), или тетрадой (в биваленте четыре хроматиды). Полагают, что каждый ген приходит в соприкосновение с гомологичным ему геном другой хромосомы, количество бивалентов равно гаплоидному набору хромосом.

Важнейшим событием является кроссинговер — обмен участками между несестринскими хроматидами гомологичных хромосом. Кроссинговер приводит к первой во время мейоза рекомбинации генов (рис. 187). Затем хромосомы в бивалентах начинают отталкиваться друг от друга. Процесс отталкивания начинается в области центромеры и распространяется по всей длине бивалентов. Однако они все еще остаются связанными друг с другом в некоторых точках. Их называют хиазмы. Эти точки появляются в местах кроссинговера. В ходе гаметогенеза у человека может образовываться до 50 хиазм. В конце профазы I хромосомы максимально укорачиваются и утолщаются за счет спирализации хроматид, ядерная оболочка почти полностью разрушена. Происходит сползание хиазм к концам хроматид. Метафаза I ($2n4c$) — заканчивается формирование веретена деления, спирализация хромосом максимальна. Биваленты располагаются в плоскости экватора. Расположение бивалентов в экваториальной плоскости равновероятное и случайное, то есть каждая из отцовских и материнских хромосом может находиться со стороны того или другого полюса, это создает предпосылки для второй за время мейоза рекомбинации генов. Нити веретена прикрепляются к центромерам хромосом. Анафаза I ($2n4c$) — случайное независимое расхождение двуххроматидных хромосом к противоположным полюсам клетки (из каждой пары гомологичных хромосом одна хромосома отходит к одному полюсу, другая — к другому).

Происходит вторая рекомбинация генетического материала — у каждого полюса оказывается гаплоидный набор двуххроматидных хромосом, часть из них — отцовские, часть — материнские. Многие хроматиды в хромосомах после кроссинговера стали мозаичными, одновременно несут некоторые гены отца и матери. Во время телофазы I ($1n2c$ в каждой клетке) происходит образование ядерных оболочек вокруг гаплоидных наборов двуххроматидных хромосом, деление цитоплазмы. Из одной диплоидной клетки ($2n4c$) образовались две клетки с гаплоидным набором хромосом ($n2c$), поэтому это деление называют редукционным (рис. 188).

Второе деление мейоза. Интерфаза 2, или интеркинез ($1n2c$), представляет собой перерыв между первым и вторым мейотическими делениями, продолжительность этого периода различается у разных организмов — в некоторых случаях обе дочерние клетки сразу вступают во второе деление, а иногда второе деление начинается через несколько месяцев или лет. Но так как хромосомы двуххроматидные, во время интерфазы 2 не происходит репликация ДНК.

Второе мейотическое деление (мейоз 2) называется эквационным. Профаза 2 ($1n2c$) короче профазы 1, хроматин конденсирован, нет конъюгации и кроссинговера, происходят процессы, обычные для профазы, — распад ядерных мембран на фрагменты, расхождение центриолей к разным полюсам клетки,

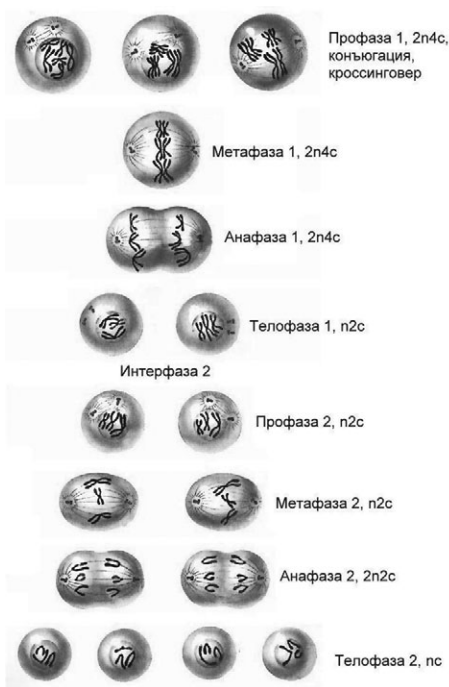


Рис. 188. Изменение хромосомного набора и ДНК в 1 и 2 делении мейоза

появляются ядрышки, происходит деление цитоплазмы (цитотомия) с образованием в итоге четырех гаплоидных клеток.

Биологическое значение мейоза. Мейоз является центральным событием гаметогенеза у животных и спорогенеза у растений. С его помощью поддерживается постоянство хромосомного набора — после слияния гамет не происходит его удвоения. Мейоз лежит в основе комбинативной изменчивости, благодаря мейозу образуются генетически различные клетки, т.к. в процессе мейоза трижды происходит рекомбинация генетического материала: за счет кроссинговера (профаза 1), за счет случайного, независимого расхождения гомологичных хромосом (анафаза 1) и за счет случайного расхождения неодинаковых после кроссинговера хроматид (анафаза 2).

5.19. Формы размножения

Бесполое размножение. Размножение — важнейшее свойство живых организмов воспроизводить себе подобных, суть которого — передача генетического материала, наследственной информации своим потомкам. Существуют два основных способа размножения — бесполое и половое, при бесполом дочерние организмы наследуют признаки только одного родителя, при половом — обыч-

формирование нитей веретена деления. Метафаза 2 (1n2c): двуххроматидные хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости клетки, формируется метафазная пластинка. Создаются предпосылки для третьей рекомбинации генетического материала — многие хроматиды мозаичные и от их расположения на экваторе зависит, к какому полюсу они в дальнейшем отойдут. К центромерам хроматид прикрепляются нити веретена деления. Анафаза 2 (2n2c): происходит деление двуххроматидных хромосом на хроматиды и расхождение этих сестринских хроматид к противоположным полюсам клетки (при этом хроматиды становятся самостоятельными однохроматидными хромосомами), происходит третья рекомбинация генетического материала. Телофаза 2 (1n1c в каждой клетке): хромосомы деконденсируются, образуются ядерные оболочки, разрушаются нити веретена деления,

но двух родителей. Бесполое размножение осуществляется при участии лишь одной родительской особи и происходит без образования и слияния гамет (и без слияния наследственной информации в любом другом виде). Нередко допускается ошибка, когда считается, что при бесполом размножении потомство образуется только путем митоза и всегда генетически идентично материнскому организму. Это совсем не так, бесполое размножение многих групп организмов связано с мейозом, и, как мы увидим далее, в результате мейоза происходит рекомбинация генетического материала, образовавшегося в результате мейоза клетки всегда генетически неравноценны.

Рассмотрим основные формы бесполого размножения. Деление — способ бесполого размножения, характерный для одноклеточных организмов, при котором материнская особь делится на две или большее количество дочерних клеток. У одноклеточных эукариот это митотическое бинарное деление (простейшие, одноклеточные водоросли), или множественное деление, или шизогония (малярийный плазмодий, трипаносомы). При бинарном делении митотически делится ядро и образуется две генетически равноценные клетки, во время шизогонии сначала многократно митозом делится ядро, затем каждое из дочерних ядер окружается цитоплазмой, и формируются несколько самостоятельных организмов. У прокариот митоз, как форма деления клеток, отсутствует. Размножение происходит за счет особого механизма деления клеток, при котором не образуется митотический аппарат — нет клеточных центров, веретена деления, не происходит спирализация хромосом. Происходит репликация кольцевой ДНК, за счет формирования мезосомы идет разделение клетки на две, в каждой из которых оказываются дочерние молекулы ДНК.

Почкование — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются в виде выростов на теле родительской особи. Почкование встречается у многоклеточных и одноклеточных организмов (дрожжи), у эукариот и прокариот (бактерии). Дочерние особи могут отделяться от материнской и переходить к самостоятельному образу жизни (гидра, дрожжи), могут остаться прикрепленными к ней, образуя в этом случае колонии (коралловые полипы). Фрагментация — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются из фрагментов (частей), на которые распадается материнская особь (многощетинковые кольчатые черви, спирогира). Причем это не просто способность к восстановлению утраченных частей тела в результате повреждения тела, а генетически запрограммированный процесс. В основе фрагментации лежит способность организмов к регенерации. Полиэмбриония — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются после образования зиготы, когда уже начинается индивидуальное развитие. Из зиготы после первого деления образуются два бластомера, которые отделяются друг от друга и дают начало двум самостоятельным эмбрионам. Так образуются монозиготные близнецы с одинаковыми генотипами, количество монозиготных близнецов может быть достаточно большим, например, у броненосца — 7–9 зародышей, у человека возможно рождение 2–5 монозиготных близнецов.

Вегетативное размножение — способ бесполого размножения, при котором новые особи образуются или из частей вегетативного тела материнской особи,

или из особых структур (корневище, клубень и др.), специально предназначенных для этой формы размножения. Вегетативное размножение характерно для многих групп растений, используется в садоводстве, огородничестве, селекции растений (искусственное вегетативное размножение). Спорообразование, споруляция — размножение посредством спор. Термин «спора» в биологии используется в двух значениях: во-первых, спора — это клеточная структура, которая предназначена не для размножения, а для переживания неблагоприятных условий (споры бактерий). Во-вторых, споры — специализированные клетки, предназначенные для размножения. Споры у растений — всегда гаплоидные. У большинства видов образуются в особых органах — спорангиях (споры водорослей, мхов, папоротников). Все высшие растения и многие водоросли в своем развитии имеют две стадии, сменяющие друг друга: растение, образующее споры, — спорофит, и растение, образующее гаметы, — гаметофит. Если споры образуются митотически (гаплоидным растением), то все споры генетически одинаковы — так происходит у многих водорослей (одноклеточных, нитчатых). Но у диплоидных растений (спорофиты мхов, высшие растения) споры образуются мейотически (происходит спорическая редукция генетического материала) и генетически неравноценны. Если споры подвижны (хламидомонада, улотрикс), они называются зооспорами. Но не всегда размножение спорами — бесполое размножение. У шляпочных грибов, например, образованию спор предшествует кариогамия — слияние ядер дикарионической клетки, затем происходит мейоз и образуются базидиоспоры — споры полового спороношения. Из них развивается первичный одноядерный мицелий, затем происходит слияние клеток + и — мицелиев и образуется вторичный, двуядерный (дикарионический) мицелий, на котором образуются плодовые тела. Бесполое размножение позволяет очень быстро увеличить численность популяции без значительного изменения ее генофонда и наиболее выгодно при стабильных условиях среды.

Половое размножение. Обычно осуществляется при участии двух родительских особей (мужской и женской), у которых в особых органах образуются специализированные клетки — гаметы. Но есть животные гермафродиты, есть обоеполые цветки у растений, в этом случае возможно самооплодотворение. После слияния гамет или слияния генетического материала в любой форме — слияния соматических клеток, слияния ядер — образуется зигота с уникальным диплоидным набором хромосом. В этом и состоит суть полового размножения — слияние генетического материала и образование потомства с уникальными сочетаниями аллелей генов. Процесс формирования гамет называется гаметогенезом, основным этапом гаметогенеза у животных является мейоз (происходит гаметическая редукция наследственного материала). У растений, как мы уже знаем, мейоз происходит при образовании спор, из гаплоидных спор развиваются гаплоидные гаметофиты, образующие гаметы путем митоза. Дочернее поколение развивается из зиготы — клетки, образовавшейся в результате слияния мужской и женской гамет. Процесс слияния мужской и женской гамет называется оплодотворением. Обязательным следствием полового размножения является рекомбинация генетического материала у дочернего поколения. В зависимости от особенностей строения гамет можно выделить следующие формы полового размножения:

изогамию, гетерогамию и оогамию. Изогамия — форма полового размножения, при которой гаметы (условно женские и условно мужские) являются подвижными и имеют одинаковые морфологию и размеры. Гетерогамия — форма полового размножения, при которой женские и мужские гаметы являются подвижными, но женские — крупнее мужских и менее подвижны. Оогамия — форма полового размножения, при которой женские гаметы — неподвижные и более крупные, чем мужские гаметы. В этом случае женские гаметы называются яйцеклетками, мужские гаметы, если имеют жгутики, — сперматозоидами, если не имеют — спермиями. Оогамия характерна для большинства видов животных и растений. Изогамия и гетерогамия встречаются у некоторых примитивных организмов (водоросли). Кроме выше перечисленных у некоторых водорослей и грибов имеются формы размножения, при которых половые клетки не образуются: хологамия и конъюгация. При хологамии происходит слияние друг с другом одноклеточных гаплоидных организмов, которые в данном случае выступают в роли гамет. Образовавшаяся диплоидная зигота затем делится мейозом (зиготическая редукция) с образованием четырех гаплоидных организмов. При конъюгации происходит слияние содержимого отдельных гаплоидных клеток нитевидных талломов. По специально образующимся каналам содержимое одной клетки перетекает в другую, образуется диплоидная зигота, которая обычно после периода покоя также делится мейозом (зиготическая редукция).

Партеногенез — девственное размножение, одна из форм полового размножения, при котором не происходит оплодотворения, из неоплодотворенной яйцеклетки развивается новый организм. Встречается у ряда видов растений, беспозвоночных и позвоночных животных, кроме млекопитающих, у которых партеногенетические зародыши погибают на ранних стадиях эмбриогенеза. Партеногенез может быть искусственным и естественным. Искусственный партеногенез вызывается человеком путем активизации яйцеклетки воздействием на нее различными веществами, механическим раздражением, повышением температуры и т.д. При естественном партеногенезе яйцо начинает дробиться и развиваться в эмбрион без участия сперматозоида, только под влиянием внутренних или внешних причин. При постоянном (облигатном) партеногенезе яйца развиваются только партеногенетически, например, у кавказских скальных ящериц. Все животные этого вида — только самки. При факультативном партеногенезе зародыши развиваются и партеногенетически, и половым путем. Классический пример — у пчел семяприемник матки устроен так, что она может откладывать оплодотворенные и неоплодотворенные яйца, из неоплодотворенных развиваются трутни. Оплодотворенные яйца развиваются в личинок рабочих пчел — недоразвитых самок, или в цариц — в зависимости от характера питания личинки. При циклическом партеногенезе происходит чередование партеногенеза с обычным половым размножением — все лето у дафний и тлей партеногенетическое размножение и рождаются только самки, а осенью появляются и самцы, и самки и происходит половое размножение. Партеногенетически могут размножаться и личинки некоторых животных, такой партеногенез называется педогенезом. Например, у сосальщиков наблюдается партеногенетическое размножение на стадии личинок.

Значение. Во-первых, при половом размножении любая дочерняя особь имеет уникальный набор аллелей генов, появляются самые различные комбинации аллелей генов, что позволяет популяции приспособиться к изменяющимся условиям среды. Во-вторых, с помощью полового размножения появившиеся мутации распространяются в популяции. Таким образом, половое размножение обеспечивает комбинативную изменчивость и способствует распространению мутаций, поставяет материал для отбора.

5.20. Гаметогенез

Гаметы формируются в половых железах — гонадах. Процесс развития гамет называется гаметогенезом. Процесс образования сперматозоидов называется сперматогенезом, а образование яйцеклеток — оогенезом (овогенезом). Предшественники гамет — гаметоциты образуются на ранних стадиях развития зародыша за пределами половых желез, а затем мигрируют в них. В половых железах различают три разных участка (или зоны) — зона размножения, зона роста, зона созревания половых клеток (рис. 189). В этих зонах происходят фазы размножения, роста и созревания гаметоцитов. В сперматогенезе имеется еще одна фаза — фаза формирования.

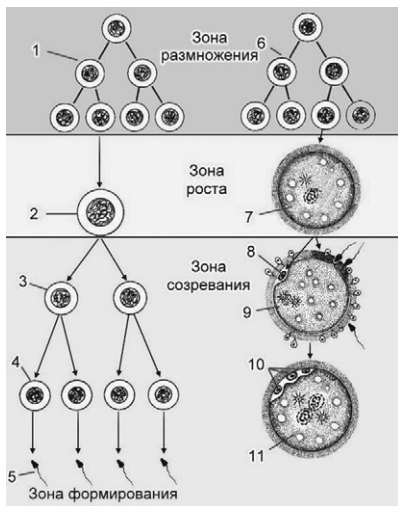


Рис. 189. Развитие половых клеток:

1 — сперматогонии; 2 — сперматоциты 1-го порядка; 3 — сперматоциты 2-го порядка; 4 — сперматиды; 5 — сперматозоиды; 6 — оогонии; 7 — ооцит 1-го порядка; 8 — первое полярное тельце; 9 — ооцит 2-го порядка; 10 — полярные (направительные) тельца; 11 — слияние мужского и женского пронуклеусов

в этой зоне половых желез (гонад) многократно делятся митозом, количество клеток в гонадах растет. Их называют оогонии и сперматогонии. В *фазу роста* происходит рост сперматогоний и оогоний, репликация ДНК. Образовавшиеся клетки называются ооциты 1-го порядка и сперматоциты 1-го порядка с набором хромосом и ДНК 2n4c. В *фазу созревания* происходит мейоз. Гаметоциты 1-го порядка вступают в первое мейотическое деление, в результате образуются гаметоциты 2-го порядка (n2c), которые вступают во второе мейотическое деление, и образуются клетки с гаплоидным набором хромосом (nc) — яйцеклетки и округлые сперматиды. Сперматогенез включает еще *фазу формирования*, во время которой сперматиды превращаются в сперматозоиды.

Сперматогенез. Во время периода полового созревания диплоидные клетки в семенных канальцах семенников делятся митотически, в результате чего образуется множество более мелких клеток, называемых сперматогониями. Часть образовавшихся клеток может

подвергаться повторным митотическим делениям, в результате чего образуются такие же клетки сперматогонии. Другая часть прекращает делиться и увеличивается в размерах, вступая в следующую фазу сперматогенеза — фазу роста. Клетки Сертоли обеспечивают механическую защиту, опору и питание развивающихся гамет. Увеличившиеся в размерах сперматогонии становятся сперматоцитами 1-го порядка. Фаза роста соответствует интерфазе 1-го мейоза, т. е. во время нее происходит подготовка клеток к мейозу. Главными событиями фазы роста является репликация ДНК и накопление питательных веществ. Сперматоциты 1-го порядка (2n4c) вступают в первое (редукционное) деление мейоза, после которого образуются сперматоциты 2-го порядка (n2c). Сперматоциты 2-го порядка вступают во второе (эквационное) деление мейоза, и образуются округлые сперматиды (nc). Из одного сперматоцита 1-го порядка возникают четыре гаплоидные сперматиды. Фаза формирования характеризуется тем, что первично шаровидные сперматиды подвергаются ряду сложных преобразований, в результате которых образуются сперматозоиды. У человека сперматогенез начинается в период полового созревания, срок формирования сперматозоида — три месяца, т. е. каждые три месяца сперматозоиды обновляются. Сперматогенез происходит непрерывно в миллионах клеток.

Общая длина сперматозоида у человека равна приблизительно 55 мкм. Головка составляет около 5,0 мкм в длину, 3,5 мкм в ширину и 2,5 мкм в высоту, средний участок и хвостик — соответственно, приблизительно 4,5 и 45 мкм в длину. Аппарат Гольджи перемещается к одному из полюсов ядра и образует акросому. Центриоли занимают место у противоположного полюса ядра. У основания жгутика в виде спирального чехла концентрируются митохондрии. Почти вся цитоплазма сперматиды отторгается. Хвостик представлен одним, у некоторых видов двумя и более жгутиками. Жгутик является органоидом движения и сходен по строению со жгутиками и ресничками простейших. Для движения жгутиков используется энергия макроэргических связей АТФ, синтез АТФ происходит в митохондриях. Сперматозоид открыт в 1677 году А. Левенгуком.

Оогенез. В отличие от образования сперматозоидов, которое происходит только после достижения половой зрелости, процесс образования яйцеклеток у человека начинается еще в эмбриональном периоде и течет прерывисто. У зародыша полностью осуществляются фазы размножения и роста, и начинается фаза созревания. К моменту рождения девочки в ее яичниках находятся сотни тысяч ооцитов 1-го порядка, остановившихся на стадии диплотены профазы 1-го мейоза. В период полового созревания мейоз возобновится: примерно каждый месяц под действием половых гормонов один из ооцитов 1-го порядка (редко два) будет доходить до метафазы 2-го мейоза и овулировать на этой стадии. Мейоз может пройти до конца только при условии оплодотворения, проникновения сперматозоида, если оплодотворение не происходит, ооцит 2-го порядка погибает и выводится из организма. Оогенез осуществляется в яичниках, подразделяется на три фазы — размножения, роста и созревания. Во время фазы размножения диплоидные оогонии многократно делятся митозом. Фаза роста соответствует интерфазе 1-го мейоза, т.е. во время нее происходит подготовка клеток к мейозу, клетки значительно увеличиваются в размерах вследствие на-

копления питательных веществ. Главным событием фазы роста является репликация ДНК. Во время фазы созревания клетки делятся мейозом. Во время первого деления мейоза они называются ооцитами 1-го порядка. В результате первого мейотического деления возникают две дочерние клетки: мелкая, называемая первым полярным тельцем, и более крупная — ооцит 2-го порядка. Второе деление мейоза доходит до стадии метафазы 2, на этой стадии и происходит овуляция — ооцит выходит из яичника и попадает в маточные трубы. Если в ооцит проникает сперматозоид, второе мейотическое деление проходит до конца с образованием яйцеклетки и второго полярного тельца, а первое полярное тельце — с образованием третьего и четвертого полярных телец. Таким образом, в результате мейоза из одного ооцита 1-го порядка образуются одна яйцеклетка и три полярных тельца.

Форма яйцеклеток обычно округлая. Размеры яйцеклеток колеблются в широких пределах — от нескольких десятков микрометров до нескольких сантиметров (яйцеклетка человека — около 120 мкм). К особенностям строения яйцеклеток относятся: наличие оболочек, располагающихся поверх плазматической мембраны; наличие в цитоплазме более или менее большого количества запасных питательных веществ. У большинства животных яйцеклетки имеют дополнительные оболочки, располагающиеся поверх цитоплазматической мембраны. В зависимости от происхождения различают: первичные, вторичные и третичные оболочки. Первичные оболочки формируются из веществ, выделяемых ооцитом и, возможно, фолликулярными клетками. Образуется слой, контактирующий с цитоплазматической мембраной яйцеклетки. Он выполняет защитную функцию, обеспечивает видовую специфичность проникновения сперматозоида, т. е. не позволяет сперматозоидам других видов проникать в яйцеклетку.

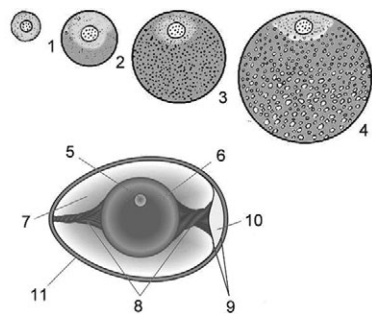


Рис. 190. Типы яйцеклеток хордовых животных:

1 — алецитальная; 2 — изолецитальная; 3 — умеренно телолецитальная; 4 — резко телолецитальная; 5 — зародышевый диск; 6 — желток; 7 — белок; 8 — канатики (халазы); 9 — подскорлуповые оболочки; 10 — воздушная полость; 11 — скорлупа

У млекопитающих эта оболочка называется блестящей. Вторичные оболочки образуются выделениями фолликулярных клеток яичника. Имеются далеко не у всех яйцеклеток. Вторичная оболочка яиц насекомых содержит канал — микропиле, через который сперматозоид проникает в яйцеклетку. Третичные оболочки образуются за счет деятельности специальных желез яйцеводов. Например, из секретов особых желез формируются белковая, две подскорлуповые оболочки и скорлупа у птиц. Вторичные и третичные оболочки, как правило, образуются у яйцеклеток животных, зародыши которых развиваются во внешней среде. Поскольку у млекопитающих наблюдается внутриутробное развитие, их яйцеклетки имеют только первичную, блестящую оболочку, поверх которой располагается

лучистый венец — слой фолликулярных клеток, доставляющих к яйцеклетке питательные вещества. В яйцеклетках происходит накопление запаса питательных веществ, которые называют желтком. Он содержит жиры, углеводы, РНК, минеральные вещества, белки, причем основную его массу составляют липопротеиды и гликопротеиды. Желток содержится в цитоплазме обычно в виде желточных гранул. Количество питательных веществ, накапливаемых в яйцеклетке, зависит от условий, в которых происходит развитие зародыша. Так, если развитие яйцеклетки происходит вне организма матери и приводит к формированию крупных животных, то желток может составлять более 95% объема яйцеклетки. Яйцеклетки млекопитающих, развивающиеся внутри тела матери, содержат малое количество желтка — менее 5%, так как питательные вещества, необходимые для развития, эмбрионы получают от матери.

В зависимости от количества содержащегося желтка различают несколько типов яйцеклеток (рис. 190). Алецитальные яйцеклетки не содержат желтка или имеют незначительное количество желточных включений, характерны для млекопитающих и плоских червей. Изолецитальные, с равномерно распределенным желтком — у ланцетника, морского ежа. Умеренно телolecитальные, с неравномерно распределенным желтком — у рыб и земноводных. Резко телolecитальные яйцеклетки, в которых желток занимает большую часть и лишь небольшой участок цитоплазмы на анимальном полюсе свободен от него, — у птиц. В связи с накоплением питательных веществ у яйцеклеток появляется полярность. Противоположные полюсы называются вегетативным и анимальным.

Поляризация проявляется в том, что происходит изменение местоположения ядра в клетке (оно смещается в сторону анимального полюса), а также в особенностях распределения цитоплазматических включений (во многих яйцах количество желтка возрастает от анимального к вегетативному полюсу). Яйцеклетка человека была открыта в 1827 году К. М. Бэрм.

Оплодотворение. Оплодотворение — процесс слияния половых клеток, приводящий к образованию зиготы. Собственно процесс оплодотворения начинается в момент контакта сперматозоида и яйцеклетки. В момент такого контакта плазматическая мембрана акросомального выроста и прилегающая к ней часть мембраны акросомального пузырька растворяются, фермент гиалуронидаза и другие биологически активные вещества, содержащиеся в акросоме, выделяются наружу и растворяют участок яйцевой оболочки. Чаще всего сперматозоид полностью втягивается в яйцо, иногда жгутик остается снаружи и отбрасывается. С момента проникновения сперматозоида в яйцо гаметы перестают существовать, так как образуют единую клетку — зиготу. У человека митохондрии сперматозоида разрушаются, в зиготе остаются только материнские митохондрии. Ядро сперматозоида набухает, его хроматин разрыхляется, ядерная оболочка растворяется, и он превращается в мужской пронуклеус. Это происходит одновременно с завершением второго деления мейоза ядра яйцеклетки, которое возобновилось благодаря оплодотворению. Постепенно ядро яйцеклетки превращается в женский пронуклеус. Пронуклеусы перемещаются к центру яйцеклетки, происходит репликация ДНК, и после их слияния набор хромосом и ДНК зиготы становится $2n4c$. Объединение пронуклеусов и пред-

ставляет собой собственно оплодотворение. Таким образом, оплодотворение заканчивается образованием зиготы с диплоидным ядром. В зависимости от количества особей, принимающих участие в половом размножении, различают: перекрестное оплодотворение — оплодотворение, в котором принимают участие гаметы, образованные разными организмами; самооплодотворение — оплодотворение, при котором сливаются гаметы, образованные одним и тем же организмом (ленточные черви).

5.21. Онтогенез

Онтогенез — индивидуальное развитие организма, начинается с момента образования зиготы и заканчивается смертью организма. У многоклеточных животных, размножающихся половым способом, онтогенез подразделяется на эмбриогенез (от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек) и постэмбриональное развитие (от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма).

Эмбриогенез. Эмбриональный период состоит из ряда стадий: дробление (бластуляция), гастрюляция, нейруляция, во время которой происходит гисто- и органогенез. Дробление (бластуляция) — ряд последовательных митотических делений зиготы, в результате которых огромный объем цитоплазмы яйца разделяется на многочисленные, содержащие ядра клетки меньшего размера. Зародыш, состоящий из группы клеток и напоминающий тутовую ягоду, называется морулой. Клетки, которые образуются в результате дробления, называют бластомерами. Отличительной особенностью дробления от обычного деления является то, что вновь образовавшиеся бластомеры не увеличиваются в размерах. Это становится возможным вследствие выпадения пресинтетического периода интерфазы. При этом синтетический период интерфазы начинается в телофазе предшествующего митоза. Таким образом, количество бластомеров постепенно увеличивается, а их общий объем практически не изменяется. Цитоплазма клеток при дроблении делится путем возникновения впячиваний оболочки клетки (борозды дробления). Благодаря повторяющимся циклам репродукции происходит накопление клеточной массы для дальнейших преобразований, зародыш из одноклеточного превращается в многоклеточный. Характер дробления определяется, прежде всего, строением яйцеклетки, главным образом, количеством желтка и особенностями его распределения в цитоплазме. В этой связи по способу дробления выделяют два основных типа яиц: полностью дробящиеся; дробящиеся частично. Полным дробление называется тогда, когда цитоплазма яйцеклетки полностью разделяется на бластомеры. Оно может быть равномерным, при котором все образовавшиеся бластомеры имеют одинаковые размеры и форму (характерно для алецитальных и изолецитальных яйцеклеток), и неравномерным, при котором образуются неравные по размерам бластомеры (специально телolecитальным яйцеклеткам с умеренным содержанием желтка; мелкие бластомеры возникают у анимального полюса, крупные — в области вегетативного полюса зародыша). Частичное дробление — тип дробления, при котором цитоплазма яйцеклетки не полностью разделяется на бластомеры. Одним

из видов частичного дробления является дискоидальное, при котором дроблению подвергается только лишенный желтка участок цитоплазмы у анимального полюса, где находится ядро. Участок цитоплазмы, подвергшийся дроблению, называется зародышевым диском. Этот тип дробления характерен для резко телолецитальных яиц с большим количеством желтка (рептилии, птицы).

Дробление у представителей разных групп животных имеет свои особенности, однако завершается оно образованием близкой по строению структуры — *бластулы*. Бластула — однослойный зародыш. Она состоит из одного или нескольких слоев клеток — бластодермы, ограничивающих полость — бластоцель. Бластула формируется, начиная с ранних этапов дробления, благодаря расхождению бластомеров. Возникающая при этом полость заполняется жидкостью.

Строение бластулы во многом зависит от типа дробления, различают целобластулы, амфибластулы, дискобластулы, бластоцисты (рис. 191).

Целобластула (типичная бластула) образуется при равномерном дроблении, имеет вид однослойного пузырька (характерна для ланцетника). Амфибластула образуется при дроблении телолецитальных яиц. Бластодерма построена из бластомеров разного размера — мелких на анимальном и крупных на вегетативном полюсах. Бластоцель при этом смещается в сторону анимального полюса (земноводные). Дискобластула образуется при дискоидальном дроблении. Полость бластулы имеет вид узкой щели, находящейся под зародышевым диском (птицы). Бластоциста представляет собой однослойный пузырек, заполненный жидкостью, в котором различают группу клеток, из которых развивается зародыш — эмбриобласт и трофобласт, обеспечивающий питание зародыша (млекопитающие).

После того как сформировалась бластула, начинается следующий этап эмбриогенеза — *гастроуляция* (образование зародышевых листков). Для гастроуляции характерны интенсивные перемещения отдельных клеток и клеточных масс. Деление клеток при гастроуляции отсутствует или выражено очень слабо. В результате гастроуляции образуется двухслойный, а затем трехслойный зародыш (у большинства животных) — гастрюла. Первоначально образуются наружный (эктодерма) и внутренний (энтодерма). Позже между экто- и энтодермой закладывается третий зародышевый листок — мезодерма.

Нейруляция, органогенез. Следующим за гастроуляцией этапом является формирование комплекса осевых зачатков — нейруляция. Происходит дифференцировка клеток — гистогенез. В эктодерме, на спинной стороне зародыша, вдоль тела появляется желобок, который замыкается в нервную трубку и уходит под эктодерму (органогенез). Под ней из материала мезодермы формируется хорда, по бокам — мезодермальные карманы. Под хордой из материала энтодермы формируется пищеварительная трубка (рис. 192). Чаще всего клеточный материал мезодермы входит в состав энтодермы. У вторично-

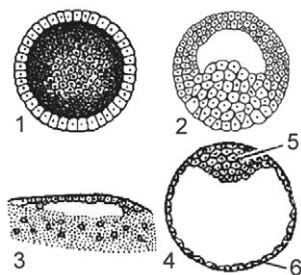


Рис. 191. Типы бластул:

1 — целобластула; 2 — амфибластула; 3 — дискобластула; 4 — бластоциста; 5 — эмбриобласт; 6 — трофобласт

ротых он впячивается в бластоцель в виде карманообразных выростов, которые затем отшнуровываются, происходит образование вторичной полости тела, или целома.

Процесс формирования органов в эмбриональном развитии называют органогенезом. В органогенезе можно выделить две фазы: нейруляция и построение остальных органов, приобретение различными участками тела типичной для них формы и черт внутренней организации, установление определенных пропорций (пространственно ограниченные процессы). Сначала на спинной стороне зародыша в области нейроэктодермы происходит уплощение клеточного пласта, что приводит к образованию нервной пластинки. Затем края нервной пластинки утолщаются и приподнимаются, образуя нервные валики. В центре пластинки за счет перемещения клеток по средней линии возникает нервный желобок, разделяющий зародыш на будущие правую и левую половины. Нервная пластинка начинает складываться по средней линии. Края ее соприкасаются, а затем смыкаются. В результате этих процессов возникает нервная трубка с полостью — невроцелем. Передний, расширенный отдел в дальнейшем образует головной мозг, остальная часть нервной трубки — спинной. В результате нервная пластинка превращается в нервную трубку, лежащую под эктодермой. В ходе нейруляции часть клеток нервной пластинки не входит в состав нервной трубки. Они образуют ганглиозную пластинку, или нервный гребень, — скопление клеток вдоль нервной трубки. Позднее эти клетки мигрируют по всему зародышу, образуя клетки нервных узлов, мозгового вещества надпочечников, пигментные клетки и т.п. Зародыш на стадии нейруляции называется нейрулой.

Из материала эктодермы, помимо нервной трубки, развиваются: эпидермис и его производные (перо, волосы, ногти, когти, роговая чешуя, кожные железы). Формируются органы зрения, слуха, обоняния, эпителий ротовой полости, эмаль зубов.

Практически одновременно с образованием нервной трубки происходят процессы закладки мезодермы и хорды. Вначале из боковых участков крыши первичной кишки путем выпячивания энтодермы образуются карманы, или складки. Участок энтодермы, расположенный между этими складками, утолщается, прогибается, сворачивается и отшнуровывается от основной массы энтодермы, превращаясь

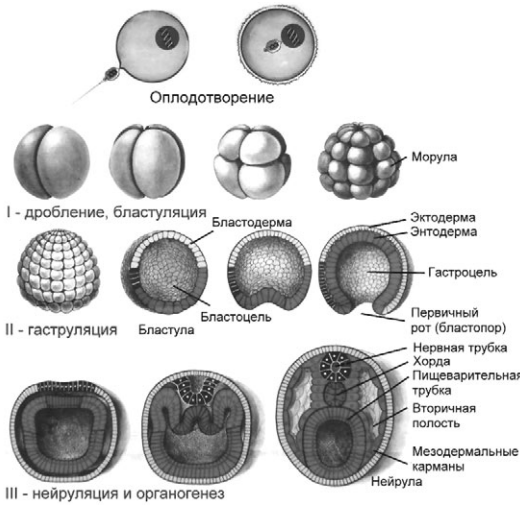


Рис. 192. Этапы эмбриогенеза

в хорду. Возникшие карманообразные выпячивания энтодермы отшнуровываются от первичной кишки и превращаются в ряд сегментарно-расположенных замкнутых мешков, называемых также целомическими мешками. Их стенки образованы мезодермой, а полость внутри представляет собой вторичную полость тела (или целом). Из материала энтодермы развиваются: эпителий кишечника и желудка, клетки печени, секретирующие клетки поджелудочной, кишечных и желудочных желез. Передний отдел эмбриональной кишки образует эпителий легких и воздухоносных путей, секретирующие отделы передней и средней доли гипофиза, щитовидной и парашитовидной желез. Из мезодермы развиваются: все виды соединительной ткани, дерма, скелет, поперечно-полосатая и гладкая мускулатура, кровеносная и лимфатическая системы, половая система. По теории зародышевых листков Карла Бэра, возникновение органов обусловлено преобразованием того или иного зародышевого листка — экто-, мезо- или энтодермы. Некоторые органы могут иметь смешанное происхождение, то есть они образованы при участии сразу нескольких зародышевых листков. Например, мускулатура пищеварительного тракта является производным мезодермы, а его внутренняя выстилка — производное энтодермы. Однако, несколько упрощая, происхождение основных органов и их систем все-таки можно связать с определенными зародышевыми листками.

Эмбриональная индукция — взаимодействие между частями эмбриона, в процессе которого одна его часть — индуктор, контактируя с другой частью — реагирующей системой, определяет направление развития последней. В 1924 г. были опубликованы результаты опытов Г. Шпемана и Г. Мангольда, считающихся классическим доказательством существования эмбриональной индукции. На стадии ранней гаструлы зачаток эктодермы, который в нормальных условиях должен был развиваться в структуры нервной системы, из зародыша гребчатого (непигментированного) тритона пересаживался под эктодерму брюшной стороны, дающую начало эпидермису кожи, зародыша обыкновенного (пигментированного) тритона (рис. 193). В итоге на брюшной стороне зародыша-реципиента возникал комплекс осевых органов, а затем формировался дополнительный зародыш. Причем наблюдения показали, что ткани дополнительного зародыша формируются почти исключительно из клеточного материала реципиента.

Постэмбриональный период развития начинается в момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек и продолжается вплоть до его смерти. Постэмбриональное развитие включает в себя: рост организма; установление окончательных пропорций тела; переход систем органов на режим взрослого организма (в частности, половое созре-

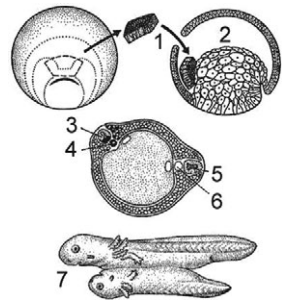


Рис. 193. Эмбриональная индукция:

1 — зачаток хордомезодермы; 2 — полость бластулы; 3 — индуцированная нервная трубка; 4 — индуцированная хорда; 5 — первичная нервная трубка; 6 — первичная хорда; 7 — формирование вторичного зародыша, соединенного с зародышем-хозяином

вание). Различают два основных типа постэмбрионального развития: прямое и с превращением. При прямом развитии из тела матери или яйцевых оболочек выходит особь, отличающаяся от взрослого организма только меньшим размером (птицы, млекопитающие, пресмыкающиеся). Различают неличиночный (яйцекладный) тип, при котором зародыш развивается внутри яйца (пресмыкающиеся, птицы); внутриутробный тип, при котором зародыш развивается внутри организма матери и связан с ним через плаценту (плацентарные млекопитающие). При развитии с превращением (метаморфозом) из яйца выходит личинка, устроенная проще взрослого животного (иногда сильно отличающаяся от него); как правило, она имеет специальные личиночные органы, часто ведет иной образ жизни, чем взрослое животное (насекомые, клещи, амфибии). Например, у бесхвостых земноводных из яйцевых оболочек выходит личинка — головастик. Он имеет обтекаемую форму тела, хвостовой плавник, жаберные щели и жабры, органы боковой линии, двухкамерное сердце, один круг кровообращения. Со временем под влиянием гормона щитовидной железы головастик претерпевает метаморфоз. У него рассасывается хвост, появляются конечности, исчезает боковая линия, развиваются легкие и второй круг кровообращения, то есть постепенно он приобретает признаки, характерные для земноводных.

5.22. Первый и второй законы Г. Менделя

Генетика — наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости. Наследственность — свойство организмов передавать свои признаки следующему поколению. Изменчивость — свойство организмов приобретать новые по сравнению с родителями признаки, а в широком смысле под изменчивостью понимают различия между особями одного вида. Совокупность всех внешних и внутренних признаков организма называется фенотипом, а совокупность генов, полученных от родителей, — генотипом. Фенотип организма зависит не только от генотипа, но и от среды — например, если половинку корня одуванчика посадить на лугу, а вторую — высоко в горах, то фенотип выросших растений будет сильно отличаться. Датой «рождения» генетики можно считать 1900 год, когда Г. Де Фриз в Голландии, К. Корренс в Германии и Э. Чермак в Австрии независимо друг от друга переоткрыли законы наследования признаков, установленные Г. Менделем еще в 1865 году.

Методы генетики. Основным является гибридологический метод — система скрещиваний, позволяющая проследить закономерности наследования признаков в ряду поколений. Г. Мендель удалял тычинки из цветка одного сорта и опылял пылью другого сорта. Затем такой цветок закрывался бумажным изолятором, из него развивался плод боб с гибридными семенами. Отличительные особенности метода: целенаправленный подбор родителей, различающихся по одной, двум, трем и т. д. парам контрастных (альтернативных) стабильных признаков; строгий количественный учет признаков, наследуемых гибридами; индивидуальная оценка потомства от каждого родителя в ряду поколений. Скрещивание, при котором анализируется наследование одной пары альтернативных признаков, называется моногибридным, двух пар — дигибридным, нескольких пар — полигибридным. Под альтернативными признаками понимаются раз-

личные значения какого-либо признака, например, признак — цвет горошин, альтернативные признаки — желтый цвет, зеленый цвет горошин. Кроме гибридологического метода в генетике используют: генеалогический — составление и анализ родословных; цитогенетический — изучение хромосом; близнецовый — изучение близнецов; популяционно-статистический метод — изучение генетической структуры популяций.

Закон единообразия гибридов первого поколения, или первый закон Менделя. Успеху работы Менделя способствовал удачный выбор объекта для проведения скрещиваний — различные сорта гороха. Особенности гороха: относительно просто выращивается и имеет короткий период развития, образует многочисленное потомство, благодаря чему легко прослеживаются статистические закономерности в гибридном поколении, имеет большое количество хорошо заметных альтернативных признаков. Является строгим самоопылителем, в результате чего имеет большое количество чистых линий, устойчиво сохраняющих свои признаки из поколения в поколение, имеет всего семь пар хромосом в диплоидном наборе.

Генетическая символика, предложенная Г. Менделем и другими учеными и используемая для записи результатов скрещиваний в настоящее время: P — родители; G — гаметы; F — потомство, число внизу или сразу после буквы указывает на порядковый номер поколения (F_1 — гибриды первого поколения — прямые потомки родителей, F_2 — гибриды второго поколения — возникают в результате скрещивания между собой гибридов F_1); \times — значок скрещивания; ♂ — мужская особь; ♀ — женская особь; A — доминантный признак; a — рецессивный признак. Мендель предположил существование единиц (факторов) наследственности, отвечающих за каждый признак (термин *ген* предложил использовать Иогансен в 1909 г.). До Менделя, согласно теории эволюции Ч. Дарвина и А. Уоллеса, считалось, что при скрещивании потомство наследует промежуточные признаки родительских организмов, происходит их смешивание. По Менделю, эти факторы не смешиваются, и потомство наследует один фактор от одного и второй фактор от второго родителя в неизменном виде. Это представление не соответствовало учению эволюционистов о причинах изменчивости и сначала не нашло понимания среди ученых. Сорт гороха с желтыми семенами Мендель обозначил AA, с зелеными семенами — aa. Сорт с генотипом AA образует гаметы, в которые попадает один наследственный признак A, это гомозигота по доминантному признаку. Сорт с зелеными семенами с генотипом aa — гомозигота по рецессивному признаку, так как образует один сорт гамет a. Гибриды, образующиеся при слиянии гамет, имеют генотип Aa — гетерозиготы и образуют половину гамет с геном A, половину — с a.

Мендель свои исследования начал с изучения наследования всего лишь одной пары альтернативных признаков, взял сорта гороха с желтыми и зелеными семенами и произвел их искусственное перекрестное опыление: у одного сорта удалил тычинки и опылил их пыльцой другого сорта. Гибриды первого поколения имели желтые семена. Аналогичная картина наблюдалась и при скрещиваниях, в которых изучалось наследование других признаков: при скрещивании растений, имеющих гладкую и морщинистую форму семян, все семена полученных гибридов были гладкими, от скрещивания красноцветковых рас-

тений с белозветковыми — все красноцветковые. Мендель пришел к выводу, что у гибридов первого поколения из каждой пары альтернативных признаков проявляется только один, а второй как бы исчезает. Признак, проявляющийся у гибридов первого поколения, Мендель назвал доминантным (преобладающим) и обозначал такой признак заглавной буквой; противоположный, подавляемый, признак — рецессивным и обозначил прописной буквой. Позже выявленная закономерность была названа законом единообразия гибридов первого поколения, или законом доминирования. Это первый закон Менделя: при скрещивании двух организмов, относящихся к разным чистым линиям (двух гомозиготных организмов), отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков, все первое поколение гибридов (F_1) окажется единообразным и будет нести признак одного из родителей. Итак, при моногибридном скрещивании гомозиготных особей, имеющих разные значения альтернативных признаков, гибриды являются единообразными по генотипу и фенотипу.

Закон расщепления, или второй закон Менделя. Семена гибридов первого поколения использовались Менделем для получения второго гибридного поколения. В F_2 6022 горошины были желтого цвета, 2001 горошины — зеленого. У полученных таким образом гибридов второго поколения проявился не только доминантный, но и рецессивный признак. Подобные же результаты были получены в F_2 при анализе еще 6 пар признаков. Анализ полученных данных позволил сделать следующие выводы: единообразия гибридов во втором поколении не наблюдается — часть гибридов несет доминантный, часть — рецессивный признак из альтернативной пары. Количество гибридов, несущих доминантный признак, приблизительно в три раза больше, чем гибридов, несущих рецессивный признак. Рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчезает, а лишь подавляется и проявляется во втором гибридном поколении. Явление, при котором часть гибридов второго поколения несет доминантный признак, а часть — рецессивный, называют расщеплением. Причем наблюдающееся у гибридов расщепление не случайное, а подчиняется определенным количественным закономерностям. На основе этого Мендель сделал еще один вывод: при скрещивании гибридов первого поколения в потомстве происходит расщепление признаков в определенном числовом соотношении.

При скрещивании гибридов первого поколения между собой (двух гетерозиготных особей) во втором поколении наблюдается расщепление в определенном числовом соотношении: по фенотипу 3:1, по генотипу 1:2:1. Это второй закон Менделя, закон расщепления. Английский генетик Р. Пеннет предложил проводить генетическую запись слияния гамет в виде решетки, которую так и назвали — решетка Пеннета (рис. 194). По вертикали указываются женские гаметы, по горизонтали — мужские. В клетки решетки вписываются генотипы зигот, образовавшихся при слиянии гамет.

Гипотеза чистоты гамет. Для объяснения полученных результатов Мендель предложил «гипотезу чистоты гамет», согласно которой гаметы «чисты», содержат только один наследственный фактор из пары. При слиянии гамет происходит соединение двух наследственных факторов в одном организме, но они не смешиваются и остаются в неизменном виде. Гомозиготы образуют один

тип гамет, гетерозиготы (гибриды) два: 50% гамет с доминантными наследственными факторами, 50% – с рецессивными. При их слиянии 1/4 потомства будет иметь генотип AA , 1/2 – генотип Aa , 1/4 – генотип aa . Во времена Менделя строение и развитие половых клеток не было изучено, поэтому его гипотеза чистоты гамет является примером гениального предвидения, которое позже нашло научное подтверждение. Явления доминирования и расщепления признаков, наблюдавшиеся Менделем, в настоящее время объясняются парностью хромосом, расхождением хромосом во время мейоза и объединением их во время оплодотворения. Обозначим ген, определяющий желтую окраску, буквой «А», а зеленую – «а». Поскольку Мендель работал с сортами – гомозиготными линиями, оба скрещиваемых организма несут два одинаковых аллеля гена окраски семян (соответственно, « AA » и « aa »). Во время мейоза число хромосом уменьшается в два раза и в каждую гамету попадает только одна хромосома из пары. Так как гомологичные хромосомы несут одинаковые аллели, все гаметы одного организма будут содержать хромосому с геном «А», а другого – с геном «а». При оплодотворении мужская и женская гаметы сливаются и их хромосомы объединяются в одной зиготе. Получившийся от скрещивания гибрид становится гетерозиготным, так как его клетки будут иметь генотип « Aa », один вариант генотипа даст один вариант фенотипа – желтый цвет горошин. У гибридного организма, имеющего генотип « Aa », во время мейоза хромосомы расходятся в разные клетки и образуется два типа гамет – половина гамет будет нести ген «А», другая половина – ген «а». Оплодотворение – процесс случайный и равновероятный, то есть любой спермий может оплодотворить любую яйцеклетку. Поскольку образовалось два типа спермиев и два типа яйцеклеток, возможно возникновение четырех вариантов зигот. Половина из них – гетерозиготы Aa , 1/4 – гомозиготы по доминантному признаку AA и 1/4 – гомозиготы по рецессивному признаку aa . Гомозиготы по доминанте и гетерозиготы дадут горошины желтого цвета (3/4), гомозиготы по рецессиву – горошины зеленого цвета (1/4).

Анализирующее скрещивание. Для доказательства своих предположений Г. Мендель использовал скрещивание, которое сейчас называют анализирующим. Анализирующее скрещивание – скрещивание организма, имеющего неизвестный генотип, с организмом, гомозиготным по рецессивному признаку. При скрещивании гомозиготного растения с желтыми семенами

Дано:		Решение:	
Ген	Признак	P	$AA \times aa$
A	- желт.	Гам.	Желт. Зелен.
a	- зелен.		(A) (a)
P	$AA \times aa$	F ₁	$Aa \times Aa$
	Желт. Зелен.	Гам.	Желт. Желт.
F ₁ - ?	F ₂ - ?		(A) (a) (A) (a)

♀	♂	A	a
F ₂	A	AA Желт.	Aa Желт.
	a	Aa Желт.	aa Зелен.

Рис. 194. Генетическая запись схемы скрещиваний

(*AA*) с растением с зелеными семенами (*aa*) потомство было единообразно, с желтыми семенами и генотипом *Aa*. При скрещивании гетерозиготного растения (*Aa*) с сортом с зелеными горошинами (*aa*) в потомстве половина горошин зеленого цвета (*aa*) и половина горошин — желтого цвета (*Aa*).

Промежуточный характер наследования признаков при неполном доминировании. Явление доминирования не абсолютно, для огромного числа признаков характерно неполное доминирование в F_1 . И Мендель у гороха по ряду признаков отмечал неполное доминирование, при котором в гибридном поколении выражение признака является промежуточным. Например, при скрещивании гомозиготных красноплодных и белоплодных сортов земляники все первое поколение гибридов получается розовоплодным. При скрещивании гибридов получаем расщепление в соотношении: 1/4 красноплодные (*AA*), 1/2 розовоплодные (*Aa*), 1/4 белоплодные (*aa*). Характерно то, что при неполном доминировании расщепление по генотипу соответствует расщеплению по фенотипу, так как гетерозиготы фенотипически отличаются от гомозигот.

Множественный аллелизм. Парные гены, находящиеся в одинаковых локусах (участках) гомологичных хромосом, отвечающие за развитие альтернативных признаков называют аллельными, а каждый ген пары — аллелью. Например, желтая и зеленая окраска семян гороха является фенотипическим проявлением действия двух аллелей одного гена. В результате мутаций может появиться и несколько аллелей одного гена, например у плодовой мушки дрозофилы известно более 12 аллелей гена, контролирующего окраску глаз. Мутантный аллель кодирует измененный генный продукт, что может проявиться фенотипически. В генотипе диплоидной особи может быть только два аллеля одного гена — два одинаковых у гомозиготы или два разных у гетерозиготы. В гаметах в результате мейоза остается одна хромосома из пары и, соответственно, один аллельный ген. А вот в популяции может быть несколько аллелей одного гена.

5.23. Третий закон Менделя

Дигибридное скрещивание. Организмы отличаются друг от друга по многим признакам. Поэтому, установив закономерности наследования одной пары признаков, Г. Мендель перешел к изучению наследования двух (и более) пар альтернативных признаков. Для дигибридного скрещивания Мендель брал гомозиготные растения гороха, отличающиеся по окраске и форме семян (желтые гладкие и зеленые морщинистые). Скрещивая растение с желтыми и гладкими семенами с растением с зелеными и морщинистыми семенами, Мендель получил единообразное гибридное поколение F_1 с желтыми и гладкими семенами. Следовательно, желтая окраска (*A*) и гладкая форма (*B*) семян — доминантные признаки, зеленая окраска (*a*) и морщинистая форма (*b*) — рецессивные признаки. От самоопыления 15 гибридов первого поколения было получено 556 семян, из них 315 желтых гладких, 101 желтое морщинистое, 108 зеленых гладких и 32 зеленых морщинистых (расщепление 9:3:3:1, рис. 195).

Анализируя полученное потомство, Мендель обратил внимание на то, что, наряду с сочетаниями признаков исходных сортов (желтые гладкие и зеленые морщинистые семена), при дигибридном скрещивании появляются и новые

сочетания признаков (желтые морщинистые и зеленые гладкие семена). Расщепление по каждому отдельно взятому признаку соответствует расщеплению при моногибридном скрещивании. Из 556 семян 423 были гладкими и 133 морщинистыми (соотношение 3:1), 416 семян имели желтую окраску, а 140 — зеленую (соотношение 3:1). Мендель пришел к выводу, что расщепление по одной паре признаков не связано с расщеплением по другой паре. Для семян гибридов характерны не только сочетания признаков родительских растений (желтые гладкие семена и зеленые морщинистые семена), но и возникновение новых комбинаций признаков (желтые морщинистые семена и зеленые гладкие семена).

Проведенное исследование позволило сформулировать закон независимого расщепления признаков (третий закон Менделя): при скрещивании двух гетерозиготных особей, отличающихся друг от друга по двум (и более) парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга в соотношении 3:1 и комбинируются во всех возможных сочетаниях.

При скрещивании дигетерозигот у гибридов имеет место расщепление на четыре фенотипа в отношении 9 жг : 3 жм : 3 зг : 1зм; причем на 12 желтых приходится 4 зеленых, на 12 гладких — 4 морщинистых, расщепление 3:1 по каждому признаку. Четыре фенотипа в F_2 скрывают девять разных генотипов в отношении 1:2:1:2:4:2:1:2:1. Желтые гладкие (A_B_) — четыре генотипа (AABB — 1/16, AABb — 2/16, AaBB — 2/16, AaBb — 4/16); желтые морщинистые (A_bb) — два генотипа (AAbb — 1/16, Aabb — 2/16); зеленые гладкие (aaB_) — два генотипа (aaBB — 1/16, aaBb — 2/16); зеленые морщинистые — один генотип (aabb — 1/16).

Количество образуемых фенотипов высчитывается по формуле 2^n , где n — число пар гетерозиготных аллелей генов. При моногибридном скрещивании гетерозиготы в потомстве дают два фенотипа (2^1) в соотношении 3+1. При дигибридном скрещивании родительские организмы отличаются по двум парам признаков и дигетерозиготы при скрещивании дают четыре фенотипа (2^2) в соотношении $(3+1)^2 = 9:3:3:1$. Легко посчитать, сколько фенотипов и в каком соотношении будет образовываться при скрещивании тройных гетерозигот: (2^3) — восемь фенотипов в соотношении $(3+1)^3$.

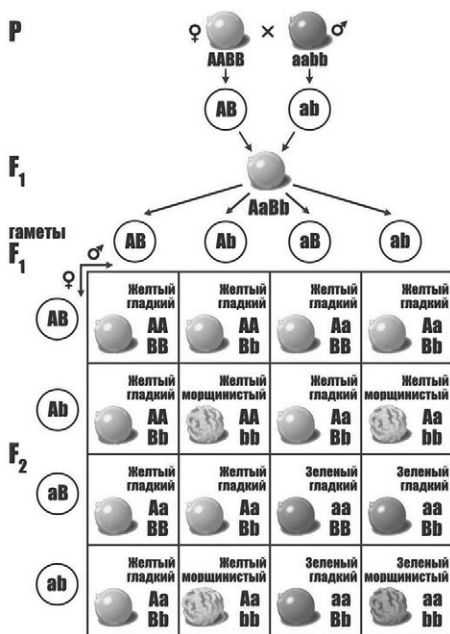


Рис. 195. Дигибридное скрещивание

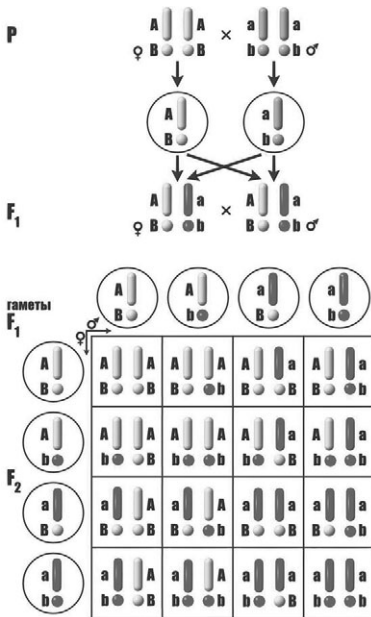


Рис. 196. Цитологические основы дигибридного скрещивания

образует 20 – 1 тип гамет; $AaBbCC$ образует 22 – 4 типа гамет; с генотипом $AaBbCcDdee$ – 24 = 16 типов гамет.

Вероятности появления того или иного генотипа можно легко посчитать. Какова вероятность того, что от скрещивания двойных гетерозигот $AaBb \times AaBb$ появятся особи с генотипом 1) $AABB$? 2) $AaBb$? 3) $AaBB$?

1) Проведем анализ дигибридного скрещивания $AaBb \times AaBb$ как двух моногибридных: $Aa \times Aa$ и $Bb \times Bb$. Вероятность образования зиготы с генотипом AA от первого скрещивания равна $1/4$. Вероятность образования зиготы с генотипом BB также равна $1/4$. Значит, вероятность образования генотипа $AABB$ равна $1/4 \times 1/4 = 1/16$.

2) Вероятность образования зиготы с генотипом Aa равна $2/4$ ($AA + 2Aa + aa$). Bb также $2/4$. Значит, вероятность образования генотипа $AaBb$ равна $2/4 \times 2/4 = 4/16$.

3) Вероятность образования зиготы с генотипом Aa равна $2/4$ ($AA + 2Aa + aa$). $BB - 1/4$. Значит, вероятность образования генотипа $AaBB$ равна $2/4 \times 1/4 = 2/16$.

Цитологические основы третьего закона Менделя. Пусть A – ген, обуславливающий развитие желтой окраски семян, a – зеленой окраски, ген B отвечает за гладкую форму семени, b – за морщинистую. Гены находятся в разных парах гомологичных хромосом, палочковидных и округлых (рис. 196).

Количество образуемых генотипов высчитывается по формуле 3^n , где n – число пар гетерозиготных аллелей генов. При моногибридном скрещивании гетерозиготы в потомстве дают три генотипа (3^1) в соотношении $1+2+1$. При дигибридном скрещивании родительские организмы отличаются по двум парам признаков и их гибриды при скрещивании дают девять генотипов (3^2) в соотношении $(1+2+1)^2$. Легко посчитать, сколько генотипов и в каком соотношении будет образовываться при скрещивании тройных гетерозигот: (3^3) – двадцать семь генотипов в соотношении $(1+2+1)^3$. Количество образуемых типов гамет высчитывается по формуле 2^n , где n – число пар гетерозиготных аллелей генов. При моногибридном скрещивании гетерозиготы Aa образуют 2^1 – два типа гамет 50% A , 50% a . При дигибридном скрещивании двойные гетерозиготы $AaBb$ образуют 22 – четыре типа гамет, а при тригибридном тройные гетерозиготы $AaBbCc$ будут образовывать 23 – восемь типов гамет. Особь с генотипом $AABBCC$

Во время мейоза в гамету попадает одна хромосома из пары и гомозиготы образуют один тип гамет с хромосомами, содержащими гены *A* и *B*, или гаметы с хромосомами, содержащими гены *a* и *b*. Гетерозиготы образуют четыре сорта гамет в одинаковом количестве (по 25 %): *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*. Во время оплодотворения каждый из четырех типов сперматозоидов может оплодотворить любую из четырех типов яйцеклеток. В результате оплодотворения возможно появление девяти генотипических классов, которые дадут четыре фенотипических класса.

5.24. Закон Моргана

Сцепленное наследование признаков. Законы Г. Менделя носят всеобщий характер, но они выполняются, если анализируемые гены находятся в разных парах гомологичных хромосом. Но генов гораздо больше, чем хромосом: у человека 23 пары хромосом, а генов — более 30 000. Значит, в одной хромосоме находится несколько тысяч генов, и эти гены, расположенные в одной хромосоме, должны передаваться потомкам все вместе, единым комплексом. То есть, помимо независимого распределения аллельных пар по гаметам, должна иметь место и зависимая, комплексная их передача. Гены, которые расположены в одной хромосоме, должны наследоваться совместно (сцепленно). В исследованиях У. Бэтсона и Р. Пеннета (1906) удлинённая форма пыльцевых зерен и пурпурные цветки душистого горошка явно предпочитали наследоваться совместно. Ученые скрещивали сорт душистого горошка с красными цветками и удлинённой формой пыльцы с сортом с белыми цветками и округлыми пыльцевыми зёрнами. Первое поколение было с красными цветками и продолговатыми пыльцевыми зёрнами, но при скрещивании гибридов между собой вместо ожидаемого расщепления по фенотипу в соотношении 9:3:3:1 в потомстве 3/4 растений были красноцветковыми с удлинённой пыльцой и 1/4 растений белоцветковых с округлой пыльцой. Стало ясно, что не для всех генов характерно независимое распределение в потомстве и свободное комбинирование.

Изучением наследования признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме, занимался выдающийся американский генетик Т. Морган (Нобелевская премия 1933 г). Если Мендель проводил свои опыты на горохе, то для Моргана основным объектом стала плодовая мушка дрозофила. Мушка каждые две недели при температуре 25°C даёт многочисленное потомство. Самец и самка внешне хорошо различимы — у самца брюшко меньше и темнее. Кроме того, они имеют всего 8 хромосом в диплоидном наборе и отличия по многочисленным признакам, могут размножаться в пробирках на дешевой питательной среде. Скрещивая мушку дрозофилу с серым телом и нормальными крыльями с мушкой, имеющей темную окраску тела и зачаточные крылья, в первом поколении Морган получал гибридов, имеющих серое тело и нормальные крылья (ген, определяющий серую окраску брюшка, доминирует над темной окраской, а ген, обуславливающий развитие нормальных крыльев, — над геном недоразвитых).

При проведении анализирующего скрещивания самки F_1 с самцом, имеющим рецессивные признаки, теоретически ожидалось получить потомство с комбинациями этих признаков в соотношении 1:1:1:1. Однако в потомстве явно

преобладали особи с признаками родительских форм (41,5% серые длиннокрылые и 41,5% черные с зачаточными крыльями) и лишь незначительная часть мушек имела перекombинированные признаки (8,5% черные длиннокрылые и 8,5% серые с зачаточными крыльями). Анализируя полученные результаты, Морган пришел к выводу, что гены, обуславливающие развитие серой окраски тела и длинных крыльев, локализованы в одной хромосоме (рис. 197), а гены, обуславливающие развитие черной окраски тела и зачаточных крыльев, — в другой. Явление совместного наследования признаков Морган назвал сцеплением. Материальной основой сцепления генов является хромосома. Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно и образуют одну группу сцепления. Поскольку гомологичные хромосомы имеют одинаковый набор генов, количество групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом (например, у человека 23 пары гомологичных хромосом, соответственно 23 группы сцепления).

Сцепленное наследование генов, локализованных в одной хромосоме, называют законом Моргана: «Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются преимущественно вместе и входят в одну группу сцепления». Вернемся к нашему примеру скрещивания мушек дрозофил. Если гены окраски тела и формы крыльев локализованы в одной хромосоме, то при данном скрещивании должны были получиться две группы особей, повторяющие признаки роди-

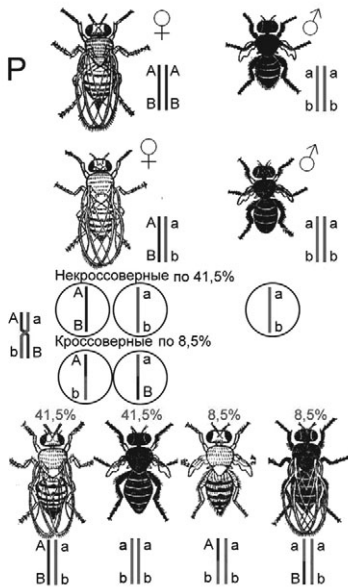


Рис. 197. Явление сцепленного наследования признаков у дрозофилы

тельских форм, так как материнский организм должен образовывать гаметы только двух типов — АВ и ав, а отцовский — один тип — ав. Следовательно, в потомстве должны образовываться две группы особей, имеющих генотип АВ//АВ и ав//ав. Однако в потомстве появляются особи (пусть и в незначительном количестве) с перекombинированными признаками, то есть имеющие генотип Ав//ав и аВ//ав. Каковы причины появления таких особей? Для объяснения этого факта необходимо вспомнить механизм образования половых клеток — мейоз. В профазе первого мейотического деления гомологичные хромосомы конъюгируют, и в этот момент между ними может произойти обмен участками. В результате кроссинговера в некоторых клетках происходит обмен участками хромосом между генами А и В, появляются гаметы Ав и аВ, и, как следствие, в потомстве образуются четыре группы фенотипов, как при свободном комбинировании генов. Но поскольку кроссинговер происходит не во всех гаме-

тах, числовое соотношение фенотипов не соответствует соотношению 1:1:1:1. В зависимости от особенностей образования гамет различают некрсоверные гаметы — гаметы с хромосомами, образованными без кроссинговера (AB и ab), и кроссоверные гаметы — гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер (Ab и aB). Соответственно этому различают: рекомбинантные (кроссоверные) особи — особи, возникшие с участием кроссоверных гамет; нерекомбинантные (некрсоверные) особи — особи, возникшие без участия кроссоверных гамет.

Гены в хромосомах имеют разную силу сцепления. Сцепление генов может быть полным, если между генами, относящимися к одной группе сцепления, рекомбинация невозможна (у самцов дрозофилы полное сцепление генов, хотя у подавляющего большинства других видов кроссинговер протекает сходно как у самцов, так и у самок), и неполным, если между генами, относящимися к одной группе сцепления, возможна рекомбинация. Вероятность возникновения перекреста между генами зависит от их расположения в хромосоме: чем дальше друг от друга расположены гены, тем выше вероятность перекреста между ними. За единицу расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, принят 1% кроссинговера. Его величина зависит от силы сцепления между генами и соответствует проценту рекомбинантных особей от общего числа потомков, полученных при скрещивании. Например, в рассмотренном выше анализирующем скрещивании получено 17% особей с перекомбинированными признаками. Следовательно, расстояние между генами серой окраски тела и длинных крыльев (а также черной окраски тела и зачаточных крыльев) равно 17%. В честь Т. Моргана единица расстояния между генами названа морганидой. Сила сцепления между генами окраски тела и формы крыльев вычисляется по формуле: $100\% - 17\% \text{ кроссоверных гамет} = 83\%$.

Если доминантные аллели генов расположены в одной хромосоме, а рецессивные — в гомологичной, то аллели расположены в цис-фазе — AB//ab. Если в каждой хромосоме расположены и доминантный и рецессивный аллели — Ab//aB, то аллели расположены в транс-фазе.

Результатом исследований Т. Моргана стало создание им хромосомной теории наследственности:

1. Гены располагаются в хромосомах; различные хромосомы содержат неодинаковое число генов, причем набор генов каждой из негомологичных хромосом уникален.

2. Каждый ген имеет определенное место (локус) в хромосоме; в идентичных локусах гомологичных хромосом находятся аллельные гены.

3. Гены расположены в хромосомах в определенной линейной последовательности.

4. Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно, образуя группу сцепления; число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом и постоянно для каждого вида организмов.

5. Сцепление генов может нарушаться в процессе кроссинговера; это приводит к образованию рекомбинантных хромосом.

6. Частота кроссинговера является функцией расстояния между генами: чем больше расстояние, тем больше величина кроссинговера (прямая зависимость).

7. Каждый вид имеет характерный только для него набор хромосом — кариотип.

Явление кроссинговера помогло ученым установить расположение каждого гена в хромосоме, создать генетические карты хромосом. Чем дальше друг от друга расположены на хромосоме два гена, тем чаще они будут расходиться в разные хромосомы в процессе кроссинговера. Таким образом, вероятность расхождения двух генов по разным хромосомам в процессе кроссинговера зависит от расстояния между ними в хромосоме. Следовательно, подсчитав частоту кроссинговера между какими-либо двумя генами одной хромосомы, отвечающими за различные признаки, можно точно определить расстояние между этими генами, а значит, и начать построение генетической карты, которая представляет собой схему взаимного расположения генов, составляющих одну хромосому.

5.25. Генетика пола

Определение пола. Как известно, большинство животных и двудомных растений являются раздельнополыми организмами, причем внутри вида количество особей мужского пола приблизительно равно количеству особей женского пола.

Пол можно рассматривать как один из признаков организма. Наследование признаков организма, как правило, определяется генами. Механизм же определения пола имеет иной характер — хромосомный (рис. 198). Хромосомы, одинаковые у обоих полов, называются аутосомами. Хромосомы, по которым отличаются хромосомные наборы мужского и женского организмов, называются половыми. Пол чаще всего определяется в момент оплодотворения. У человека женский пол является гомогаметным, то есть все яйцеклетки несут X-хромосому. Мужской организм — гетерогаметен, то есть образует два типа гамет — 50% гамет несет X-хромосому и 50% — Y-хромосому.

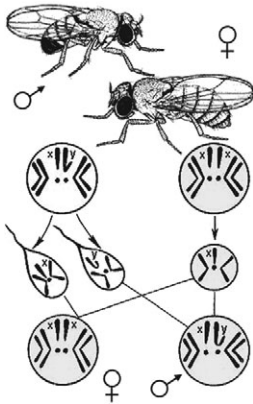


Рис. 198. Определение пола у дрозофилы

Если образуется зигота, несущая две X-хромосомы, то из нее будет формироваться женский организм, если X-хромосому и Y-хромосому — мужской. Соотношение полов, близкое к расщеплению 1:1, соответствует расщеплению при анализирующем скрещивании. Поскольку женский организм имеет две одинаковые половые хромосомы и все яйцеклетки содержат X-хромосому, его называют гомогаметным, мужской, образующий два типа гамет (половина сперматозоидов несет X-хромосому, половина Y-хромосому), — гетерогаметным. Из приведенной схемы видно, как происходит формирование в равных количествах двух групп особей, отличающихся набором половых хромосом.

Существует несколько основных типов хромосомного определения пола (рис. 199):

1. Мужская гетерогаметность по типу XY; 50% гамет несут X-, 50% — Y-хромосому.

2. Мужская гетерогаметность по типу XO; 50% гамет несут X-, 50% — не имеют половой хромосомы.

3. Женская гетерогаметность по типу XY; 50% гамет несут X-, 50% — Y-хромосому.

4. Женская гетерогаметность по типу XO; 50% гамет несут X-, 50% — не имеют половой хромосомы.

5. У пчел и муравьев половых хромосом нет, и самки имеют в клетках тела диплоидный набор хромосом, а самцы, развивающиеся партеногенетически (из неоплодотворенных яйцеклеток), — гаплоидный набор хромосом.

6. У крокодилов половые хромосомы не обнаружены. Пол зародыша, развивающегося в яйце, зависит от температуры окружающей среды: при высоких температурах развивается больше самок, а в том случае, если прохладно, — больше самцов.

Наследование признаков, сцепленных с полом. Генетические исследования установили, что половые хромосомы отвечают не только за определение пола организма — они, как и аутосомы, содержат гены, контролирующие развитие определенных признаков. Наследование признаков, гены которых локализованы в X- или Y-хромосомах, называют наследованием, сцепленным с полом. Изучением наследования генов, локализованных в половых хромосомах, занимался Т. Морган. У дрозофилы красный цвет глаз доминирует над белым. Проводя реципрокное скрещивание, Т. Морган получил весьма интересные результаты. При скрещивании красноглазых самок с белоглазыми самцами в первом поколении все потомство оказывалось красноглазым. Если скрестить между собой гибридов F_1 , то во втором поколении все самки оказываются красноглазыми, а у самцов происходит расщепление — 50% белоглазых и 50% красноглазых. Если же скрестить между собой белоглазых самок и красноглазых самцов, то в первом поколении все самки оказываются красноглазыми, а самцы белоглазыми. В F_2 половина самок и самцов — красноглазые, половина — белоглазые. Объяснить полученные результаты наблюдаемого расщепления по окраске глаз Т. Морган смог, только предположив, что ген, отвечающий за окраску глаз, локализован в X-хромосоме, а Y-хромосома таких генов не содержит. Таким образом, благодаря проведенным скрещиваниям, был



Рис. 199. Основные типы хромосомного определения пола

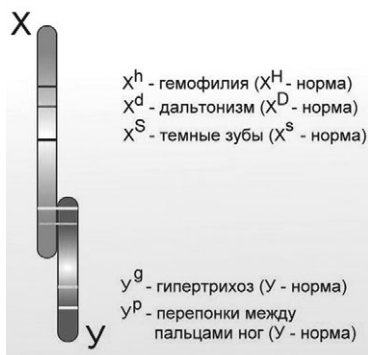


Рис. 200. Гены, сцепленные с половыми хромосомами

ли название гемизиготных. X-хромосома человека содержит ряд генов, рецессивные аллели которых определяют развитие тяжелых аномалий (гемофилия, дальтонизм). Эти аномалии чаще встречаются у мужчин (так как они содержат одну X-хромосому), хотя носителем этих аномалий чаще бывает женщина.

У большинства организмов генетически активна только X-хромосома, в то время как Y-хромосома практически инертна, так как не содержит генов, определяющих признаков организма. У человека лишь некоторые гены, не являющиеся жизненно важными, локализованы в Y-хромосоме (например, гипертрихоз — повышенная волосатость ушной раковины). Гены, локализованные в Y-хромосоме, наследуются особым образом — только от отца к сыну. Полное сцепление с полом наблюдается лишь в том случае, если Y-хромосома генетически инертна. Если же в Y-хромосоме имеются гены, аллельные генам X-хромосомы, характер наследования признаков иной. Например, если мать имеет рецессивные гены, а отец доминантные, то все потомки первого поколения будут гетерозиготны с доминантным проявлением признака. В следующем поколении получится обычное расщепление 3:1, причем с рецессивными признаками будут только девочки. Такой тип наследования называют частично сцепленным с полом. Так наследуются некоторые признаки человека (общая цветовая слепота, кожный рак).

5.26. Взаимодействие генов

Изучая закономерности наследования, Г. Мендель исходил из предположения, что один ген отвечает за развитие только одного признака. Например, ген, отвечающий за развитие окраски семян гороха, не влияет на форму семян. Причем эти гены располагаются в разных хромосомах, и их наследование независимо друг от друга. Поэтому может сложиться впечатление, что генотип представляет собой простую совокупность генов организма. Однако сам Мендель в ряде опытов столкнулся с явлениями наследования, которые не могли быть объяснены с помощью открытых им закономерностей. Так, при изучении наследования окраски семенной кожуры Мендель обнаружил, что ген, вызывающий

сделан очень важный вывод: ген цвета глаз сцеплен с полом, то есть находится в X-хромосоме.

У человека мужчина получает X-хромосому от матери. Половые хромосомы человека имеют небольшие гомологичные участки, несущие одинаковые гены (например, ген общей цветовой слепоты), это участки конъюгации (рис. 200). Но большинство генов, сцепленных с X-хромосомой, отсутствуют в Y-хромосоме, поэтому эти гены (даже рецессивные) будут проявляться фенотипически, так как они представлены в генотипе в единственном числе. Такие гены получи-

образование бурой семенной кожуры, способствует также развитию пигмента и в других частях растения. Растения с бурой семенной кожурой имели цветки фиолетовой окраски, а растения с белой семенной кожурой — белые цветки. В других опытах, проводя скрещивание белой и пурпурной фасоли, он получил во втором поколении целый ряд оттенков — от пурпурного до белого. Мендель пришел к заключению, что наследование пурпурного цвета зависит не от одного, а от нескольких генов, каждый из которых дает промежуточную окраску. Можно говорить о том, что Мендель не только установил законы независимого наследования пар аллелей, но и заложил основы учения о взаимодействии генов. После переоткрытия законов наследования признаков многочисленные опыты подтвердили правильность установленных Менделем закономерностей. Вместе с тем постепенно накапливались и факты, показывающие, что полученные Менделем числовые соотношения при расщеплении гибридного поколения не всегда соблюдались. Это указывало на то, что взаимоотношения между генами и признаками носят более сложный характер. Выяснилось, что один и тот же ген может оказывать влияние на развитие нескольких признаков; один и тот же признак может развиваться под влиянием многих генов. Как правило, взаимодействие генов имеет биохимическую природу, то есть оно основано на взаимодействии белков, синтезируемых под действием определенных генов. Взаимодействовать друг с другом могут как аллельные, так и неаллельные гены.

Взаимодействие аллельных генов. Различают несколько типов взаимодействия аллельных генов: полное доминирование, при котором рецессивный признак не проявляется, неполное доминирование, при котором у гибридов наблюдается промежуточный характер наследования, кодоминирование, в этом случае у гибридов фенотипически проявляются оба признака. Например, кодоминирование проявляется у людей с 4 группой крови. Первая группа крови у людей с аллелями i^0i^0 , вторая — с аллелями I^AI^A или I^Ai^0 ; третья — I^BI^B или I^Bi^0 ; четвертая группа имеет аллели I^AI^B . Сверхдоминирование — лучшая приспособленность гетерозигот от моногибридного скрещивания (например Aa) по сравнению с обоими типами гомозигот (AA и aa). Сверхдоминирование можно определить также как гетерозис, возникающий при моногибридном скрещивании. Наиболее известный пример взаимоотношения между нормальным (S) и мутантным (s) аллелями гена, контролирующего структуру гемоглобина у человека. Люди, гомозиготные по мутантной аллели (ss), страдают тяжелым заболеванием крови — серповидно-клеточной анемией, от которого они гибнут обычно в детском возрасте (эритроциты больного имеют серповидную форму и содержат гемоглобин, структура которого незначительно изменена в результате мутации). Однако в тропической Африке и других районах, где распространена малярия, в популяциях человека постоянно присутствуют все три генотипа SS , Ss и ss (20–40% населения гетерозиготы Ss). Оказалось, что сохранение в популяции человека летальной аллели (s) обусловлено тем, что гетерозиготы (Ss) более устойчивы к малярии, чем гомозиготы по нормальному гену (SS).

Взаимодействие неаллельных генов. Известно много примеров, когда одни гены влияют на характер проявления определенного неаллельного гена или на саму возможность проявления этого гена.

Комплементарное взаимодействие. Комплементарное (дополнительное) действие генов — это вид взаимодействия неаллельных генов, доминантные аллели которых при совместном сочетании в генотипе обуславливают новое фенотипическое проявление признаков. При этом расщепление гибридов в F_2 по фенотипу может происходить в соотношениях 9:6:1, 9:3:4, 9:7, 9:3:3:1.

Примером комплементарности является наследование дисковидной формы плодов тыквы (рис. 201). Наличие в генотипе доминантных генов A или B обуславливает округлую форму плодов, а рецессивных — удлиненную. При наличии в генотипе одновременно доминантных генов A и B форма плода будет дисковидной. При скрещивании чистых линий с сортами, имеющими округлую форму плодов, в первом гибридном поколении F_1 все плоды будут иметь дисковидную форму, а в поколении F_2 произойдет расщепление по фенотипу: из каждых 16 растений 9 будут иметь дисковидные плоды, 6 — округлые и 1 — удлиненные, расщепление 9:6:1. Классическим примером комплементарного взаимодействия генов является наследование формы гребня у кур. При скрещивании кур, имеющих розовидный и гороховидный гребень, все первое поколение имеет ореховидный гребень. При скрещивании гибридов первого поколения у потомков наблюдается расщепление по форме гребня: 9 ореховидных: 3 розовидных: 3 гороховидных: 1 листовидный. Генетический анализ показал, что куры с розовидным гребнем имеют генотип A_bb , с гороховидным — $aaB_$, с ореховидным — $A_B_$ и с листовидным — $aabb$, то есть развитие розовидного гребня происходит в том случае, если в генотипе имеется только один доминантный ген — A , гороховидного — наличие только гена B , сочетание генов AB обуславливает появление ореховидного гребня, а сочетание рецессивных аллелей этих генов — листовидного. Расщепление 9:3:3:1.

У душистого горошка ген C обуславливает синтез бесцветного предшественника пигмента — пропигмента, если аллель c — пропигмент не образуется. Ген P определяет синтез фермента, под действием которого пропигмент превращается в пурпурный пигмент. Если аллель p — фермент не синтезируется. При скрещивании двух сортов с белыми цветами ($CCpp$ и $ccPP$) все F_1 ($CcPp$) имеют пурпурные цветы. При скрещивании гибридов в F_2 расщепление 9:7, пурпурные цветы будут у растений с генотипом $C_P_$.

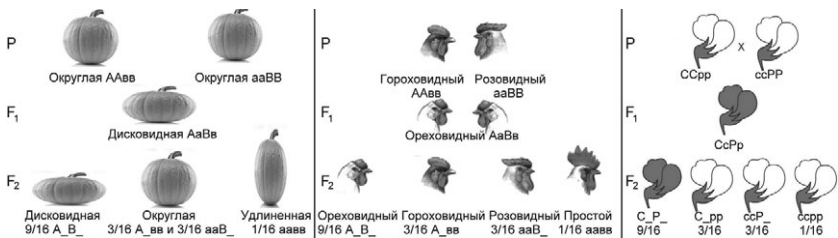


Рис. 201. Комплементарность на примере наследования формы тыквы, гребня у кур, окраски у душистого горошка

Эпистаз. Эпистатичным называют такое взаимодействие генов, при котором аллель одного гена подавляет действие аллелей других генов. Эпистатичное взаимодействие противоположно комплементарному.

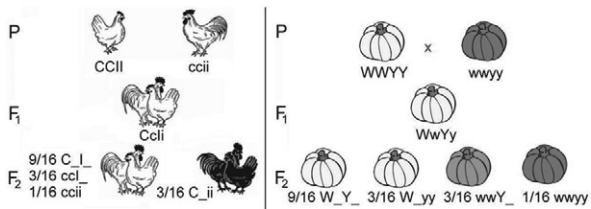


Рис. 202. Эпистаз на примере наследования окраски кур и окраски плодов тыквы

Некоторые породы кур имеют белое оперение, другие же — окрашенное. Белое оперение определяется несколькими различными генами, например, у белых леггорнов — генами *CCII*, а у белых плимутроков — *ccii* (рис. 202). Доминантная аллель гена *C* определяет синтез предшественника пигмента (хромогена, обеспечивающего окраску пера), а его рецессивная аллель *c* — отсутствие хромогена. Ген *I* является подавителем действия гена *C*, а аллель *i* не подавляет его действия. При скрещивании, например, леггорнов (*CCII*) с плимутроками (*ccii*) все потомство F_1 имеет белую окраску, которая определяется наличием в их генотипе гена-подавителя (*Ccli*). Если же гибридов F_1 скрестить между собой, то во втором поколении происходит расщепление по окраске в отношении 13/16 белых, 3/16 окрашенных. Окрашенным оказывается та часть потомства, в генотипе которой имеется ген окраски и отсутствует его подавитель (*C_{ii}*). Другой пример. Ген *W* обуславливает белый цвет плодов тыквы, причем при его наличии ген *Y* не проявляется. При генотипе *wwYY* или *wwYy* плоды имеют желтый цвет. Наконец, если оба гена рецессивны, то плоды зеленые.

Во втором поколении 9/16 будут иметь генотип *W_Y* и белую окраску, 3/16 с генотипом *W_{yy}* — белую окраску плодов, 3/16 с генотипом *wwY_Y* — желтые плоды и 1/16 с генотипом *wwyy* — зеленые плоды. Расщепление в F_2 по фенотипу 12:3:1

Полимерия. Скрещивая белую и пурпурную фасоли, Мендель столкнулся с явлением полимерии. Полимерией называют однозначное влияние двух, трех и более неаллельных генов на развитие одного и того же признака. Такие гены называют полимерными, или множественными, и обозначают одной буквой с соответствующим индексом, например A_1, A_2, a_1, a_2 . Полимерные гены контролируют большинство количественных признаков организмов: высоту растения, массу семян, масличность семян, содержание сахара в корнеплодах сахарной свеклы, удойность коров, яйценоскость, вес тела и т. д. Явление полимерии было открыто в 1908 г. при изучении окраски зерновки у пшеницы Нельсоном-Эле (рис. 203). Он предположил, что наследование окраски у зерновки пшеницы обусловлено двумя или тремя парами полимерных генов. При скрещивании краснойзерной и белойзерной пшеницы в F_1 наблюдалось промежуточное наследование признака: все гибриды первого поколения имели светло-красное зерно.

В F_2 происходило расщепление в отношении 63 краснойзерных на 1 бело-

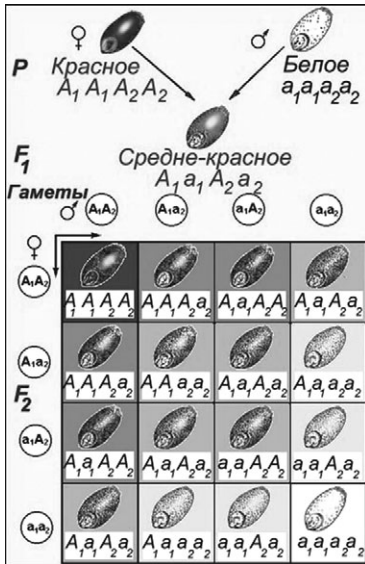


Рис. 203. Наследование окраски зерновки у пшеницы

цвета, то есть развитие этих признаков определяется действием одного наследственного фактора (гена). У человека встречается рецессивная наследственная болезнь — серповидно-клеточная анемия. Первичным дефектом этой болезни является замена одной из аминокислот в молекуле гемоглобина, что приводит к изменению формы эритроцитов. Одновременно с этим возникают глубокие нарушения в сердечно-сосудистой, нервной, пищеварительной, выделительной системах. Это приводит к тому, что гомозиготный по этому заболеванию погибает в детстве. Патология одного определенного гена вызывает у человека развитие синдрома Марфана. У таких людей очень длинные и тонкие («паучьи») пальцы, вывих хрусталика глаза, пороки клапанов сердца, страдают сосуды. Заболевание называется арахнодактилия. Больные необычайно худы, высоки, с длинными руками и ногами. У них повышенное содержание адреналина в крови, необычайная работоспособность. Такими были Авраам Линкольн, Ганс Христиан Андерсен, Николо Паганини, Корней Иванович Чуковский. Плейотропия широко распространена. Изучение действия генов показало, что плейотропным эффектом, очевидно, обладают многие, если не все, гены. Таким образом, выражение «ген определяет развитие признака» в значительной степени условно, так как действие гена зависит от других генов — от генотипической среды. На проявление действия генов влияют и условия окружающей внешней среды. Следовательно, генотип является системой взаимодействующих генов.

зерное. Причем красnozерные зерновки имели разную интенсивность окраски — от темно-красной до светло-красной. Исходя из наблюдений, Нельсон-Эле определил, что признак окраски зерновок обуславливает три пары полимерных генов. У человека по типу полимерии наследуется, например, окраска кожи.

Плейотропия. Плейотропией называют множественное действие генов. Плейотропное действие генов имеет биохимическую природу: один белок-фермент, образующийся под контролем одного гена, определяет не только развитие данного признака, но и воздействует на вторичные реакции биосинтеза различных других признаков и свойств, вызывая их изменение. Плейотропное действие генов впервые было открыто Г. Менделем, который обнаружил, что у растений с пурпурными цветками всегда имелись красные пятна в пазухах листьев, а семенная кожура была серого или бурого

5.27. Генетика человека

Методы изучения генетики человека. Каждый крупный этап развития генетики был связан с использованием определенных объектов для генетических исследований. Теория гена и основные закономерности наследования признаков были установлены на опытах с горохом, для обоснования хромосомной теории наследственности использовалась мушка дрозофила, для становления молекулярной генетики — вирусы и бактерии. В настоящее время главным объектом генетических исследований становится человек.

Для генетических исследований человек является очень неудобным объектом, так как у человека большое количество хромосом, поздно наступает половая зрелость, малое число потомков в каждой семье, невозможно экспериментальное скрещивание, уравнивание условий жизни для потомства. Однако несмотря на эти трудности генетика человека достаточно хорошо изучена. Это оказалось возможным благодаря использованию разнообразных методов исследования.

Генеалогический метод. Использование этого метода возможно лишь в том случае, когда известны прямые родственники — предки обладателя наследственного признака (пробанда) по материнской и отцовской линиям в ряду поколений или потомки (пробанда) также в нескольких поколениях. При составлении родословных в генетике используется определенная система обозначений (рис. 204). После составления родословной проводится ее анализ с целью установления характера наследования изучаемого признака.

Благодаря генеалогическому методу было установлено, что у человека наблюдаются все типы наследования признаков, известные для других организмов, и определены типы наследования некоторых конкретных признаков. Так, по аутосомно-доминантному типу наследуются полидактилия (увеличенное количество пальцев), возможность свертывать язык в трубочку, брахидактилия (короткопалость, обусловленная отсутствием фаланг на пальцах), веснушки, раннее облысение, сросшиеся пальцы, заячья губа, волчья пасть, катаракта глаз, хрупкость костей и многие

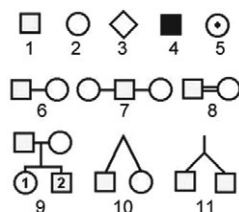


Рис. 204. Условные обозначения, принятые при составлении родословных:

1 — мужчина; 2 — женщина; 3 — пол не выяснен; 4 — обладатель изучаемого признака; 5 — гетерозиготный носитель изучаемого рецессивного гена; 6 — брак; 7 — брак мужчины с двумя женщинами; 8 — родственный брак; 9 — родители, дети и порядок их рождения; 10 — разнояйцевые близнецы; 11 — однояйцевые близнецы.

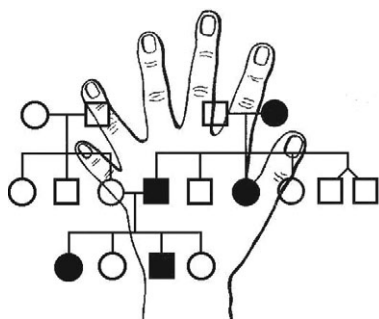


Рис. 205. Родословная по полидактилии (аутосомно-доминантное наследование)

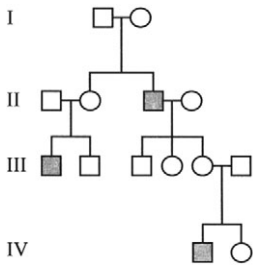


Рис. 206.
X-сцепленный
рецессивный тип на-
следования

другие. Альбинизм, рыжие волосы, подверженность полиомиелиту, сахарный диабет, врожденная глухота и другие признаки наследуются как аутосомно-рецессивные.

Характерные признаки аутосомно-доминантного типа наследования: признак проявляется в следующих поколениях при условии полной пенетрантности (т.е. каждый генотип проявляется фенотипически), у обоих полов этот признак проявляется с одинаковой частотой (рис. 205). Если признак проявляется не во всех поколениях и если признак отсутствует у родителей и есть в потомстве — это аутосомно-рецессивный признак.

Целый ряд признаков наследуется сцепленно с полом: X-сцепленный рецессивный тип наследования у гемофилии, дальтонизма; Y-сцепленное — гипертрихоз (повышенное оволосение ушной раковины), перепонки между пальцами. Имеется ряд генов, локализованных в гомологичных участках X- и Y-хромосомы, например общая цветовая слепота. Признаки X-сцепленного рецессивного типа наследования: у здоровых родителей могут рождаться больные дети; нет передачи признака от отца к сыну; больных мужского пола гораздо больше, чем женского (рис. 206). Установлением типа наследования признаков значение метода не ограничивается. Использование генеалогического метода показало, что при родственном браке, по сравнению с неродственным, значительно возрастает вероятность появления уродств, мертворождений, ранней смертности в потомстве. В родственных браках рецессивные гены чаще переходят в гомозиготное состояние, в результате развиваются те или иные аномалии.

Близнецовый метод. Близнецами называют одновременно родившихся детей. Они бывают монозиготными (однойяйцевыми) и дизиготными (разнойяйцевыми). Монозиготные близнецы развиваются из одной зиготы, которая на стадии дробления разделилась на две (или более) части. Поэтому такие близнецы генетически идентичны и всегда одного пола. Монозиготные близнецы характеризуются большой степенью сходства (конкордантностью) по многим признакам. Дизиготные близнецы развиваются из одновременно овулировавших и оплодотворенных разными сперматозоидами яйцеклеток. Поэтому они наследственно различны и могут быть как одного, так и разного пола. В отличие от монозиготных дизиготные близнецы часто характеризуются дискордантностью — несходством по многим признакам. Данные о конкордантности близнецов по некоторым признакам приведены в таблице.

Как видно из таблицы, степень конкордантности монозиготных близнецов по всем приведенным признакам значительно выше, чем у дизиготных, однако она не является абсолютной. Как правило, дискордантность однойяйцевых близнецов возникает в результате нарушений внутриутробного развития одного из них или под влиянием внешней среды, если она была разной. Благодаря близнецовому методу была выяснена наследственная предрасположенность

Конкордантность некоторых признаков человека

Признаки	Конкордантность, %	
	Монозиготные близнецы	Дизиготные близнецы
Нормальные		
Группа крови (ABO)	100	46
Цвет глаз	99,5	28
Цвет волос	97	23
Патологические		
Косолапость	32	3
«Заячья губа»	33	5
Бронхиальная астма	19	4,8
Корь	98	94
Туберкулез	37	15
Эпилепсия	67	3
Шизофрения	70	13

человека к ряду заболеваний: шизофрении, умственной отсталости, эпилепсии, сахарного диабета и других. Наблюдения за однойцевыми близнецами дают материал для выяснения роли наследственности и среды в развитии признаков. Причем под внешней средой понимают не только физические факторы среды, но и социальные условия.

Цитогенетический метод основан на изучении хромосом человека в норме и при патологии. В норме кариотип человека включает 46 хромосом — 22 пары аутосом и 2 половые хромосомы. Использование данного метода позволило выявить группу болезней, связанных либо с изменением числа хромосом, либо с изменениями их структуры. Такие болезни получили название хромосомных. К их числу относятся: синдром Клайнфельтера, синдром Шерешевского-Тернера, трисомия X, синдром Дауна, синдром Патау, синдром Эдвардса и другие. Больные с синдромом Клайнфельтера (47, XXУ) всегда мужчины. Они характеризуются недоразвитием половых желез, дегенерацией семенных канальцев, часто умственной отсталостью, высоким ростом (за счет непропорционально длинных ног).

Синдром Шерешевского-Тернера (45, X0) наблюдается у женщин. Он проявляется в замедлении полового созревания, недоразвитии половых желез, аменорее (отсутствии менструаций), бесплодии. Женщины с синдромом Шерешевского-Тернера имеют малый рост, тело диспропорционально — более развита верхняя часть тела, плечи широкие, таз узкий, нижние конечности укорочены, шея короткая со складками, «монголоидный» разрез глаз и ряд других признаков.

Синдром Дауна — одна из самых часто встречающихся хромосомных болезней. Она развивается в результате трисомии по 21 хромосоме (47, 21, 21, 21). Болезнь легко диагностируется, так как имеет ряд характерных признаков: укороченные конечности, маленький череп, плоское, широкое переносье, узкие глазные щели с косым разрезом, наличие складки верхнего века, психическая отсталость. Часто наблюдаются и нарушения строения внутренних органов. Продолжительность жизни взрослых с синдромом Дауна увеличилась — на сегодняшний день нормальная продолжительность жизни более 50 лет. Многие люди с данным синдромом вступают в браки. Большинство мужчин с синдромом Дауна бесплодны. По крайней мере 50 % женщин с синдромом Дауна могут иметь детей. 35–50 % детей, рожденных от матерей с синдромом Дауна, рождаются с синдромом Дауна или другими отклонениями.

Хромосомные болезни возникают и в результате изменения самих хромосом. Так, делеция 5-й хромосомы приводит к развитию синдрома «крик кошки». У детей с этим синдромом нарушается строение гортани, и они в раннем детстве имеют своеобразный «мяукающий» тембр голоса. Кроме того, наблюдается отсталость психомоторного развития и слабоумие. Делеция 21 хромосомы приводит к возникновению одной из форм белокровия. Чаще всего хромосомные болезни являются результатом мутаций, произошедших в половых клетках одного из родителей.

Биохимический метод позволяет обнаружить нарушения в обмене веществ, вызванные изменением генов и, как следствие, изменением активности различных ферментов. Наследственные болезни обмена веществ подразделяются на болезни углеводного обмена (сахарный диабет), обмена аминокислот, липидов, минералов и др. Фенилкетонурия относится к болезням аминокислотного обмена, блокируется превращение незаменимой аминокислоты фенилаланин в тирозин, при этом фенилаланин превращается в фенилпировиноградную кислоту, которая выводится с мочой. Недостаток тирозина обуславливает недостаточное образование меланина. У таких детей голубые глаза, кожа и волосы слабо пигментированы. Заболевание приводит к быстрому развитию слабоумия у детей. Ранняя диагностика и диета позволяют приостановить развитие заболевания. Моча дает положительную реакцию с реактивом Феллинга (5%-ное хлорное железо). Болезнь Тея-Сакса вызывается накоплением липидов в нервных клетках, в результате умственная отсталость, слепота, мышечная слабость.

Генетика человека — одна из наиболее интенсивно развивающихся отраслей науки. Она является теоретической основой медицины, раскрывает биологические основы наследственных заболеваний. Знание генетической природы заболеваний позволяет вовремя поставить точный диагноз и осуществить нужное лечение.

5.28. Генетика популяций

Генетика популяций. Популяция — это совокупность особей одного вида, длительное время обитающих на определенной территории, свободно скрещивающихся друг с другом, имеющих общее происхождение, определенную генетическую структуру и в той или иной степени изолированных от других таких совокупностей особей данного вида. Популяция не только единица вида, форма его существования, но и единица эволюции. В основе микроэволюционных процессов, завершающихся видообразованием, лежат генетические преобразования в популяциях. Изучением генетической структуры и динамики популяций занимается особый раздел генетики — популяционная генетика. С генетической точки зрения популяция является открытой системой, а вид — закрытой. В общей форме процесс видообразования сводится к преобразованию генетически открытой системы в генетически закрытую. Каждая популяция имеет определенный генофонд и генетическую структуру. Генофондом популяции называют совокупность генотипов всех особей популяции. Под генетической структурой популяции понимают соотношение в ней различных генотипов и аллелей.

Необходимыми предпосылками эволюционного процесса являются возникновение элементарных изменений аппарата наследственности — мутаций, их распространение и закрепление в генофондах популяций организмов. Мутационный процесс — постоянный источник наследственной изменчивости. Благодаря комбинативной изменчивости мутации распространяются в популяции. Направленные изменения генофондов популяций под воздействием различных факторов представляют собой элементарные эволюционные явления. Природные популяции насыщены самыми разнообразными мутациями. На это обратил внимание русский ученый Сергей Сергеевич Четвериков, который установил, что значительная часть мутаций скрыта от глаз, так как подавляющее большинство возникающих мутаций рецессивны и не проявляются внешне. С. С. Четвериков показал, что за редким исключением большинство вновь возникших мутаций оказываются вредными и в гомозиготном состоянии, как правило, снижают жизнеспособность особей. Однако мутации, вредные в одних условиях, могут повысить жизнеспособность в других условиях. Так, мутация, вызывающая недоразвитие или полное отсутствие крыльев у насекомых, безусловно, вредна в обычных условиях. Но на океанических островах и горных перевалах, где дуют сильные ветры, такие насекомые имеют преимущества перед особями с нормально развитыми крыльями. В популяциях имеются большие запасы таких аллелей, которые не приносят ей какой-либо пользы в данном месте или в данное время; они сохраняются в популяции в гетерозиготном состоянии, пока в результате изменения условий среды вдруг не окажутся полезными. Как только это случается, их частота под действием отбора начинает возрастать, и в конечном счете они становятся основным генетическим материалом. Именно в этом кроется способность популяции адаптироваться, т. е. приспосабливаться к новым факторам — изменениям климата, появлению нового хищника или конкурента и даже к загрязнению среды человеком.

Таким образом, мутационный процесс создает материал для эволюционных преобразований, формируя резерв наследственной изменчивости в генофонде

каждой популяции и виде в целом. Поддерживая высокую степень генетического разнообразия популяций, он создает основу для действия естественного отбора и микроэволюции. Одними из основных понятий популяционной генетики являются частота генотипа и частота аллеля. Под частотой генотипа (или аллеля) понимают его долю, отнесенную к общему количеству генотипов (или аллелей) в популяции. Частота генотипа, или аллеля, выражается либо в процентах, либо в долях единицы (если общее количество генотипов или аллелей популяции принимается за 100% или 1). Так, если ген имеет две аллельные формы и доля рецессивного аллеля a составляет $3/4$ (или 75%), то доля доминантного аллеля A будет равна $1/4$ (или 25%) общего числа аллелей данного гена в популяции. Большое влияние на генетическую структуру популяций оказывает способ размножения. Например, популяции самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся растений существенно отличаются друг от друга. Впервые исследование генетической структуры популяции было предпринято В. Иоганнсенем в 1903 г. В качестве объектов исследования были выбраны популяции самоопыляющихся растений. Исследуя в течение нескольких поколений массу семян у фасоли, он обнаружил, что у самоопылителей популяция состоит из генотипически разнородных групп, так называемых чистых линий, представленных гомозиготными особями. Причем из поколения в поколение в такой популяции сохраняется равное соотношение гомозиготных доминантных и гомозиготных рецессивных генотипов. Их частота в каждом поколении увеличивается, в то время как частота гетерозиготных генотипов будет уменьшаться. Таким образом, в популяциях самоопыляющихся растений наблюдается процесс гомозиготизации, или разложения, на линии с различными генотипами. Большинство растений и животных в популяциях размножаются половым путем при свободном скрещивании, обеспечивающем равновероятную встречаемость гамет. Равновероятную встречаемость гамет при свободном скрещивании называют панмиксией, а такую популяцию — панмиктической.

Закон Харди-Вайнберга. В 1908 г. английский математик Г. Харди и немецкий врач Н. Вайнберг независимо друг от друга сформулировали закон, которому подчиняется распределение гомозигот и гетерозигот в панмиктической популяции, и выразили его в виде алгебраической формулы. Частоту встречаемости гамет с доминантным аллелем A обозначают p , а частоту встречаемости гамет с рецессивным аллелем a — q . Частоты этих аллелей в популяции выражаются формулой $p + q = 1$ (или 100%). Поскольку в панмиктической популяции встречаемость гамет равновероятна, можно определить и частоты генотипов. Харди и Вайнберг, суммируя данные о частоте генотипов, образующихся в результате равновероятной встречаемости гамет, вывели формулу частоты генотипов в панмиктической популяции:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1.$$

$$AA + 2Aa + aa = 1.$$

Пользуясь этими формулами, можно рассчитать частоты аллелей и генотипов в конкретной панмиктической популяции. Например, в родительской популяции $1/16$ особей с генотипом AA , $6/16$ с генотипом Aa , $9/16$ — с генотипом aa (рис. 207). Частота встречаемости аллеля A — $8/32$ или $1/4$ (общее число

аллелей — 32, каждая особь содержит 2 аллеля; 2 аллеля A от особей с генотипом AA , 6 аллелей A от особей с генотипом Aa). Частота встречаемости рецессивного аллеля равна $24/32$ или $3/4$ (6 аллелей от особей с генотипом Aa и 18 от особей с генотипом aa). В следующих поколениях частоты встречаемости аллелей и генотипов останутся неизменными.

Это и есть закон Харди-Вайнберга: «В идеальной популяции частоты встречаемости генотипов и частоты встречаемости аллелей генов из поколения в поколение не меняются».

Однако действие этого закона выполняется при соблюдении следующих условий:

1. Популяция должна быть панмиктической. Панмиксия обеспечивается неограниченно большой численностью популяции, все особи могут свободно скрещиваться друг с другом.
2. Нет отбора, все генотипы одинаково жизнеспособны.
3. Нет мутаций, или прямые и обратные мутации возникают с одинаковой частотой или настолько редко, что ими можно пренебречь.
4. Нет миграций, отток или приток новых генотипов в популяцию отсутствует.

В реально существующих популяциях выполнение этих условий невозможно, поэтому закон справедлив только для идеальной популяции. Несмотря на это закон Харди-Вайнберга является основой для анализа некоторых генетических явлений, происходящих в природных популяциях. Например, если известно, что фенилкетонурия встречается с частотой $1:10\,000$ и наследуется по аутосомно-рецессивному типу, можно посчитать частоту встречаемости гетерозигот и гомозигот по доминантному признаку. Больные фенилкетонурией имеют генотип $q^2(aa) = 0,0001$. Отсюда $q = 0,01$. $p = 1 - 0,01 = 0,99$. Частота встречаемости гетерозигот равна $2pq$, равна $2 \times 0,99 \times 0,01 \approx 0,02$ или около 2%. Частота встречаемости гомозигот по доминантному и рецессивному признакам: $AA = p^2 = 0,99^2 = 0,9801 \approx 98\%$, $aa = 0,01\%$.

Изменение равновесия генотипов и аллелей в панмиктической популяции происходит под влиянием постоянно действующих факторов, к которым относятся: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, естественный отбор, дрейф генов, миграции и другие. Причем направленные изменения в популяции происходят только в результате естественного отбора. Однако изменения генофонда могут носить и ненаправленный, случайный характер. Чаще всего они связаны с колебаниями численности природных популяций или с пространственным обособлением части организмов данной популяции.

		P	
		1/16 AA + 6/16 Aa + 9/16 aa	
F ₁	Гаметы	1/4 A (p)	3/4 a (q)
	1/4 A (p)	1/16 AA (p ²)	3/16 Aa (pq)
	3/4 a (q)	3/16 Aa (pq)	9/16 aa (q ²)
		1/16 AA + 6/16 Aa + 9/16 aa (p ²) (2pq) (q ²)	

Рис. 207. Сохранение частот встречаемости генотипов и аллелей в идеальной популяции

Ненаправленные, случайные изменения генофонда могут происходить вследствие разных причин — миграций, популяционных волн, изоляции. Если небольшая часть популяции животных или растений поселится на новом месте, генофонд вновь образованной популяции будет неизбежно меньше генофонда родительской популяции, установится новая частота встречаемости аллелей генов (рис. 208). Другая причина — популяционные волны. Состав генофонда может меняться вследствие резких колебаний численности популяций, например, в результате различных природных катастроф, когда выжившими остаются лишь немногие организмы (например из-за наводнения, засухи или пожаров).

В популяции, пережившей катастрофу, состоящей из особей, оставшихся в живых случайно, состав генофонда будет сформирован из случайно подобранных генотипов. Вслед за спадом численности начинается массовое размножение, начало которому дает немногочисленная группа. При этом некоторые мутации могут совсем исчезнуть, а концентрация других — резко повыситься. Набор генов, оставшихся у живых особей, может несколько отличаться от того, который существовал в популяции до катастрофы. Таким образом, действие



Рис. 208. Изменение генофонда в результате миграций

случайных факторов изменяет генофонд малой популяции по сравнению с его исходным состоянием. Это явление называется дрейфом генов. В результате дрейфа генов может сложиться жизнеспособная популяция со своеобразным генофондом, во многом случайным, поскольку отбор в данном случае не играл ведущей роли. По мере увеличения численности особей вновь восстанавливается действие естественного отбора, который будет распространяться уже на новый генофонд, приводя к его направленным изменениям. Совокупность всех этих процессов может привести к обособлению нового вида.

5.29. Изменчивость

Генетика изучает не только наследственность, но и изменчивость организмов. Изменчивостью называют способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. Благодаря изменчивости организмы могут приспосабливаться к изменяющимся условиям среды обитания. Различают два типа изменчивости: наследственная (генотипическая, индивидуальная, неопределенная) — изменения признаков организма, обусловленные изменением генотипа, и ненаследственная, или фенотипическая, — изменчивость, при которой изменений генотипа не происходит. Ее также называют групповой, определенной, модификационной.

Модификационная изменчивость. Большую роль в формировании признаков организма играет среда его обитания. Каждый организм развивается и обитает в определенной среде, испытывая на себе действие ее факторов, способных изменять морфологические и физиологические свойства организмов, т.е. их фенотип. Классическим примером изменчивости признаков под действием факторов внешней среды является разнолистность у стрелолиста: погруженные в воду листья имеют лентовидную форму, листья, плавающие на поверхности воды, — округлую, а находящиеся в воздушной среде — стреловидные. Если же все растение оказывается полностью погруженным в воду, его листья только лентовидные. Некоторые виды саламандр темнеют на темном грунте и светлеют на светлом. Под действием ультрафиолетовых лучей у людей (если они не альбиносы) возникает загар в результате накопления в коже меланина, причем у разных людей интенсивность окраски кожи различна. Если же человек лишен действия ультрафиолетовых лучей, изменение окраски кожи у него не происходит.

Таким образом, изменения ряда признаков организмов вызываются действием факторов внешней среды. Причем эти изменения не наследуются. Так, если получить потомство от тритонов, выращенных на темном грунте, и поместить их на светлый, то все они будут иметь светлую окраску, а не темную, как их родители. Или, разрезав корень одуванчика пополам и посадив одну половину на лугу, а вторую — высоко в горах, мы получим растения с различным фенотипом (рис. 209). Но из семян растения, выросшего в горах, высаженных на лугу, вырастут крупные растения. То есть данный вид изменчивости не затрагивает генотип и поэтому не передается потомкам. Изменчивость организмов, возникающая под влиянием факторов внешней среды и не затрагивающая генотипа, называется модификационной.

Модификационная изменчивость носит групповой характер, то есть все особи одного вида, помещенные в одинаковые условия, приобретают сходные признаки. Модификационная изменчивость является определенной, то есть всегда соответствует факторам, которые ее вызывают. Так, ультрафиолетовые лучи изменяют окраску кожи человека (так как усиливается синтез пигмента), но не изменяют пропорций тела, а усиленные физические нагрузки влияют на степень развития мышц, а не на цвет кожи. Однако не следует забывать, что развитие любого признака определяется прежде всего генотипом. Вместе с тем гены определяют возможность развития признака, а его появление и степень выраженности во многом определяются условиями среды. Так, зеленая окраска растений зависит не только от генов, контролирующих синтез хлорофилла, но и от наличия света. При отсутствии света хлорофилл не синтезируется. Модификационная изменчивость обычно адаптивна, помогает приспособиться к усло-



Рис. 209. Одуванчики с одним генотипом, выросшие в разных условиях

виям среды. Но она может быть и неадаптивной, обуславливаясь повреждением или гибелью клеток под воздействием экстремальных воздействий внешней среды. К неадаптивным модификациям относятся морфозы и фенкопии.

Морфозы — ненаследственные изменения, вызванные экстремальными или необычными факторами среды (рентгеноморфозы, хемоморфозы), изменяющие соматические клетки. Морфозы рассматривают как «уродства», которые не наследуются и не носят адаптивного характера. Например, при облучении личинок дрозофилы получают взрослых насекомых с вырезками в различных частях крыла, которые являются следствием гибели части клеток имагинальных дисков крыла вследствие облучения. Фенкопии — ненаследственные изменения, сходные с известными мутациями. Фенкопии являются результатом действия физических и химических агентов на генетически нормальный организм. Например, при использовании талидомида (снотворное лекарственное средство, получившее широкую известность из-за своей тератогенности) у беременных женщин, использовавших талидомид, часто рождались дети с фекомелией — укороченными ластовидными руками, похожее воздействие могут вызвать и мутантные аллели. Для оценки количества особей, у которых этот признак фенотипически проявился, используют термин «пенетрантность». Пенетрантность — частота фенотипического проявления признака у особей с одинаковым генотипом по этому гену. Пенетрантность врожденного вывиха бедра составляет, например, 20%, у сахарного диабета — 65%.

Норма реакции признака. Несмотря на то что под влиянием условий внешней среды признаки могут изменяться, эта изменчивость не беспредельна. Даже в случае нормального развития признака степень его выраженности различна. Так, на поле пшеницы можно обнаружить растения с крупными колосьями (20 см и более) и очень мелкими (3—4 см). Это объясняется тем, что генотип определяет определенные границы, в пределах которых может происходить изменение признака. Степень варьирования признака, или пределы модификационной изменчивости, называют нормой реакции. Количественные признаки (размер листьев, удойность коров, яйценоскость кур) имеют более широкую норму реакции, чем качественные признаки (цвет шерсти, жирность молока, строение цветка). Таким образом, модификационная изменчивость характеризуется следующими основными свойствами: ненаследуемость, групповой характер изменений, соответствие изменений действию фактора среды.

Статистические закономерности модификационной изменчивости. Модификационная изменчивость многих признаков растений, животных и человека подчиняется общим закономерностям. Эти закономерности выявляются на основании анализа проявления признака у группы особей (n). Степень выраженности изучаемого признака у членов выборочной совокупности различна. Каждое конкретное значение изучаемого признака называют вариантой и обозначают буквой v . При изучении изменчивости признака в выборочной совокупности составляется вариационный ряд, в котором особи располагаются по возрастанию показателя изучаемого признака. Частота встречаемости отдельных вариантов обозначается буквой p . На основании вариационного ряда строится вариационная кривая — графическое отображение частоты встречаемости

каждой варианты. Например, если взять 100 колосьев пшеницы (n) и подсчитать число колосков в колосе, то это количество будет от 14 до 20 — это численное значение вариант (v).

Вариационный ряд: $v = 14 \ 15 \ 16 \ 17 \ 18 \ 19 \ 20$

Частота встречаемости каждой варианты

$p = 2 \ 7 \ 22 \ 32 \ 24 \ 8 \ 5$

Среднее значение признака встречается чаще, а вариации, значительно отличающиеся от него, — значительно реже. Это называется нормальным распределением. Кривая на графике бывает, как правило, симметричной. Вариации, как большие, чем средние, так и меньшие, встречаются одинаково часто (рис. 210). Легко посчитать и среднее значение данного признака. Для этого используют формулу:

$$M = \frac{\sum (v \times p)}{n},$$

где M — средняя величина признака, в числителе сумма произведений вариант на их частоту встречаемости, в знаменателе — количество вариант. Для данного признака среднее значение равно 17,13. Знание закономерностей модификационной изменчивости имеет большое практическое значение, поскольку позволяет предвидеть и заранее планировать степень выраженности многих признаков организмов в зависимости от условий внешней среды.

5.30. Наследственная изменчивость

Наследственная изменчивость (генотипическая, индивидуальная, неопределенная) — изменчивость, обусловленная изменением генотипа. Она бывает комбинативной и мутационной. Комбинативная изменчивость — результат полового размножения, возникает в результате кроссинговера в профазу I мейоза, случайного расхождения двухроматидных хромосом к разным полюсам в анафазу I, расхождения неодинаковых после мейоза хроматид в анафазу II и случайного слияния гамет. Мутационная изменчивость возникает в результате изменения генотипа.

Мутационная теория Г. де-Фриза. Мутации — внезапные изменения генетического материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организмов. Термин «мутация» впервые ввел в науку голландский генетик Г. де-Фриз в 1901 г. Проводя опыты с энотерой (декоративное растение), он случайно обнаружил экземпляры, отличающиеся рядом признаков от остальных (большой рост, гладкие, узкие и длинные листья, красные жилки листьев и широкая красная полоса на чашечке цветка и т. д.). Причем при семенном размножении растения из поколения в поколение стойко сохраняли эти признаки. В

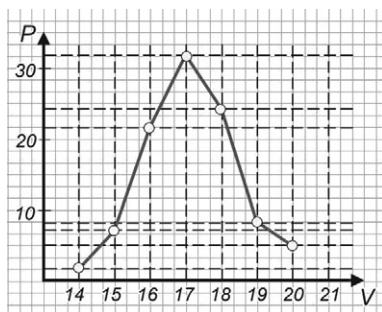


Рис. 210. Вариационная кривая.

результате обобщения своих наблюдений де-Фриз создал мутационную теорию, основные положения которой не утратили своего значения и по сей день.

1. Мутации возникают внезапно, скачкообразно, без всяких переходов.
2. Мутации наследственны, т.е. стойко передаются из поколения в поколение.
3. Мутации не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг среднего типа (как при модификационной изменчивости), они являются качественными изменениями.
4. Мутации ненаправленны — мутировать может любой локус, вызывая изменения как незначительных, так и жизненно важных признаков в любом направлении.
5. Одни и те же мутации могут возникать повторно.
6. Мутации индивидуальны, то есть возникают у отдельных особей.

Процесс возникновения мутаций называют мутагенез, организмы, у которых произошли мутации, — мутантами, а факторы среды, вызывающие появление мутаций, — мутагенными. Способность к мутированию — одно из свойств гена. Каждая отдельная мутация вызывается какой-то причиной, как правило, связанной с изменениями во внешней среде.

Классификации мутаций. Существует несколько классификаций мутаций. Мутации по месту их возникновения. Генеративные — возникшие в половых клетках, они не влияют на признаки данного организма, а проявляются только в следующем поколении. Соматические — возникающие в соматических клетках. Эти мутации проявляются у данного организма и не передаются потомству при половом размножении, проявляются мозаично — только в тех клетках, которые имеют данную мутацию (черное пятно на фоне коричневой окраски шерсти у каракулевых овец). Сохранить соматические мутации можно только путем бесполого размножения (прежде всего вегетативного). Мутации по адаптивному значению могут быть полезные — повышающие жизнеспособность особей, вредные, летальные — вызывающие гибель особей, полуметальные — снижающие жизнеспособность особи (у мужчин рецессивный ген гемофилии носит полуметальный характер, а гомозиготные женщины оказываются нежизнеспособными). Нейтральные мутации — не влияющие на жизнеспособность особей. Эта классификация весьма условна, так как одна и та же мутация в одних условиях может быть полезной, а в других — вредной. Мутации по характеру проявления: доминантные, которые сразу же проявляются, или рецессивные — мутации, не проявляющиеся у гетерозигот, поэтому длительное время сохраняющиеся в популяции и образующие резерв наследственной изменчивости (при изменении условий среды обитания носители таких мутаций могут получить преимущество в борьбе за существование). Мутации по изменению состояния гена: прямые — переход гена от дикого типа к новому состоянию; обратные — переход гена от мутантного состояния к дикому типу. Мутации по характеру их появления: спонтанные — мутации, возникшие естественным путем под действием факторов среды обитания; индуцированные — мутации, искусственно вызванные действием мутагенных факторов. Мутации по характеру изменения генотипа: генные, хромосомные, геномные.

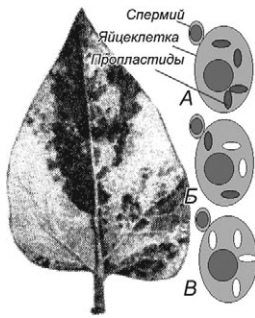
Мутации по характеру изменения генотипа. Мутации могут вызывать

различные изменения генотипа, затрагивая отдельно взятые гены, целые хромосомы или весь геном.

Генные мутации. Генными мутациями называют изменения структуры молекулы ДНК на участке определенного гена, кодирующего структуру определенной молекулы белка. Эти мутации влекут за собой изменение строения белков, то есть появляется новая последовательность аминокислот в полипептидной цепи, в результате чего происходит изменение функциональной активности белковой молекулы. Благодаря генным мутациям происходит возникновение серии множественных аллелей одного и того же гена. Чаще всего генные мутации происходят в результате замены одного или нескольких нуклеотидов на другие, вставки нуклеотидов, потери нуклеотидов, изменения порядка чередования нуклеотидов.

Хромосомные мутации. Хромосомные мутации — мутации, вызывающие изменения структуры хромосом. Они возникают в результате разрыва хромосом с образованием «липких» концов. «Липкие» концы — это одноцепочечные фрагменты на концах двухцепочечной молекулы ДНК. Эти фрагменты способны соединяться с другими фрагментами хромосом, также имеющих «липкие» концы. Перестройки могут осуществляться как в пределах одной хромосомы — внутривхромосомные мутации, так и между негомологичными хромосомами — межхромосомные мутации. Внутривхромосомные мутации: делеция — утрата части хромосомы ($ABCD \rightarrow AB$); инверсия — поворот участка хромосомы на 180° ($ABCD \rightarrow ACBD$); дупликация — удвоение одного и того же участка хромосомы; ($ABCD \rightarrow ABCBCD$). Межхромосомные мутации: транслокация — обмен участками между негомологичными хромосомами ($ABCD \rightarrow ABCD1234$).

Геномные мутации. Геномными называют мутации, в результате которых происходит изменение в клетке числа хромосом. Геномные мутации возникают в результате нарушения митоза или мейоза, приводящих либо к неравномерному расхождению хромосом к полюсам клетки, либо к удвоению хромосом, но без деления цитоплазмы. В зависимости от характера изменения числа хромосом различают полиплоидию и гетероплоидию. Полиплоидия — увеличение числа полных гаплоидных наборов хромосом. Она чаще наблюдается у простейших и у растений. В зависимости от числа гаплоидных наборов хромосом, содержащихся в клетках, различают: триплоиды ($3n$), тетраплоиды ($4n$) и т.д. Они могут быть: автополиплоидами — полиплоидами, возникающими в результате умножения геномов одного вида, и аллополиплоидами — полиплоидами, возникающими в результате умножения геномов разных видов (характерно для межвидовых гибридов). Гетероплоидия (анеуплоидия) — некратное увеличение или уменьшение числа хромосом. Чаще всего наблюдается уменьшение или увеличение числа хромосом на одну (реже две и более). Вследствие нерасхождения какой-либо пары гомологичных хромосом в мейозе одна из образовавшихся гамет содержит на одну хромосому меньше, а другая — на одну больше. Слияние таких гамет с нормальной гаплоидной гаметой при оплодотворении приводит к образованию зиготы с меньшим или большим числом хромосом по сравнению с диплоидным набором, характерным для данного вида. Среди анеуплоидов встречаются: трисомии — организмы с набором хромосом $2n+1$ (например болезнь



**Рис. 210. Ци-
топлазматическая
наследственность:**

А — яйцеклетка с нормальными пластидами; Б — с нормальными и мутантными; В — только мутантными пластидами

Дауна у человека возникает в результате трисомии по 21-й паре хромосом); моносомии — организмы с набором хромосом $2n - 1$; нулесомии — организмы с набором хромосом $2n - 2$ (мутацией, произошедшей в результате потери пары гомологичных хромосом).

Цитоплазматические мутации. Кроме ядерной существует и цитоплазматическая наследственность, так как митохондрии и пластиды имеют свою ДНК. Мутации в них происходят даже чаще, чем в ядре, что связано с активными формами кислорода, образующегося в данных органоидах. В 1908 году исследовалось явление пестролистности у растения ночная красавица. При опылении растений с зелеными листьями пыльцой от растений с пестрыми листьями все потомки были с зелеными листьями. Но если растения с пестрыми листьями опылять пыльцой от растений с зелеными листьями, в потомстве могли быть растения и с зелеными, и с пестрыми, и даже с бесцветными листьями (рис. 210).

В данном случае передача наследственных признаков связана с соматической мутацией, которая произошла в геноме части хлоропластов, мутацией, которая заблокировала синтез хлорофилла. Клетки, в которых находятся хлоропласты с данной мутацией, потеряли зеленую окраску. Передача этого признака происходит по материнской линии — в яйцеклетках есть пластиды, в спермиях их нет. Поэтому окраска листьев определяется яйцеклетками. У человека цитоплазматическая наследственность связана с митохондриями, причем передача митохондрий также происходит по материнской линии, когда сперматозоид проникает в яйцеклетку, его митохондрии разрушаются. Изучая мутации в митохондриях и в Y-хромосомах, молекулярные генетики вычислили обоих предков всех живущих на планете людей — так называемую митохондриальную Еву и Y-хромосомного Адама. Они оба жили примерно 180–190 тысяч лет назад в одной популяции в Африке.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Н. И. Вавилов, изучая наследственную изменчивость у культурных растений и их предков, обнаружил ряд закономерностей, которые позволили сформулировать закон гомологических рядов наследственной изменчивости: «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство».

Этот закон можно проиллюстрировать на примере семейства Мятликовые, к которому относятся пшеница, рожь, ячмень, овес, просо и т. д. (рис. 211).

Так, черная окраска зерновки обнаружена у ржи, пшеницы, ячменя и других растений; удлинённая форма зерновки — у всех изученных видов семейства.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости позволил самому Н. И. Вавилову найти ряд форм ржи, ранее не известных, опираясь на наличие этих признаков у пшеницы. К ним относятся: остистые и безостые колосья, зерновки красной, белой, черной и фиолетовой окраски, мучнистое и стекловидное зерно и т. д. Открытый Н. И. Вавиловым закон справедлив не только для растений, но и для животных. Так, альбинизм встречается не только в разных группах млекопитающих, но и птиц, и других животных; короткопалость наблюдается у человека, крупного рогатого скота, овец, собак, птиц. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости имеет огромное значение для селекционной практики. Он позволяет предугадать наличие форм, не обнаруженных у данного вида, но характерного для близкородственных видов, то есть закон указывает направление поисков, причем искомая форма может быть обнаружена в дикой природе или получена путем искусственного мутагенеза.

Искусственное получение мутаций. В природе постоянно идет спонтанный мутагенез. Однако спонтанные мутации — редкое явление. Например, у дрозофилы мутация белых глаз образуется с частотой 1:100 000 гамет, у человека многие гены мутируют с частотой 1:200 000 гамет. В 1925 г. был открыт мутагенный эффект лучей радия. Особое значение для развития искусственного мутагенеза имели работы Г. Меллера (1927), которые не только подтвердили мутагенный эффект лучей радия в опытах на дрозофилах, но и показали, что облучение увеличивает частоту мутаций в сотни раз. В 1928 г. Л. Стадлер использовал для получения мутаций рентгеновские лучи. Позже был доказан и мутагенный эффект химических веществ. Эти и другие эксперименты показали существование большого количества факторов, называемых мутагенными, способных вызывать мутации у различных организмов. Все применяемые для получения мутаций мутагены делятся на две группы: физические (радиация, высокая и низкая температура, механическое воздействие, ультразвук) и химические (различные органические и неорганические соединения: кофеин, иприт, соли тяжелых металлов, азотистая кислота и т. д.). Индуцированный мутагенез дает возможность создания ценного исходного материала для селекции, сотен высокопродуктивных сортов растений, повышения в 10–20 раз продуктивности ряда продуцентов биологически активных веществ, а также раскрывает пути создания средств защиты человека от действия мутагенных факторов.

Наследственное варьирование признаков			Рожь	Пшеница	Ячмень	Овес	Просо	Сорго	Кукуруза	Рис	Пырей
Зерно	Окраска	Черная	+	+	+	—	—	+	+	+	+
	Форма	Фиолетовая	+	+	+	—	—	+	+	+	+
Округлая		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Биологические признаки	Образ жизни	Удлиненная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Озимые	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Яровые	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. Знак "+" означает наличие наследственных форм, обладающих указанным признаком.

Рис. 211. Гомологические ряды в наследственной изменчивости на примере растений в семействе злаковых

Учебное пособие

12+

Анатолий Валентинович Пименов

БИОЛОГИЯ

**Полный курс подготовки к ЕГЭ +
мультимедийный репетитор Яндекс**

Редактор, корректор Е. Н. Чупина
Технический редактор Е. В. Кабанова

Подписано в печать 18.06.2014.

Формат 60 x 90/16.

Гарнитура Литературная. Усл. п. л. 24.

Тираж экз. Зак.

ООО «Издательство АСТ»
129085, г. Москва, Звёздный бульвар, д. 21, строение 3, комната 5

www.ast.ru

«АВАНТА» И ЯНДЕКС ПРЕДСТАВЛЯЮТ: НОВЫЙ МУЛЬТИМЕДИЙНЫЙ РЕПЕТИТОР для подготовки к ЕГЭ

Это пособие поможет школьнику в самостоятельной подготовке к ЕГЭ. Оно содержит теорию, включающую в себя удобные для запоминания таблицы и примеры, и составлено с учетом обязательной программы по данному предмету. Это пособие — ваш персональный репетитор, который поможет не только изучить и понять материал, но и научит правильно и без боязни обращаться с заданиями, представленными в тестовой форме.



К ПОСОБИЮ
ПРИЛАГАЕТСЯ
КОМПАКТ-ДИСК,
КОТОРЫЙ ВКЛЮЧАЕТ
В СЕБЯ:

- ТРЕНИРОВОЧНЫЕ ЗАДАНИЯ ПО КАЖДОЙ ГЛАВЕ ПОСОБИЯ;
- ПРОБНЫЕ ВАРИАНТЫ ЕГЭ для подготовки к экзаменам.

В СЕРИЮ

**ПОЛНЫЙ КУРС
ПОДГОТОВКИ К ЕГЭ**

**ВХОДЯТ ОБУЧАЮЩИЕ ПОСОБИЯ ПО СЛЕДУЮЩИМ
ПРЕДМЕТАМ:**

- РУССКИЙ ЯЗЫК
- ФИЗИКА
- МАТЕМАТИКА
- ОБЩЕСТВОЗНАНИЕ
- ЛИТЕРАТУРА
- БИОЛОГИЯ
- ХИМИЯ

ISBN 978-5-17-079484-3



9 785170 794843 >

Аванта 