

57  
11226

С.Г. МАМОНТОВ

# БИОЛОГИЯ

ДЛЯ ПОСТУПАЮЩИХ В ВУЗЫ



Термоплазма  
 Сульфолобус  
 Термоацидофилы  
 Метаногены  
 Галофилы

**АРХЕБАКТЕРИИ**

**ЭУКАРИОТЫ**

Хлоропласты  
 Митохондрии  
 Цианобактерии  
 Пурпурные  
 зеленые  
 фотобактерии

**ЗУБАКТЕРИИ**

С.Г. МАМОНТОВ

# БИОЛОГИЯ



Москва Высшая школа 1991

ББК 28.0  
М 22

**Рецензенты:**

кафедра эмбриологии Московского государственного  
университета им. М. В. Ломоносова (зав. кафедрой  
проф. В. А. Голиченков);  
чл.-кор. АМН СССР Н. А. Агаджанян  
(Университет им. Патриса Лумумбы)

Рекомендовано к изданию Государственным комитетом СССР  
по народному образованию

**Мамонтов С. Г.**

**М22** Биология: Справ. издание.— М.: Высш. шк.,  
1991.— 478 с.: ил.

ISBN 5-06-001733-8

Пособие включает три раздела: общую биологию, систематический обзор органического мира, анатомию и физиологию человека — и написано в соответствии с программой для поступающих в вузы. Дается целостное представление о биологии как науке, о взаимосвязях ее дисциплин. Весь материал объединен общей идеей — эволюционной обусловленностью строения и функций живых организмов.

Для подготовительных отделений вузов.

М  $\frac{4306021100-411}{001(01)-91}$  122-91

**ББК 28.0**

**57.02**

ISBN 5-06-001733-8

© С. Г. Мамонтов, 1991

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Одной из важнейших задач, стоящих перед высшим образованием, является подготовка высококвалифицированных кадров в таких сферах общественного производства, где биология служит теоретической основой практической деятельности. Сюда относятся сельское хозяйство, лесоводство, рыбоводство и звероводство, медицина и т. п.

Значение биологии как науки в настоящее время исключительно велико. Глубокое знание закономерностей возникновения и развития живой природы необходимо для формирования научного материалистического мировоззрения, понимания места человека в системе природы, взаимосвязей между живыми организмами, между живой и неживой природой. Успехи биологии определяют прогресс не только в таких традиционных областях, как сельскохозяйственное производство и медицина. Без учета связей между биологическими системами, прогнозирования последствий нарушения этих связей не может быть разработано рациональное обоснование вовлечения в хозяйственный оборот новых территорий, планирования крупномасштабных проектов (строительство атомных и гидроэлектростанций, прокладка каналов, создание водохранилищ и т. д.).

В связи с этим к абитуриентам, поступающим в вузы медико-биологического и сельскохозяйственного профиля, предъявляются высокие требования. Вместе с тем материал, охватывающий разные разделы биологии, в школе изучается с пятых по десятые классы. При этом уровень изложения, естественно, неодинаков для школьников разных возрастных групп. С целью устранения указанных трудностей в пособии с примерно одинаковой глубиной излагаются основные сведения по всем разделам биологии, а также по анатомии и физиологии человека. Конкретный материал призван

методами исследования, раскрывающими новые стороны организации и функционирования таких сложных и совершенных саморегулирующихся систем, как живые организмы.

По уровню изучения живой материи различают молекулярную биологию, учение о клетке, или цитологию (от греч. «цитос» — клетка), учение о тканях, или гистологию (от греч. «гистос» — ткань), науку об органах — анатомию и, наконец, биологию групп организмов — популяций, видов и т. д.

Достижения биологии последнего времени привели к возникновению принципиально новых направлений в науке, ставших самостоятельными разделами в комплексе биологических дисциплин. Так, раскрытие молекулярного строения структурных единиц наследственности — генов — послужило основой для возникновения генной инженерии — комплекса приемов, с помощью которых можно создать организмы с новыми, в том числе и с не встречающимися в природе, комбинациями наследственных признаков и свойств. Практическое применение достижений современной биологии позволяет получать промышленным путем нужные человеку биологически активные вещества (антибиотики, гормон поджелудочной железы инсулин, применяемый для лечения сахарного диабета, интерферон, обладающий противовирусной активностью, и многое другое). Еще больших результатов можно ожидать в будущем. Использование законов наследственности и изменчивости лежит в основе создания новых высокопродуктивных пород домашних животных и сортов культурных растений. Ученые нашей страны вывели сотни сортов зерновых, бобовых, масличных и других культур, отличающихся от своих предшественников более высокой продуктивностью, устойчивостью к вредителям и другими полезными качествами. На основе этих знаний проводится селекция микроорганизмов, продуцирующих антибиотики. Советскими учеными получены штаммы микроорганизмов, дающие выход медицинских препаратов в сотни раз больший, чем исходные формы.

В дальнейшем практическое значение биологии еще больше возрастет. Это связано с быстрыми темпами роста населения планеты, а также с постоянно увеличивающейся численностью городского населения, непосредственно не участвующего в сельскохозяйственном производстве. В такой ситуации основой увеличения

пищевых ресурсов может быть лишь интенсификация сельского хозяйства. Важную роль в этом процессе будет играть выведение новых высокопродуктивных форм микроорганизмов, растений и животных, рациональное, научно обоснованное использование природных богатств, создание безотходных технологических процессов.

Большое значение в биологии придается решению проблем, связанных с выяснением механизмов биосинтеза белка и фотосинтеза, которые откроют путь к получению органических пищевых веществ вне животных и растительных организмов.

Очень важно знание биологии для рационального использования воспроизводства естественных ресурсов, бережного отношения к окружающей нас природе — среде, которая является для нас источником существования.

# Раздел I

## ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ И НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Человек всегда стремился познать окружающий его мир и определить то место, которое он в нем занимает. Как возникли современные животные и растения? Что привело к их поразительному разнообразию? Чем обусловлены различия животного и растительного мира на пяти материках и в разных географических зонах? Каковы причины исчезновения фауны и флоры далеких от нас времен? Каковы дальнейшие пути развития жизни на Земле? Вот лишь несколько вопросов из того огромного количества загадок, решение которых всегда волновало человека. Одна из этих загадок — самое начало жизни. Вопрос о происхождении жизни на протяжении всей истории человечества имел не только познавательный интерес, но и огромное значение для формирования мировоззрения людей.

### МНОГООБРАЗИЕ ЖИВОГО МИРА. ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Мир живых существ, включая человека, представляет собой биологические системы очень разнообразной формы, сильно различающиеся по размерам, массе и сложности внутреннего строения. Из школьного курса ботаники и зоологии известно, что все живые организмы состоят из клеток. Клетка может быть и отдельным организмом, и элементарной составной частью многоклеточного растения или животного. Она бывает довольно просто устроенной, как бактериальная клетка, или значительно более сложно, как клетки одноклеточных животных — простейших. Сильно отличаются и размеры одноклеточных организмов. Рассмотрите рис. 1. На нем видны бактериальные клетки, покрываю-

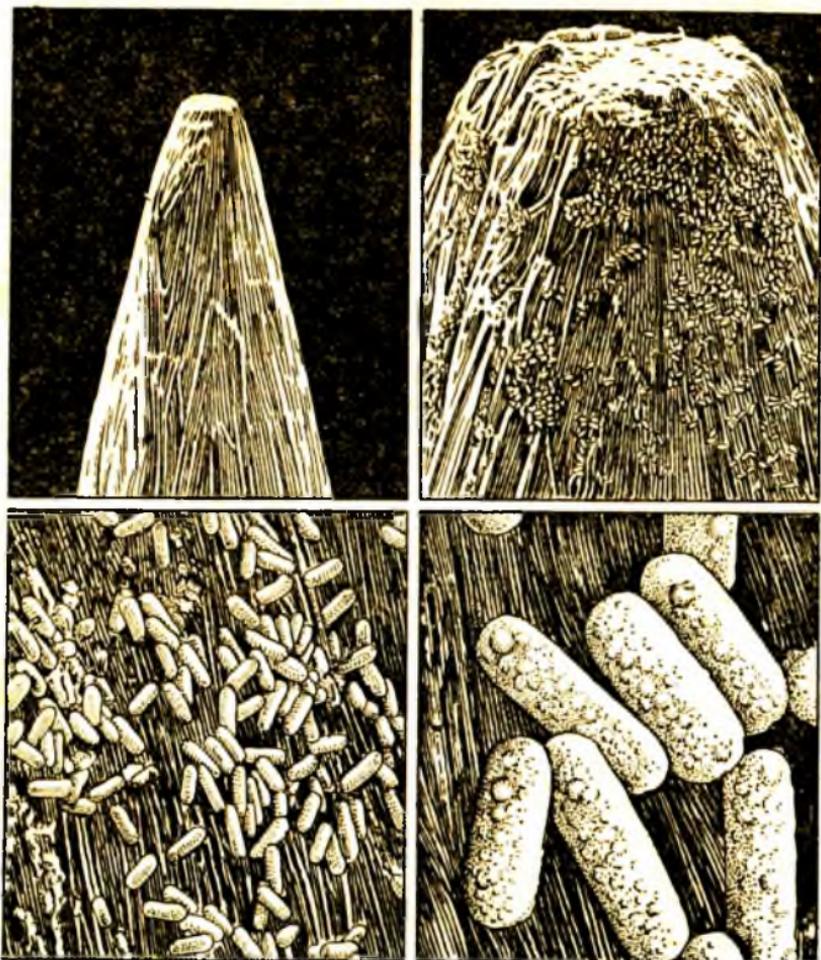


Рис. 1. Бактериальные клетки, покрывающие кончик булавки при разном увеличении

щие кончик булавки. Размеры бактерий, относящихся к числу наиболее просто устроенных клеток, составляют 0,5—5 мкм, редко больше. Гораздо крупнее клетки простейших. Их размеры колеблются от 2—5 мкм до 2 мм. Встречаются простейшие-гиганты. К ним относятся, например, раковины амёбы фораминиферы, достигающие нескольких сантиметров в диаметре.

Как бактерии, так и простейшие представляют собой самостоятельные организмы, способные выполнять все функции, необходимые для обеспечения жизнедеятельности. А вот клетки, входящие в состав многоклеточных организмов, специализированы, т. е. могут выполнять только одну какую-либо функцию и не способны самостоятельно существовать вне организма.

Объединение клеток, их взаимодействие формируют целостный организм, которому присущи определенные свойства.

## УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ МАТЕРИИ

Рассмотрение организации живой материи начинается с выяснения строения и свойств сложных органических молекул. Клетки многоклеточных организмов входят в состав тканей, две или несколько тканей образуют орган. Сложно устроенный многоклеточный организм, имеющий в своем составе ткани и органы, в то же время представляет собой элементарную единицу биологического вида. Взаимодействующие между собой виды составляют сообщество, или экологическую систему, которая, в свою очередь, является одним из компонентов биосферы.

В соответствии с этим выделяют несколько уровней организации живой материи.

**1. Молекулярный.** Любая живая система, как бы сложно она ни была организована, проявляется на уровне функционирования биологических макромолекул — биополимеров: нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, а также других важных органических веществ. С этого уровня начинаются важнейшие процессы жизнедеятельности организма: обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др.

**2. Клеточный.** Клетка является структурной и функциональной единицей, а также единицей развития всех живых организмов, обитающих на Земле. Свободноживущих неклеточных форм жизни не существует.

**3. Тканевой.** Ткань представляет собой совокупность сходных по строению клеток, объединенных выполнением общей функции.

**4. Органный.** Органы — это структурно-функциональные объединения нескольких типов тканей. Например, кожа человека как орган включает эпителий и соединительную ткань, которые вместе выполняют целый ряд функций; среди них наиболее значительная — защитная, т. е. функция отграничения внутренней среды организма от окружающей среды.

**5. Организменный.** Многоклеточный организм представляет собой целостную систему органов, специализированных для выполнения различных функций.

**6. Популяционно-видовой.** Сопокупность организмов одного и того же вида, объединенная общим местом обитания, создает популяцию как систему надорганизменного порядка. В этой системе осуществляются простейшие, элементарные эволюционные преобразования.

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

**8. Биосферный.** Биосфера — система высшего порядка, охватывающая все явления жизни на нашей планете. На этом уровне происходят круговорот вещества и превращение энергии, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов, обитающих на Земле.

### СВОЙСТВА ЖИВЫХ СИСТЕМ

Всем уровням организации живой природы присущи черты, отличающие ее от неживой материи. Рассмотрим общие, характерные для всего живого свойства и их отличия от похожих процессов, протекающих в неживой природе.

**1. Единство химического состава.** В состав живых организмов входят те же химические элементы, что и в объекты неживой природы. Однако соотношение различных элементов в живом и неживом неодинаково. Элементарный состав неживой природы наряду с кислородом представлен в основном кремнием, железом, магнием, алюминием и т. д. В живых организмах 98 % химического состава приходится на четыре элемента — углерод, кислород, азот и водород.

**2. Обмен веществ.** Все живые организмы способны к обмену веществ с окружающей средой, поглощая из нее элементы, необходимые для питания, и выделяя продукты жизнедеятельности.

Отметим, что в неживой природе также существует обмен веществами. Однако при небиологическом круговороте веществ они просто переносятся с одного места на другое или меняется их агрегатное состояние: например, смыв почвы, превращение воды в пар или лед.

В отличие от обменных процессов в неживой природе у живых организмов они имеют качественно иной уровень. В круговороте органических веществ самыми существенными стали процессы синтеза и распада.

Живые организмы поглощают из окружающей среды различные вещества. Вследствие целого ряда сложных химических превращений вещества из окружающей среды уподобляются веществам живого организма, из них строится его тело. Эти процессы называются *ассимиляцией* или *пластическим обменом*.

Приведем несколько примеров. Растения из диоксида углерода и воды синтезируют сложные органические соединения — углеводы (крахмал и целлюлозу), которые используются как запасные питательные вещества и строительный материал. Белок куриного яйца в организме человека претерпевает ряд сложных превращений, прежде чем преобразуется в белки, свойственные организму, — гемоглобин, кератин или любой иной.

Другая сторона обмена веществ — *процессы диссимиляции*, в результате которых сложные органические соединения распадаются на простые, при этом утрачивается их сходство с веществами организма и выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Поэтому диссимиляцию называют еще *энергетическим обменом*.

Обмен веществ обеспечивает постоянство химического состава и строения всех частей организма и как следствие — постоянство их функционирования в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды.

**3. Самовоспроизведение (репродукция).** При размножении живых организмов потомство обычно похоже на родителей: кошки воспроизводят котят, собаки — щенят. Из семян одуванчика опять вырастает одуванчик. Деление одноклеточного организма — амебы — приводит к образованию двух амоб, полностью схожих с материнской клеткой. Таким образом, *размножение* — это свойство организмов *воспроизводить себе подобных*.

Что лежит в основе процесса самовоспроизведения? Обратим внимание на то, что этот процесс осуществляется практически на всех уровнях организации живой материи. Благодаря репродукции не только целые организмы, но и клетки, органеллы клеток (митохондрии, пластыды и др.) после деления сходны со своими предшественниками. Из одной молекулы ДНК — дезоксирибонуклеиновой кислоты — при ее удвоении образуются две дочерние молекулы, полностью повторяющие исходную.

В основе самовоспроизведения лежат реакции матричного синтеза, т. е. образования новых молекул

и структур на основе информации, заложенной в последовательности нуклеотидов ДНК. Следовательно, самовоспроизведение — одно из основных свойств живого, тесно связанное с явлением наследственности.

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

**5. Изменчивость.** Это свойство как бы противоположно наследственности, но вместе с тем тесно связано с ней, так как при этом изменяются наследственные задатки — гены, определяющие развитие тех или иных признаков. Если бы репродукция матриц — молекул ДНК — всегда происходила с абсолютной точностью, то при размножении организмов осуществлялась бы преемственность только существовавших прежде признаков, и приспособление видов к меняющимся условиям среды оказалось бы невозможным. Следовательно, изменчивость — это способность организмов приобретать новые признаки и свойства, в основе которой лежат изменения биологических матриц.

Изменчивость создает разнообразный материал для естественного отбора, т. е. отбора наиболее приспособленных особей к конкретным условиям существования в природных условиях, что, в свою очередь, приводит к появлению новых форм жизни, новых видов организмов.

**6. Рост и развитие.** Способность к развитию — всеобщее свойство материи. Под *развитием* понимают необратимое направленное закономерное изменение объектов живой и неживой природы. В результате развития возникает новое качественное состояние объекта, вследствие которого изменяется его состав или структура. Развитие живой формы существования материи представлено *индивидуальным развитием*, или *онтогенезом*, и *историческим развитием*, или *филогенезом*.

На протяжении онтогенеза постепенно и последовательно проявляются индивидуальные свойства организмов. Развитие сопровождается *ростом*. Независимо от способа размножения все дочерние особи, образующиеся из одной зиготы или споры, почки или клетки, получают по наследству только генетическую информацию, т. е. возможность проявлять те или иные признаки.

В процессе развития возникает специфическая структурная организация индивида, а увеличение его массы обусловлено репродукцией макромолекул, элементарных структур клеток и самих клеток. Филогенез, или эволюция,— это необратимое и направленное развитие живой природы, сопровождающееся образованием новых видов и прогрессивным усложнением жизни. Результатом эволюции является все многообразие живых организмов на Земле.

**7. Раздражимость.** Любой организм неразрывно связан с окружающей средой: извлекает из нее питательные вещества, подвергается воздействию неблагоприятных факторов среды, вступает во взаимодействие с другими организмами и т. д. В процессе эволюции у живых организмов выработалось и закрепилось свойство избирательно реагировать на внешние воздействия. Это свойство носит название *раздражимости*. Всякое изменение окружающей организм условий среды представляет собой по отношению к нему раздражение, а его реакция на внешние раздражители служит показателем его чувствительности и проявлением раздражимости.

Реакция многоклеточных животных на раздражение осуществляется через посредство нервной системы и называется *рефлексом*.

Организмы, не имеющие нервной системы, например простейшие или растения, лишены и рефлексов. Их реакции, выражающиеся в изменении характера движения или роста, принято называть *таксисами* или *тропизмами*, прибавляя при их обозначении название раздражителя. Например, фототаксис — движение в направлении к свету; хемотаксис — перемещение организма по отношению к концентрации химических веществ. Каждый род таксиса может быть положительным или отрицательным в зависимости от того, действует раздражитель на организм притягивающим или отталкивающим образом.

Под тропизмами понимают определенный характер роста, который свойствен растениям. Так, гелиотропизм (от греч. «гелиос» — Солнце) означает рост надземных частей растений (стебля, листьев) по направлению к Солнцу, а геотропизм (от греч. «гея» — Земля) — рост подземных частей (корней) в направлении к центру Земли.

**8. Дискретность.** Само слово «дискретность» прои-

зошло от латинского «дискретус», что означает прерывистый, разделенный. Дискретность — всеобщее свойство материи. Так, из курса физики и общей химии известно, что каждый атом состоит из элементарных частиц, что атомы образуют молекулу. Простые молекулы входят в состав сложных соединений или кристаллов и т. д. Жизнь на Земле также проявляется в виде дискретных форм. Это означает, что отдельный организм или иная биологическая система (вид, биоценоз и др.) состоит из отдельных изолированных, т. е. обособленных или отграниченных в пространстве, но тем не менее тесно связанных и взаимодействующих между собой частей, образующих структурно-функциональное единство. Например, любой вид организмов включает отдельные особи. Тело высокоорганизованной особи образует пространственно отграниченные органы, которые, в свою очередь, состоят из отдельных клеток. Энергетический аппарат клетки представлен отдельными митохондриями, аппарат синтеза белка — рибосомами и т. д. вплоть до макромолекул, каждая из которых может выполнять свою функцию, лишь будучи пространственно изолированной от других. Дискретность строения организма — основа его структурной упорядоченности, она создает возможность постоянного самообновления его путем замены «износившихся» структурных элементов (молекул, ферментов, органоидов клетки, целых клеток) без прекращения выполняемой функции. Дискретность вида предопределяет возможность его эволюции путем гибели или устранения от размножения неприспособленных особей и сохранения индивидов с полезными для выживания признаками.

**9. Саморегуляция (авторегуляция).** Это способность живых организмов, обитающих в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды, поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность течения физиологических процессов. При этом недостаток поступления каких-либо питательных веществ мобилизует внутренние ресурсы организма, а избыток вызывает запасание этих веществ. Подобные реакции осуществляются разными путями благодаря деятельности регуляторных систем — нервной и эндокринной. Сигналом для включения той или иной регулирующей системы может быть изменение концентрации какого-либо вещества или состояния какой-либо системы.

Например, понижение концентрации АТФ — универсального аккумулятора (накопителя) энергии в клетке — служит сигналом, запускающим процесс ее синтеза. Наоборот, восполнение запасов АТФ прекращает интенсивный синтез этого вещества. Повышение концентрации глюкозы в крови приводит к усилению выработки гормона поджелудочной железы — инсулина, уменьшающего содержание этого сахара в крови. Снижение уровня глюкозы в крови замедляет выделение гормона в кровяное русло. Уменьшение числа клеток в ткани (например, в результате травмы) вызывает усиленное размножение оставшихся клеток; восстановление нормального количества клеток дает сигнал о прекращении интенсивного клеточного деления.

**10. Ритмичность.** Это свойство присуще как живой, так и неживой природе. Обусловлено оно различными космическими и планетарными причинами: вращением Земли вокруг Солнца, сменой времен года, фазами Луны и т. д. Для неживой природы характерны, например, изменения освещенности и температуры в течение года и суток, приливы и отливы в морях и океанах, перемещение воздушных масс — ветры и т. д. Живые организмы также подчиняются внешним датчикам времени, однако реакция их значительно сложнее изменений окружающей среды.

Повсюду в живой и неживой природе распространены колебательные процессы. Океанские приливы и отливы, смена дня и ночи, фаз Луны, чередование времен года, периодическое увеличение солнечной активности, цикличность геологических процессов, в том числе периодическая смена суши морем и моря сушей, — все это разные формы колебательных процессов. Периодические изменения в окружающей среде оказывают глубокое влияние на живую природу и на собственные ритмы живых организмов.

*Ритм* — это повторение одного и того же состояния через разные промежутки времени. В биологии под ритмичностью понимают периодические изменения интенсивности физиологических функций с различными периодами колебаний (от нескольких секунд до года и столетия). Хорошо известны суточные ритмы сна и бодрствования у человека; сезонные ритмы активности и спячки у некоторых млекопитающих (суслики, ежи, медведи) и многие другие.

Ритмичность направлена на согласование функций

организма с окружающей средой, т. е. на приспособление к постоянно меняющимся условиям существования.

**11. Энергозависимость.** Живые тела представляют собой «открытые» для поступления энергии системы. Это понятие заимствовано из физики. Под «открытыми» понимают динамические, т. е., не находящиеся в состоянии покоя, системы, устойчивые лишь при условии непрерывного доступа к ним энергии и материи извне. Следовательно, живые организмы существуют до тех пор, пока в них поступают энергия и материя в виде пищи из окружающей среды. Следует отметить, что живые организмы в отличие от объектов неживой природы отграничены от окружающей среды оболочками (наружная клеточная мембрана у одноклеточных, покровная ткань у многоклеточных). Эти оболочки затрудняют обмен веществ между организмом и внешней средой, сводят к минимуму потери веществ и поддерживают пространственное единство системы.

Таким образом, живые организмы резко отличаются от объектов физики и химии — неживых систем — своей исключительной сложностью и высокой структурной и функциональной упорядоченностью. Эти отличия придают жизни качественно новые свойства. Живое представляет собой особую ступень развития материи.

Теперь, после ознакомления с основными свойствами живых организмов, можно сформулировать определение понятия «жизнь». Материалистическое определение жизни дал один из основоположников научного коммунизма Ф. Энгельс: *«Жизнь есть способ существования белковых тел, и этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел»*<sup>1</sup>. Это определение дано Энгельсом более 100 лет назад. В него вошли два важных положения: 1) жизнь тесно связана с белковыми телами и 2) неперенное условие жизни — постоянный обмен веществ, с прекращением которого прекращается и жизнь.

Достижения биологии нашего времени позволили вскрыть новые черты, характерные для живых организмов, и на этом основании дать более подробное определение понятия «жизнь». Одно из таких определений принадлежит советскому ученому М. В. Волькенштейну: «Живые тела, существующие на Земле, представляют

<sup>1</sup> Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 82.

собой открытые саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот».

Ознакомившись со свойствами и сущностью живых организмов, можно перейти теперь к вопросу о возникновении жизни на Земле. Однако к чему же сводится этот вопрос?

Уже отмечалось, что все живые существа обладают совокупностью одних и тех же свойств. Сходство жизненных свойств у организмов, находящихся на разных уровнях сложности строения, обусловлено сходством их биологической организации. Все организмы состоят из нескольких типов макромолекул:

1) нуклеиновых кислот (ДНК — хранение информации о структуре белков, РНК — перенос информации);

2) белков (катализаторы химических реакций или структурные компоненты клеток);

3) сахаров и полисахаридов (источники энергии и структурные компоненты);

4) липидов (источники энергии и структурные компоненты).

Еще важнее то, что почти у всех изученных форм живых организмов сходны последовательности биохимических превращений: редупликация и транскрипция нуклеиновых кислот, биосинтез белков, жирных кислот, расщепление глюкозы и др.

Следовательно, вопрос о происхождении жизни на Земле сводится к выяснению того, как возникла столь универсальная система биохимических превращений и в каких реальных условиях было возможно появление живой материи и осуществление начальных этапов ее развития.

## **ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ**

### **СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВОЗНИКНОВЕНИИ ЖИЗНИ**

В настоящее время наиболее широкое признание получила гипотеза о происхождении жизни на Земле, разработанная советским ученым акад. А. И. Опарным. Эта гипотеза исходит из предположения о постепенном возникновении жизни на Земле из неорганиче-

ских веществ путем длительной абиогенной (небиологической) молекулярной эволюции.

Считают, что Земля и другие планеты Солнечной системы образовались из газово-пылевого облака около 4,5 млрд. лет назад. На первых этапах своего формирования Земля имела очень высокую температуру. По мере остывания планеты тяжелые элементы перемещались к ее центру, а более легкие оставались на поверхности. Атмосфера состояла из свободного водорода и его соединений ( $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{HCN}$ ) и поэтому носила восстановительный характер. Это обстоятельство послужило важной предпосылкой возникновения органических молекул небиологическим путем. Соединения, являющиеся восстановителями, легко вступают в химические реакции, отдавая водород, и при этом сами окисляются. Компоненты атмосферы подверглись воздействию различных источников энергии: жесткому, близкому к рентгеновскому, коротковолновому излучению Солнца, грозovým разрядам, высокой температуре в области грозových разрядов и в районах активной вулканической деятельности и т. п. В результате этих воздействий химически простые компоненты атмосферы вступали во взаимодействие, изменяясь и усложняясь. Возникали молекулы сахаров, аминокислот, азотистые основания, органические кислоты (уксусная, муравьиная, молочная и др.) и другие простые органические соединения.

Некоторые из этих реакций ученые смогли воспроизвести в лабораторных условиях. В 1953 г. американский ученый Л. С. Миллер, пропуская электрический разряд через смесь  $\text{H}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{CH}_4$  и  $\text{NH}_3$ , получил смесь нескольких аминокислот и органических кислот. В дальнейшем оказалось, что абиогенным путем в отсутствие кислорода могут быть синтезированы многие простые органические соединения, входящие в состав биологических полимеров — белков, нуклеиновых кислот и полисахаридов. Так, при пропускании электрического разряда через смесь  $\text{CO}$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{H}_2$  образуется синильная кислота  $\text{HCN}$ . В водной среде при определенных условиях из синильной кислоты, аммиака и некоторых других соединений могут возникать аминокислоты. Из азотистых оснований в присутствии неорганических фосфорных соединений образуется аденозинмонофосфат (АМФ), а также аденозиндифосфат (АДФ) и аденозинтрифосфат (АТФ).

Возможность абиогенного синтеза органических соединений доказывается тем, что они обнаружены в космическом пространстве. В космосе найдены цианистый водород (HCN), формальдегид, муравьиная кислота, метиловый и этиловый спирты и другие вещества. В некоторых метеоритах заключены жирные кислоты, сахара, аминокислоты. Все это свидетельствует о том, что органические соединения могли возникать чисто химическим путем в условиях, существовавших на Земле около 4 млрд. лет назад.

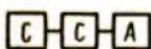
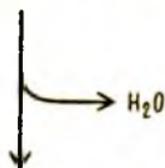
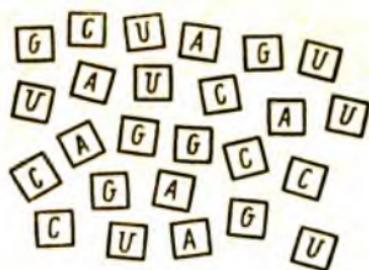
Таким образом, условиями для абиогенного возникновения органических соединений можно считать восстановительный характер атмосферы Земли, высокую температуру, грозовые разряды и мощное ультрафиолетовое излучение Солнца, которое тогда еще не задерживалось озоновым экраном.

По мере охлаждения Земли водяной пар, содержащийся в атмосфере, конденсировался, на поверхность Земли обрушивались дожди, образуя на ней большие водные пространства. В воде были растворены аммиак, диоксид углерода, синильная кислота, метан и более сложные органические соединения, образовавшиеся в атмосфере.

Органические молекулы, такие, как аминокислоты или нуклеотиды, в водной среде могут связываться друг с другом (конденсировать) с образованием полимеров. При этом выделяется вода. Две аминокислоты могут соединиться пептидной связью (см. с. 34), а два нуклеотида — фосфодиэфирной связью (см. с. 39). Следует отметить, что для синтеза простых соединений требуются более жесткие условия, чем для возникновения сложных. Например, синтез аминокислот происходит при температуре около 1 000 °С, а конденсация их в полипептиды — при температуре 160 °С.

Реакции конденсации приводят к образованию линейных полимеров — полипептидов и полинуклеотидов — различной длины и имеющих случайную последовательность мономеров (рис. 2). Полинуклеотиды способны служить матрицей и, таким образом, определять последовательность нуклеотидов в новых полинуклеотидах. Матричные свойства основаны на специфическом, так называемом комплементарном, связывании аденина (А) с урацилом (U) и гуанина (G) с цитозином (С). Механизмы комплементарного матричного копирования в последующем заняли центральное место в процессах

Рис. 2. Нуклеотиды могут спонтанно полимеризоваться с высвобождением воды. В результате получается смесь полинуклеотидов случайной длины и случайной последовательности



переноса информации в биологических системах. Генетическая информация каждой клетки закодирована в последовательности оснований ее полинуклеотидов, и эта информация передается (наследуется) из поколения в поколение с помощью комплементарного спаривания оснований.

Однако реакции эти в отсутствие белков-ферментов идут очень медленно.

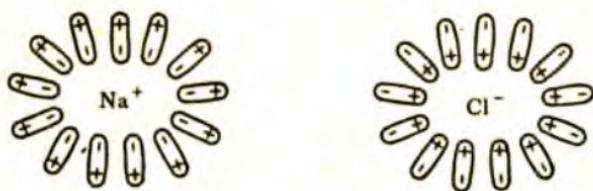
Среди случайно образующихся полипептидов были такие, которые обладали каталитической активностью и могли ускорять процессы матричного синтеза полинуклеотидов. Следовательно, следующим важным шагом предбиологической эволюции было объединение способности полинуклеотидов к самовоспроизведению со способностью полипептидов к каталитической активности. Стабильность, устойчивость «удачных» комбинаций аминокислот — полипептидов — обеспечивается только сохранением информации о них в нуклеиновых кислотах. В свою очередь, полипептиды или белки, синтезируемые на основе информации, заложенной в молекулах РНК, могут облегчать редупликацию этих молекул. Так путем отбора возник генетический код, или «словарь», устанавливающий соответствие между триплетами нуклеотидов и аминокислотами.

Дальнейшее усложнение обмена веществ могло происходить только в условиях пространственной близости генетического кода и кодируемых им белков, а также изоляции реагирующих компонентов от внеш-

ней среды. Действительно, отбор молекул РНК по качеству кодируемого ею белка осуществляется только в том случае, если белок не диффундирует в любом направлении, а сохраняется в каком-либо изолированном пространстве, где и участвует в обменных процессах.

Возможность отделения белоксинтезирующей системы от внешней среды заложена в физико-химических свойствах молекул.

Отдельные ионы и молекулы в водном растворе всегда окружены водной оболочкой. Например, при диссоциации  $\text{NaCl}$  ионы  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  окружены слоем молекул воды (вспомните, что молекулы воды полярны).



Органические молекулы также окружены водной оболочкой, толщина которой зависит от величины заряда молекулы, концентрации солей в растворе, температуры и проч. При определенных условиях водная оболочка приобретает четкие границы и отделяется от окружающего раствора (рис. 3). Молекулы, окруженные водной оболочкой, могут объединяться, образуя многомолекулярные комплексы — коацерваты. В первичном океане коацерваты, или коацерватные капли, обладали способностью поглощать различные вещества. В результате этого внутренний состав коацервата претерпевал изменения, что вело или к его распаду, или к накоплению веществ, т. е. к росту и к изменению химического состава, повышающего устойчивость коацерватной капли. Судьба капли определялась преобладанием одного из указанных процессов. Акад. А. И. Опа-

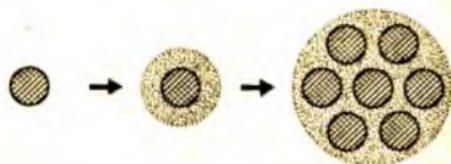


Рис. 3. Образование водной оболочки вокруг крупных молекул



Рис. 4. Коацерватные капли, полученные в экспериментальных условиях

рин отмечал, что в массе коацерватных капель должен был идти отбор наиболее устойчивых в данных конкретных условиях. Достигнув определенных размеров, материнская коацерватная капля могла распадаться на дочерние (рис. 4). Дочерние коацерваты, структура которых мало отличалась от материнской, продолжали свой рост, а резко отличавшиеся капли распадались. Продолжали существовать только те коацерватные капли, которые, вступая в какие-то элементарные формы обмена со средой, сохраняли относительное постоянство своего состава. В дальнейшем они приобрели способность поглощать из окружающей среды не всякие вещества, а лишь такие, которые обеспечивали им устойчивость, а также способность выделять наружу продукты обмена. Постепенно увеличивались различия между химическим составом капли и окружающей средой. В процессе длительного отбора (его называют *химической эволюцией*) сохранились лишь те капли, которые при распаде на дочерние не утрачивали особенностей своей структуры, т. е. приобрели свойство самовоспроизведения. Эволюция коацерватов завершилась образованием мембраны, отделяющей их от окружающей среды и состоящей из фосфолипидов. Подобные искусственные мембраны, окаймляющие пузырьки размером от 1 до 10 мкм, сейчас без труда создаются в экспериментальных условиях. Образование наружной мембраны предопределило направление дальнейшей химической эволюции по пути развития все более совершенных саморегулирующихся систем вплоть до возникновения первых примитивных клеток. Оказавшись в окруженном мембраной замкнутом пространстве, молекулы РНК эволюционировали, причем признаком, по которому происходил отбор, была не собственная структура РНК, но главным образом свойства кодируемых ими белков.

Таким образом, нуклеотидная последовательность

РНК стала проявляться в свойствах клетки как целого.

Обратите внимание, что ключевым событием в возникновении клетки послужило объединение матричной функции РНК и каталитической функции пептидов. РНК и сейчас обеспечивает синтез белков в клетке (подробнее см. с. 42). На каком-то более позднем этапе эволюции ДНК заменила РНК в качестве вещества наследственности.

Появление первых клеточных организмов положило начало биологической эволюции. Это произошло примерно 3—3,5 млрд. лет назад. Первые живые организмы обладали способностью к самовоспроизведению и другими основными признаками живого, существовали в восстановительной среде и имели анаэробный тип обмена. По своему строению они напоминали современных бактерий.

### НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ

Первые живые организмы были гетеротрофами и в качестве источника энергии (пищи) использовали органические соединения, находящиеся в растворенном виде в водах первичного океана. Поскольку в атмосфере Земли свободного кислорода не было, они имели анаэробный (бескислородный) тип обмена, эффективность которого невелика. Появление все большего количества гетеротрофных организмов приводило к истощению вод первичного океана, в нем все меньше оставалось готовых органических веществ, которые можно было использовать в пищу. *В этих условиях в преимущественном положении оказались организмы, приобретшие способность использовать энергию света для синтеза органических веществ из неорганических*, а именно из  $\text{CO}_2$  и  $\text{N}_2$  атмосферы. Но  $\text{CO}_2$  и  $\text{N}_2$  в атмосфере находятся в инертном окисленном состоянии, а чтобы они были способны участвовать в химических реакциях, их надо восстановить, т. е. передать им электроны от других соединений. Функцию передачи электронов от одного соединения к другому, по-видимому, выполнял активированный светом пигментный комплекс, предшественник современного хлорофилла. Считают, что одним из первых источников (доноров) электронов был сероводород  $\text{H}_2\text{S}$ . В результате образу-

ется элементарная сера, а водород используется для восстановления диоксида углерода до углеводов.

В качестве доноров водорода могут быть использованы и другие соединения, в том числе органические. Кислород в процессе фотосинтеза такого типа не выделяется. Фотосинтез у анаэробных организмов развился на очень раннем этапе истории жизни, они долгое время существовали в бескислородной среде. Такие анаэробные фотосинтезирующие организмы сохранились до наших дней, например серные пурпурные бактерии. Очень важно отметить, что пигментный комплекс сходен с пигментами зеленых растений — хлорофиллом<sup>1</sup>.

*Следующим шагом эволюции было приобретение фотосинтезирующими организмами способности использовать воду в качестве источника водорода.* Автотрофное усвоение  $\text{CO}_2$  такими организмами сопровождалось выделением свободного кислорода. С тех пор в атмосфере Земли постепенно начал накапливаться кислород. По геологическим данным, уже 2,7 млрд. лет назад в атмосфере в небольшом количестве имелся свободный кислород.

Первыми фотосинтезирующими организмами, выделяющими в атмосферу  $\text{O}_2$ , были цианобактерии (цианеи, их называют еще синезелеными водорослями). Цианобактерии способны также усваивать из атмосферы и азот. Около 2,1 млрд. лет назад существовали все фотосинтезирующие прокариоты, известные в настоящее время. К этому времени, по-видимому, возникли организмы, имевшие аэробный тип обмена.

*Переход от первичной восстановительной атмосферы к среде, содержащей кислород,— важнейшее событие как в эволюции живых существ, так и в преобразовании минералов.* Во-первых, кислород, выделяющийся в атмосферу, в верхних ее слоях под действием мощного ультрафиолетового излучения Солнца превращается в активный озон ( $\text{O}_3$ ), который способен поглощать большую часть жестких — коротковолновых — ультрафиолетовых лучей, разрушительно действующих на сложные органические соединения. Во-вторых, в присутствии свободного кислорода возникает возможность энергетически более выгодного кислородного типа обмена веществ, т. е. появления аэробных бактерий. Таким

---

<sup>1</sup> Известно несколько типов хлорофилла.

образом, два фактора, обусловленных образованием на Земле свободного кислорода, вызвали к жизни многочисленные новые формы живых организмов и более широкое использование ими окружающей среды.

Как же повлияло накопление молекулярного кислорода в атмосфере на анаэробные организмы, положившие начало жизни на Земле? Они оказались в невыгодном положении. Одни из них вымерли, другие нашли среду обитания, лишенную кислорода, и продолжали там анаэробное существование. Третьи вступили в симбиоз с аэробными клетками. *Так возникли эукариотические клетки.*

Сущность симбиотической гипотезы возникновения эукариот состоит в следующем.

Полагают, что основой для симбиоза послужили амебоподобные крупные гетеротрофные клетки. В процессе питания вместе с органическими молекулами, находящимися в окружающей среде, они могли захватывать и мелкие бактериоподобные аэробные клетки, способные дышать кислородом. Такие бактерии могли функционировать и внутри клетки-хозяина, производя энергию. Те амебоподобные хищники, в теле которых аэробные бактерии оставались невредимыми, оказались в более выгодном положении, чем клетки, получившие энергию анаэробным путем. В дальнейшем бактерии-симбионты превратились в митохондрии. На возможность такого пути возникновения митохондрий указывает существование в наше время амёб, у которых нет митохондрий. Их роль выполняют бактерии-симбионты. Когда к поверхности клетки-хозяина прикрепилась другая группа симбионтов — жгутикоподобные бактерии, сходные с современными спирохетами, подвижность и способность к нахождению пищи у такой клетки резко возросли. Так возникли примитивные животные клетки — предшественники ныне живущих жгутиковых простейших.

Образовавшиеся подвижные эукариоты путем симбиоза с фотосинтезирующими прокариотическими организмами (возможно, цианобактериями) дали начало водорослям, т. е. растениям. Фотосинтезирующие бактерии-симбионты стали хлоропластами. Предполагаемый путь возникновения разных групп эукариотических организмов изображен на рис. 5.

Таким образом, возникновение жизни на Земле носит закономерный характер, и ее появление связано

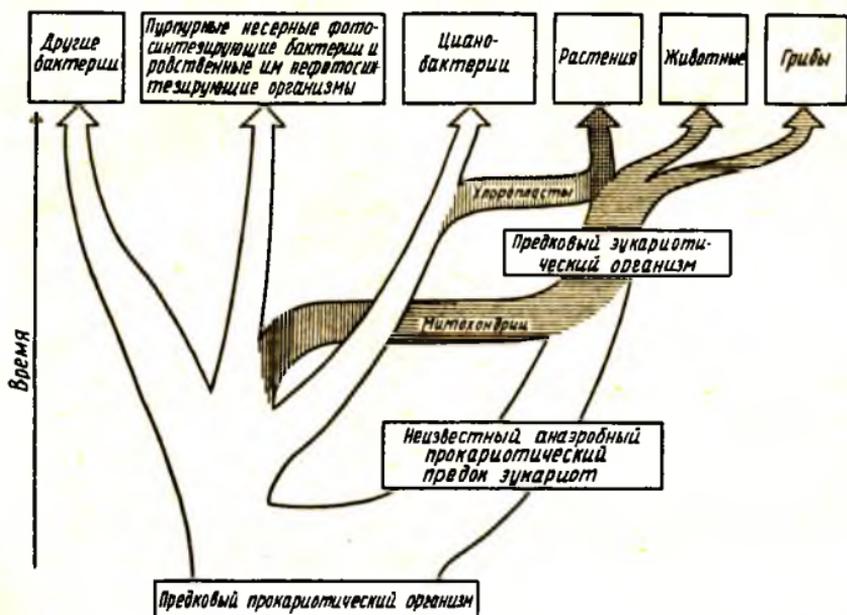


Рис. 5. Схема, отражающая симбиотическую гипотезу возникновения эукариотических клеток



Рис. 6. Схема, отражающая переход химической эволюции в биологическую

с длительным процессом химической эволюции, происходившей на нашей планете.

Формирование структуры, отграничивающей организм от окружающей среды, — мембраны — способствовало появлению живых организмов и ознаменовало начало биологической эволюции. Как примитивные живые организмы, возникшие около 3 млрд. лет назад, так и более сложно устроенные в основе своей организации имеют клетку. *Следовательно, клетка представляет собой структурную единицу всех живых организмов вне зависимости от уровня их организации.*

Таковы основные черты возникновения и начальные этапы развития жизни на Земле (рис. 6).

## УЧЕНИЕ О КЛЕТКЕ

Простейшие, бактерии, многие грибы и водоросли представляют собой отдельно существующие друг от друга клетки. Тело всех многоклеточных организмов — растений, грибов и животных — построено из большего или меньшего числа клеток, которые являются элементарными структурами, составляющими сложный организм. Независимо от того, представляет собой клетка целостную живую систему или ее часть, она имеет набор признаков и свойств, общих для всех клеток.

### ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

В состав клетки входит около 70 химических элементов периодической системы Д. И. Менделеева. Все эти элементы встречаются и в неживой природе, что служит одним из доказательств общности живой и неживой природы. Однако соотношение химических элементов в живых телах иное, чем в объектах неодушевленной природы.

В земной коре наиболее распространены кремний, алюминий, кислород и натрий (около 90 %). В живых организмах около 98 % массы составляют четыре элемента: водород, кислород, углерод и азот. Такое различие обусловлено особенностями химических свойств перечисленных элементов, вследствие чего они оказались наиболее подходящими для формирования молекул, выполняющих биологические функции. Водород, кислород, углерод и азот способны образовывать прочные ковалентные связи посредством спаривания

электронов, принадлежащих двум атомам. Кислород, углерод и азот образуют и одинарные, и двойные связи, благодаря чему получаются самые разнообразные химические соединения. Особенно важна способность атомов углерода взаимодействовать друг с другом путем возникновения ковалентных углерод-углеродных связей. Каждый углеродный атом может установить ковалентные связи с четырьмя атомами углерода. Ковалентно связанные атомы углерода могут формировать каркасы бесчисленного множества различных органических молекул. Поскольку атомы углерода легко вступают в ковалентные связи с кислородом, азотом и серой, органические молекулы достигают исключительной сложности и разнообразия строения.

Кроме четырех основных элементов в клетке в заметных количествах (десятые и сотые доли процента) содержатся натрий, калий, кальций, хлор, фосфор, сера, железо, магний. Каждый из них выполняет важную функцию в клетке. Например, ионы  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  и  $\text{Cl}^-$  обеспечивают проницаемость клеточных мембран для различных веществ и проведение импульса по нервному волокну. Кальций и фосфор участвуют в формировании костной ткани, обеспечивая прочность кости. Кроме того, кальций — один из факторов, влияющих на процесс свертывания крови. Железо входит в состав гемоглобина — белка эритроцитов, связывающего кислород. Магний в клетках зеленых растений — компонент хлорофилла — пигмента, обеспечивающего преобразование солнечной энергии в энергию химических связей (фотосинтез), в клетках животных находится в составе ряда ферментов.

Остальные элементы (цинк, медь, йод, фтор и др.) содержатся в живых организмах в очень малых количествах — в общей сложности до 0,02 %. Они встречаются главным образом в специализированных клетках, где участвуют в образовании биологически активных веществ. Так, цинк входит в молекулу гормона поджелудочной железы инсулина, регулирующего углеводный обмен, йод — компонент гормона щитовидной железы тироксина, регулирующего интенсивность обмена веществ и рост организма в процессе развития.

Все химические элементы находятся в организме либо в виде ионов, либо входят в состав тех или иных соединений — молекул неорганических и органических веществ. (табл. 1).

Таблица 1. Примерный химический состав клетки бактерии и клетки млекопитающих

Химическое соединение	Доля от общей массы клетки, %	
	бактерия	клетка млекопитающего
H <sub>2</sub> O	70	70
Неорганические ионы (Na <sup>+</sup> , K <sup>+</sup> , Mg <sup>2+</sup> , Ca <sup>2+</sup> , Cl <sup>-</sup> и т. д.)	1	1
Низкомолекулярные продукты обмена веществ	3	3
Белки	15	18
РНК	6	1,1
ДНК	1	0,25
Липиды	2	5,0
Полисахариды	2	2
Общий объем клетки	2 · 10 <sup>-12</sup> см <sup>3</sup>	4 · 10 <sup>-9</sup> см <sup>3</sup>

### Неорганические соединения, входящие в состав клетки

**Вода.** Самое распространенное неорганическое соединение в живых организмах — вода. Ее содержание в клетках разного типа колеблется в широких пределах: в клетках эмали зубов воды около 10 %, а в клетках развивающегося зародыша — более 90 %. В теле медузы воды до 98 %. Но в среднем в многоклеточном организме вода составляет около 80 % массы тела.

Важная роль воды в клетке обусловлена ее химической природой. Дипольный характер строения молекул воды объясняет их способность активно вступать во взаимодействие с различными веществами. Для многих веществ энергия связи между атомами меньше, чем энергия притяжения этих атомов к молекулам воды. На этом основано явление растворимости — диссоциации молекул на ионы в водной среде.

Вода — хороший растворитель для огромного количества органических и неорганических веществ. Большинство химических реакций в клетке происходит между растворенными в воде веществами. Проникновение веществ в клетку и выведение из нее продуктов жизнедеятельности также возможно только в растворенном виде.

Вода принимает участие в явлениях осмоса, играющего важную роль в поддержании постоянства химического состава клетки. *Осмозом* называется проникновение молекул растворителя через полупроницаемую мембрану в раствор какого-либо вещества. Полупроницаемыми называются мембраны, которые пропускают молекулы растворителя, но не пропускают молекулы (или ионы) растворенного вещества. Следовательно, осмос — это односторонняя диффузия молекул воды в направлении раствора.

Наружная клеточная мембрана проницаема для строго определенных веществ и не пропускает большинство соединений, находящихся в цитоплазме. Вода поступает в клетку путем осмоса. Давление, с которым вода проникает через мембрану, называется *осмотическим*. Величина осмотического давления возрастает с увеличением концентрации раствора. Два раствора с одинаковым осмотическим давлением независимо от химического состава растворенных веществ называются *изотоническими* (от греч. «изос» — равный и лат. «тонус» — сила, напряжение) или *изоосмотическими*. Осмотическое давление жидкостей организма человека равно давлению 0,86 %-ного раствора хлорида натрия. Более концентрированные растворы называются *гипертоническими*, менее концентрированные — *гипотоническими*.

Направление диффузии воды — в клетку или из клетки — обусловлено величиной осмотического давления окружающего клетку раствора. Если какие-либо клетки, например эритроциты, поместить в гипотонический раствор, вода будет поступать в них, и давление ее на наружную клеточную мембрану будет возрастать до тех пор, пока клеточная оболочка не лопнет. Напротив, в гипертоническом растворе вода будет стремиться наружу, и клетки обезвоживаются, сморщиваются. На явлениях осмоса основаны движение воды по проводящей системе растений от корней к листьям и напряжение стенок растительных клеток — *тургор*. Вода, всасываемая корневыми волосками растений, содержит мало растворенных веществ. Проникая в клетки через мембраны и создавая в них повышенное давление, вода придает упругость (тургор) листьям, лепесткам цветков, стеблям трав. У одноклеточных организмов, обитающих в пресной воде, для удаления постоянно поступающей в клетку воды существует специальный орга-

ноид — сократительная вакуоль. У морских простейших сократительной вакуоли нет вследствие изотоничности цитоплазмы и окружающей среды.

Не менее важна для клетки и чисто химическая роль воды. Под действием специальных ферментов она вступает в реакции гидролиза, т. е. в реакции, при которых к свободным валентностям различных молекул присоединяются ионы  $\text{OH}^-$  или  $\text{H}^+$  воды. В результате образуются новые вещества с новыми свойствами.

Вода обладает хорошей теплопроводностью и большой теплоемкостью, поэтому температура внутри клетки (и организма) более устойчива, чем в окружающей среде.

**Минеральные соли.** Подавляющая часть неорганических веществ клетки находится в виде солей — либо диссоциированных на ионы, либо в твердом состоянии. Среди первых большое значение имеют катионы  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ , которые обеспечивают такое важнейшее свойство живых организмов, как раздражимость. В тканях многоклеточных животных кальций входит в состав межклеточного «цемента», обуславливающего сцепление клеток между собой и упорядоченное их расположение в тканях. Следует обратить внимание на то, что содержание катионов в клетке и в окружающей клетку среде — регулируемый процесс. Например, в цитоплазме клеток довольно много калия и очень мало натрия. Во внеклеточной среде (в плазме крови, в межклеточной жидкости, в морской воде) много натрия и мало калия.

От концентрации солей зависят буферные свойства клетки. *Буферностью* называется способность клетки поддерживать слабощелочную реакцию своего содержимого на постоянном уровне. Внутри клетки буферность обеспечивается главным образом анионами  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  и  $\text{HPO}_4^{2-}$ . Во внеклеточной жидкости и в крови роль буфера играют  $\text{H}_2\text{CO}_3$  и  $\text{HCO}_3^-$ . Анионы слабых кислот и слабые щелочи связывают ионы водорода и гидроксил-ионы ( $\text{OH}^-$ ), благодаря чему реакция внутри клетки практически не меняется.

Нерастворимые минеральные соли, например фосфорнокислый кальций, обеспечивают прочность костной ткани позвоночных и раковины моллюсков.

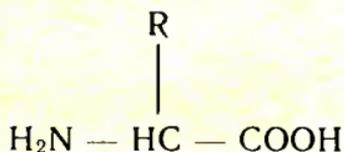
## Органические соединения, входящие в состав клетки

Органические соединения составляют в среднем 20—30 % массы клетки живого организма. К ним относятся биологические полимеры — белки, нуклеиновые кислоты и углеводы, а также жиры и ряд небольших молекул — гормонов, пигментов, аминокислот, нуклеотидов, АТФ и др. В различные типы клеток входит неодинаковое количество тех или иных органических соединений. Например, в растительных клетках преобладают сложные углеводы — полисахариды; в животных — больше белков и жиров. Тем не менее каждая группа органических веществ в любом типе клеток выполняет сходные функции.

**Белки.** Белки составляют 10—18 % от общей массы клетки. Это высокомолекулярные полипептиды с молекулярной массой от 6 000 до 1 млн. Д и выше. В организме человека встречается около 5 млн. типов белковых молекул, отличающихся по своей массе, структуре и функциям не только друг от друга, но и от белков других организмов.

Несмотря на такое разнообразие и сложность строения, все белки построены всего из 20 различных аминокислот.

Общая формула их выглядит так:



В левой части формулы расположена группа  $\text{NH}_2$ , которая называется аминогруппой и обладает основными свойствами; в правой части — группа  $\text{COOH}$ , которая называется карбоксильной и имеет кислотные свойства. Вспомните, что карбоксильная группа свойственна всем органическим кислотам. Аминокислоты отличаются друг от друга своими радикалами (R), которыми могут быть самые разные соединения.

Таким образом, аминокислоты — амфотерные соединения, совмещающие свойства и кислоты, и основания. Этим обусловлена их способность взаимодействовать друг с другом. Две аминокислоты соединяются в одну молекулу путем установления связи между



белковой молекулы. *Третичная структура* формируется благодаря взаимодействию радикалов аминокислот, в частности радикалов аминокислоты цистеина, которые содержат серу. Атомы серы двух аминокислот, находящихся на некотором расстоянии друг от друга в полипептидной цепи, соединяются, образуя так называемые *дисульфидные* или S—S-связи. Благодаря этим взаимодействиям, а также другим, менее сильным связям белковая спираль сворачивается и приобретает форму шарика, или глобулы.

Количество аминокислот с радикалами, участвующими в формировании третичной структуры, а также порядок их расположения в полипептидной цепочке специфичны для каждого белка. Следовательно, особенности третичной структуры белка определяются его первичной структурой.

Поскольку большинство белков проявляет свою биологическую активность в виде третичной структуры, замена даже одной аминокислоты в полипептидной цепочке может привести к изменению конфигурации белка и к снижению или утрате способности к участию в биохимических реакциях.

Для некоторых функций организма требуется участие белков с еще более высоким уровнем организации. Например, гемоглобин — комплекс из четырех связанных между собой молекул; только в такой форме он может присоединять и транспортировать кислород. Подобные агрегаты носят название *четвертичной структуры*.

По своему составу белки делятся на простые и сложные. *Простые белки* состоят только из аминокислот. *Сложные белки* помимо аминокислот имеют в своем составе другие органические соединения (нуклеиновые кислоты, липиды, углеводы), соединения фосфора, металлы. Соответственно они носят название нуклеопротеидов, липопротеидов, гликопротеидов, фосфо- и металлопротеидов.

Утрата белковой молекулой своей структурной организации называется *денатурацией*.

Денатурация может быть вызвана изменением температуры, обезвоживанием, облучением рентгеновскими лучами и другими воздействиями. Вначале разрушается самая слабая структура — четвертичная, затем третичная, вторичная и при наиболее жестких условиях — первичная. Если при изменении условий среды первичная

структура молекулы белка остается неизменной, то при восстановлении нормальных условий среды полностью воссоздается и структура белка. Процесс восстановления структуры денатурированного белка называется *ренатурацией*.

Это свойство белков полностью восстанавливать утраченную структуру широко используется в медицинской и пищевой промышленности для приготовления медицинских препаратов, например вакцин и сывороток, для получения пищевых концентратов, сохраняющих в высушенном виде свои питательные свойства.

**Функции белков.** Функции белков в клетке многообразны. Одна из важнейших — *строительная* функция: белки входят в состав всех клеточных мембран и органоидов клетки, а также внеклеточных структур.

Для обеспечения жизнедеятельности клетки исключительно важное значение имеет *каталитическая*, или *ферментативная*, роль белков. Биологические катализаторы, или ферменты, — это вещества белковой природы, ускоряющие химические реакции в десятки и сотни тысяч раз.

Ферментам свойственны некоторые черты, отличающие их от катализаторов неорганической природы. Во-первых, один фермент катализирует только одну реакцию или один тип реакций, т. е. биологический катализ специфичен. Во-вторых, активность ферментов ограничена довольно узкими температурными рамками (35—45 °С), за пределами которых их активность снижается или исчезает. В-третьих, ферменты активны при физиологических значениях рН, т. е. в слабощелочной среде. Еще одно важное отличие ферментов от неорганических катализаторов: биологический катализ протекает при нормальном атмосферном давлении.

Все это определяет ту важную роль, которую ферменты играют в живом организме. Практически все химические реакции в клетке протекают с участием ферментов.

*Двигательная* функция живых организмов обеспечивается специальными сократительными белками. Эти белки участвуют во всех видах движения, к которым способны клетки и организмы: мерцание ресничек и биевание жгутиков у простейших, сокращение мышц у многоклеточных животных и пр.

*Транспортная* функция белков заключается в присоединении химических элементов (например, кислоро-

да) или биологически активных веществ (гормонов) и переносе их к различным тканям и органам тела.

При поступлении в организм чужеродных белков или микроорганизмов белые кровяные тельца — лейкоциты — образуют особые белки — антитела. Они связывают и обезвреживают не свойственные организму вещества — это *защитная* функция белков.

Белки служат также источником энергии в клетке, т. е. выполняют *энергетическую* функцию. При полном расщеплении 1 г белка выделяется 17,6 кДж энергии.

**Углеводы.** Углеводы, или сахараиды, — органические вещества с общей формулой  $C_n(H_2O)_m$ . У большинства углеводов число атомов водорода в два раза превышает количество атомов кислорода. Поэтому эти вещества и были названы углеводами. В животных клетках углеводов немного — 1—2, иногда до 5% (в клетках печени). Богаты углеводами растительные клетки, где их содержание достигает 90% сухой массы (клубни картофеля).

Углеводы подразделяют на простые и сложные. Простые углеводы называются *моносахаридами*. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле моносахариды называются триозами (3 атома), тетрозами (4 атома), пентозами (5 атомов) или гексозами (6 атомов углерода).

Из шестиуглеродных моносахаридов — *гексоз* — наиболее важны глюкоза, фруктоза и галактоза. Глюкоза содержится в крови (0,1—0,12 %) и служит основным источником энергии для клеток и тканей организма. *Пентозы* — рибоза и дезоксирибоза — входят в состав нуклеиновых кислот и АТФ. Если в одной молекуле объединяются два моносахарида, то такое соединение называют *дисахаридом*. К дисахаридам относится пищевой сахар, получаемый из тростника или сахарной свеклы. Он состоит из одной молекулы глюкозы и одной молекулы фруктозы. Молочный сахар также является димером и включает глюкозу и галактозу.

Сложные углеводы, образованные многими моносахаридами, называются *полисахаридами*. Мономером таких полисахаридов, как крахмал, гликоген, целлюлоза, является глюкоза.

Углеводы выполняют две основные функции: *строительную* и *энергетическую*. Например, целлюлоза образует стенки растительных клеток; сложный полисахарид хитин — главный структурный компонент наружного скелета членистоногих. Строительную функцию хитин

выполняет и у грибов. Углеводы играют роль основного источника энергии в клетке. В процессе окисления 1 г углеводов освобождается 17,6 кДж энергии. Крахмал у растений и гликоген у животных, откладываясь в клетках, служит энергетическим резервом.

**Жиры и липоиды.** Жиры (липиды) представляют собой соединения высокомолекулярных жирных кислот и трехатомного спирта глицерина. Жиры не растворяются в воде — они гидрофобны. В клетках есть и другие сложные гидрофобные жироподобные вещества, называемые липоидами, например холестерин. Содержание жиров в клетке колеблется от 5 до 15% от массы сухого вещества. В клетках жировой ткани количество жира достигает 90%.

К числу важнейших относится *строительная* функция липидов и липоидов. Липиды образуют бимолекулярный слой, служащий основой наружной клеточной мембраны (см. рис. 18). Из них 75—95% составляют фосфолипиды. В состав клеточной мембраны входит и холестерин.

Важную роль играют липиды как источники энергии. В ходе расщепления 1 г жиров до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  освобождается большое количество энергии — 38,9 кДж. Накапливаясь в клетках жировой ткани животных, в семенах и плодах растений, жиры служат запасным источником энергии.

Благодаря плохой теплопроводности жир способен выполнять функцию *теплоизоляции*. У некоторых животных (тюлени, киты) он откладывается в подкожной жировой ткани, которая у китов образует слой толщиной до 1 м.

Липоиды служат предшественниками некоторых гормонов. Следовательно, этим веществам свойственна и функция *регуляции обменных процессов*.

**Нуклеиновые кислоты.** Значение нуклеиновых кислот очень велико. Особенности их химического строения обеспечивают возможность хранения, переноса в цитоплазму и передачи по наследству дочерним клеткам информации о структуре белковых молекул, которые синтезируются в каждой клетке. Белки обуславливают большинство свойств и признаков клеток. Понятно поэтому, что стабильность структуры нуклеиновых кислот — важнейшее условие нормальной жизнедеятельности клеток и организма в целом. Любые изменения строения нуклеиновых кислот влекут за собой изменения

структуры клеток или активности физиологических процессов в них, влияя таким образом на жизнеспособность.

Существует два типа нуклеиновых кислот: ДНК и РНК. ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) — биологический полимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепей, соединенных друг с другом. Мономеры, составляющие каждую из цепей ДНК, представляют собой сложные органические соединения, включающие одно из четырех азотистых оснований: аденин (А) или тимин (Т), цитозин (Ц) или гуанин (Г); пятиатомный сахар пентозу — дезоксирибозу, по имени которой получила название и сама ДНК, а также остаток фосфорной кислоты. Эти соединения носят название *нуклеотидов* (рис. 7). В каждой цепи нуклеотиды соединяются путем



Рис. 7. Схема строения нуклеотида

образования ковалентных связей между дезоксирибозой одного и остатком фосфорной кислоты последующего нуклеотида. Объединяются две цепи в одну молекулу при помощи водородных связей, возникающих между азотистыми основаниями, входящими в состав нуклео-

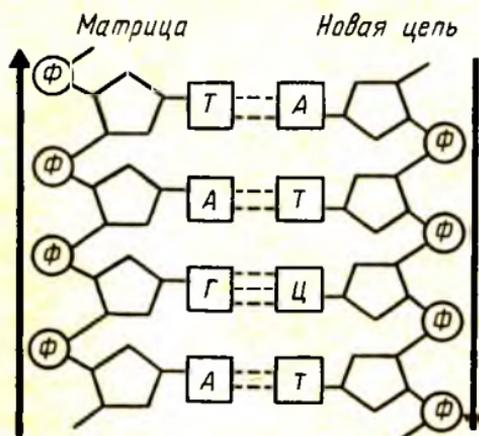


Рис. 8. Комплементарное соединение нуклеотидов и образование двухцепочечной молекулы ДНК

тидов, образующих разные цепи. Количество таких связей между разными азотистыми основаниями неодинаково и вследствие этого они могут соединяться только попарно: азотистое основание А одной цепи полинуклеотидов всегда связано двумя водородными связями с Т другой цепи, а Г — тремя водородными связями с азотистым основанием Ц противоположной полинуклеотидной цепочки. Такая способность к избирательному соединению нуклеотидов называется *комплементарностью*. Комплементарное взаимодействие нуклеотидов приводит к образованию пар нуклеотидов (рис. 8). В полинуклеотидной цепочке соседние нуклеотиды связаны между собой через сахар (дезоксирибозу) и остаток фосфорной кислоты.

*РНК (рибонуклеиновая кислота)*, так же как ДНК, представляет собой полимер, мономерами которого служат нуклеотиды. Азотистые основания те же самые, что входят в состав ДНК (аденин, гуанин, цитозин); четвертое — урацил — присутствует в молекуле РНК вместо тимина. Нуклеотиды РНК содержат вместо дезоксирибозы другую пентозу — рибозу. В цепочке РНК нуклеотиды соединяются путем образования ковалентных связей между рибозой одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого.

Известны двух- и одноцепочечные молекулы рибонуклеиновой кислоты. Двухцепочечные РНК служат для хранения и воспроизведения наследственной информации у некоторых вирусов, т. е. выполняют у них функции хромосом. Одноцепочечные РНК осуществляют перенос информации о последовательности аминокислот в белках от хромосомы к месту их синтеза и участвуют в процессах синтеза.

Существует несколько видов одноцепочечных РНК. Их названия обусловлены выполняемой функцией или местом нахождения в клетке. Основную часть РНК цитоплазмы (80—90%) составляет *рибосомальная РНК* (рРНК). Она содержится в органоидах клетки, осуществляющих синтез белков, — рибосомах. Размеры молекул рРНК относительно невелики, они содержат от 3 до 5 тыс. нуклеотидов. Другой вид РНК — *информационные* (иРНК), переносящие от хромосом к рибосомам информацию о последовательности аминокислот в белках, которые должны синтезироваться. Размер иРНК зависит от длины участка ДНК, на котором они были синтезированы. Молекулы иРНК могут состоять из

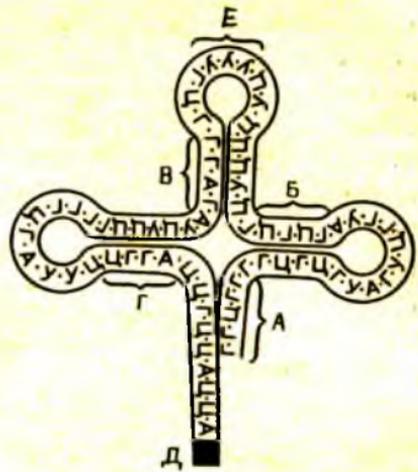


Рис. 9. Схема строения тРНК. А, Б, В, Г — участки комплементарного соединения внутри одной цепочки РНК; Д — активный центр (участок соединения с аминокислотой); Е — участок комплементарного соединения с молекулой иРНК

300—30 000 нуклеотидов. *Транспортные РНК (тРНК)* включают 76—85 нуклеотидов (рис. 9) и выполняют несколько функций. Они доставляют аминокислоты к месту синтеза белка, «узнают» (по принципу комплементарности) участок (триплет) иРНК, соответствующий переносимой аминокислоте, осуществляют ориентацию аминокислоты на рибосоме.

### Обмен веществ и преобразование энергии в клетке

Постоянный обмен веществ с окружающей средой — одно из основных свойств живых систем. В клетках непрерывно идут процессы биологического синтеза, или биосинтеза. При участии ферментов из простых низкомолекулярных веществ образуются сложные: из аминокислот синтезируются белки, из моносахаридов — сложные углеводы, из азотистых оснований — нуклеотиды, а из них — нуклеиновые кислоты. Разнообразные жиры и масла возникают путем химических превращений сравнительно простых веществ, источником которых служит остаток уксусной кислоты — ацетат. При этом биосинтетические реакции отличаются видовой и индивидуальной, т. е. свойственной каждому отдельному организму, специфичностью. Например, клетки наружных покровов членистоногих синтезируют хитин — сложный полисахарид, а у наземных позвоночных — пресмыкающихся, птиц, млекопитающих — роговое вещество, основу которого составляет белок кератин. В то же время у каждого организма большинство белков *индивидуальны*, т. е. обладают не вполне одинаковой структурой.

Это определяется тем, что в конечном счете структура синтезируемых крупных органических молекул определяется последовательностью нуклеотидов в ДНК, т. е. генотипом. Синтезированные вещества используются в процессе роста для построения клеток и их органоидов и для замены израсходованных или разрушенных молекул. Все реакции синтеза идут с поглощением энергии.

Наряду с биосинтетическими процессами в клетках происходит распад сложных органических молекул: и синтезированных в клетках, и поступивших извне с пищей. При расщеплении высокомолекулярных соединений выделяется энергия, необходимая для реакции биосинтеза.

**Пластический обмен.** Пластическим обменом, или *ассимиляцией*, или *анаболизмом*, называется совокупность реакций биологического синтеза. Название этого вида обмена отражает его сущность: из веществ, поступающих в клетку извне, образуются вещества, подобные веществам клетки.

Рассмотрим одну из важнейших форм пластического обмена — биосинтез белков. Как уже отмечалось, все многообразие свойств белков в конечном счете определяется их первичной структурой, т. е. последовательностью аминокислот. Огромное количество отобранных в процессе эволюции уникальных сочетаний аминокислот воспроизводится путем синтеза нуклеиновых кислот с такой последовательностью азотистых оснований, которая соответствует последовательности аминокислот в белках. Каждой аминокислоте в полипептидной цепочке соответствует комбинация из трех нуклеотидов — *триплет*. Так, аминокислоте цистеину соответствует триплет АЦА, валину — ЦАА, лизину — ТТТ и т. д. (рис. 10, табл. 2).



Рис. 10. Соотношение последовательности триплетов ДНК, РНК и аминокислот в белковой молекуле

Таблица 2. Генетический код (триплет и РНК)

Первая буква (5)'	Вторая буква				Третья буква (3)'
	U	C	A	G	
U	Фен Фен Лей Лей	Сер Сер Сер Сер	Тир Тир — —	Цис Цис — Трп	U C A G
C	Лей Лей Лей Лей	Про Про Про Про	Гис Гис Глн Глн	Арг Арг Арг Арг	U C A G
A	Иле Иле Иле Мет	Тре Тре Тре Тре	Асн Асн Лиз Лиз	Сер Сер Арг Арг	U C A G
G	Вал Вал Вал Вал	Ала Ала Ала Ала	Асп Асп Глу Глу	Гли Гли Гли Гли	U C A G

Примечание. Триплеты UAA, UAG, UGA не кодируют аминокислот, а являются стоп-сигналами при считывании.

Таким образом, определенные сочетания нуклеотидов и последовательность их расположения в молекуле ДНК являются *кодом, несущим информацию о структуре белка, или генетическим кодом.*

Генетический код разных организмов обладает некоторыми общими свойствами.

1. Избыточность. Код включает всевозможные сочетания трех (из четырех) азотистых оснований. Таких сочетаний может быть  $4^3 = 64$ , в то время как кодируется только 20 аминокислот. В результате некоторые аминокислоты кодируются несколькими триплетами. Например, аминокислоте аргинину могут соответствовать триплеты ГЦА, ГЦГ, ГЦТ, ГЦЦ и т. д. Эта избыточность кода имеет большое значение для повышения надежности передачи генетической информации. Понятно, что случайная замена третьего нуклеотида в этих триплетях никак не отразится на структуре синтезируемого белка.

2. Специфичность. Нет случаев, когда один и тот же триплет соответствовал бы более чем одной аминокислоте.

3. Универсальность. Код универсален для всех живых организмов — от бактерий до млекопитающих.

4. Дискретность. Кодовые триплеты никогда не перекрываются, т. е. транслируются всегда целиком. При считывании информации с молекулы ДНК невозможно использование азотистого основания одного триплета в комбинации с основаниями другого триплета.

5. В длинной молекуле ДНК, состоящей из миллионов нуклеотидных пар, записана информация о последовательности аминокислот в сотнях различных белков. Понятно, что информация о первичной структуре индивидуальных белков должна как-то разграничиваться. Действительно, существуют триплеты, функцией которых является инициация синтеза полинуклеотидной цепочки иРНК: инициаторы и триплеты, которые прекращают синтез, — терминаторы. Следовательно, указанные триплеты служат «знаками препинания» генетического кода.

Для того чтобы синтезировался белок, информация о последовательности нуклеотидов в его первичной структуре должна быть доставлена к рибосомам. Этот процесс включает два этапа — транскрипцию и трансляцию.

*Транскрипция* (от лат. «транскрипцио» — переписывание) информации происходит путем синтеза на одной из цепей молекулы ДНК одноцепочечной молекулы РНК, последовательность нуклеотидов которой точно соответствует последовательности нуклеотидов матрицы — полинуклеотидной цепи ДНК. Так образуется информационная (иРНК), или матричная, РНК (мРНК)

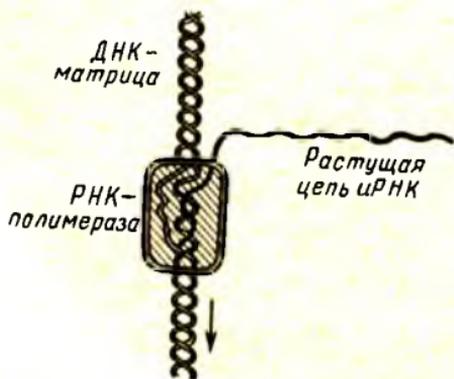


Рис. 11. Синтез иРНК (транскрипция). В месте синтеза иРНК цепи ДНК расходятся (расплетаются)



По мере передвижения по молекуле РНК рибосома транслирует триплет за триплетом, последовательно присоединяя аминокислоты к растущему концу полипептидной цепи. Точное соответствие аминокислоты коду триплета иРНК обеспечивается тРНК. Для каждой аминокислоты существует своя тРНК, один из триплетов которой (антикодон) комплементарен определенному триплету (кодону) иРНК. На другом конце молекулы тРНК расположен триплет, способный связываться с определенной аминокислотой (рис. 12). Каждой аминокислоте соответствует свой фермент, присоединяющий ее к тРНК. Таким образом, процесс правильного расположения тРНК на иРНК осуществляется рибосомами. Одна рибосома способна синтезировать полную полипептидную цепь. Однако нередко по одной молекуле иРНК движется несколько рибосом. Такие комплексы называются *полирибосомами* (рис. 13). После завершения синтеза полипептидная цепочка отделяется от матрицы — молекулы иРНК, сворачивается в спираль и приобретает третичную структуру, свойственную данному белку. Рибосомы работают очень эффективно: в течение 1 с бактериальная рибосома образует полипептидную цепь из 20 аминокислот.

**Энергетический обмен.** Энергетическим обменом, или диссимиляцией, или катаболизмом, называется совокупность реакций ферментативного расщепления органических соединений (белков, жиров, углеводов) и образования соединений, богатых энергией (аденозинтрифосфат и др.). АТФ и подобные ему соединения (они называются макроэргическими) обеспечивают разнообразные процессы жизнедеятельности: биологический синтез, поддержание различий концентрации веществ (градиентов) и перенос веществ через мембраны, проведение электрических импульсов, мышечную работу, выделение различных секретов и т. д.

Химическая энергия питательных веществ, поступающих в организм, заключена в ковалентных связях между атомами в молекулах органических соединений. Например, при разрыве такой химической связи, как пептидная, освобождается около 12 кДж на 1 моль. В глюкозе количество потенциальной энергии, заключенной в связях между атомами С, Н и О, составляет 2800 кДж на 1 моль (т. е. на 180 г глюкозы). При расщеплении глюкозы образуются диоксид углерода и вода, при этом выделяется энергия согласно итоговому

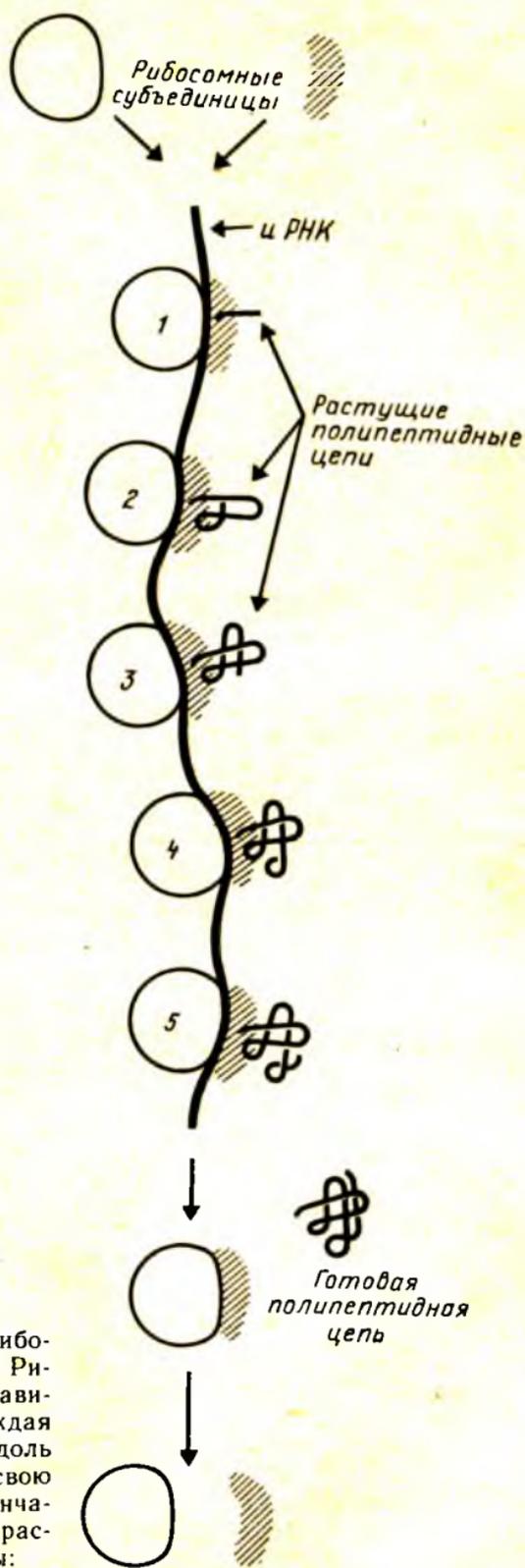
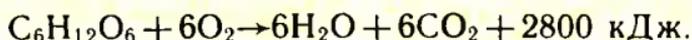


Рис. 13. Образование полирибосомы и синтез полипептида. Рибосомы функционируют независимо одна от другой. Каждая рибосома, перемещаясь вдоль молекул иРНК, образует свою полипептидную цепь. По окончании трансляции рибосомы распадаются на субъединицы:

уравнению:



Часть энергии, освобожденной из питательных веществ, рассеивается в форме теплоты, а часть аккумулируется, т. е. накапливается в богатых энергией фосфатных связях АТФ. В молекулах АТФ запасается больше половины той энергии, которую можно извлечь из органических молекул при окислении их до  $H_2O$  и  $CO_2$ . Благодаря образованию АТФ энергия преобразуется в более удобную концентрированную форму, из которой она может легко высвободиться. В клетке в среднем находится около 1 млрд. молекул АТФ, распад которых (гидролиз) до АДФ и фосфата обеспечивает энергией множество биологических и химических процессов, протекающих с поглощением энергии.

Молекула АТФ состоит из азотистого основания аденина, сахара рибозы и трех остатков фосфорной кислоты (рис. 14). Аденин, рибоза и первый фосфат образуют аденозинмонофосфат (АМФ). Если к первому фосфату присоединяется второй, получается аденозиндифосфат (АДФ). Молекула с тремя остатками фосфорной кислоты (АТФ) наиболее энергоемка. Отщепление концевой фосфата от молекулы АТФ сопровождается выделением 40 кДж энергии вместо 12 кДж, освобождаемых при разрыве обычных химических связей. Благодаря богатой энергией связям в молекуле АТФ клетка может накапливать большое количество энергии в маленьком пространстве и расходовать ее по мере надобности. Синтез АТФ осуществляется в специальных органоидах клетки — *митохондриях*.

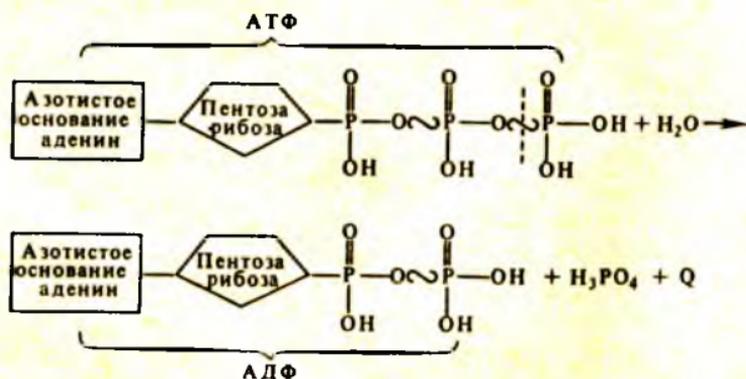
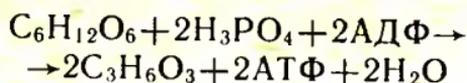


Рис. 14. Схема строения АТФ и превращение ее в АДФ, при котором выделяется энергия, накопленная в макроэргической связи

**Этапы энергетического обмена.** Энергетический обмен обычно подразделяют на три этапа. *Первый этап* — подготовительный, называемый также *пищеварением*. Осуществляется он главным образом вне клеток под действием ферментов, секретируемых в полость пищеварительного тракта. На этом этапе крупные молекулы полимеров распадаются на мономеры: белки — на аминокислоты, полисахариды — на простые сахара, жиры — на жирные кислоты и глицерин. При этом выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде теплоты.

*На втором этапе* образовавшиеся в процессе пищеварения небольшие молекулы поступают в клетки и подвергаются дальнейшему расщеплению. Наиболее важной частью второго этапа энергетического обмена является гликолиз — *расщепление глюкозы*. Гликолиз может происходить в отсутствие кислорода. В результате ряда последовательных ферментативных реакций одна молекула глюкозы, содержащая шесть атомов углерода, превращается в две молекулы пировиноградной кислоты ( $C_3H_4O_3$ ), включающие по три атома углерода каждая. В реакциях расщепления глюкозы участвуют фосфорная кислота и АДФ. Пировиноградная кислота восстанавливается затем до молочной кислоты (в мышцах), и суммарное уравнение выглядит так:



Таким образом, распад одной молекулы глюкозы сопровождается образованием двух молекул АТФ.

Анаэробное расщепление глюкозы (гликолиз) может быть основным источником АТФ в клетке у организмов, не использующих молекулярного кислорода или живущих в его отсутствие, а также в тканях многоклеточных организмов, способных работать в анаэробных условиях (например, в мышцах) во время сильных нагрузок. В этих условиях молекулы пировиноградной кислоты превращаются либо в молочную кислоту, как было описано выше, либо в другие соединения (в этанол и  $CO_2$  в клетках дрожжевых грибов, в ацетон, масляную и янтарную кислоты у разных микроорганизмов и т. д.).

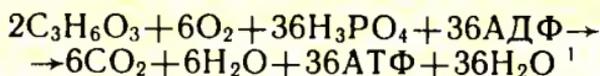
Образование АТФ в реакциях гликолиза относительно неэффективно, так как его конечные продукты — относительно крупные молекулы, заключающие в себе большое количество химической энергии. Поэтому вто-

рой этап энергетического обмена называют неполным. Этот этап носит еще название *брожения*. Извлечение энергии из органических соединений в отсутствие кислорода — брожение — широко распространено в природе. Большинство природных соединений, состоящих из углерода, водорода, кислорода и (или) азота, в анаэробных условиях поддается сбраживанию. К таким соединениям относятся полисахариды, гексозы, пентозы, триозы, многоатомные спирты, органические кислоты, аминокислоты, пурины и пиримидины. Продуктами сбраживания углеводов являются масляная кислота, ацетон, бутанол, пропанол и др. Полисахарид целлюлоза в результате обработки микроорганизмами превращается в этиловый спирт, уксусную, муравьиную и молочную кислоты, молекулярный водород и  $\text{CO}_2$ . Бактерии, обитающие в рубце жвачных животных ( $10^9$ — $10^{10}$  бактериальных клеток в 1 мл рубцовой жидкости), расщепляют целлюлозу, содержащуюся в растительных кормах, до легкоусвояемых простых соединений — органических кислот и спиртов.

Есть вещества, не способные сбраживаться в анаэробных условиях. К ним относятся насыщенные алифатические и ароматические углеводороды, растительные пигменты — каротиноиды и некоторые другие соединения. В аэробных условиях все эти вещества полностью окисляются, но в отсутствие кислорода они очень стабильны. Благодаря этой стабильности углеводороды долго сохраняются в нефтяных месторождениях.

*Третий этап* катаболизма нуждается в присутствии молекулярного кислорода и называется *дыханием*. Развитие клеточного дыхания у аэробных микроорганизмов и в клетках эукариот стало возможным лишь после того, как в результате фотосинтеза в атмосфере Земли появился молекулярный кислород. Добавление к катаболическому процессу стадии, осуществляющейся в присутствии кислорода, обеспечивает клетки мощным и эффективным путем извлечения из молекул питательных веществ и энергии.

Реакции кислородного расщепления, или окислительного катаболизма, протекают в специальных органоидах клетки — митохондриях, куда поступают молекулы пировиноградной кислоты. После целого ряда превращений образуются конечные продукты —  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , которые затем диффундируют из клетки. Суммарное уравнение аэробного дыхания выглядит так:



Таким образом, при окислении двух молекул молочной кислоты образуются 36 молекул АТФ. Всего в ходе второго и третьего этапов энергетического обмена при расщеплении одной молекулы глюкозы образуются 38 молекул АТФ. Следовательно, основную роль в обеспечении клетки энергией играет аэробное дыхание.

Не только пировиноградная кислота, но и жирные кислоты, и некоторые аминокислоты поступают в митохондрии, где превращаются в один из промежуточных продуктов окислительного катаболизма. Митохондрии — это центр, в котором извлекается энергия химических связей жиров, белков и углеводов. Поэтому митохондрии называют энергетическими станциями клетки.

**Типы питания живых организмов.** По типу питания, т. е. по способу извлечения энергии и по источникам энергии, живые организмы делятся на две группы — гетеротрофные и автотрофные. *Гетеротрофными* (от греч. «гетерос» — другой, «трофе» — пища) называются организмы, не способные синтезировать органические соединения из неорганических, использующие в виде пищи (источника энергии) готовые органические соединения из окружающей среды. Первые живые организмы на Земле были гетеротрофами. Они использовали в виде пищи органические соединения «первичного бульона». В настоящее время к гетеротрофам относят большинство бактерий, грибы и животных (одно- и многоклеточные)<sup>2</sup>.

*Автотрофными* (от греч. «аутос» — сам, «трофе» — пища) называются организмы, питающиеся (извлекающие энергию) неорганическими веществами почвы, воды, воздуха и создающие из них органические вещества, используемые для построения их тела. К автотрофам относятся некоторые бактерии и все зеленые растения.

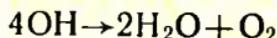
Автотрофные организмы используют разные источники энергии. Для некоторых из них источником энергии служит свет, такие организмы называются *фототрофа-*

<sup>1</sup> Уравнение упрощено. Реально молочная кислота поступает в кровь, достигает печени, здесь теряет два атома водорода, превращаясь, таким образом, в пировиноградную кислоту, которая и включается в цикл окислительных реакций в митохондриях.

<sup>2</sup> Некоторые растения вторично приобрели способность к гетеротрофному питанию.

ми. Другие используют энергию, освобождающуюся при окислительно-восстановительных реакциях, и называются *хемотрофами*.

Зеленые растения являются фототрофами. При помощи содержащегося в особых органоидах — хлоропластах — пигмента хлорофилла они осуществляют фотосинтез — преобразование световой энергии Солнца в энергию химических связей. Происходит это следующим образом (рис. 15). Кванты света взаимодействуют с молекулами хлорофилла, в результате чего эти молекулы (точнее, их электроны) переходят в более богатое энергией «возбужденное» состояние. Избыточная энергия части возбужденных молекул преобразуется в теплоту или испускается в виде света. Другая ее часть передается ионам водорода, всегда находящимся в водном растворе вследствие диссоциации воды. Образовавшиеся атомы водорода прочно соединяются с молекулами — переносчиками водорода. Ионы гидроксила  $\text{OH}^-$  отдают свои электроны другим молекулам и превращаются в свободные радикалы  $\text{OH}$ . Радикалы  $\text{OH}$  взаимодействуют друг с другом, в результате чего образуются вода и молекулярный кислород в соответствии с уравнением:



Следовательно, источником свободного кислорода, выделяющегося в атмосферу, служит вода. Совокупность реакций, приводящих к разложению воды под действием света, носит название *фотолиза*. Кроме фотолиза

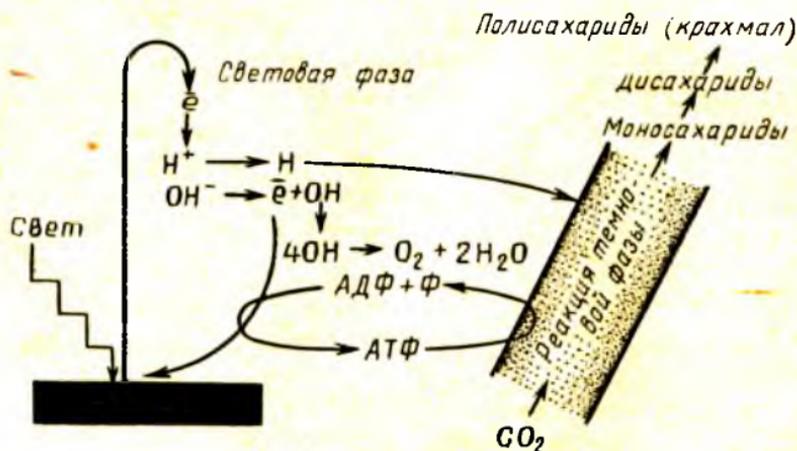
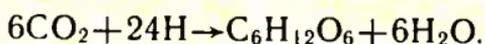


Рис. 15. Схема процессов фотосинтеза

воды энергия возбужденных светом электронов хлорофилла используется для синтеза АТФ из АДФ и фосфата без участия кислорода. Это очень эффективный процесс: в хлоропластах образуется в 30 раз больше молекул АТФ, чем в митохондриях тех же растений в результате окислительных процессов с участием кислорода.

Совокупность описанных выше реакций может происходить только на свету и называется *световой* или *светозависимой фазой фотосинтеза*.

Накопленная в результате светозависимых реакций энергия и атомы водорода, образованные при фотолизе воды, используются для синтеза углеводов из  $\text{CO}_2$ :



При связывании неорганического углерода ( $\text{CO}_2$ ) и синтезе органических углеродсодержащих соединений не требуется прямого участия света. Эти реакции называются *темновыми*, а их совокупность — *темновой фазой фотосинтеза*.

Не все клетки зеленого растения автотрофные. Не содержат хлоропласты и не способны к фотосинтезу клетки корня, лепестков цветков, камбия и др.

В зеленых растениях донором водорода, участвующего в фотосинтетических реакциях, служит вода. Именно поэтому образуется свободный кислород, поступающий в атмосферу. Однако когда на начальных этапах эволюции прокариотические организмы приобрели способность использовать для биосинтеза энергию света, донором водорода для них служили такие вещества, как органические соединения (кислоты, спирты, сахара),  $\text{H}_2\text{S}$  или молекулярный водород. До сих пор существуют и широко распространены реликтовые прокариотические организмы — пурпурные и зеленые бактерии, у которых фотосинтез протекает без выделения  $\text{O}_2$ .

Другая группа автотрофных организмов — хемосинтезирующие бактерии, или хемотрофы. Для биосинтеза они используют энергию химических реакций неорганических соединений. Такие бактерии способны окислять ионы аммония, нитрита, сульфида, сульфита двухвалентного железа, элементарную серу, молекулярный водород и  $\text{CO}$ . Так, разные группы нитрифицирующих бактерий последовательно окисляют аммиак до нитрита, а затем из нитрита образуют нитрат.

Деятельность всех этих бактерий — *нитрифицирующая*.

*щих*, окисляющих железо и серу и переводящих тем самым нерастворимые минералы в легко растворимые сульфаты тяжелых металлов, и многих других — играет важную роль в круговороте веществ в природе.

## СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ

Клетка представляет собой элементарную целостную систему, это наименьшая жизнеспособная единица живого. Все известные науке организмы имеют клеточное строение. Неклеточных организмов, ведущих свободный образ жизни, не существует. Как исключение можно назвать вирусы. Вирусы — неклеточные частицы, не способные размножаться и проявлять другие признаки жизнедеятельности вне клетки; это паразиты на генетическом уровне.

Все многочисленные функции клетки и происходящие в них биохимические превращения связаны с определенными структурами. Такие структуры получили название *органонидов*, или *органелл*, так как, подобно органам целого организма, выполняют специфические функции.

### Прокариотическая клетка

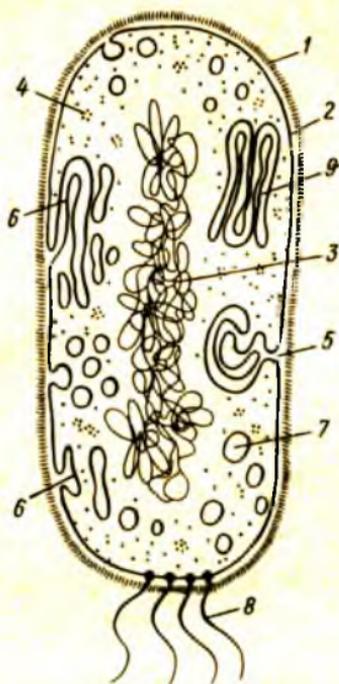
Прокариотические клетки — это наиболее примитивные, очень просто устроенные, сохраняющие черты глубокой древности организмы. Такие клетки, сохранившиеся до наших дней, существовали на ранних этапах развития жизни на Земле. К прокариотам относятся бактерии и синезеленые водоросли (цианобактерии). На основании общности строения и резких отличий от других клеток их выделяют в самостоятельное царство — *дробянки*.

Рассмотрим строение прокариотических организмов на примере бактерий. *Бактерии* представляют собой типичные прокариотические клетки (рис. 16).

Генетический аппарат бактерий представлен *хромосомой*, состоящей из двухспиральной молекулы ДНК, имеющей кольцевидную форму и погруженной в цитоплазму. ДНК у бактерий не образует комплексов с белками и поэтому все гены, входящие в состав хромосомы, «работают», т. е. с них непрерывно считывается информация. Бактериальная клетка окружена *мембраной*, отделяющей цитоплазму от клеточной стенки, образованной из сложного, высокополимерного вещества.

Рис. 16. Схема строения прокариотической клетки:

1 — клеточная стенка, 2 — наружная цитоплазматическая мембрана, 3 — хромосома (кольцевая молекула ДНК), 4 — рибосома, 5 — мезосома (плотно упакованные складки наружной цитоплазматической мембраны) 6 — впячивание наружной цитоплазматической мембраны, 7 — вакуоли, 8 — жгутики, 9 — стопки мембран, в которых осуществляется фотосинтез



*Цитоплазма* пронизана мембранами, образующими *эндоплазматическую сеть*, в ней находятся *рибосомы*, осуществляющие синтез белков. Бактериальные клетки содержат от 5000 до 50 000 рибосом.

У многих бактерий внутри клетки откладываются запасные вещества: полисахариды, жиры, полифосфаты. Резервные вещества, включаясь в обмен веществ, могут продлевать жизнь клетки в отсутствие внешних источников энергии.

Как правило, бактерии размножаются *делением* на двое. После удлинения клетки постепенно образуется поперечная перегородка, (она закладывается в направлении снаружи внутрь), а затем дочерние клетки расходятся или остаются связанными в характерные группы — цепочки, пакеты и т. д. Для бактерий характерно *спорообразование*. Оно начинается с отшнуровывания части цитоплазмы от материнской клетки. Отшнуровавшаяся часть содержит один геном и окружена цитоплазматической мембраной. Затем вокруг споры вырастает клеточная стенка, нередко многослойная.

У бактерий наблюдается также *половой процесс* в форме обмена генетической информацией между двумя клетками. Половой процесс повышает наследственную изменчивость микроорганизмов.

## Эукариотическая клетка

Клетки бактерий и других прокариот устроены сравнительно просто и несут ряд примитивных черт, унаследованных от первых живых организмов на Земле. Эукариотические клетки — от простейших до клеток высших растений и млекопитающих — отличаются и слож-

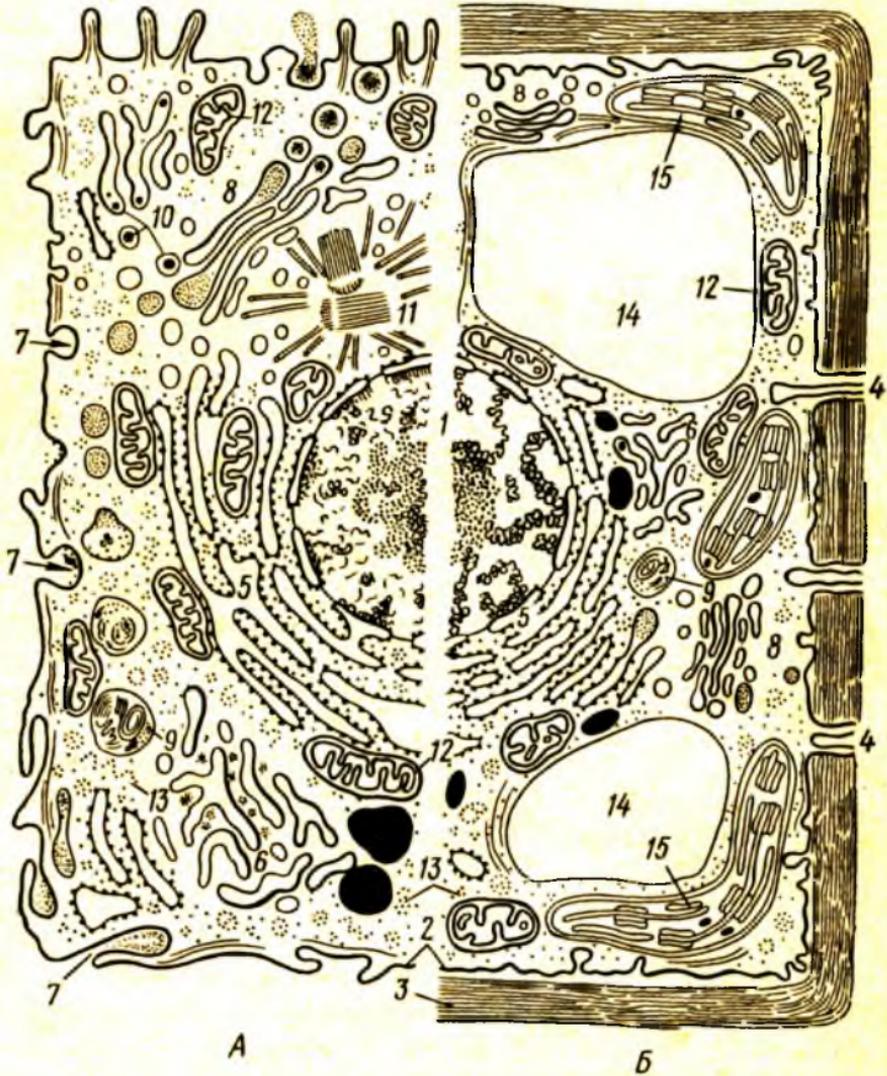


Рис. 17. Комбинированная схема строения эукариотической клетки.

А — клетка животного организма; Б — растительная клетка:

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

ностью, и разнообразием структуры. Типичной клетки не существует, но из тысяч типов клеток можно выделить общие черты (рис. 17).

Каждая клетка состоит из двух важнейших, неразрывно связанных между собой частей — цитоплазмы и ядра.

### Цитоплазма

В цитоплазме находится целый ряд оформленных структур, имеющих закономерные особенности строения и поведения в разные периоды жизнедеятельности клетки. Каждая из этих структур несет определенную функцию. Отсюда возникло сопоставление их с органами целого организма, в связи с чем они получили название *органойды*, или *органеллы*. Есть органойды, свойственные всем клеткам, — это митохондрии, клеточный центр, аппарат Гольджи, рибосомы, эндоплазматическая сеть, лизосомы, и есть органойды, свойственные только определенным типам клеток: миофибриллы, реснички и ряд других. Органойды — жизненно важные составные части клетки, постоянно присутствующие в ней.

В цитоплазме откладываются различные вещества — включения. *Включениями* называют непостоянные структуры в цитоплазме (а иногда и в ядрах). К ним относятся продукты обмена веществ (пигменты, белковые гранулы в секреторных клетках) или запасные питательные вещества (гликоген, капли жира).

**Цитоплазматическая мембрана.** Цитоплазматическая мембрана есть у всех клеток, она отграничивает содержимое цитоплазмы от внешней среды. На фотографиях, полученных с помощью электронного микроскопа, отчетливо видно трехслойное строение наружной мембраны. Толщина ее примерно 7,5 нм. Наружный и внутренний слои мембраны состоят из белковых молекул, между ними находятся два слоя липидов (рис. 18). Наружная клеточная мембрана образует подвижную поверхность клетки, которая может иметь выросты и впячивания, совершает волнообразные колебательные движения, в ней постоянно перемещаются макромолекулы. Клеточная поверхность неоднородна: структура ее в разных участках неодинакова, неодинаковы и физиологические свойства этих участков. В наружной клеточной мембране локализованы некоторые ферменты, поэтому действие факторов внешней среды на клетку опосреду-

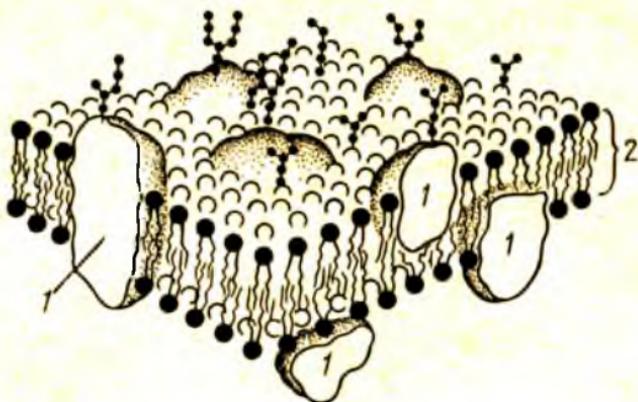


Рис. 18. Модель биологической мембраны:  
1 — белки, 2 — слой липидов, состоящий из двух рядов молекул

ется ее цитоплазматической мембраной. Поверхность клетки обладает высокой прочностью и эластичностью, легко и быстро восстанавливается после небольших повреждений.

В цитоплазматической мембране имеются многочисленные мельчайшие отверстия — *поры*, через которые внутрь клетки могут проникать ионы и молекулы. Кроме того, ионы и мелкие молекулы могут поступать в клетку непосредственно через мембрану. Поступление ионов и молекул в клетку представляет собой активный транспорт веществ, сопряженный с затратой энергии. Транспорт веществ носит избирательный характер. Клеточная мембрана легко проницаема для одних веществ и непроницаема для других. Так, концентрация ионов калия в клетке всегда выше, чем в окружающей среде, а натрия всегда больше в межклеточной жидкости, чем в клетке. Избирательная проницаемость клеточной мембраны носит название *полупроницаемости*. Помимо указанных двух способов химические соединения и твердые частицы могут проникать в клетку путем пиноцитоза и фагоцитоза благодаря способности мембраны клеток образовывать выпячивания. Края этих выпячиваний смыкаются, захватывая жидкость, окружающую клетку (*пиноцитоз*), или твердые частицы (*фагоцитоз*).

Пиноцитоз — один из основных механизмов проникновения в клетку высокомолекулярных соединений. Образующиеся пиноцитозные вакуоли имеют размеры от 0,01 до 1—2 мкм. Затем вакуоль погружается в цитоплазму и отшнуровывается. При этом стенка пиноцитоз-

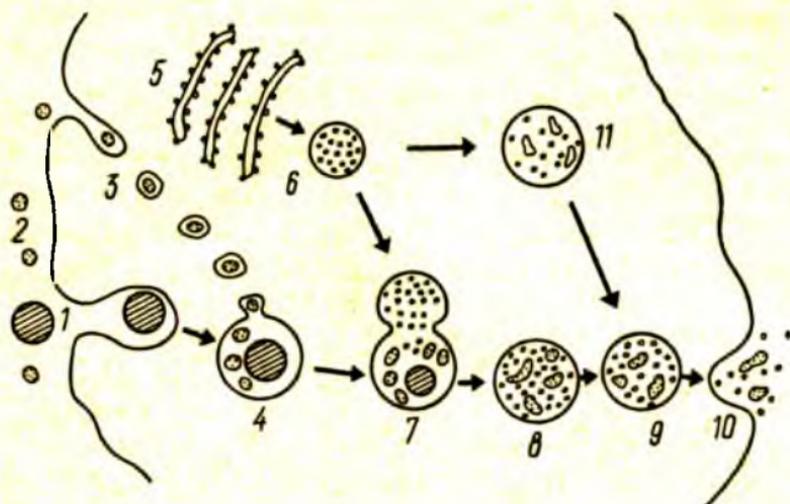


Рис. 19. Участие лизосом в процессах пино- и фагоцитоза:

1,2 — крупные и мелкие частицы в среде, окружающей клетку, 3,4 — захват частиц путем пино- и фагоцитоза, 5,6 — образование лизосом, 7 — изливание ферментов лизосом в пино- и фагоцитозные вакуоли, 8,9 — расщепление содержимого вакуолей, 10 — выделение продуктов расщепления, 11 — участок цитоплазмы, подвергшийся такому же расщеплению

ной вакуоли полностью сохраняет структуру породившей ее цитоплазматической мембраны. Дальнейшая судьба пиноцитозной вакуоли показана на рис. 19. Из рисунка видно, что пиноцитоз и фагоцитоз — принципиально сходные процессы. Существует функциональная связь между вакуолями, доставляющими в клетку различные вещества, и лизосомами, ферменты которых расщепляют эти вещества. Таким образом, весь цикл состоит из четырех последовательных фаз: поступление веществ путем пино- или фагоцитоза, их расщепление под действием ферментов, выделяемых лизосомами, перенос продуктов расщепления в цитоплазму (вследствие изменения проницаемости мембраны вакуолей) и, наконец, выделение наружу ненужных клетке продуктов обмена. Сами вакуоли уплотняются и превращаются в мелкие цитоплазматические гранулы.

Цитоплазматическая мембрана выполняет еще одну функцию: она обеспечивает связь между клетками в тканях многоклеточных организмов как путем образования многочисленных складок и выростов, так и благодаря выделению плотного цементирующего вещества, заполняющего межклеточное пространство.

Цитоплазма клетки пронизана мембранами эндоплазматической сети. *Эндоплазматическая сеть* — это разветвленная сеть каналов и полостей в цитоплазме клетки, образованная мембранами. Особенно много каналов эндоплазматической сети в клетках с интенсивным обменом веществ. На мембранах этих каналов находятся многочисленные ферменты, обеспечивающие жизнедеятельность клетки. В среднем объем эндоплазматической сети составляет от 30 до 50% общего обмена клетки. Различают два вида мембран эндоплазматической сети — гладкие и шероховатые. На мембранах *гладкой эндоплазматической сети* находятся ферментные системы, участвующие в жировом и углеводном обмене. Мембраны гладкой разновидности сети преобладают в клетках сальных желез, клетках печени (синтез гликогена), в клетках, богатых запасными питательными веществами (семена растений).

Основная функция *шероховатой эндоплазматической сети* — синтез белков, который осуществляется в рибосомах, прикрепленных к мембранам. Особенно много шероховатых мембран в клетках желез и нервных клетках.

По каналам сети перемещаются вещества, в том числе синтезированные на мембранах. Мембраны эндоплазматической сети выполняют еще одну функцию — пространственного разделения ферментных систем, что необходимо для их последовательного вступления в биохимические реакции.

Таким образом, эндоплазматическая сеть — общая внутриклеточная циркуляционная система, по каналам которой транспортируются вещества внутри клетки и из клетки в клетку.

Функцию синтеза белков осуществляют *рибосомы*. Они представляют собой сферические частицы диаметром 15—35 нм, состоящие из двух субъединиц неравных размеров и содержащие примерно равное количество белков и РНК. Рибосомальная РНК (рРНК) синтезируется в ядре на молекуле ДНК одной из хромосом. Так же формируются рибосомы, которые затем покидают ядро. Рибосомы в цитоплазме располагаются или прикрепляются к наружной поверхности мембран эндоплазматической сети. В зависимости от типа синтезируемого белка рибосомы могут объединяться в комплексы — *полирибосомы*. В таком комплексе рибосомы связаны между собой длинной цепочкой молекулы инфор-

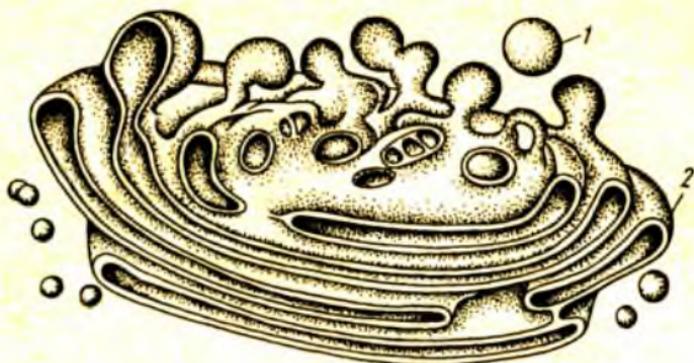


Рис. 20. Схема строения аппарата Гольджи:  
1 — пузырьки, 2 — цистерны

мационной РНК (иРНК, см. рис. 13). Рибосомы имеются во всех типах клеток.

Основным структурным элементом *комплекса Гольджи* является гладкая мембрана, которая образует пакеты уплощенных цистерн, или крупные вакуоли, или мелкие пузырьки (рис. 20). Этот комплекс особенно развит в клетках, вырабатывающих белковый секрет, а также в нейронах, овоцитах. Цистерны комплекса Гольджи соединены с каналами эндоплазматической сети. Синтезированные на мембранах эндоплазматической сети белки, полисахариды, жиры транспортируются к комплексу, конденсируются внутри его структур и «упаковываются» в виде секрета, готового к выведению, либо используются в самой клетке в процессе ее жизнедеятельности.

*Митохондрии* присутствуют практически во всех типах клеток одно- и многоклеточных организмов. Всеобщее распространение митохондрий в животном и растительном мире указывают на важную роль, которую они играют в клетке.

Митохондрии имеют форму сферических, овальных и цилиндрических телец, могут быть нитевидной формы. Размеры митохондрий составляют от 0,2 до 1 мкм в диаметре и до 5—7 мкм в длину. Длина нитевидных форм достигает 15—20 мкм. Количество митохондрий в клетках различных тканей неодинаково. В клетке печени крысы их около 2 500, а в мужской половой клетке некоторых моллюсков — 20—22. Количество митохондрий зависит от функции клетки. Их больше там, где интенсивны синтетические процессы (печень) или велики затраты энергии. Так, митохондрий больше в грудной

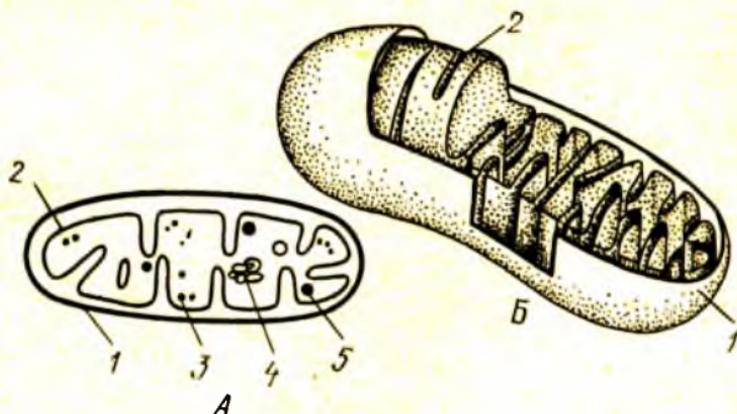


Рис. 21. Схема строения митохондрии. А — продольный разрез; Б — трехмерная схема организации митохондрии: 1 — наружная мембрана, 2 — внутренняя мембрана, 3 — рибосома, 4 — кольцевая молекула ДНК, 5 — гранула — включение

мышце хорошо летающих птиц, чем в грудной мышце нелетающих.

Митохондрии тесно связаны с мембранами эндоплазматической сети, каналы которой часто открываются прямо в митохондрии. При повышении нагрузки на орган и усилении синтетических процессов, требующих затраты энергии, контакты между эндоплазматической сетью и митохондриями становятся особенно многочисленными. Число митохондрий может быстро увеличиваться путем деления. Способность митохондрий к размножению обусловлена присутствием в них молекулы ДНК, напоминающей кольцевую хромосому бактерий. В электронном микроскопе видно, что стенка митондрий состоит из двух мембран — наружной и внутренней (рис. 21). Наружная мембрана гладкая, а от внутренней внутрь органоида отходят перегородки — гребни, или кристы. На мембранах крист находятся многочисленные ферменты, участвующие в энергетическом обмене. Количество крист зависит от функции клеток. В митохондриях мышц крист очень много, они занимают всю внутреннюю полость органоида. В эмбриональных клетках кристы единичны. *Основная функция митохондрий — синтез универсального источника энергии — АТФ.* При распаде АТФ выделяется большое количество энергии, которая используется клетками при синтезе различных веществ, при выработке тепла, необходимого для поддер-

жания температуры тела, при движении и других физиологических процессах.

*Лизосомы* — это небольшие овальные тельца диаметром около 0,4 мкм, окруженные одной трехслойной мембраной. В лизосомах находится около 30 ферментов, способных расщеплять белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие вещества. Расщепление веществ с помощью ферментов называется *лизисом*, поэтому и органоид назван лизосомой. Полагают, что лизосомы образуются из структур комплекса Гольджи (см. рис. 20) либо непосредственно из эндоплазматической сети. Лизосомы приближаются к пиноцитозным или фагоцитозным вакуолям и изливают в их полость свое содержимое. Таким образом, одна из основных функций лизосом — участие во внутриклеточном переваривании пищевых веществ. Кроме того, лизосомы могут разрушать структуры самой клетки при ее отмирании в ходе эмбрионального развития, когда происходит замена зародышевых тканей на постоянные, и в ряде других случаев. По-видимому, переваривание структур, образованных самой клеткой, играет важную роль в нормальном обмене веществ клеток. Однако остается неизвестным, каким образом лизосомы «распознают» внутриклеточный материал, подлежащий разрушению.

Клеточный центр состоит из двух очень маленьких телец цилиндрической формы, расположенных под прямым углом друг к другу. Эти тельца называют *центриолями*. Стенка центриоли состоит из девяти пар микротрубочек. Центриоли способны к самосборке и относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Центриоли играют важную роль в клеточном делении: от них начинается рост микротрубочек, образующих веретено деления.

## Ядро

Ядро — важнейшая составная часть клетки. Оно содержит молекулы ДНК, т. е. гены, и соответственно этому выполняет две главные функции: 1) хранения и воспроизведения генетической информации и 2) регуляции процессов обмена веществ, протекающих в клетке. Клетка, утратившая ядро, не может дальше существовать. Ядро также неспособно к самостоятельному существованию, поэтому можно сказать, что *ядро и цитоплазма образуют взаимозависимую систему*.

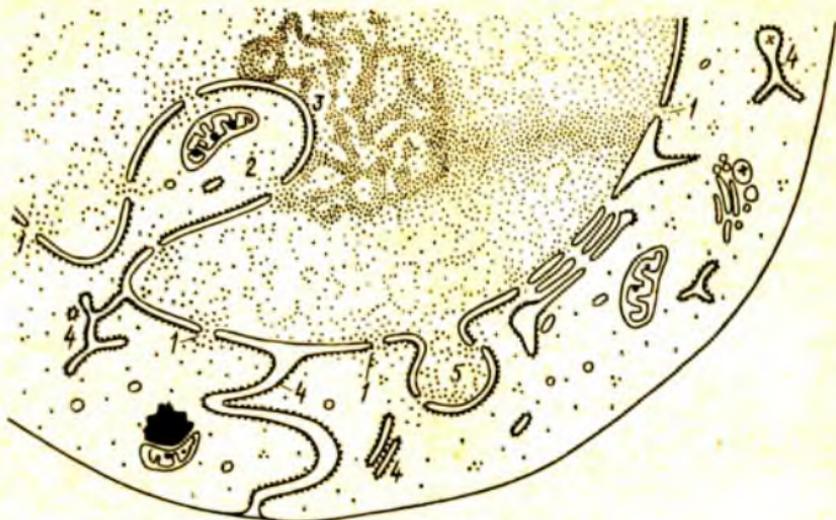


Рис. 22. Схематическое изображение возможных путей обмена веществами между ядром и цитоплазмой:

1 — перемещение веществ через поры ядерной оболочки, 2 — впячивание цитоплазмы внутрь ядра, 3 — контакт ядерной оболочки с ядрышком, 4 — продолжение мембран наружной ядерной оболочки в каналы эндоплазматической сети, 5 — выпячивание ядерной оболочки в цитоплазму

Большинство клеток имеет одно ядро. Но нередко можно наблюдать 2—3 ядра в одной клетке, например в клетках печени. Известны и многоядерные клетки, причем число ядер может достигать нескольких десятков. Форма ядер зависит большей частью от формы клетки, она может быть и совершенно неправильной. Ядра бывают шаровидные, многолопастные. Впячивания и выросты ядерной оболочки значительно увеличивают поверхность ядра, тем самым усиливая связь ядерных и цитоплазматических структур и веществ (рис. 22).

Ядро окружено оболочкой, которая состоит из двух мембран, имеющих обычное трехслойное строение. Наружная ядерная мембрана покрыта рибосомами, внутренняя мембрана гладкая. Электронно-микроскопические исследования показали, что ядерная оболочка — часть мембранной системы клетки. Выросты наружной ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети, образуя единую систему сообщающихся каналов. Главную роль в жизнедеятельности ядра играет обмен веществ между ядром и цитоплазмой, который осуществляется двумя основными путями. Во-первых, ядерная оболочка пронизана многочисленными порами (см. рис. 17). Через эти отверстия происходит

обмен молекулами между ядром и цитоплазмой. Во-вторых, вещества из ядра в цитоплазму и из цитоплазмы в ядро попадают путем отшнуровывания выростов и выпячиваний ядерной оболочки. Кроме того, мелкие молекулы могут диффундировать через ядерную оболочку. Несмотря на активный обмен веществ между ядром и цитоплазмой, ядерная оболочка отграничивает ядерное содержимое от цитоплазмы, делая возможным существование особой внутриядерной среды, отличной от окружающей цитоплазмы.

Содержимое ядра включает ядерный сок, или карิโอплазму, хроматин и ядрышко. В живой клетке *ядерный сок* выглядит однородной массой, заполняющей промежутки между структурами ядра. В состав ядерного сока входят различные белки, в том числе большинство ферментов ядра. В ядерном соке находятся также свободные нуклеотиды, аминокислоты, а также продукты деятельности ядрышка и хроматина, перемещающиеся из ядра в цитоплазму.

*Хроматином* называют глыбки, гранулы и сетевидные структуры ядра, интенсивно окрашивающиеся некоторыми красителями и отличные по форме от ядрышка. Хроматин содержит ДНК и белки и представляет собой спирализованные и уплотненные участки хромосом. Спирализованные участки хромосом в генетическом отношении инертны. Передачу генетической информации осуществляют деспирализованные участки хромосом, которые в силу своей малой толщины не видны в световой микроскоп. В делящихся клетках все хромосомы сильно спирализуются, укорачиваются и приобретают компактные размеры и форму.

Строение хромосом хорошо видно на стадии метафазы митоза. Изучение хромосом позволило установить следующие факты.

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

2. В половых клетках содержится всегда вдвое меньше хромосом, чем в соматических клетках данного вида организмов.

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

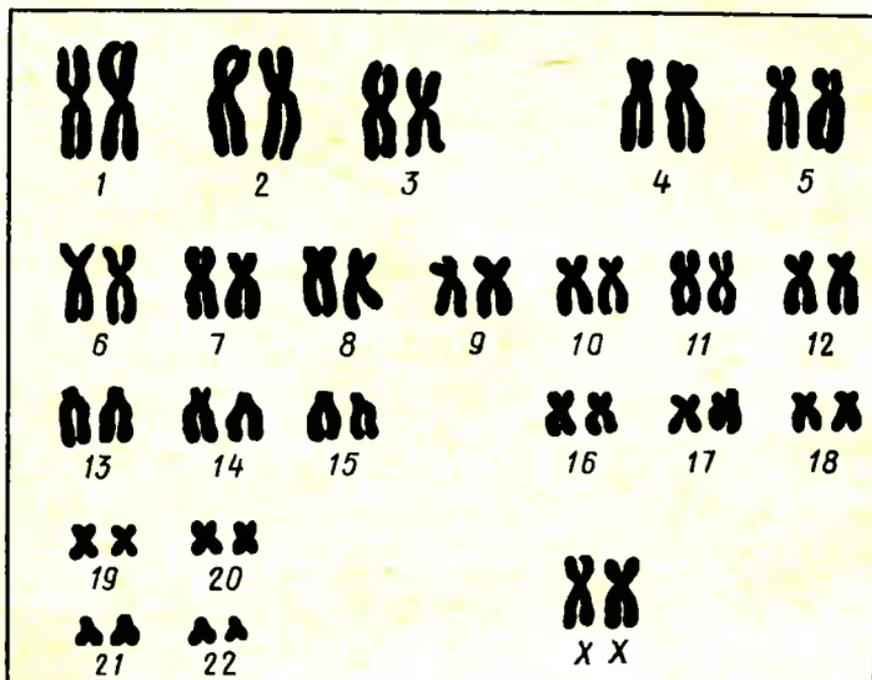
Ниже приведены диплоидные (двойные) числа хромосом в ядрах соматических клеток некоторых видов растений и животных.

Малярийный	Вошь головная	— 12	Ясень	— 46
плазмодий — 2	Шпинат	— 12	Шимпанзе	— 48
Лошадиная ас-	Муха домаш-		Таракан	— 48
карида — 2	няя	— 12	Перец	— 48
Плодовая муш-	Окунь	— 28	Овца	— 54
ка дрозofiла — 8	Сазан	— 104	Собака	— 78
	Человек	— 46	Голубь	— 80

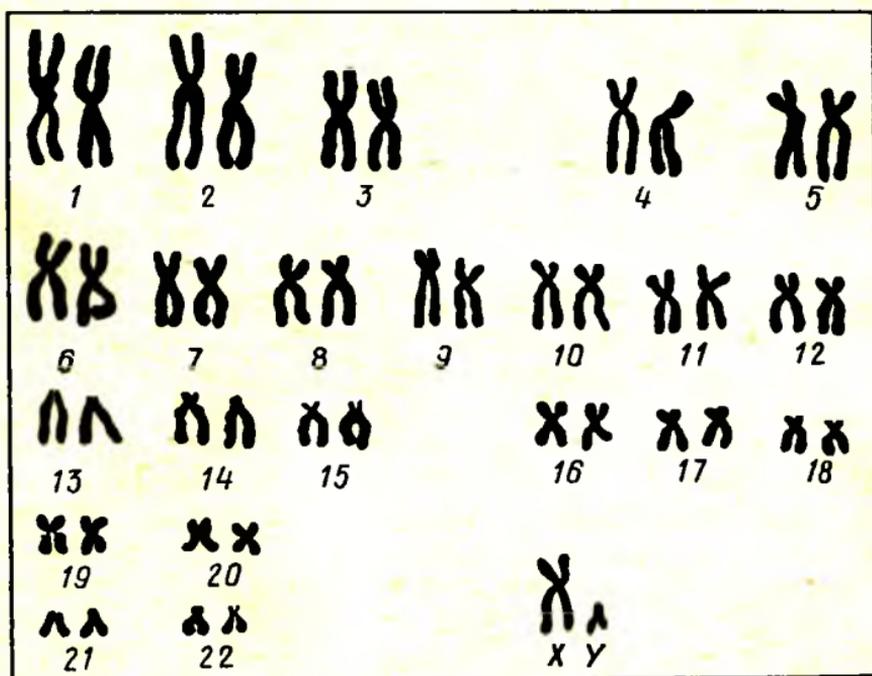
Как видно, число хромосом не зависит от высоты организации и не всегда указывает на филогенетическое родство: одно и то же число может встречаться у видов очень далеких друг от друга в систематическом отношении и сильно отличаться у близких по происхождению организмов. Число хромосом не является, таким образом, видоспецифическим признаком. Однако *характеристика хромосомного набора в целом видоспецифична, т. е. свойственна только одному какому-то виду растений или животных*. Совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки называется *кариотипом*. Число хромосом в кариотипе всегда четное. Это объясняется тем, что в соматических клетках находятся две одинаковые по форме и размерам хромосомы: одна происходит от отцовского организма, вторая — от материнского (рис. 23). Хромосомы, одинаковые по форме и размерам и несущие одинаковые гены, называются *гомологичными*. Хромосомный набор соматической клетки, в котором каждая хромосома имеет себе пару, носит название *двойного, или диплоидного, набора* и обозначается *2n*. Количество ДНК, соответствующее диплоидному набору хромосом, обозначают как *2с*. В половые клетки из каждой пары гомологичных хромосом попадает только одна, поэтому хромосомный набор гамет называется *одинарным* или *гаплоидным*.

В определении формы хромосом большое значение имеет положение так называемой *первичной перетяжки* или *центромеры* — области, к которой во время митоза прикрепляются нити ахроматинового веретена. Центромера делит хромосому на два плеча. Расположение центромеры определяет три основных типа хромосом: 1) равноплечие — с плечами равной или почти равной длины; 2) неравноплечие, имеющие плечи неравной длины; 3) палочковидные — с одним длинным и вторым очень коротким, иногда с трудом обнаруживаемым плечом (рис. 24).

Следует обратить внимание на то, что изображения хромосом на рис. 23 и 24 не совпадают. Например, рав-



A



Б

Рис. 23. Хромосомный набор человека (кариотип). А — женщины, Б — мужчины

Цифрами обозначены номера хромосом по принятой классификации, X — X-хромосома, Y — Y-хромосома

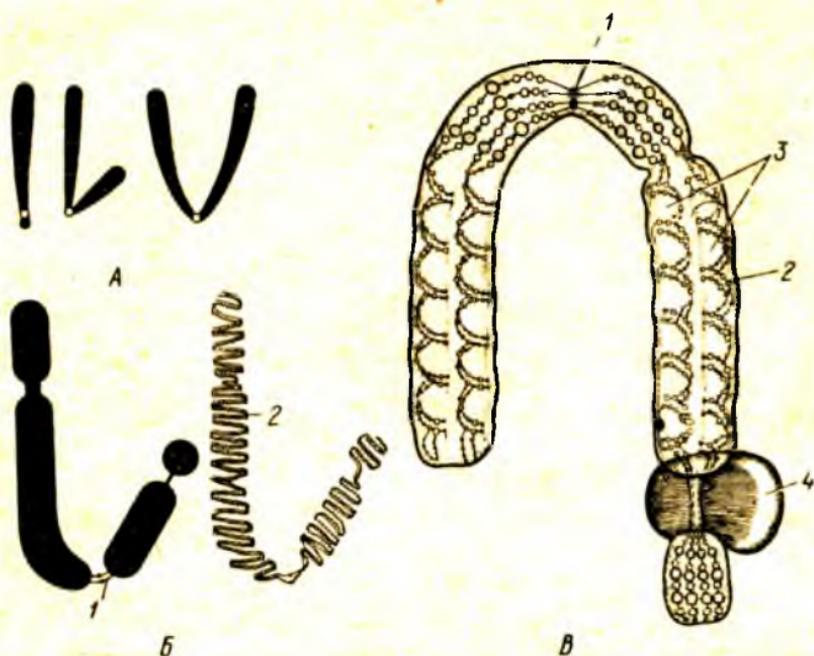


Рис. 24. Строение хромосом. А — типы хромосом; Б, В — тонкое строение хромосом:

1 — центромера, 2 — спирально закрученная нить ДНК, 3 — хроматиды, 4 — ядрышко

ноплечая хромосома на рис. 24, на первый взгляд, существенно отличается от равноплечей хромосомы из кариотипа человека на рис. 23. Это обусловлено тем, что на рис. 23 представлена фотография хромосом человека из метафазной пластинки. Такие хромосомы удвоенные, состоят из двух хроматид. Разойдясь в анафазе митоза, хроматиды становятся самостоятельными хромосомами. На рис. 24 изображены именно анафазные одинарные хромосомы.

После завершения деления клетки хромосомы деспирализуются и в ядрах дочерних клеток снова становится видимой только тонкая сеточка и глыбки хроматина.

В состав хромосомы кроме ДНК входят основные и кислые белки. Их функция — блокирование той части генетической информации, которая постоянно или временно не используется клеткой.

Третья характерная структура для ядра клетки — *ядрышко*. Оно представляет собой плотное округлое тельце, располагающееся в ядерном соке. В ядрах разных клеток и в ядре одной и той же клетки в зависимости от ее функционального состояния число ядрышек

колеблется от 1 до 5—7 и более. Ядрышки есть только в неделящихся ядрах, во время митоза они исчезают, а после завершения деления образуются вновь. Ядрышко не является самостоятельным органоидом клетки. Оно лишено мембраны и образуется вокруг участка хромосомы, в котором закодирована структура рРНК. Этот участок носит название ядрышкового организатора; на нем синтезируется рРНК. Кроме накопления рРНК в ядрышке формируются рибосомы, которые затем перемещаются в цитоплазму.

Таким образом, ядрышко — это скопление рРНК и рибосом на разных этапах формирования.

### Отличия растительной клетки от животной

В растительной клетке есть все органоиды, свойственные и животной клетке: ядро, эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи. Вместе с тем она имеет существенные особенности строения (см. рис. 17). Растительная клетка отличается от животной следующими признаками:

1) прочной клеточной стенкой значительной толщины;

2) особыми органоидами — пластидами, в которых происходит первичный синтез органических веществ из минеральных за счет энергии света;

3) развитой сетью вакуолей, в значительной мере обуславливающих осмотические свойства клеток.

Растительная клетка, как и животная, окружена цитоплазматической мембраной, но кроме нее ограничена толстой клеточной стенкой, состоящей из целлюлозы, которой нет у животных. Клеточная стенка имеет поры, через которые каналы эндоплазматической сети соседних клеток сообщаются друг с другом.

Преобладание синтетических процессов над процессами освобождения энергии — одна из наиболее характерных особенностей обмена веществ растительных организмов. Первичный синтез углеводов из неорганических веществ осуществляется в пластидах. Различают три вида пластид: 1) *лейкопласты* — бесцветные пластиды, в которых происходит синтез крахмала из моносахаридов и дисахаридов (есть лейкопласты, запасющие белки и жиры); 2) *хлоропласты*, включающие пигмент хлорофилл, где осуществляется фотосинтез;

3) *хромoplastы*, содержащие различные пигменты, обуславливающие яркую окраску цветков и плодов.

Пластиды могут переходить друг в друга. Они содержат ДНК и РНК и размножаются делением надвое. Вакуоли развиваются из цистерн эндоплазматической сети, содержат в растворенном виде белки, углеводы, низкомолекулярные продукты синтеза, витамины, различные соли и окружены мембраной. Осмотическое давление, создаваемое растворенными в вакуолярном соке веществами, приводит к тому, что в клетку поступает вода и создается *тургор* — напряжение клеточной стенки. Тургор и толстые упругие оболочки клеток обуславливают прочность растений к статическим и динамическим нагрузкам.

### Жизненный цикл клетки

В многоклеточном организме клетки специализированы, т. е. имеют строго определенные строение и функции. В соответствии со специализацией клетки имеют разную продолжительность жизни. Например, нервные и мышечные клетки после завершения эмбрионального периода развития перестают делиться и функционируют на протяжении всей жизни организма. Другие клетки — костного мозга, эпидермиса, эпителия тонкого кишечника — в процессе своей специфической функции быстро погибают, и поэтому в этих тканях происходит непрерывное клеточное размножение.

Совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов в период подготовки клетки к делению, а так-

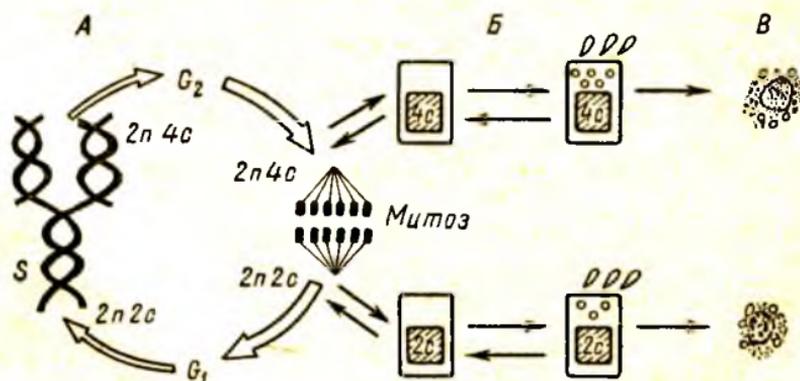


Рис 25. Жизненный цикл клетки многоклеточного организма. А — митотический цикл, Б — переход в дифференцированное состояние, В — гибель

же на протяжении самого митоза называется *митотическим циклом*, который составляет часть жизненного цикла (рис. 25). Из рисунка видно, что после завершения митоза клетка может вступить в период подготовки к синтезу ДНК, обозначаемый символом  $G_1$ . В течение этого периода в клетке усиленно синтезируются РНК и белки, повышается активность ферментов, участвующих в биосинтезе ДНК. После завершения фазы  $G_1$  клетка приступает к синтезу ДНК, или ее редупликации — удвоению. В бактериальной хромосоме в одной точке, в хромосомах эукариот одновременно во многих точках две спирали старой молекулы ДНК расходятся и каждая становится матрицей для синтеза новых цепей ДНК (рис. 26). Каждая из двух дочерних молекул обязательно включает одну старую спираль и одну новую. В процессе синтеза ДНК принимает участие целая группа ферментов, одним из которых является ДНК-полимераза. Редупликация молекул ДНК происходит с удивительной точностью: новая молекула абсолютно идентична старой. В этом заключается глубокий биологический смысл, потому что нарушения структуры ДНК, приводящие к искажению генетического кода, сделали бы невозможным сохранение и передачу по наследству генетической информации, обеспечивающей развитие полезных для организма признаков. И все же под воздействием химических и физических факторов (ультрафиолетовое и ионизирующее излучения, повышенная температура) правильность структуры вновь синтезированной молекулы ДНК может нарушаться. Для ликвидации этих нарушений существует специальный фермент, который «узнает» участок молекулы ДНК, несходный с матрицей, и выщепляет его, после чего недостающий участок достраивается. Таким образом, консерватизм наследственности обеспечивают матричный синтез ДНК и система восстановления поврежденных участков молекулы.

Продолжительность синтеза ДНК в разных клетках неодинакова: от нескольких минут у бактерий до 6—12 ч в клетках млекопитающих. После завершения синтеза ДНК — S-фазы митотического цикла — клетка, как правило, начинает делиться не сразу. Период от окончания синтеза ДНК и до начала митоза называется фазой  $G_2$ . В этот период завершается подготовка клетки к митозу. Для осуществления митотического деления клетки необходимы и другие подготовительные процессы, в том числе удвоение центриолей, синтез белков,

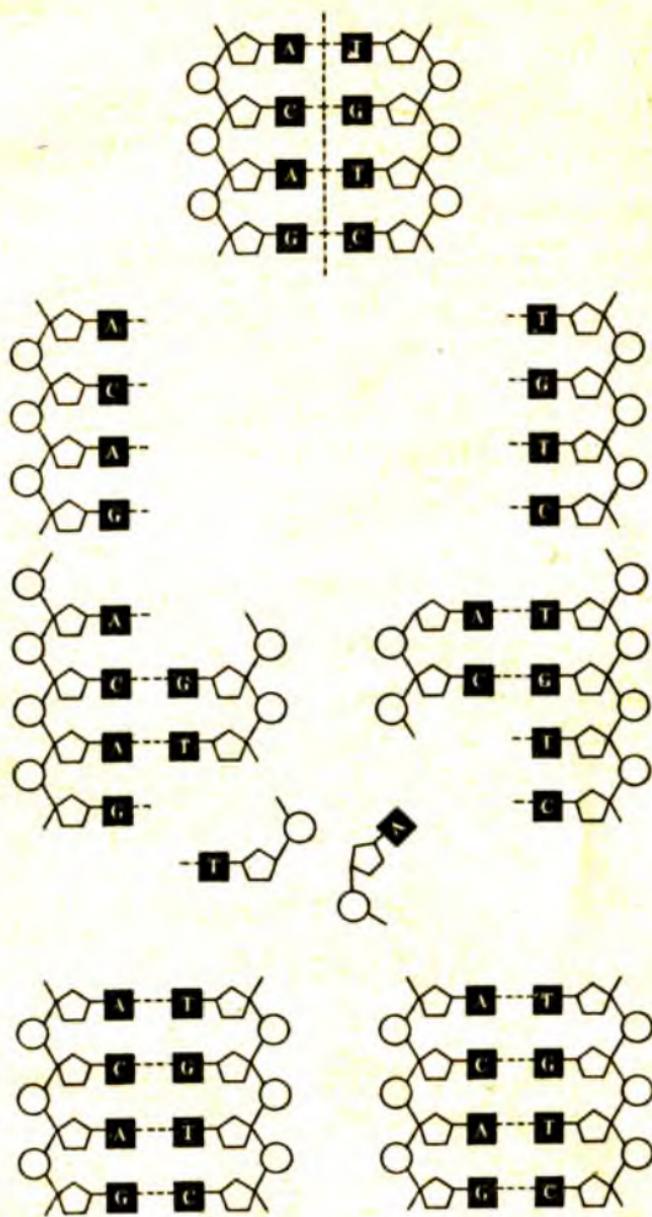


Рис. 26. Редупликация молекул ДНК:  
 А — аденин, Т — тимин, С — цитозин, G — гуанин

из которых строится ахроматиновое веретено, завершение роста клетки. При вступлении клетки в митоз меняется ее функциональная активность: например, прекращается амeboидное движение у простейших и у лейкоцитов высших животных; поглощение жидкости и деятельность сократительных вакуолей у амeб; часто исче-

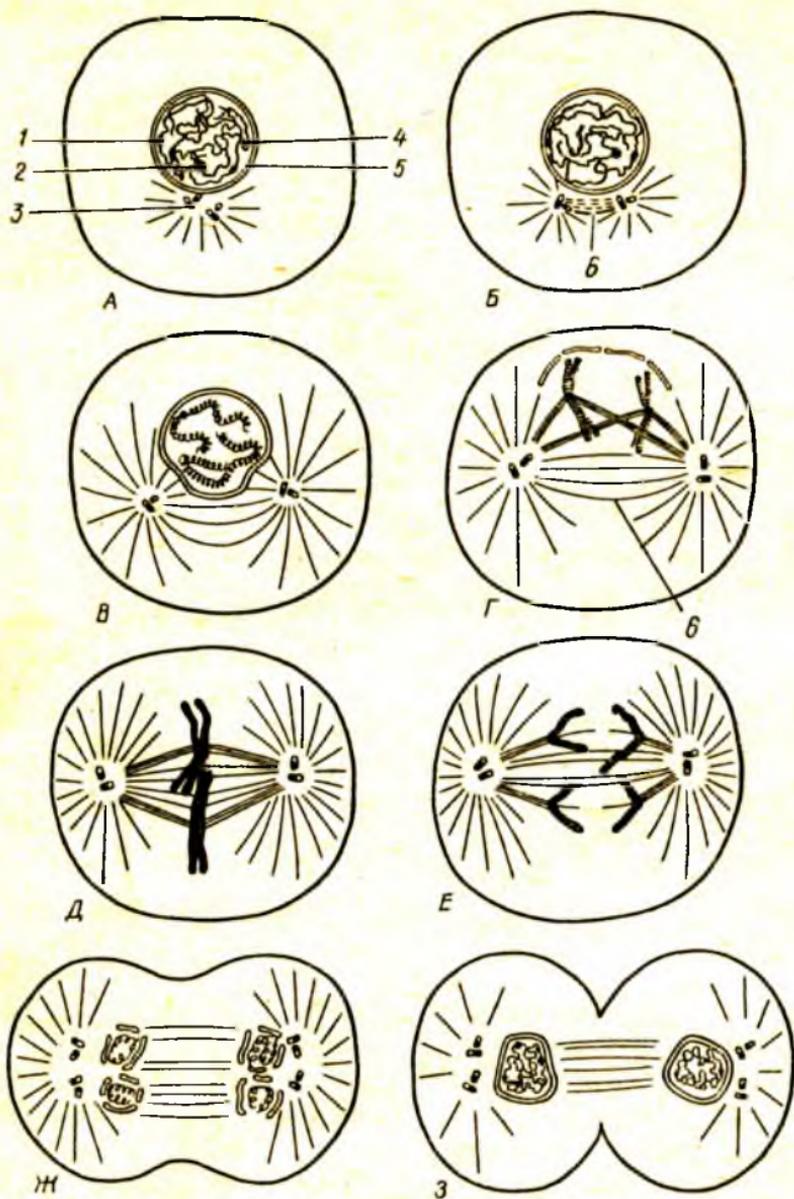


Рис. 27. Схема митоза: А, Б — интерфаза; В, Г — профаза; Д — метафаза; Е — анафаза; Ж, З — телофаза;

1 — центромера, 2 — ядрышко, 3 — центриоль, 4 — хромосома, 5 — ядерная оболочка, 6 — веретено

зают специфические структуры клетки, например реснички эпителиальных клеток.

Митоз (рис. 27) состоит из четырех фаз: профазы, метафазы, анафазы, телофазы. В профазе увеличивается объем ядра, хромосомы становятся видимыми вследствие спирализации, по две центриоли расходятся к по-

люсам клетки. Вследствие спирализации хромосом становится невозможным считывание генетической информации с ДНК и прекращается синтез РНК. Между полюсами протягиваются нити ахроматинового веретена — формируется аппарат, обеспечивающий расхождение хромосом к полюсам клетки. В конце профазы ядерная оболочка распадается на отдельные фрагменты, края которых смыкаются. Образуются мелкие пузырьки, сходные с эндоплазматической сетью. На протяжении профазы продолжается спирализация хромосом, которые становятся толстыми и короткими. После распада ядерной оболочки хромосомы свободно и беспорядочно лежат в цитоплазме.

В метафазе спирализация хромосом становится максимальной и укороченные хромосомы устремляются к экватору клетки, располагаясь на равном расстоянии от полюсов. Центромерные участки хромосом находятся строго в одной плоскости, а сестринские центромеры и хроматиды обращены к противоположным полюсам. Митотическое веретено уже полностью сформировано и состоит из нитей, соединяющих полюса с центромерами хромосом. В метафазе отчетливо видно, что хромосома состоит из двух хроматид, соединенных только в области центромеры.

В анафазе центромеры разъединяются и с этого момента хроматиды становятся самостоятельными хромосомами. Нити веретена, прикрепленные к центромерам, тянут хромосомы к полюсам клетки, а плечи хромосом при этом пассивно следуют за центромерой. Таким образом, в анафазе хроматиды удвоенных еще в интерфазе хромосом точно расходятся к полюсам клетки. В этот момент в клетке находятся два диплоидных набора хромосом.

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

В жизненном цикле клетки митоз — относительно короткая стадия, обычно продолжающаяся от 0,5 до 3 ч. Начиная с первого митотического деления зиготы, все дочерние клетки, образовавшиеся в результате митоза, содержат одинаковый набор хромосом и одни и те же гены. Следовательно, *митоз — это способ деления клеток, заключающийся в точном распределении генетического материала между дочерними клетками.* В результате митоза обе дочерние клетки получают диплоидный набор хромосом.

Биологическое значение митоза огромно. Постоянство строения и правильность функционирования органов и тканей многоклеточного организма было бы невозможным без сохранения идентичного набора генетического материала в бесчисленных клеточных поколениях. Митоз обеспечивает такие важные явления жизнедеятельности, как эмбриональное развитие, рост, восстановление органов и тканей после повреждения, поддержание структурной целостности тканей при постоянной утрате клеток в процессе их функционирования (замена погибших эритроцитов, слущившихся клеток кожи, эпителия кишечника и пр.).

## **Клеточная теория строения организмов**

Клеточная теория строения организмов сформулирована в 1838 г. немецким ученым Т. Шванном. Обобщив имевшиеся в то время данные о строении животных и растений, Шванн пришел к заключению, что клетка представляет собой элементарную единицу строения и развития всех живых организмов. Клеточная теория сыграла огромную роль в развитии биологии. Исчезла казавшаяся непроходимой пропасть между царством растений и царством животных. Провозглашая единство живого мира, клеточная теория послужила одной из предпосылок возникновения теории эволюции Дарвина. В дальнейшем в развитие клеточной теории был сделан существенный вклад многими учеными.

В настоящее время основные положения клеточной теории формулируются следующим образом: 1) клетка является структурно-функциональной единицей, а также единицей развития всех живых организмов; 2) клеткам присуще мембранное строение; 3) ядро — главная

составная часть клетки; 4) клетки размножаются только делением; 5) клеточное строение организмов свидетельство того, что растения и животные имеют единое происхождение.

## НЕКЛЕТОЧНЫЕ ФОРМЫ ЖИЗНИ — ВИРУСЫ

В 1892 г. русский ученый Д. И. Ивановский описал необычные свойства возбудителя болезни табака — так называемой табачной мозаики. Этот возбудитель проходил через бактериальные фильтры. Таким образом, здоровые растения табака можно было заразить бесклеточным фильтратом сока больного растения. Через несколько лет был обнаружен возбудитель ящура, который также проходил через бактериальные фильтры. В 1917 г. Ф. д'Эррель открыл *бактериофаг* — вирус, поражающий бактерии. Так были открыты вирусы растений, животных и микроорганизмов.

Эти три события положили начало новой науке — *вирусологии, изучающей неклеточные формы жизни.*

Вирусы играют большую роль в жизни человека. Они являются возбудителями ряда опасных заболеваний — оспы, гепатита, энцефалита, краснухи, бешенства, гриппа и др.

Вирусы могут проявлять свойства живых организмов только в клетках, это внутриклеточные паразиты, неспособные размножаться вне клетки. Если все клеточные организмы обязательно имеют две нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК, то вирусы содержат только одну из них. Но независимо от того, какая из нуклеиновых кислот содержится в вирусе, она выполняет функции носителя наследственной информации. На этом основании все вирусы делят на две большие группы — ДНК-содержащие и РНК-содержащие.

В отличие от клеточных организмов у вирусов отсутствует собственная система метаболизма, в том числе и система, синтезирующая белки. Вирусы вносят в клетку только свою генетическую информацию. С матрицы — вирусной ДНК и РНК — синтезируется информационная РНК, которая и служит основой для образования вирусных белков рибосомами инфицированной клетки. Молекула ДНК вирусов, или их геном, может встраиваться в геном клетки хозяина и существовать в таком виде, являясь как бы дополнительным геном, или даже не проявляя себя неопределенно долгое время.

Таким образом, *паразитизм вирусов носит особый характер — это паразитизм на генетическом уровне.*

Просто организованные вирусы представляют собой нуклеопротеиды, т. е. состоят из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК) и нескольких белков, образующих оболочку вокруг нуклеиновой кислоты. Примером может служить вирус табачной мозаики (рис. 28). Его оболочка содержит всего один вид белка с небольшой молекулярной массой. Сложно организованные вирусы имеют дополнительную оболочку, белковую или липопротеиновую. Иногда в наружных оболочках сложных вирусов помимо белков содержатся углеводы. Примером сложно организованных вирусов служат возбудитель гриппа и герпеса (рис. 29). Их наружная оболочка является фрагментом ядерной или цитоплазматической мембраны клетки-хозяина, из которой вирус выходит во внеклеточную среду.

Геном вирусов может быть представлен молекулой ДНК, а также одно- или двунитевыми молекулами РНК. Так, ДНК встречается у вирусов оспы человека, оспы овец, свиней, аденовирусов человека; двунитевая РНК служит генетической матрицей у некоторых вирусов насекомых и других животных. Широко распространены вирусы, содержащие однонитевую РНК (вирусы энцефалита, краснухи, кори, бешенства, гриппа и др.).

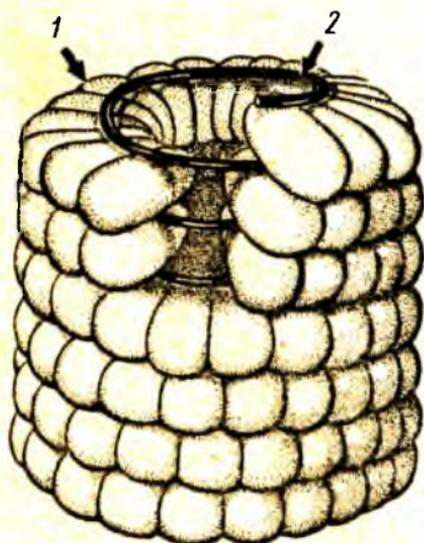


Рис. 28. Модель вируса табачной мозаики:

1 — капсомер (белковая молекула),  
2 — РНК

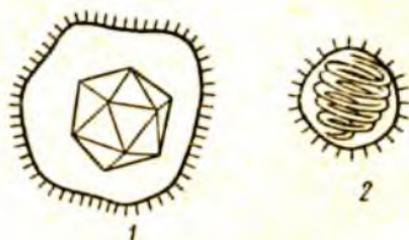


Рис. 29. Форма и размеры некоторых вирусов:

1 — вирус герпеса, 2 — вирус гриппа

Как же вирус проникает в клетку и какое влияние он на нее оказывает? Вернемся к рис. 28. На нем видно, как образуются пиноцитозные (или эндоцитозные) вакуоли. Вместе с капельками межклеточной жидкости случайно внутрь клетки могут попадать и вирусы, циркулирующие в жидкостях организма.

Однако, как правило, проникновению вируса предшествует связывание его с особым белком-рецептором на поверхности клетки. Связывание с рецептором осуществляется с помощью специальных белков на поверхности вирусной частицы, которые «узнают» соответствующий рецептор на поверхности чувствительной клетки. Участок поверхности клетки, к которому присоединился вирус, погружается в цитоплазму и превращается в вакуоль. Вакуоль, стенка которой состоит из цитоплазматической мембраны, может сливаться с другими вакуолями или с ядром. Так вирус доставляется в любой участок клетки.

*Инфекционный процесс начинается с проникновения в клетку вирусов и их размножения.* Происходит редупликация вирусного генома и самосборка капсида. Для осуществления редупликации нуклеиновая кислота должна освободиться от оболочки. Помимо редупликации геном вируса участвует в синтезе иРНК, необходимой для образования на рибосомах клетки-хозяина белков капсида. После синтеза новой молекулы нуклеиновой кислоты она одевается белками. Накопление вирусных частиц приводит к выходу их из клетки. Для некоторых вирусов это происходит путем «взрыва», в результате чего целостность клетки нарушается и она погибает. Другие вирусы выделяются способом, напоминающим почкование. В этом случае клетки организма могут долго сохранять свою жизнеспособность.

Иной путь проникновения в клетку у вирусов бактерий — бактериофагов. Толстые клеточные стенки бактерий (см. рис. 16) не позволяют белку-рецептору вместе с присоединившимся к нему вирусом погружаться в цитоплазму, как это происходит при инфицировании клеток животных. Поэтому бактериофаг вводит полый стержень в клетку и выталкивает через него ДНК (или РНК), находящуюся в головке. Геном бактериофага попадает в цитоплазму, а оболочка остается снаружи. В цитоплазме бактериальной клетки начинается редупликация генома бактериофага, синтез его белков и формирование капсида. Через определенный промежуток времени

бактериальная клетка гибнет и зрелые фаговые частицы выходят в окружающую среду. Таким образом, *вирусы представляют собой автономные генетические структуры, не способные, однако, развиваться вне клетки.* Полагают, что вирусы и бактериофаги — обособившиеся генетические элементы клеток, которые эволюционировали вместе с клеточными формами жизни.

## РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

### ФОРМЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ

Одно из свойств живого — *дискретность*, т. е. на любом уровне организации живая материя представлена элементарными структурными единицами. Для клетки — это органоид, и ее целостность обуславливается постоянным воспроизведением новых органоидов вместо износившихся. Каждый организм состоит из клеток. Развитие и существование организма обеспечиваются размножением клеток.

Животный мир и мир растений состоят из отдельных единиц — видов. Каждая особь данного вида смертна, и существование вида поддерживается размножением организмов. Таким образом, дискретность жизни предполагает ее воспроизводство, т. е. процесс размножения. Другими словами, *размножение можно определить как свойство организмов оставлять потомство.*

Известны две основные формы размножения: половое и бесполое.

*Половым размножением* называется смена поколений и развитие организмов на основе слияния специализированных — половых — клеток и образования зиготы. *При бесполом размножении новая особь появляется из неспециализированных клеток тела — соматических, неполовых.* В природе существуют разные варианты двух основных форм размножения.

**Бесполое размножение.** Некоторые простейшие делятся митозом. У споровых растений (водоросли, грибы, мхи, плауны, папоротники) и грибов широко распространено размножение путем *спорообразования*. В благоприятных условиях каждая спора дает одну особь. Часто споры покрыты плотной оболочкой, защищающей клетки от неблагоприятных внешних воздействий. *Спорообразование встречается и у простейших (тип споровиков).*

**Почкование** заключается в том, что на материнской клетке первоначально образуется небольшой бугорок, содержащий ядро. Почка растет, достигает размеров материнской и затем отделяется от нее (дрожжевые грибы, некоторые инфузории). У многоклеточных животных (пресноводная гидра) почка состоит из эктодермы и энтодермы — обоих слоев стенки тела. Почка удлиняется и на переднем конце образуется ротовое отверстие с окружающими его щупальцами (см. рис. 114). Почкование завершается образованием маленькой гидры, которая может отделиться от материнского организма и начать самостоятельное существование.

У растений бесполое размножение может происходить частями вегетативного тела — черенками, усами, клубнями, листьями и т. д. Такое размножение называется *вегетативным*.

При любых формах бесполого размножения все потомки имеют генотип, идентичный материнскому. Бесполое размножение приводит к увеличению численности особей данного вида, но не сопровождается повышением генетического разнообразия внутри вида. Новые признаки, которые могут оказаться полезными при изменении условий среды, появляются только в результате мутаций.

**Половое размножение.** Появление полового процесса дало колоссальные генетические преимущества по сравнению с бесполом размножением. При половом процессе происходит комбинация генов, до этого принадлежавших обоим родителям. Поскольку в норме рекомбинация каждой пары генов осуществляется в каждом поколении, то приспособительные комбинации генов возникают гораздо чаще за счет рекомбинаций, чем за счет относительно редких мутаций. Разнообразие генотипов особей, составляющих вид, обеспечивает возможность более успешного и быстрого приспособления вида к меняющимся условиям обитания, освоения новых экологических ниш и т. д.

Половое размножение в отличие от бесполого всегда происходит путем слияния двух специализированных половых клеток — яйцеклеток и сперматозоидов, образующихся в половых железах. Основное направление эволюции полового размножения — *сингамия*, т. е. оплодотворение, при котором обязательно слияние двух половых клеток, происходящих от разных особей. Такой тип полового размножения наилучшим образом обеспе-

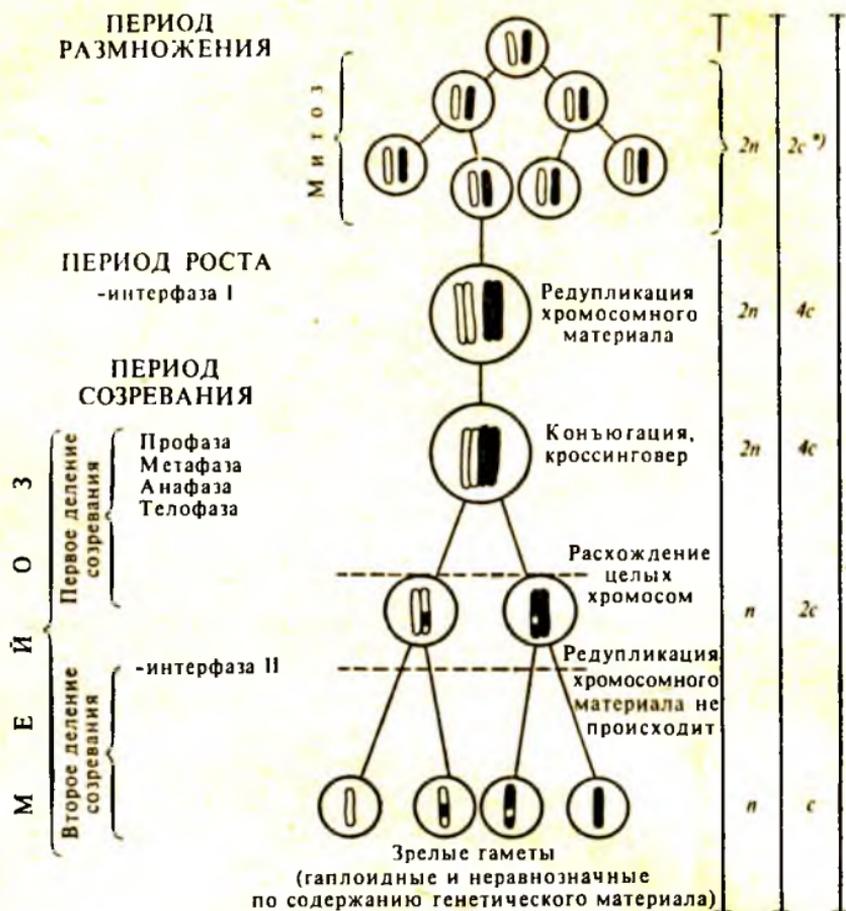
чивает генетическое разнообразие потомства. *Сперматозоиды* обычно подвижны и имеют небольшие размеры. Их функция — доставка хромосомного набора в яйцеклетку. *Яйцеклетки*, как правило, неподвижны и имеют значительно большие размеры, чем сперматозоиды.

**Развитие половых клеток (гаметогенез).** Сперматозоиды развиваются в семенниках, яйцеклетки — в яичниках. Зрелые половые клетки несут одинарный (гаплоидный) набор хромосом. Число хромосом в гаплоидном наборе всегда в два раза меньше, чем в соматических (диплоидных) клетках. Число хромосом принято обозначать буквой  $n$ , количество ДНК в хромосомном наборе — буквой  $c$ . Следовательно, в соматических клетках хромосомный набор обозначается  $2n2c$ , в половых клетках —  $1n1c$ .

В развитии половых клеток выделяют ряд стадий (рис. 30.). На первой стадии *сперматогенеза* — стадии размножения — первичные половые клетки делятся митозом. Затем некоторые из них после удвоения хромосом ( $2n4c$ ) вступают в *стадию роста*. При образовании мужских половых клеток рост выражен слабо. После завершения этого периода клетки вступают в *период созревания* и называются сперматоцитами I порядка. В процессе созревания (*мейоза*) клетки двукратно делятся.

I деление созревания (или I мейотическое деление) протекает следующим образом. Профаза начинается спирализацией хромосом. Они видны в виде тонких слабо окрашивающихся нитей. Затем гомологичные хромосомы сближаются, и каждая точка одной хромосомы совмещается с соответствующей точкой другой гомологичной хромосомы. Процесс тесного и точного сближения гомологичных хромосом в мейозе называется *конъюгацией*.

В процессе конъюгации гомологичные хромосомы сближаются и удерживаются рядом благодаря образованию каждой хроматидой нитей толщиной 1,5—2,0 нм, растущих по направлению к одной из хроматид второй (гомологичной) хромосомы. Нити на конце утолщены. Утолщения нитей двух противостоящих несестринских хроматид соединяются наподобие застёжки «молния». Благодаря образованию таких мостиков гомологичные хромосомы могут долго находиться в сближенном состоянии. Во время профазы между конъюгированными хромосомами может происходить обмен гомологичными



\*) n - число хромосом  
c - количество хромосомного материала

Рис. 30. Схема образования половых клеток. Объяснения в тексте

участками — *кроссинговер* (см. с. 114). К концу профазы гомологичные хромосомы разъединяются в области центромер, оставаясь соединенными в области плеч.

В метафазе I деления созревания конъюгированные хромосомы располагаются по экватору клетки. В этот момент спирализация хромосом достигает максимума. Центромеры обращены к полюсам.

В анафазе гомологичные хромосомы расходятся к полюсам. Следовательно, из каждой пары гомологичных хромосом в дочернюю клетку попадает только одна. Число хромосом уменьшается в два раза, и образовавшиеся сперматоциты II порядка содержат одинарный, гаплоидный набор хромосом. Поэтому первое мейотическое деление носит название *редукционного* (от лат.

«редукцию» — уменьшение). Следует помнить, что в период созревания вступают диплоидные клетки, удвоившие количество ДНК еще в периоде размножения. Их хромосомный набор можно обозначить как  $2n4c$ . После расхождения в анафазе I деления хромосомы остаются удвоенными. В результате редукционного деления клетки содержат гаплоидное число хромосом и двойное количество ДНК ( $1n2c$ ), которое приводится в соответствие с хромосомным набором во время следующего, II мейотического деления. В анафазе этого деления к полюсам расходятся хроматиды и образующиеся клетки (сперматиды) получают хромосомный набор, равный  $1n1c$ . Последний период сперматогенеза — период формирования. Клетка приобретает вид, характерный для зрелого сперматозоида. В результате мейоза из одной первичной половой клетки образуются четыре сперматозоида с гаплоидным набором хромосом.

От митотического деления соматических клеток мейоз отличается рядом особенностей.

1. Профаза I мейотического деления занимает очень большой промежуток времени. Во время профазы гомологичные хромосомы конъюгируют и могут обмениваться участками (кроссинговер).

2. В метафазе I мейотического деления по экватору клетки располагаются не отдельные хромосомы, а пары конъюгированных хромосом.

3. В анафазе I мейотического деления к полюсам расходятся хромосомы, а не хроматиды, как в митозе.

4. Между I и II мейотическими делениями не синтезируется ДНК.

5. Силы отталкивания в мейозе проявляются в области центромер, в то время как в митозе вначале разъединяются плечи хроматид.

При *овогенезе* первичные половые клетки после удвоения количества ДНК вступают в продолжительный период роста. В цитоплазме овоцита первого порядка накапливаются запасные питательные вещества — желток. Размеры клетки за этот период увеличиваются в сотни и тысячи раз. Выросшие овоциты приступают к созреванию. Во время I мейотического деления, как и при сперматогенезе, образуются два гаплоидных набора хромосом ( $1n2c$ ), но овоцит не делится на две равные клетки. Один хромосомный набор в составе так называемого направительного тельца отделяется от оставшейся крупной клетки — овоцита второго порядка. За-

тем происходит второе деление созревания, при котором образуется второе направительное тельце (*1n1c*). Первое направительное тельце может разделиться, и всего из овоцита образуются четыре клетки: три мелкие, вскоре погибающие, и одна крупная — яйцеклетка, в цитоплазме которой остается весь накопленный в период роста желток. Следовательно, биологический смысл формирования направительных телец заключается в необходимости сохранения в яйцеклетке максимального количества желтка, требующегося для развития будущего зародыша. Достигается это путем утраты полноценных с генетической точки зрения хромосомных наборов, входящих в состав направительных телец.

*Биологическая роль мейоза заключается в поддержании постоянства хромосомного набора, свойственного данному виду организмов.* При оплодотворении — слиянии половых клеток — в зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом.

В результате спермато- и овогенеза образуются половые клетки генетически равноценные и содержащие гаплоидный набор хромосом. Но они неравноценны с точки зрения вклада в обеспечение развития будущего организма. *Функция сперматозоида — внесение генетической информации в яйцеклетку и активация ее развития.* По своему строению сперматозоид специализирован для выполнения этой функции. *В яйцеклетке же заложены все основные факторы, позволяющие организму развиваться,* т. е. она специализирована для выполнения функции развития. Размеры яйца увеличиваются в основном за счет накопления желтка (желток — вся совокупность питательных веществ клетки — белков, жиров, углеводов), количество которого зависит от длительности эмбрионального периода развития. Если вскоре после начала развития образуется личинка, способная питаться самостоятельно, желтка в яйце мало. Так, у ланцетника через 4—5 дней после образования зиготы из яйцевых оболочек выходит маленькая личинка. Напротив, у птиц с крупным яйцом и большим количеством желтка развитие продолжается три недели и из яйцевых оболочек выходит в основном сформированный организм. Еще более продолжительный эмбриональный период у млекопитающих, но в этом случае зародыш питается за счет материнского организма и поэтому желтка в яйцеклетке мало.

Но увеличение размеров яйцеклетки обусловлено не только желтком. Объем цитоплазмы также увеличивается по сравнению с цитоплазмой соматических клеток. В ней накапливается большое количество нуклеотидов, рибонуклеиновых кислот, белков. Резко возрастает объем ядра. В период роста в овоците образуется более тысячи ядрышек, содержащих в себе рРНК.

У некоторых животных (черви, пчелы, осы, муравьи, тли, низшие ракообразные, индейка) яйцеклетка может развиваться без оплодотворения. Такое развитие называется *партеногенезом* или *девственным развитием*. При партеногенезе образуются особи только одного пола — мужского или женского. У пчел, у индеек из неоплодотворенных яиц развиваются самцы.

В результате партеногенетического развития соматические клетки потомства могут иметь либо гаплоидный набор хромосом (пчелы, осы), либо диплоидный (тли, ракообразные). В последнем случае в процессе мейоза первое направительное тельце втягивается обратно и соединяется с ядром яйца или не выделяется второе направительное тельце.

## **ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ (ОНТОГЕНЕЗ)**

При половом размножении животных и растений преемственность поколений обеспечивается только через половые клетки. Половые клетки несут в себе всю наследственную информацию, определяющую ход развития будущего организма. Поэтому *онтогенез* можно определить как *процесс реализации генетической информации, полученной от родителей*. Индивидуальное развитие начинается с момента слияния сперматозоида и яйцеклетки и образования зиготы и заканчивается смертью организма.

Онтогенез делится на два периода: 1) *эмбриональный* — с момента образования зиготы до рождения или же выхода из яйцевых оболочек; 2) *постэмбриональный* — от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма.

### **Эмбриональный период развития**

Эмбриональное развитие состоит из следующих основных этапов: 1) дробления, в результате которого образуется многоклеточный зародыш; 2) гаструляции, в

процессе которой возникают первые эмбриональные ткани — эктодерма и энтодерма, а зародыш становится двухслойным; 3) первичного органогенеза — образования комплекса осевых органов зародыша — нервной трубки, хорды, кишечной трубки.

Разберем каждый из этапов эмбрионального развития животных подробнее на примере представителей типа хордовых — ланцетника, лягушки и курицы.

Яйцеклетка у всех животных обладает полярностью. Два ее противоположных полюса называют анимальным и вегетативным. Полярность яйца часто проявляется в расположении цитоплазматических включений. Во многих яйцах желток расположен неравномерно, его количество возрастает от анимального полюса к вегетативному. Тип дробления оплодотворенной яйцеклетки зависит от количества желтка и характера его распределения в цитоплазме яйца. Различают *полное дробление*, когда дробится вся яйцеклетка, и *неполное*, когда дробится только ее часть. Это обусловлено тем, что желток препятствует образованию перетяжки при делении тела клетки. Полное дробление, в свою очередь, бывает равномерным, если образующиеся в результате деления клетки примерно одинаковы по величине, и неравномерным, если они отличаются по своим размерам.

В яйцеклетке ланцетника желтка мало и он равномерно распределен в цитоплазме, поэтому дробление оплодотворенной яйцеклетки полное и равномерное (рис. 31). Первая борозда проходит в меридиональной плоскости по направлению от анимального полюса к вегетативному, разделяя зиготу на две клетки равной величины. Образующиеся в результате дробления зиготы клетки называются *бластомерами* («бластос» — зародыш, «мерос» — часть). Вторая борозда также проходит в меридиональной плоскости, но перпендикулярно первой. Получаются четыре клетки. Третья борозда дробления — широтная, она проходит несколько выше экватора и сразу разделяет четыре бластомера на восемь клеток. Далее правильно чередуются меридиональные и широтные борозды. По мере увеличения числа клеток деление их становится асинхронным. Бластомеры все дальше расходятся от центра зародыша, формируя полость. В конце концов зародыш принимает форму пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток, тесно прилегающих друг к другу. Внутренняя полость зародыша, первоначально сообщающаяся с внешней

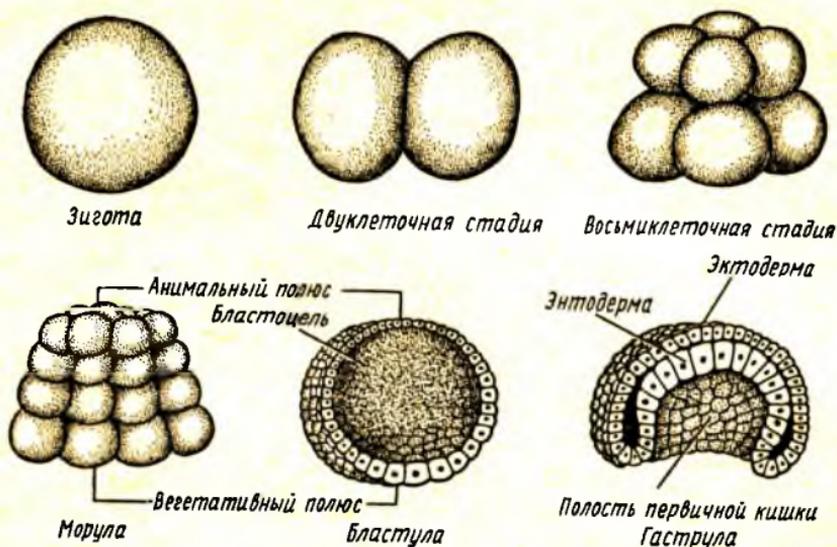


Рис. 31. Дробление и образование бластулы у ланцетника

средой через промежутки между бластомерами, в результате их плотного смыкания становится совершенно изолированной. Эта полость носит название *первичной полости тела*, а сам зародыш в конце периода дробления — *бластулы*. Общий объем бластомеров, появившихся в результате дробления, не превышает объема зиготы. Таким образом, митотическое деление зиготы и бластомеров не сопровождается ростом образовавшихся дочерних клеток до размеров материнской, и размеры бластомеров в результате последовательных делений прогрессивно уменьшаются. Эта особенность митотического деления бластомеров наблюдается при развитии оплодотворенных яйцеклеток всех типов.

В яйцеклетке лягушки желтка больше, чем у ланцетника, и он сосредоточен в основном у вегетативного полюса. Дробление яйцеклетки лягушки полное, но неравномерное. Первые две меридиональные борозды делят яйцо на четыре одинаковых бластомера. Третья борозда широтная, она сильно смещена в сторону анимального полюса, где желтка меньше. Вследствие этого размеры образовавшихся бластомеров на восьмиклеточной стадии развития зародыша резко различаются (рис. 32).

В результате продолжающегося дробления клетки, меньше перегруженные желтком, делятся чаще и имеют меньшие размеры, чем клетки вегетативного полюса, со-

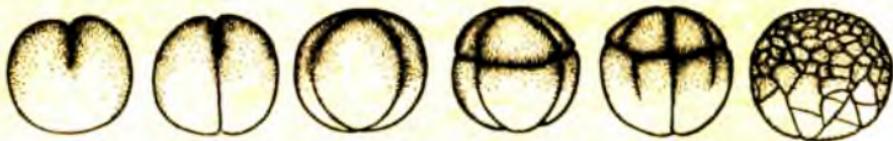


Рис. 32. Дробление яйца лягушки

держашие основную массу желтка. Дробление у амфибий завершается образованием бластулы, по ряду признаков отличающейся от бластулы ланцетника. Стенка бластулы амфибий образована несколькими рядами клеток. Бластицель невелик и смещен к анимальному полюсу, клетки которого содержат мало желтка.

Иначе протекает дробление яйцеклеток птиц и рептилий, сильно перегруженных желтком. Свободная от желтка цитоплазма составляет около 1 % их объема. Желток препятствует дроблению и потому дробится только узкая полоска цитоплазмы на анимальном полюсе яйца: происходит неполное дискоидальное дробление.

У млекопитающих в цитоплазме яйцеклетки желтка почти нет и дробление полное, однако образующиеся бластомеры неодинаковы по размерам.

Независимо от особенностей дробления оплодотворенных яйцеклеток у разных животных, обусловленных различиями в количестве и характере распределения желтка в цитоплазме, этому периоду эмбрионального развития свойственны следующие общие черты:

1. В результате дробления образуется многоклеточный зародыш — бластула и накапливается клеточный материал для дальнейшего развития.

2. Все клетки в бластуле имеют диплоидный набор хромосом, одинаковы по строению и отличаются друг от друга главным образом по количеству желтка, т. е. клетки бластулы не дифференцированы.

3. Характерная особенность дробления — очень короткий митотический цикл по сравнению с его продолжительностью у взрослых животных.

4. В период дробления интенсивно синтезируются ДНК и белки и отсутствует синтез РНК. Генетическая информация, содержащаяся в ядрах бластомеров, не используется.

5. Во время дробления цитоплазма не перемещается.

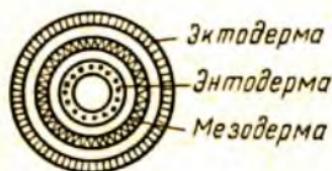
Следующий этап эмбрионального развития — гаструляция, или образование двухслойного зародыша. Процесс гаструляции осуществляется разными способа-

ми и зависит от строения бластулы, т. е. в конечном счете от количества желтка в яйцеклетке.

Для гастрюляции характерны перемещения клеточных масс и дифференцировка клеток.

Деление клеток или слабо выражено, или отсутствует. Во время гастрюляции зародыш не растет.

У ланцетника двухслойный зародыш образуется путем впячивания стенки бластулы в полость бластоцеля. Возникают два зародышевых листка: наружный — *эктодерма* и внутренний — *энтодерма*. У амфибий объем полости тела зародыша невелик и впячивание наблюдается лишь в малой степени, поэтому мелкие клетки анимального полюса напозадают на массивный вегетативный полюс, обрастают его и он оказывается внутри зародыша. Так из клеток вегетативного полюса бластулы лягушки образуется внутренний зародышевый листок — *энтодерма*. У рептилий и птиц гастрюляция происходит иначе — зародышевый диск как бы расщепляется на два клеточных пласта: верхний — *эктодерму* и нижний — *энтодерму*. Затем формируется третий зародышевый листок — *мезодерма*. Клетки каждого листка отличаются особенностями строения. Схематически строение тела животных можно изобразить следующим образом: *эктодерма* всегда находится снаружи, *энтодерма* — всегда внутри, *мезодерма* — всегда между *эктодермой* и *энтодермой*.



Таким образом, зародышевые листки — это отдельные пласты клеток, занимающие определенное положение в зародыше и дающие начало соответствующим органам. Зародышевые листки образуются в результате дифференциации сходных между собой сравнительно однородных клеток бластулы.

*Дифференцирование* — это процесс появления и нарастания морфологических и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша. С морфологической точки зрения дифференцирование проявляется в образовании нескольких сотен типов клеток специфического строения. С биохимической точки зрения специализация клеток заключается в синтезе

специфических белков, свойственных только данному типу клеток. В эпидермисе синтезируется кератин, в эритроцитах — гемоглобин, в островковой ткани поджелудочной железы — инсулин и т. д. Биохимическая специализация клеток обеспечивается дифференциальной активностью генов, т. е. в разных зачатках начинают функционировать разные группы генов. Генетическая информация реализуется посредством синтеза иРНК на стадии гастрюлы, который резко возрастает в период закладки осевого комплекса органов.

При дальнейшей дифференцировке клеток, входящих в состав зародышевых листков, из эктодермы образуются нервная система, органы чувств, эпителий кожи, эмаль зубов; из энтодермы — эпителий средней кишки, пищеварительные железы, эпителий жабр и легких; из мезодермы — мышечная, соединительная, хрящевая и костная ткань, почки, половые железы, кровеносная система.

У разных видов животных одни и те же зародышевые листки дают одни и те же органы и ткани. Это значит, что зародышевые листки гомологичны. *Гомология зародышевых листков подавляющего большинства животных — одно из доказательств единства животного мира.*

После завершения гастрюляции у зародыша образуется комплекс осевых органов: нервная трубка, хорда, кишечная трубка. У ланцетника осевые органы формируются следующим образом (рис. 33). Эктодерма, находящаяся на спинной стороне зародыша, прогибается по средней линии, превращаясь в желобок, а эктодерма, расположенная справа и слева от желобка, начинает

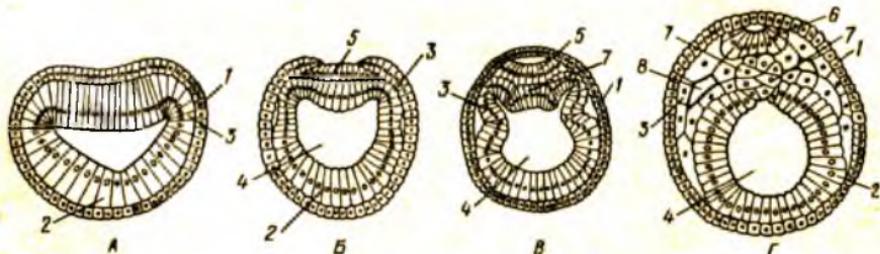


Рис. 33. Гастрюляция и образование комплекса осевых органов у ланцетника (поперечный разрез). А, Б, В — стадии гастрюлы; Г — формирование зачатков осевых органов — нервной трубки, хорды, кишечной трубки:

1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — зачаток мезодермы, 4 — полость кишки, 5 — нервная пластинка, 6 — нервная трубка, 7 — хорда, 8 — полость тела

нарастать на его края. Желобок — зачаток нервной системы — погружается под эктодерму, и края его смыкаются. Образуется нервная трубка. Вся остальная эктодерма представляет собой зачаток кожного эпителия.

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

Процесс дифференциации клеток в значительной степени обусловлен влиянием друг на друга частей развивающегося зародыша. Взаимодействие частей зародыша в процессе эмбрионального развития удобно изучать на амфибиях. Наблюдение за развитием оплодотворенной яйцеклетки лягушки позволили проследить путь развития клеток, входящих в состав того или иного участка зародыша. Оказалось, что строго определенные клетки, занимающие соответствующее место в бластуле, дают начало строго определенным зачаткам органов. Удалось определить группы клеток, из которых развиваются нервная трубка, хорда, мезодерма, кожный эпителий. С началом гаструляции начинается перемещение клеток. Если в этот момент (на стадии ранней гастулы) вырезать (рис. 34.) часть зачатка хордомезодермы и пересадить под кожную эктодерму другого зародыша, направление дифференцировки кожной эктодермы из-

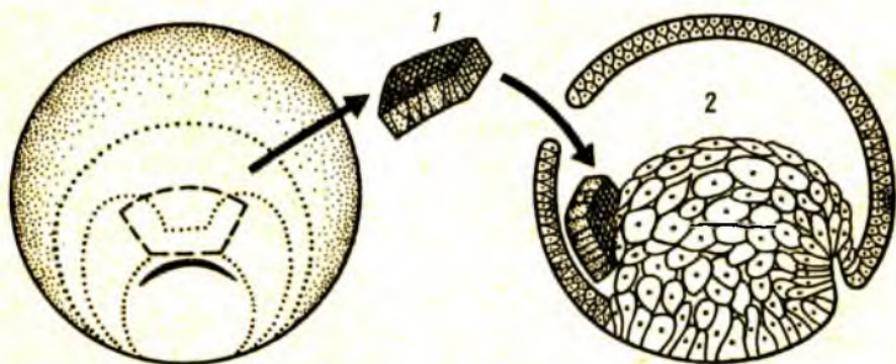


Рис. 34. Схема пересадки частей зародыша на стадии ранней гастулы:

1 — зачаток хордомезодермы, 2 — полость бластулы

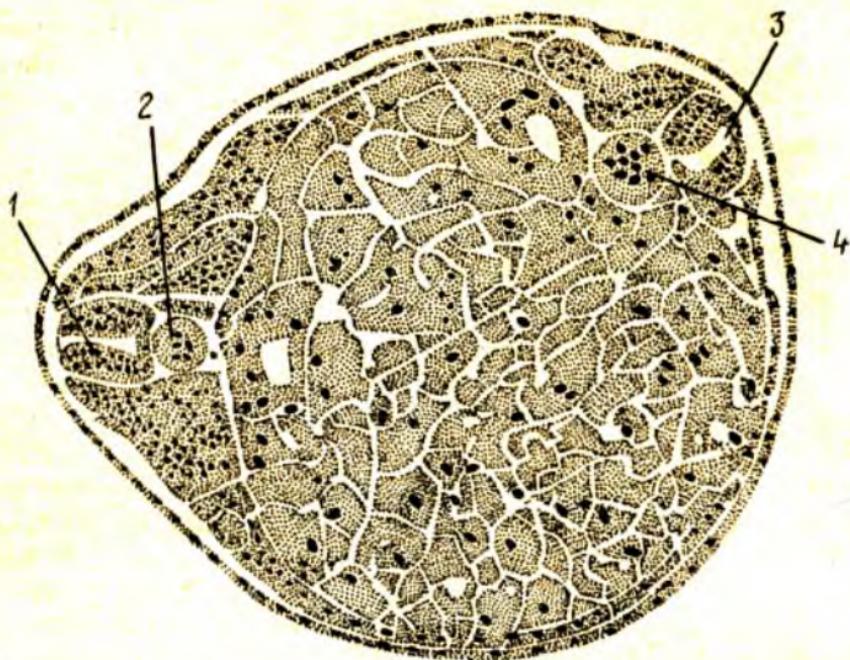


Рис. 35. Первичный (слева) и индуцированный (справа) зародыш тритона:

1 — первичная нервная трубка, 2 — хорда, 3 — индуцированная нервная трубка, 4 — хорда

менится. В месте контакта зачатка хордомезодермы с эктодермой образуется нервная трубка (рис. 35). Следовательно, в процессе развития один зачаток влияет на другой, определяя путь его развития. Такое влияние называется *эмбриональной индукцией*.

Насколько важную роль играет эмбриональная индукция в развитии, показывает следующий опыт. Если на стадии ранней гаструлы полностью удалить зачаток хорды, то нервная трубка совсем не развивается. Эктодерма на спинной стороне зародыша, из которой в норме образуется нервная трубка, дифференцируется в кожный эпителий. Явление индукции наблюдается и при возникновении других органов. Например, контакт выпячивания нервной трубки — глазного пузыря — с эктодермой приводит к развитию хрусталика глаза. В свою очередь, хрусталик индуцирует превращение эктодермы в роговицу.

### Постэмбриональный период развития

В момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек заканчивается эмбриональный и начина-

ется постэмбриональный период развития. Развитие может быть прямым или сопровождается превращением (метаморфозом). *При прямом развитии* из яйцевых оболочек или из тела матери выходит организм небольших размеров, но в нем заложены все основные органы, свойственные взрослому животному (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие). Постэмбриональное развитие сводится в основном к росту и половому созреванию.

*При развитии с метаморфозом* из яйца выходит личинка, обычно устроенная проще взрослого животного, со специальными личиночными органами, отсутствующими во взрослом состоянии. Личинка питается, растет, и со временем личиночные органы заменяются органами, свойственными взрослым животным. Следовательно, при метаморфозе разрушаются личиночные органы и возникают органы, свойственные взрослым животным.

Разберем несколько примеров непрямого постэмбрионального развития. У асцидий (тип хордовые, подтип личиночдохордовые) образуется личинка, обладающая всеми основными признаками хордовых животных: хордой, нервной трубкой, жаберными щелями в глотке. Личинка свободно плавает, затем прикрепляется к какой-либо твердой поверхности на дне моря и совершает метаморфоз: хвост исчезает; хорда, мышцы, нервная трубка распадаются на отдельные клетки, большая часть которых подвергается фагоцитозу. От нервной системы личинки остается лишь группа клеток, дающая начало нервному узлу. Строение тела взрослой асцидии, ведущей прикрепленный образ жизни, несколько не напоминает обычные черты организации хордовых животных. Только знание особенностей онтогенеза позволяет определить систематическое положение асцидий. Строение личинки указывает на происхождение их от хордовых животных, которые вели свободный образ жизни. В процессе метаморфоза асцидии переходят к сидячему образу жизни, в связи с чем упрощается их организация.

Личиночную форму амфибий представляет собой головастик (рис. 36), характерные черты строения которого — наличие жаберных щелей, боковой линии, двухкамерного сердца, одного круга кровообращения. В процессе метаморфоза, происходящего под влиянием гормона щитовидной железы, рассасывается хвост, появляются конечности, исчезает боковая линия, развиваются легкие и второй круг кровообращения, перестраива-

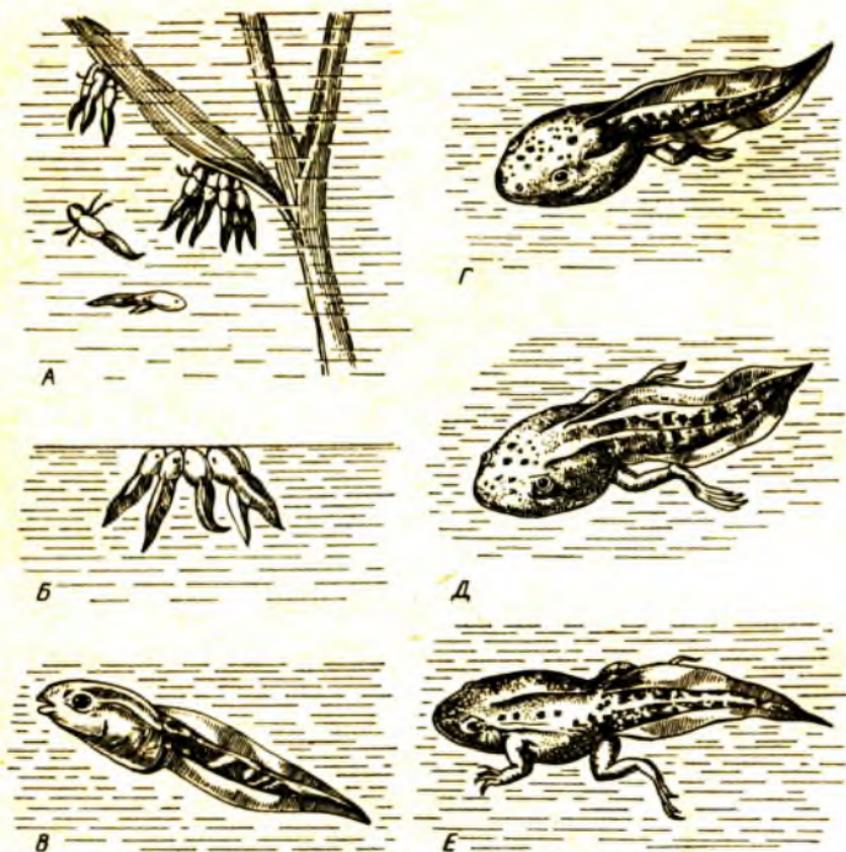


Рис. 36. Метаморфоз у лягушки (А — Е)



Рис. 37. Метаморфоз у бабочки крыжовниковой пяденицы:  
1 — взрослая форма, 2 — гусеница, 3 — куколка

ется череп. Обращает внимание сходство ряда черт строения головастика с организацией рыб (боковая линия, строение сердца и кровеносной системы, жаберные щели).

Примером метаморфоза служит также развитие насекомых (рис. 37). Гусеницы бабочек или личинки стрекоз резко отличаются по строению, образу жизни и среде обитания от взрослых животных.

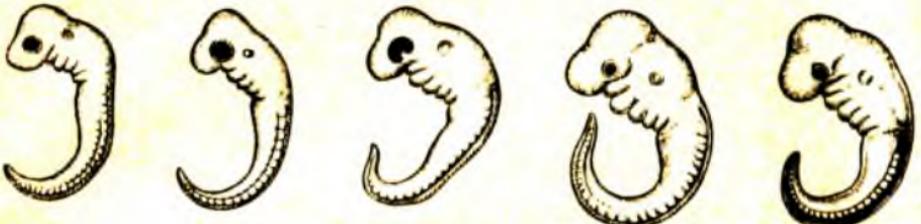
Таким образом, метаморфоз связан с переменной образа жизни или среды обитания. Значение метаморфоза заключается в том, что личинки могут самостоятельно питаться и растут, накапливая клеточный материал для формирования постоянных органов, свойственных взрослому животным. Кроме того, свободноживущие личинки прикрепленных или паразитических животных играют важную роль в расселении вида, в расширении их ареала. Смена образа жизни или среды обитания в ряде случаев указывает на события, имевшие место в филогенезе (у асцидий, амфибий).

*Изучение эмбрионального и постэмбрионального развития животных позволило найти общие черты в этих процессах и сформулировать закон зародышевого сходства (К. Бэр) и биогенетический закон (Ф. Мюллер и Э. Геккель), имеющие огромное значение для понимания эволюции.*

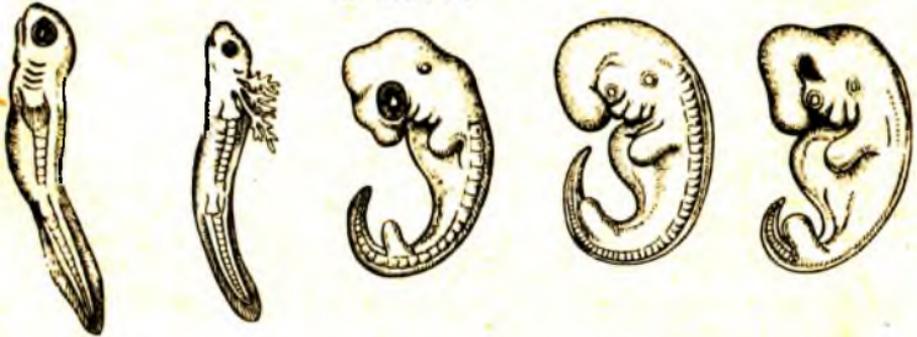
### **Сходство зародышей и эмбриональная дивергенция признаков**

Все многоклеточные организмы развиваются из оплодотворенного яйца. Процессы развития зародышей у животных, относящихся к одному типу, во многом сходны. У всех хордовых животных в эмбриональном периоде закладывается осевой скелет — хорда, возникает нервная трубка, в переднем отделе глотки образуются жаберные щели. План строения хордовых животных также одинаков. На ранних стадиях развития зародыши позвоночных чрезвычайно сходны (рис. 38). Эти факты подтверждают справедливость сформулированного К. Бэром закона зародышевого сходства: «*Эмбрионы обнаруживают уже начиная с самых ранних стадий известное общее сходство в пределах типа*». Сходство зародышей служит свидетельством общности их происхождения. В дальнейшем в строении зародышей проявляются признаки класса, рода, вида и, наконец, призна-

I СТАДИЯ



II СТАДИЯ



III СТАДИЯ



Рыба

Саламандра

Черепаша

Крыса

Человек

Рис. 38. Зародышевое сходство у позвоночных животных. Эмбрионы всех позвоночных на ранних стадиях развития более сходны друг с другом, чем на поздних стадиях

ки, характерные для данной особи. Расхождение признаков зародышей в процессе развития называется эмбриональной дивергенцией и объясняется историей данного вида, отражая эволюцию той или иной систематической группы животных.

Большое сходство зародышей на ранних стадиях развития и появление различий на более поздних стади-

ях имеют свое объяснение. Изучение эмбриональной изменчивости показывает, что изменчивы все стадии развития. Мутационный процесс затрагивает и гены, обуславливающие особенности строения и обмена веществ у самых молодых эмбрионов. Но структуры, возникающие у ранних эмбрионов (древние признаки, свойственные далеким предкам), играют весьма важную роль в процессах дальнейшего развития. Как указывалось, зачаток хорды индуцирует формирование нервной трубки, и его утрата приводит к прекращению развития. Примеры взаимодействия частей зародыша в развитии и функциональной важности структур, образующихся на ранних стадиях, многочисленны. Поэтому изменения на ранних стадиях обычно приводят к недоразвитию и гибели. Напротив, изменения на поздних стадиях могут быть благоприятными для организма и потому подхватываются естественным отбором.

*Появление в эмбриональном периоде развития современных животных признаков, свойственных далеким предкам, отражает эволюционные преобразования в строении органов.*

В своем развитии организм проходит одноклеточную стадию (стадия зиготы), что может рассматриваться как повторение филогенетической стадии первобытной амёбы. У всех позвоночных, включая высших их представителей, закладывается хорда, которая далее замещается позвоночником, а у их предков, если судить по ланцетнику, хорда оставалась всю жизнь. В ходе эмбрионального развития птиц и млекопитающих, включая человека, появляются жаберные щели в глотке и соответствующие им перегородки. Факт закладки частей жаберного аппарата у зародышей наземных позвоночных объясняется их происхождением от рыбообразных предков, дышавших жабрами. Строение сердца человеческого зародыша в этот период напоминает строение этого органа у рыб: оно с одним предсердием и одним желудочком. У беззубых китов в эмбриональном периоде появляются зубы. Зубы эти не прорезываются, они разрушаются и рассасываются. Приведенные здесь и многие другие примеры указывают на глубокую связь между индивидуальным развитием организмов и их историческим развитием. Эта связь нашла свое выражение в биогенетическом законе, сформулированном Ф. Мюллером и Э. Геккелем в XIX в.: *онтогенез (индивидуальное развитие) каждой особи есть краткое и бы-*

*строе повторение филогенеза (исторического развития) вида, к которому эта особь относится.*

## **Современные представления о биогенетическом законе**

Биогенетический закон сыграл выдающуюся роль в развитии эволюционных идей. Многие ученые в своих трудах подвергли его дальнейшей разработке. Особенно велик вклад в углубление представлений об эволюционной роли эмбриональных преобразований нашего отечественного ученого А. Н. Северцова. Он установил, что в индивидуальном развитии повторяются признаки не взрослых предков, а их зародышей. Например, у зародышей птиц и млекопитающих закладываются жаберные щели. Их строение сходно со строением жаберных щелей зародышей рыб, а не жабр взрослых рыб.

Филогенез рассматривается теперь не как смена последовательного ряда взрослых форм, а как исторический ряд отобранных естественным отбором онтогенезов. Борьба за существование на разных стадиях развития может иметь различный характер. Однако отбор действует не изолированно, а только на ту или иную стадию, скажем, на половозрелую особь, которая побеждает в борьбе за существование и оставляет потомство или не выдерживает конкуренции и устраняется от размножения. Подвергаются отбору всегда целые онтогенезы и только такие, которые, несмотря на воздействие неблагоприятных факторов среды, выживают на всех стадиях развития, оставляя жизнеспособное потомство. В ряде случаев изменения, отличающие строение взрослых организмов от строения предков, появляются в эмбриональном периоде. Иногда эти изменения накладываются на уже законченный в общем процессе формирования органа и приводят к удлинению развития данного органа. Так растет перо птицы — путем преобразования почти сформированного зачатка роговой чешуи рептилий.

В некоторых случаях изменения возникают на средних стадиях развития органов. Наконец, изменения могут затронуть сам зачаток органа, и развитие пойдет по пути, отличному от пути развития данного зачатка у предков. Так, в процессе формирования волос у млекопитающих полностью выпадает стадия образования чешуи, как это было у их предков — рыб и рептилий. Выпадают присущие предкам стадии при закладке поз-

вонков у змей, зубов у млекопитающих и т. д. В случае отклонений от стадий развития предков или изменения самих зачатков биогенетический закон не соблюдается, т. е. повторения признаков предков не происходит.

Если новые признаки наследственные, т. е. являются результатом мутаций соответствующих генов и имеют приспособительное значение для взрослых организмов, то они сохраняются отбором.

*Таким образом, основу филогенеза составляют изменения, происходящие в онтогенезе отдельных особей.*

## ГЕНЕТИКА

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

*Обычно наследственность определяется как свойство родителей передавать свои признаки и особенности развития следующему поколению.* Каждый вид животных или растений сохраняет в ряду поколений характерные для него черты.

Обеспечение преемственности свойств — лишь одна из сторон наследственности; вторая сторона — обеспечение точной передачи специфического для каждого организма типа развития, становления в ходе онтогенеза определенных признаков и свойств, определенного типа обмена веществ. Клетки, через которые осуществляется преемственность поколений, — половые при половом размножении и соматические при бесполом — несут в себе только зачатки, возможности развития признаков и свойств. Эти зачатки получили название генов. *Ген — это участок молекулы ДНК (или участок хромосомы), определяющий возможность развития отдельного элементарного признака.*

Из этого определения следует, что при наличии в организме (генотипе) какого-либо гена признак, обусловленный этим геном, может и не проявиться. Возможность развития признаков в значительной степени зависит от условий внешней среды. Следовательно, генетика изучает и условия проявления действия генов. У всех организмов данного вида каждый ген располагается в одном и том же месте (или локусе) строго определенной хромосомы. В гаплоидном наборе хромосом имеется только один ген, определяющий развитие данного признака. В диплоидном наборе хромосом (в соматических клетках) две гомологичные хромосомы и соответственно

два гена определяют развитие одного какого-то признака. *Гены, расположенные в одних и тех же локусах гомологичных хромосом и определяющие развитие одного какого-то признака, называются аллельными.*

Для генов приняты буквенные обозначения. Если два аллельных гена полностью тождественны по структуре, т. е. имеют одинаковую последовательность нуклеотидов, их можно обозначить *АА*. Но в результате мутации может произойти замена одного или нескольких нуклеотидов. Признак, обусловленный этим геном, тоже несколько изменится. Мутантный ген, определяющий развитие измененного признака, обозначается как *а*.

Мутация, вызывающая изменение структуры гена, т. е. появление варианта исходного гена, приводит и к появлению варианта признака. Ген может мутировать неоднократно, в результате чего возникает серия аллельных генов. *Появление нескольких вариантов одного признака вследствие неоднократного мутирования одного гена называется множественным аллелизмом (или множественным аллеломорфизмом).*

*Совокупность всех генов одного организма называется генотипом.* Однако генотип — не механическая сумма генов. Возможность проявления гена и форма его проявления зависят от условий среды. В понятие среды входят не только условия, в которых живет данный организм, не только условия, окружающие клетку, но и другие гены. Гены взаимодействуют друг с другом и, оказавшись в одном генотипе, могут сильно влиять на проявление действия соседних генов. Для каждого отдельно взятого гена существует, таким образом, генотипическая среда. Поэтому известный советский генетик М. Е. Лобашев определил *генотип как систему взаимодействующих генов.*

В пределах одного вида организмы несходны между собой. Эта изменчивость хорошо прослеживается у вида *Homo sapiens*, каждый представитель которого обладает собственными индивидуальными особенностями. Подобная индивидуальная изменчивость существует и у организмов любого вида животных и растений. Таким образом, изменчивость — это свойство как бы противоположное наследственности. *Изменчивость заключается в изменении наследственных задатков — генов и в изменении их проявления в процессе развития организмов.* Существуют различные типы изменчивости. Исследование причин, форм изменчивости и ее значения

для эволюции — предмет изучения генетики. При этом исследователи имеют дело не непосредственно с генами, а с результатами их проявления — признаками.

Закономерности наследственности и изменчивости изучают, наблюдая в ряду поколений за признаками организмов. *Совокупность всех признаков организма называется фенотипом.* К ним относятся не только внешние, видимые признаки (цвет глаз, волос, форма уха или носа, окраска цветков), но и биохимические (форма молекулы структурного белка или фермента, концентрация глюкозы или мочевины в крови и т. д.), гистологические (форма и размеры клеток, строение тканей и органов), анатомические и т. д. Другими словами, признак — это любое свойство организма, за исключением последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. Следует, конечно, помнить, что подавляющее большинство «простых» признаков — не что иное, как условное обозначение свойств, по которым один организм отличается от другого (карие или голубые глаза, высокий или низкий рост, прямые или курчавые волосы и т. д.). Однако каждый признак, как бы внешне он ни казался простым, определяется многочисленными и сложными биохимическими процессами.

Таким образом, генетика — наука о закономерностях наследственности и изменчивости — двух противоположных и вместе с тем неразрывно связанных между собой процессов, свойственных всему живому на Земле.

## **ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ**

Начало современной генетике положили исследования чешского ученого Г. Менделя, опубликованные им в 1865 г.

Надо сказать, что и до Менделя многие ученые пытались выявить закономерности наследования. Но только Г. Мендель добился успеха, разработав метод изучения наследования признаков путем скрещивания, т. е. гибридологический метод в изучении наследственности. Сущность метода заключается в следующем. Для скрещивания брались растения, предки которых в ряду поколений не давали расщепления по избранным признакам, т. е. чистые линии. Далее скрещивались растения, отличающиеся по одной или двум парам контрастных (альтернативных) признаков, например, цветки у одно-

го растения были пурпурными, у другого — белыми, рост растения высокий или низкий и т. д. В каждом поколении Мендель вел точный количественный учет по каждой паре альтернативных признаков, отвлекаясь от всех других различий между скрещиваемыми формами. Перечисленные и некоторые другие приемы явились новым методом изучения наследственности, открывшим целую эпоху в биологии.

## Законы Менделя

**Закон единообразия первого поколения гибридов, или первый закон Менделя.** Для иллюстрации первого закона Менделя — закона единообразия первого поколения — воспроизведем его опыты по моногибридному скрещиванию растений гороха. Скрещивание двух организмов называется *гибридизацией*, потомство от скрещивания двух особей с разной наследственностью называют *гибридным*, а отдельную особь — *гибридом*. Моногибридным называется скрещивание двух организмов, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных (взаимоисключающих) признаков. Следовательно, при таком скрещивании прослеживаются закономерности наследования только двух признаков, развитие которых обусловлено парой аллельных генов. Все остальные признаки, свойственные данным организмам, во внимание не принимаются.

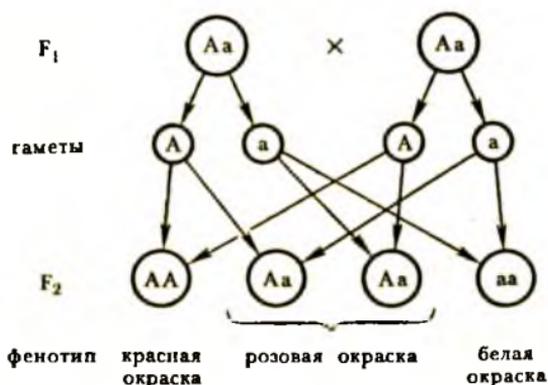
Если скрестить растения гороха с желтыми и зелеными семенами, то у всех полученных в результате этого скрещивания гибридов семена будут желтыми. Такая же картина наблюдается при скрещивании растений, обладающих гладкой и морщинистой формой семян: все потомство первого поколения будет иметь гладкую форму семян. Следовательно, у гибрида первого поколения из каждой пары альтернативных признаков развивается только один. Второй признак как бы исчезает, не проявляется. *Явление преобладания у гибрида признака одного из родителей* Г. Мендель назвал *доминированием*. Признак, проявляющийся у гибрида первого поколения и подавляющий развитие другого признака, был назван *доминантным*, а противоположный, т. е. подавляемый, признак — *рецессивным*. Если в генотипе организма (зиготы) два одинаковых аллельных гена — оба доминантные или оба рецессивные (*AA* или *aa*), такой организм называется *гомозиготным*. Если же из

пары аллельных генов один доминантный, а другой рецессивный ( $Aa$ ), то такой организм носит название *гетерозиготного*.

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

**Неполное доминирование.** Доминантный ген в гетерозиготном состоянии не всегда полностью подавляет рецессивный ген. В ряде случаев гибрид  $F_1$  не воспроизводит полностью ни одного из родительских признаков и признак носит промежуточный характер с большим или меньшим отклонением к доминантному или рецессивному состоянию. Но все особи этого поколения единообразны по данному признаку. Так, при скрещивании ночной красавицы с красной окраской цветков ( $AA$ ) с растением, имеющим белые цветки ( $aa$ ), в  $F_1$  образуется промежуточная розовая окраска цветка ( $Aa$ ). При неполном доминировании в потомстве гибридов ( $F_2$ ) расщепление по генотипу и фенотипу совпадает (1:2:1).

Неполное доминирование — широко распространенное явление. Оно обнаружено при изучении наследования окраски цветка у львиного зева, окраски шерсти у крупного рогатого скота и овец, биохимических признаков у человека и т. д. Промежуточные признаки, возникающие вследствие неполного доминирования, нередко представляют эстетическую или материальную ценность для человека. Возникает вопрос: можно ли вывести путем отбора, например, сорт ночной красавицы с розовой окраской цветков? Очевидно, нет, потому что этот признак развивается только у гетерозигот и при скрещивании их между собой всегда происходит расщепление:



**Множественный аллелизм.** До сих пор разбирались примеры, в которых один и тот же ген был представлен двумя аллелями — доминантным ( $A$ ) и рецессивным ( $a$ ). Эти два состояния гена возникают в процессе мутирования. Однако мутация (замена или утрата части нуклеотидов в молекуле ДНК) может возникать в разных участках одного гена. Таким путем образуются несколько аллелей одного гена и соответственно несколько вариантов одного признака. Ген  $A$  может мутировать в состояние  $a_1, a_2, a_3, \dots, a_n$ , ген  $B$  в другом локусе — в состояние  $b_1, b_2, b_3, b_4, \dots, b_n$  и т. д. Приведем несколько примеров. У мухи дрозофилы известна серия аллелей по гену окраски глаз, состоящая из 12 членов: красная, коралловая, вишневая, абрикосовая и т. д. до белой, определяемой рецессивным геном. У кроликов существует серия множественных аллелей по окраске шерсти: сплошная (шиншилла), гималайская (горностаевая), а также альбинизм. Гималайские кролики на фоне общей белой окраски шерсти имеют черные кончики ушей, лап, хвоста и морды. Альбиносы полностью лишены пигмента (рис. 39). Члены одной

серии аллелей могут находиться в разных доминантно-рецессивных отношениях друг к другу. Так, ген сплошной окраски доминантен по отношению ко всем членам серии. Ген гималайской окраски доминантен по отношению к гену белой окраски, но рецессивен по отношению к гену шиншилловой окраски. Развитие всех этих трех типов окраски обусловлено тремя разными аллелями, локализованными в одном и том же локусе. У человека серией множественных аллелей

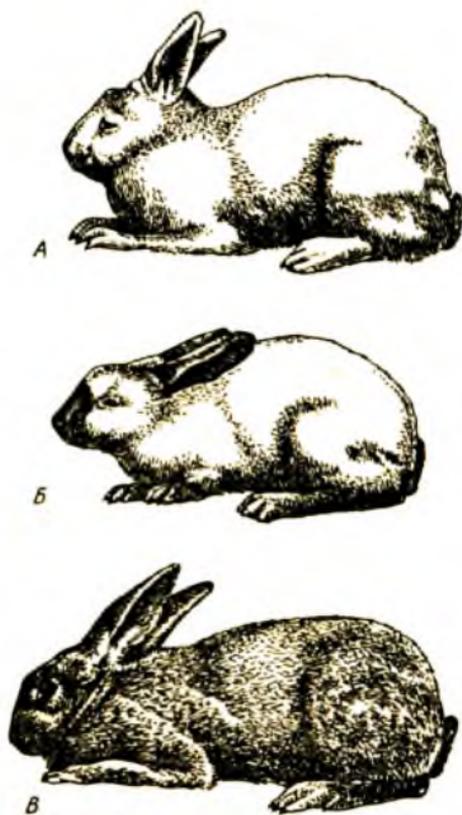


Рис. 39. Множественные аллели у кроликов. А — альбинос; Б — гималайский; В — кролик со сплошной (темной) окраской

представлен ген, определяющий группу крови. При этом гены, обуславливающие группы крови А и В, не являются доминантными по отношению друг к другу и оба доминантны по отношению к гену, определяющему группу крови О. Следует помнить, что в генотипе диплоидных организмов могут находиться только два гена из серии аллелей. Остальные аллели данного гена в разных сочетаниях входят в генотип других особей данного вида. Таким образом, множественный аллелизм характеризует разнообразие генофонда целого вида, т. е. является видовым, а не индивидуальным признаком.

**Закон расщепления, или второй закон Менделя.** Если потомков первого поколения, одинаковых по изучаемому признаку, скрестить между собой, то во втором поколении признаки обоих родителей появляются в определенном числовом соотношении:  $\frac{3}{4}$  особей будут иметь доминантный признак,  $\frac{1}{4}$  — рецессивный.

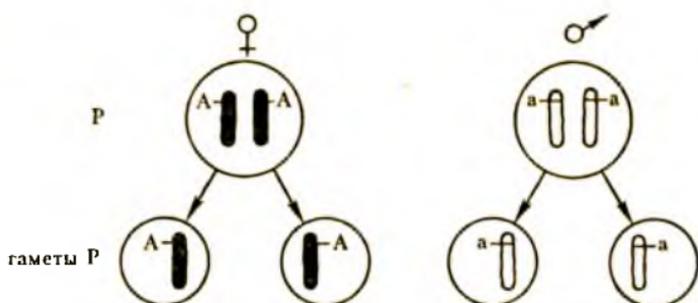
*Явление, при котором скрещивание гетерозиготных особей приводит к образованию потомства, часть которого несет доминантный признак, а часть — рецессивный, называется расщеплением.* Следовательно, рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчез, а был только подавлен и проявится во втором гибридном поколении.

**Гипотеза чистоты гамет.** Мендель предположил, что при образовании гибридов наследственные факторы не смешиваются, а сохраняются в неизменном виде. В гибриде присутствуют оба фактора — доминантный и рецессивный, но в виде признака проявляется доминантный наследственный фактор, рецессивный же подавляется. Связь между поколениями при половом размножении осуществляется через половые клетки — гаметы. Следовательно, необходимо допустить, что каждая гамета несет только один фактор из пары. Тогда при оплодотворении слияние двух гамет, каждая из которых несет рецессивный наследственный фактор, будет приводить к образованию организма с рецессивным признаком, проявляющимся фенотипически. Слияние же гамет, каждая из которых несет доминантный фактор, или же двух гамет, одна из которых содержит доминантный, а другая рецессивный фактор, будет приводить к развитию организма с доминантным признаком. Таким образом, появление во втором поколении рецессивного признака одного из родителей может быть только при двух условиях: 1) если у гибридов наслед-

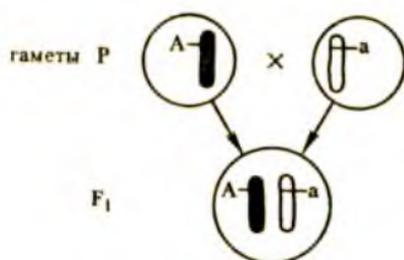
ственные факторы сохраняются в неизменном виде; 2) если половые клетки содержат только один наследственный фактор из аллельной пары.

Расщепление потомства при скрещивании гетерозиготных особей Мендель объяснил тем, что гаметы генетически чисты, т. е. несут только один ген из аллельной пары. Гипотезу (теперь ее называют законом) чистоты гамет можно сформулировать следующим образом: при образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один ген из аллельной пары.

Почему и как это происходит? Известно, что в каждой клетке организма имеется совершенно одинаковый диплоидный набор хромосом. Две гомологичные хромосомы содержат два одинаковых гена. Генетически «чистые» гаметы образуются следующим образом:

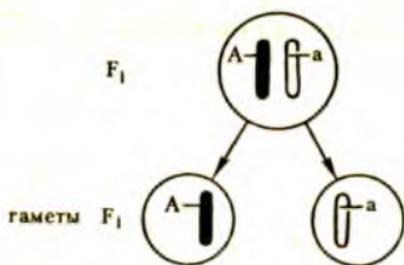


При слиянии мужских и женских гамет получается гибрид с диплоидным набором хромосом:



Как видно из схемы, половину хромосом зигота получает от отцовского организма, половину — от материнского.

В процессе образования гамет у гибрида гомологичные хромосомы во время I мейотического деления также попадают в разные клетки:



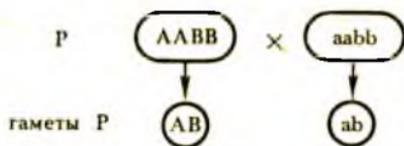
По данной аллельной паре образуются два сорта гамет. При оплодотворении гаметы, несущие одинаковые или разные аллели, случайно встречаются друг с другом. В силу статистической вероятности при достаточно большом количестве гамет в потомстве 25 % генотипов будут гомозиготными доминантными, 50 % — гетерозиготными, 25 % — гомозиготными рецессивными, т. е. устанавливается отношение  $1AA:2Aa:1aa$ .

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

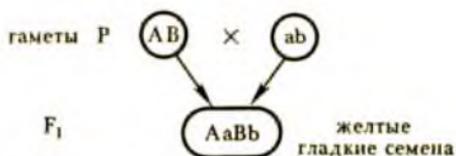
Таким образом, при моногибридном скрещивании цитологическая основа расщепления потомства — расхождение гомологичных хромосом и образование гаплоидных половых клеток в мейозе.

**Закон независимого комбинирования, или третий закон Менделя.** Изучение Менделем наследования одной пары аллелей дало возможность установить ряд важных генетических закономерностей: явление доминирования, неизменность рецессивных аллелей у гибридов, расщепление потомства гибридов в отношении 3:1, а также предположить, что гаметы генетически чисты, т. е. содержат только один ген из аллельной пары. Однако организмы различаются по многим генам. Установить закономерности наследования двух пар альтернативных признаков и более можно путем дигибридного или полигибридного скрещивания.

Для дигибридного скрещивания Мендель взял гомозиготные растения гороха, отличающиеся по двум генам — окраски семян (желтые, зеленые) и формы семян (гладкие, морщинистые). Доминантные признаки — желтая окраска ( $A$ ) и гладкая форма ( $B$ ) семян. Каждое растение образует один сорт гамет по изучаемым аллелям:



При слиянии гамет все потомство будет единообразным:



При образовании гамет у гибрида из каждой пары аллельных генов в гамету попадает только один, при этом вследствие случайности расхождения отцовских и материнских хромосом в I делении мейоза ген *A* может попасть в одну гамету с геном *B* или с геном *b*. Точно так же ген *a* может оказаться в одной гамете с геном *B* или с геном *b*. Поэтому у гибрида образуются четыре типа гамет: *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*. Во время оплодотворения каждая из четырех типов гамет одного организма случайно встречается с любой из гамет другого организма. Все возможные сочетания мужских и женских гамет можно легко установить с помощью решетки Пеннета, в которой по горизонтали выписываются гаметы одного родителя, по вертикали — гаметы другого родителя. В квадратики вносятся генотипы зигот, образующиеся при слиянии гамет (рис. 40).

Легко подсчитать, что по фенотипу потомство делится на 4 группы: 9 желтых гладких, 3 желтых морщинистых, 3 зеленых гладких, 1 желтая морщинистая. Если учитывать результаты расщепления по каждой паре признаков в отдельности, то получится, что отношение числа желтых семян к числу зеленых и отношение гладких семян к морщинистым для каждой пары равно 3:1. Таким образом, при дигибридном скрещивании каждая пара признаков при расщеплении в потомстве ведет себя так же, как при моногибридном скрещивании, т. е. независимо от другой пары признаков.

При оплодотворении гаметы соединяются по правилам случайных сочетаний, но с равной вероятностью для каждой. В образующихся зиготах возникают различные комбинации генов.

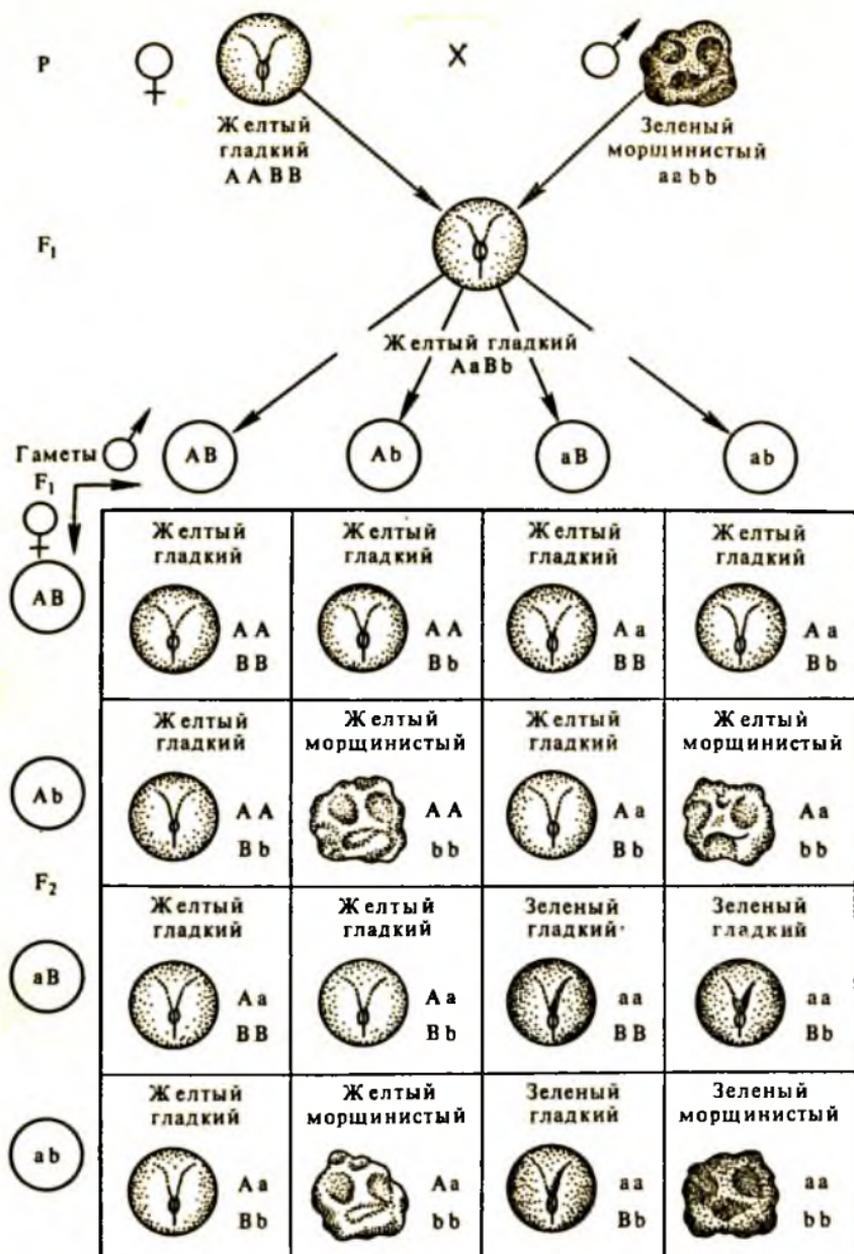
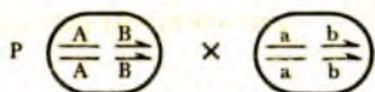


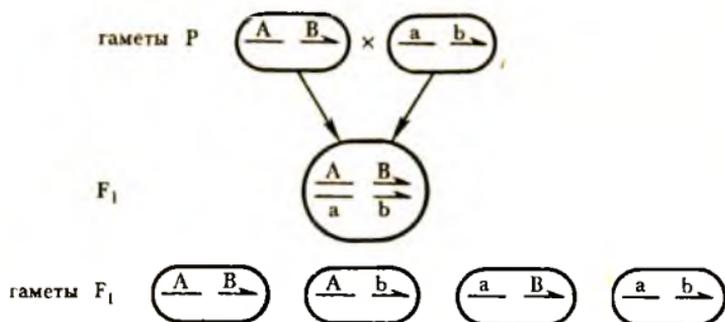
Рис. 40. Наследование двух пар альтернативных признаков у гороха:

$A$  — желтая окраска семян,  $a$  — зеленая окраска семян,  $B$  — круглая форма семян,  $b$  — морщинистая форма семян

Независимое распределение генов в потомстве и возникновение различных комбинаций этих генов при дигибридном скрещивании возможно лишь в том случае, если пары аллельных генов расположены в разных парах гомологичных хромосом:



Теперь можно сформулировать третий закон Менделя: *при скрещивании двух гомозиготных особей, отличающихся друг от друга по*



*двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях.*

Законы Менделя служат основой для анализа расщепления в более сложных случаях: при различиях особей по трем, четырем парам признаков и более.

Если родительские формы различаются по одной паре признаков, то во втором поколении наблюдается расщепление в отношении 3:1, для дигибридного скрещивания это будет  $(3:1)^2$ , для тригибридного —  $(3:1)^3$  и т. д. Можно рассчитать также число типов гамет, образующихся у гибридов:

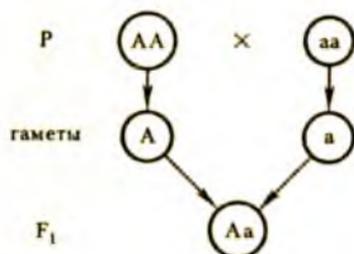
У моногибрида  $\frac{A}{a}$  образуются два типа гамет, или  $2^1$

У дигибрида  $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$  — четыре типа гамет, или  $2^2$

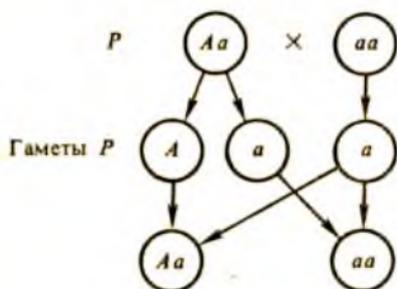
У тригибрида  $\frac{A}{a} \frac{B}{b} \frac{C}{c}$  — восемь типов гамет, или  $2^3$

**Анализирующее скрещивание.** Разработанный Менделем гибридологический метод изучения наследственности позволяет установить, гомозиготен или гетерозиготен организм, имеющий доминантный фенотип по исследуемому гену (или исследуемым генам). Для этого

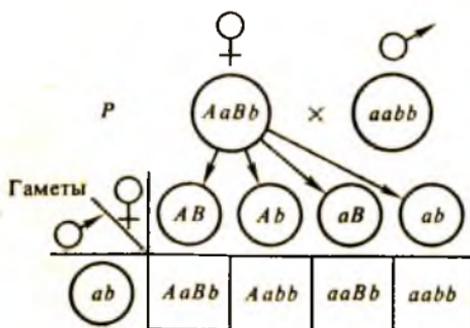
скрещивают особь с неизвестным генотипом и организм, гомозиготный по рецессивной аллели:



В случае гомозиготности доминантной особи потомство от такого скрещивания будет единообразным и расщепление не произойдет. Иная картина получится, если доминантная форма гетерозиготна:



Расщепление потомства по фенотипу произойдет в отношении 1:1. Такое расщепление — прямое доказательство образования у одного из родителей двух типов гамет, т. е. его гетерозиготности. При гетерозиготности организма по двум генам анализирующее скрещивание выглядит так:



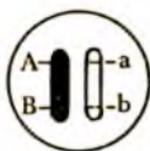
В потомстве образуются четыре группы фенотипов в отношении 1:1:1:1.

## Сцепленное наследование генов

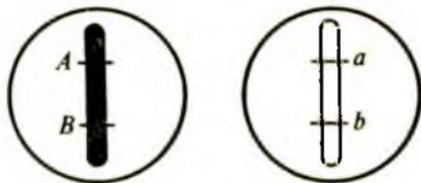
Мендель изучил наследование только семи пар признаков у душистого горошка. Его законы подтвердились на самых разных видах организмов, т. е. было признано, что эти законы носят всеобщий характер. Однако позже было замечено, что у душистого горошка два признака — форма пыльцы и окраска цветков — не дают независимого распределения в потомстве. Потомки оставались похожими на родителей. Постепенно таких исключений из третьего закона Менделя накапливалось все больше. Стало ясно, что принцип независимого распределения в потомстве и свободного комбинирования распространяется не на все гены. Действительно, у любого организма признаков очень много, а число хромосом невелико.

В каждой хромосоме должно локализоваться много генов. Каковы же закономерности наследования генов, локализованных в одной хромосоме? Вопрос этот был изучен выдающимся американским генетиком Т. Морганом.

Предположим, что два гена — *A* и *B* находятся в одной хромосоме и организм, взятый для скрещивания, гетерозиготен по этим генам:

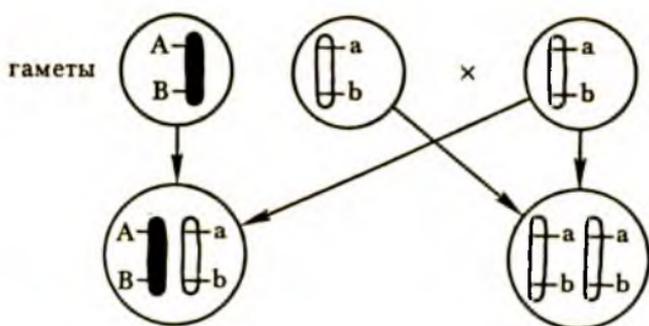


В анафазе I мейотического деления гомологичные хромосомы расходятся к разным полюсам и образуются два типа гамет



вместо четырех, как должно быть при дигибридном скрещивании в соответствии с третьим законом Менделя.

При скрещивании с организмом, рецессивным по обоим генам  $aabb$ , получается расщепление 1:1



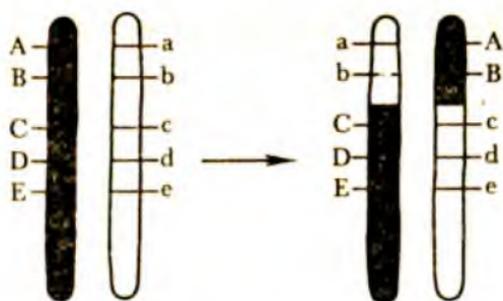
вместо ожидаемого при дигибридном анализирующем скрещивании 1:1:1:1. Такое отклонение от независимого распределения означает, что гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно.

Явление совместного наследования генов, локализованных в одной хромосоме, называется сцепленным наследованием, а локализация генов в одной хромосоме — сцеплением генов. Сцепленное наследование генов, локализованных в одной хромосоме, установил Морган.

Таким образом, третий закон Менделя применим лишь к наследованию аллельных пар, находящихся в негомологичных хромосомах.

Все гены, входящие в состав одной хромосомы, передаются по наследству совместно и составляют группу сцепления. Поскольку в гомологичных хромосомах находятся одинаковые гены, группу сцепления составляют две гомологичные хромосомы. Число групп сцепления у данного вида организмов соответствует числу хромосом в гаплоидном наборе. Так, у человека 46 хромосом в диплоидном наборе — 23 группы сцепления, у дрозофилы 8 хромосом — 4 группы сцепления, у гороха 14 хромосом — 7 групп сцепления. Однако при анализе наследования сцепленных генов было обнаружено, что в определенном проценте случаев сцепление может нарушаться.

Вспомним, что в профазе I мейотического деления гомологичные хромосомы конъюгируют. В этот момент может произойти обмен участками гомологичных хромосом:



Предположим, что в одной из гомологичных хромосом локализируются пять известных нам доминантных генов, а в другой — пять их рецессивных аллелей. Если проследить распределение в потомстве двух генов —  $A$  и  $B$ , то в результате расхождения гомологичных хромосом в анафазе I мейотического деления дигетерозиготный организм в случае сцепления генов  $A$  и  $B$  должен давать два типа гамет:  $AB$  и  $ab$ . Но если в результате кроссинговера в некоторых клетках происходит обмен участками хромосом между генами  $A$  и  $B$ , то появляются гаметы  $Ab$  и  $aB$ , и в потомстве образуются четыре группы фенотипов, как при свободном комбинировании генов. Отличие заключается в том, что числовое отношение фенотипов не соответствует отношению 1:1:1:1, установленному для дигибридного анализирующего скрещивания.

Таким образом, сцепление генов может быть полным и неполным. Причина нарушения сцепления — кроссинговер, т. е. перекрест хромосом в профазе I мейотического деления. Чем дальше друг от друга расположены гены в хромосоме, тем выше вероятность перекреста между ними и тем больше процент гамет с перекомбинированными генами. В генетике принято определять расстояние между генами в процентах гамет, при образовании которых в результате кроссинговера произошла рекомбинация генов в гомологичных хромосомах. *Кроссинговер* — важный источник комбинативной генетической изменчивости.

### Взаимодействие генов

В рассмотренных примерах гены ведут себя как отдельные единицы: наследуются независимо друг от друга и каждый из них определяет развитие одного какого-то признака, независимого от других. Поэтому может сложиться впечатление, что генотип — механическая совокупность генов, а фенотип — мозаика отдельных



Таким образом, образование такого, казалось бы, элементарного признака, как окраска цветков, зависит от взаимодействия по крайней мере двух неаллельных генов, конечные продукты деятельности которых (белок, фермент) взаимно дополняют друг друга.

С другой формой взаимодействия генов ознакомимся на примере развития окраски плодов тыквы. У тыквы ген *A* определяет желтый цвет плодов, его рецессивная аллель (*a*) — зеленый цвет. Однако окрашенными плоды тыквы будут только в том случае, если в генотипе растений отсутствует доминантный ген из другой аллельной пары — ген *B*. Ген *B* подавляет окрашивание плодов тыквы, а его рецессивная аллель *b* не мешает окраске развиваться. Следовательно, при генотипе *AABB* плоды будут белыми, при генотипе *AAbb* — желтыми, при *aabb* — зелеными. Такие формы взаимодействия неаллельных генов, как взаимодополняемость их действия или подавление одним геном неаллельного ему гена, касаются качественных признаков. Однако многие свойства организмов — масса и рост животных, яйценоскость кур, жирность молока и его количество у скота, содержание витаминов в растениях и т. п. — альтернативными не являются. Такие признаки называют количественными. Они определяются неаллельными генами, действующими на один и тот же признак или свойство. Чем больше в генотипе доминантных генов, от которых зависит какой-либо количественный признак, тем ярче этот признак проявляется. У пшеницы красный цвет зерен обусловлен действием трех генов:  $A_1, A_2, A_3$ . При генотипе  $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$  окраска зерен наиболее интенсивная, при генотипе  $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$  пшеница имеет белый цвет. В зависимости от числа доминантных генов в генотипе можно получить переходы между интенсивно красной и белой окраской (рис. 41).

Количество пигмента в коже человека также зависит от числа доминантных неаллельных генов, действующих в одном направлении. Например, у супружеской пары негра и белой женщины рождаются дети с промежуточным цветом кожи (мулаты). У супружеской пары мулатов дети по цвету кожи имеют окраски всех типов — от черной до белой, что определяется комбинацией трех пар аллелей. По типу такого взаимодействия наследуются многие признаки животных и растений: содержание сахара в корнеплодах свеклы, длина колоса, длина початка кукурузы, плодовитость животных и др.

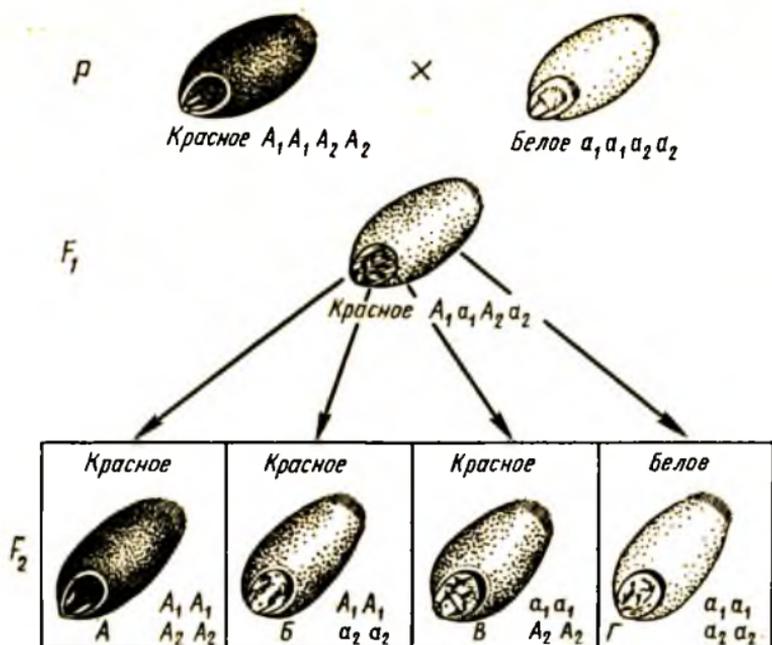


Рис. 41. Наследование окраски зерна у пшеницы при взаимодействии полимерных генов. Объяснения в тексте

Таким образом, многие признаки развиваются при взаимодействии нескольких генов. Однако нередко наблюдается противоположное явление: один ген влияет на многие признаки. У мышей описан мутантный ген, вызывающий нарушения в строении хрящевых клеток. В результате появляются многочисленные отклонения от нормального развития черепа, грудины, позвонков и других частей скелета. Отсутствие покровных костей черепа приводит к кровоизлияниям в мозг. Комплекс этих нарушений обуславливает гибель новорожденных мышей. У человека аномалия пальцев сопровождается нарушениями в строении хрусталика. Здесь в основе множественного эффекта также лежит действие одного гена, вызывающего дефект соединительной ткани. Часто встречается множественное действие гена, при котором наряду с изменением тех или иных внешних признаков меняется жизнеспособность особи. При этом в большинстве случаев жизнеспособность снижается и лишь в редких случаях повышается. Выше отмечалось, что развитие самого простого признака — результат целой цепи химических превращений. Вследствие мутации может быть блокирован любой этап биосинтеза. Чем более ранний этап биосинтеза блокируется, тем больше

промежуточных соединений не может синтезироваться и тем больше фенотипических проявлений такой мутации. Принято считать, что практически каждый ген влияет на проявление других генов или на несколько признаков организма. Широта фенотипической выраженности гена, т. е. его множественного действия, зависит от времени вступления гена в действие в ходе онтогенеза. Итак, выражение «ген определяет развитие признака» в значительной степени условно, так как проявление гена зависит от других генов — от генотипической среды.

### **Генетическое определение пола.**

#### **Наследование признаков, сцепленных с полом**

Проблема происхождения половых различий, механизмов определения пола и поддержания определенного соотношения полов в популяции очень важна и для теоретической биологии, и для практики. Достаточно сказать, что возможность искусственного регулирования пола животных имеет большое значение для сельского хозяйства.

*Благодаря скрещиванию и комбинации генов возникают генотипы, позволяющие видам организмов успешно приспосабливаться к меняющимся условиям внешней среды.* Половой процесс обеспечивает широкое распространение внутри вида любого гена, особенно имеющего приспособительное значение.

Известно несколько способов определения пола у животных. Важнейший из них — определение пола в момент оплодотворения. В этом случае большую роль играет хромосомный аппарат зиготы.

Известно, что в диплоидном наборе содержатся парные гомологичные хромосомы, одинаковые по форме, размерам и содержащие одинаковые гены. На рис. 23 изображен хромосомный набор человека — женщины и мужчины. В женском кариотипе все хромосомы парные. В мужском кариотипе есть одна крупная равноплечая непарная хромосома, не имеющая гомолога, и маленькая палочковидная хромосома, встречающаяся только в кариотипе мужчин. Таким образом, кариотип человека содержит 22 пары хромосом, одинаковых у мужского и женского организма, и одну пару хромосом, по которой оба пола различаются. *Хромосомы, одинаковые у обоих полов, называются аутосомами. Хро-*

*мосомы, по которым мужской и женский пол отличаются друг от друга, называются половыми или гетерохромосомами.* Половые хромосомы у женщин одинаковы, их называют X-хромосомами. У мужчин имеется одна X-хромосома и одна Y-хромосома. При созревании половых клеток в результате мейоза гаметы получают гаплоидный набор хромосом. При этом все яйцеклетки содержат по одной X-хромосоме. *Пол, который образует гаметы, одинаковые по половой хромосоме, называется гомогаметным и обозначается как XX.*

При сперматогенезе формируются гаметы двух сортов: половина несет X-хромосому, половина — Y-хромосому. *Пол, который образует гаметы, неодинаковые по половой хромосоме, называется гетерогаметным и обозначается как XY.*

У человека, дрозофилы и ряда других организмов гомогаметный пол — женский, у бабочек, пресмыкающихся, птиц — мужской. Например, кариотип петуха обозначается как XX, кариотип курицы — XY. У человека решающую роль в определении пола играет Y-хромосома. Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим X-хромосому, развивается женский организм. Следовательно, женщины имеют одну X-хромосому от отца и одну X-хромосому от матери. Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим Y-хромосому, развивается мужской организм. Мужчина (XY) получает X-хромосому только от матери. Этим обусловлена особенность наследования генов, расположенных в половых хромосомах. *Наследование признаков, гены которых находятся в X- или Y-хромосоме, называют наследованием, сцепленным с полом, а локализацию генов в половой хромосоме — сцеплением генов с полом.* Распределение этих генов в потомстве должно соответствовать распределению половых хромосом в мейозе и их сочетанию при оплодотворении.

Рассмотрим наследование генов, расположенных в X-хромосоме. Следует иметь в виду, что в половых хромосомах могут находиться гены, не имеющие отношения к развитию половых признаков. Так, в X-хромосоме дрозофилы находится ген, определяющий окраску глаз. X-хромосома человека содержит ген, обуславливающий свертываемость крови (*H*). Его рецессивная аллель (*h*) вызывает тяжелое заболевание, характеризующееся пониженной свертываемостью крови, — гемо-

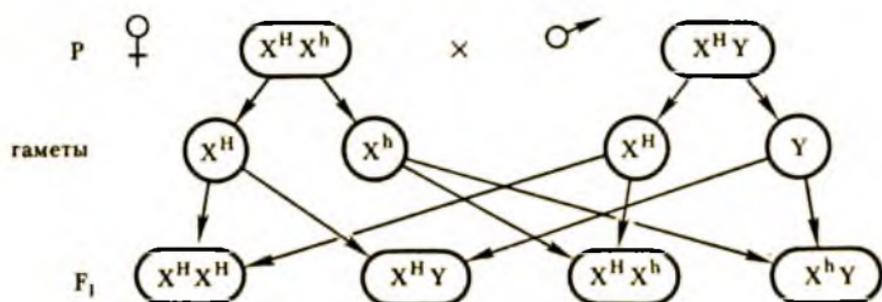
филию. В этой же хромосоме есть гены, определяющие нечувствительность к красному и зеленому цвету (дальтонизм), форму и объем зубов, синтез ряда ферментов и т. д.

В отличие от генов, локализованных в аутосомах, при сцеплении с полом может проявиться и рецессивный ген, имеющийся в генотипе в единственном числе. Это происходит в тех случаях, когда рецессивный ген, сцепленный с X-хромосомой, попадает в гетерогаметный организм. При кариотипе XY рецессивный ген в X-хромосоме проявляется фенотипически, поскольку Y-хромосома негомологична X-хромосоме и не содержит доминантной аллели.

Приведем пример наследования гена, сцепленного с полом (на схеме не изображены аутосомы, поскольку по ним нет различий между мужским и женским организмом):

H – нормальная свертываемость крови

h – гемофилия



Половина мальчиков (XY) от такого брака будет страдать гемофилией.

При локализации гена в Y-хромосоме признаки передаются только от отца к сыну. Например, в Y-хромосоме человека находится ген, вызывающий оволосение ушей.

## Методы генетических исследований

**Гибридологический метод (метод скрещивания).** Разработан Г. Менделем и является основным в генетических исследованиях. С помощью скрещивания можно установить: 1) доминантен или рецессивен исследуемый признак (и соответствующий ему ген); 2) генотип организма; 3) взаимодействие генов и характер этого вза-

имодействия; 4) явление сцепления генов; 5) расстояние между генами; 6) сцепление генов с полом.

**Цитогенетический метод.** Этот метод заключается в изучении количества, формы и размеров хромосом у животных и растений. Он очень ценен для выявления причин ряда заболеваний у человека. Иногда причиной болезни служат *хромосомные мутации* — утрата части хромосомы, нарушение ее строения. Если во время мейоза гомологичные хромосомы не расходятся, то при оплодотворении в зиготе оказываются три гомологичные хромосомы вместо двух — так называемая *трисомия*. Нарушение генного баланса ведет к серьезным последствиям. Например, присутствие в хромосомном наборе человека трех хромосом 21-й пары (трисомия по 21-й паре хромосом) вызывает сильные изменения всего облика — монголоидное лицо, неправильную форму ушей, малый рост, короткие руки, умственное недоразвитие (болезнь Дауна). Нерасхождение половых хромосом (кариотипы XXУ, XXУУ, ХХХ и др.) также сопровождается аномалиями строения тела и, как правило, нарушением умственной деятельности. С помощью цитогенетического метода установлены причины и многих других заболеваний человека.

**Генеалогический метод (метод родословных).** Заключается в изучении наследования какого-либо признака у человека в ряде поколений у возможно большего числа родственников. Для этого составляется родословная, в которой отмечаются члены семьи, имеющие изучаемый признак. Метод родословных позволяет установить доминантность или рецессивность признака, сцепленность его с другими признаками или с полом. В настоящее время изучено наследование многих нормальных и патологических признаков у человека (табл. 3).

Таблица 3. Рецессивные и доминантные признаки у человека

Признаки		
доминантные	рецессивные	сцепленные с полом
Курчавые волосы	Прямые волосы	—
Раннее облысение	Норма	—
Карие глаза	Голубые или серые	—
Веснушки	Отсутствие веснушек	—
Полидактилия (лишние пальцы)	Нормальное число пальцев	—
Отсутствие зубов	Норма	—

Признаки		
доминантные	рецессивные	сцепленные с полом
Нормальная свертываемость крови	Гемофилия	X-хромосома
Отсутствие ногтей	Норма	—
Близорукость	Норма	—
Ресницы длинные	Ресницы короткие	—
Куриная слепота	Нормальное зрение	—
Нормальное цветовое зрение	Цветовая слепота	X-хромосома

**Близнецовый метод.** Иногда оплодотворенная яйцеклетка человека дает начало двум (в очень редких случаях — трем, четырем) эмбрионам. Это происходит вследствие деления бластомеров на ранних этапах развития. Поскольку дробление зиготы осуществляется путем митоза, из разделившихся бластомеров развиваются однояйцевые близнецы, имеющие одинаковый генотип. Все различия между близнецами обусловлены исключительно влиянием внешней среды. Поэтому изучение проявления признаков у однояйцевых близнецов, особенно если они росли в неодинаковых условиях, позволяет с большой достоверностью оценить роль внешней среды в реализации действия генов.

Роль среды в проявлении многих наследственных заболеваний очень велика. Об этом свидетельствуют данные о частоте наследственно обусловленных заболеваний у однояйцевых близнецов в том случае, если один из пары близнецов заболел:

Болезни	Вероятность заболевания второго близнеца в случае заболевания одного из них (%)
Туберкулез	66,7
Шизофрения	69,0
Сахарный диабет	65,0

### ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

*Изменчивость* — это процесс, отражающий взаимосвязь организма с внешней средой. Различают наследственную (генотипическую) и ненаследственную (модификационную) изменчивость.

## Наследственная изменчивость

К наследственной изменчивости относят изменения признаков организма, которые определяются генотипом и сохраняются в ряду поколений. Иногда это крупные изменения, например коротконогость, отсутствие рогов у домашнего скота, отсутствие пигмента (альбинизм) или оперения (рис. 42). В результате таких изменений возникли также карликовый рост душистого горошка, красная береза, растения, дающие махровые цветки, но чаще это мелкие, едва заметные отклонения от нормы. *Наследственные изменения называют мутациями.*

Дарвин называл наследственную изменчивость *неопределенной, индивидуальной изменчивостью*, подчеркивая тем самым ее случайный, ненаправленный характер и относительную редкость. Мутации возникают вследствие изменения структуры гена (т. е. последовательности нуклеотидов в ДНК) или хромосом и служат единственным источником генетического разнообразия внутри вида. Благодаря мутационному процессу появляются различные варианты генов, составляя резерв наследственной изменчивости. Однако бесконечное разнообразие генотипов живых организмов, уникальность каждого генотипа обусловлены комбинативной изменчивостью — рекомбинацией хромосом в процессе полового размножения и участков хромосом в процессе кроссинговера. При этом типе изменчивости сами гены не изменяются, изменяются их сочетания и характер взаимодействия в генотипе.

Мутации бывают *доминантные* и *рецессивные*. Большинство мутаций рецессивны и не проявляются у гете-

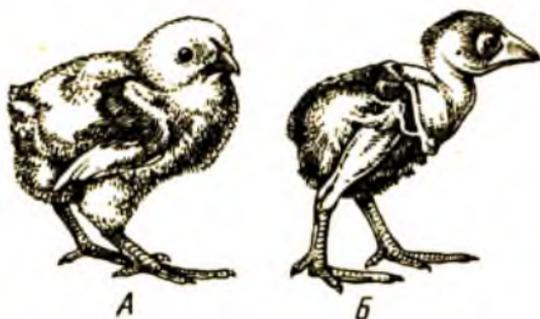


Рис. 42. Мутация, приводящая к недоразвитию придатков кожи—перьев. А — нормальный цыпленок; Б — мутантный

розигот. Это очень важно для существования вида. Мутации в данных условиях оказываются, как правило, вредными, так как вносят нарушения в тонко сбалансированную систему биохимических реакций. При изменении условий внешней среды некоторые мутации могут оказываться полезными и носители таких мутаций получают преимущество в процессе естественного отбора.

В гомозиготном состоянии мутации нередко понижают жизнеспособность или плодовитость особи. Мутации, резко снижающие жизнеспособность, частично или полностью останавливающие развитие, называются *полуметальными* или *летальными*. У человека к таким мутациям относятся ген гемофилии и ген серповидноклеточной анемии, определяющий синтез аномального гемоглобина.

Если мутация возникает в половых клетках, то она обнаруживается только в следующем поколении. Такие мутации называют *генеративными*. Мутации могут происходить и в соматических клетках, проявляясь лишь у данного организма. Но при бесполом размножении они могут передаваться потомству.

Мутации, образующиеся в результате замены одного или нескольких нуклеотидов в пределах одного гена и приводящие к изменению строения белков, называются *генными*. Один ген может мутировать неоднократно. Так возникает серия аллельных генов (см. рис. 39).

Изменения структуры хромосом служат причиной хромосомных мутаций. Они возникают вследствие утраты части хромосомы. Если оторвавшийся участок может присоединиться к негомологичной хромосоме, то образуется новая комбинация генов. Довольно широко распространено удвоение участка хромосомы.

К мутациям относится также изменение числа хромосом. Вследствие нерасхождения какой-либо пары гомологичных хромосом в мейозе одна из образовавшихся гамет содержит на одну хромосому меньше, а другая на одну хромосому больше, чем в нормальном гаплоидном наборе. При слиянии с другой гаметой возникает зигота с меньшим или большим числом хромосом по сравнению с диплоидным набором, характерным для вида.

У простейших и у растений часто наблюдается кратное увеличение числа хромосом. Такое изменение хромосомного набора носит название *полиплоидии*. С увеличением числа хромосомных наборов в кариотипе возрастает надежность генетической системы, уменьшается

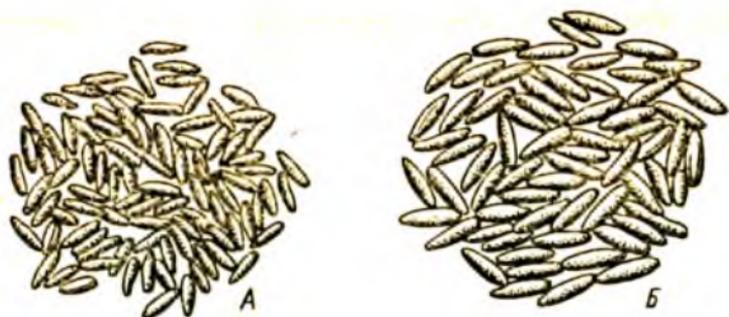


Рис. 43. Семена ржи. А — диплоидный сорт ( $2n=14$ );  
Б — тетраплоидный сорт ( $4n=28$ )

вероятность снижения жизнеспособности в случае мутаций. Полиплоидия нередко влечет за собой повышение жизнеспособности, плодовитости и других жизненных свойств. В растениеводстве это свойство используют, искусственно получая полиплоидные сорта культурных растений, отличающиеся высокой продуктивностью (рис. 43). У высших животных полиплоидия не встречается.

Мутации обладают следующими свойствами: 1) они возникают внезапно, скачкообразно; 2) они наследуются, т. е. стойко передаются из поколения в поколение; 3) мутации ненаправлены: мутировать может любой locus, вызывая изменения как незначительных, так и жизненно важных признаков; 4) одни и те же мутации могут возникать повторно; 5) по своему проявлению они могут быть как полезными, так и вредными, как доминантными, так и рецессивными.

### **Зависимость проявления гена от условий внешней среды. Фенотипическая изменчивость**

Как уже упоминалось, на проявление гена значительное влияние оказывают другие гены, т. е. проявление гена в виде признака зависит от генотипической среды. Возможность развития признака зависит и от влияния регуляторных систем организма, в первую очередь эндокринной. Такие признаки у петухов, как яркое оперение, большой гребень, характер пения и тембр голоса, обусловлены действием мужского полового гормона (рис. 44). Женские половые гормоны, введенные петухам, вызывают функционирование генов, обуславливающих синтез в печени белков, входящих в состав желтка яйцеклетки. В норме эти гены «работают»

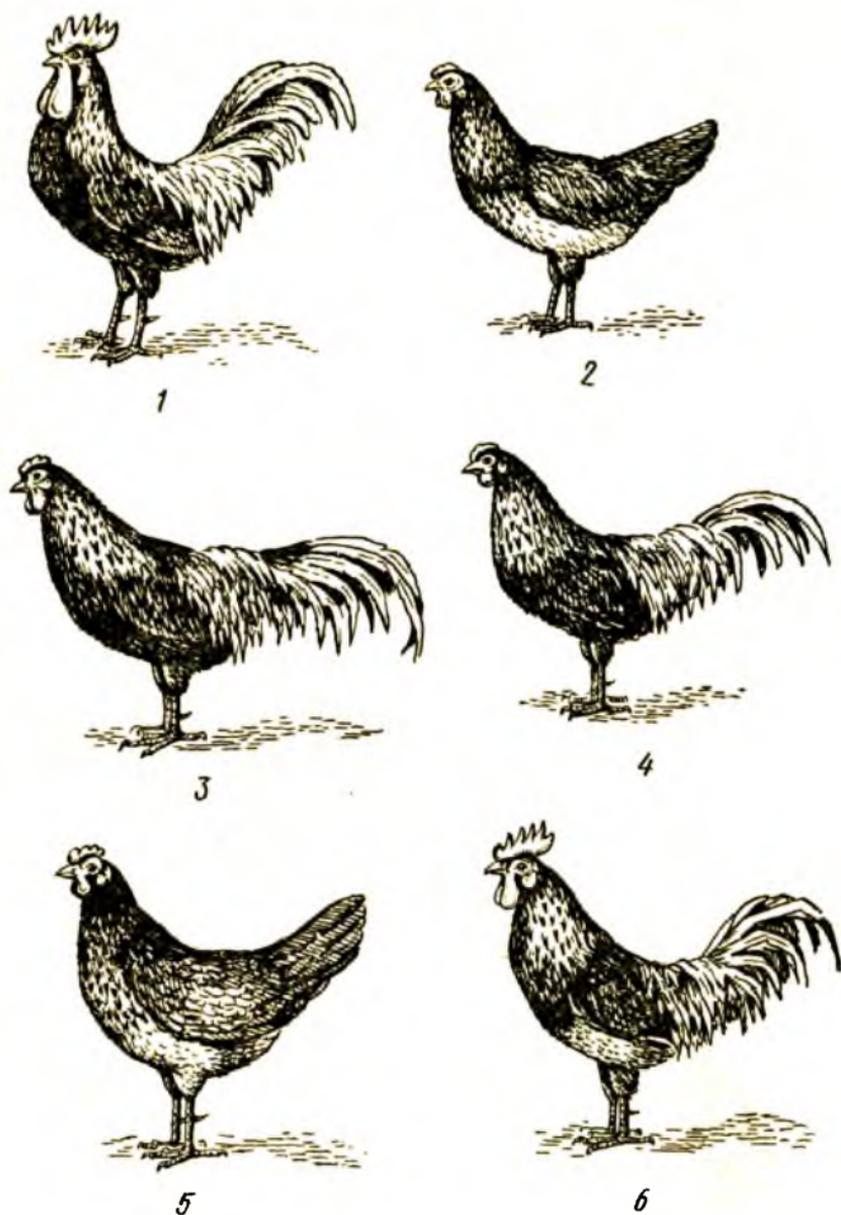


Рис. 44. Изменение вторичных половых признаков у кур после кастрации и пересадки половых желез:

1 — нормальный петух, 2 — нормальная курица, 3 — кастрированный петух, 4 — кастрированная курица, 5 — кастрированный петух с пересаженным ему яичником, 6 — кастрированная курица с пересаженным ей семенником

только у кур. Следовательно, внутренняя среда организма также сильно влияет на проявление генов в форме признака.

Каждый организм развивается и обитает в определенных внешних условиях, испытывая на себе действие факторов внешней среды — колебания температуры, освещенности, влажности, количества и качества пищи, вступая во взаимоотношения с другими организмами. Все эти факторы могут изменять морфологические и физиологические свойства организмов, т. е. их фенотип.

Приведем несколько примеров. У мухи дрозофилы известна мутация «рудиментарные крылья», которая проявляется фенотипически только при низкой температуре среды.

Если у гималайского кролика выщипать белую шерсть и поместить в холод, то на этом месте вырастет черная шерсть. Если черную шерсть удалить и наложить теплую повязку, вырастет белая шерсть. При содержании гималайского кролика при температуре  $30^{\circ}\text{C}$  вся шерсть у него будет белая. У потомства от двух таких белых кроликов, выращенных в нормальных условиях, распределение пигмента будет обычным.

Таким образом, изменения признаков, вызванные действием факторов внешней среды, не являются наследственными.

Отметим еще одну особенность изменчивости, вызванной факторами внешней среды. Листья у одного и того же растения стрелолиста (рис. 45) или водяного лютика имеют разную форму в зависимости от того, находятся они в водной или в

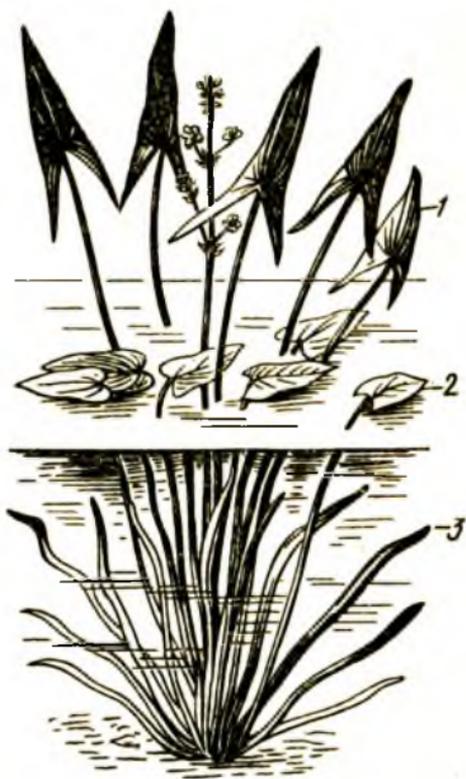


Рис. 45. Стрелолист образует разные по форме листья при развитии растения в воздушной (1) или в водной среде (2, 3)

воздушной среде. Но у всех стрелолистов в воде развиваются длинные тонкие листья, а у всех лютиков — изрезанные, так же как под действием ультрафиолетовых лучей у всех людей, если они не альбиносы, появляется загар — накопление в коже пигмента меланина. Таким образом, на действие определенного фактора внешней среды вид реагирует специфическим образом, и реакция (в форме изменения признака) оказывается сходной у всех особей данного вида. *Это обстоятельство позволило Ч. Дарвину назвать ненаследственную изменчивость групповой или определенной.*

Вместе с тем изменчивость признака под влиянием условий внешней среды не беспредельна. *Степень варьирования признака (или пределы модификационной изменчивости) называется нормой реакции.* Широта нормы реакции обусловлена генотипом и зависит от важности признака в жизни организма (в конечном счете от естественного отбора). Узкая норма реакции свойственна таким признакам, как размеры сердца или головного мозга. В то же время количество жира в организме изменяется в широких пределах. Мало изменчиво строение цветка у растений, опыляемых насекомыми, но очень изменчивы размеры их листьев.

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

## СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

В процессе становления человека как вида ему пришлось не только защищаться от диких зверей, устраивать убежища и т. п., но и обеспечивать себя пищей. Поиск съедобных растений и охота — не очень надежные источники пищи, и голод был постоянным спутником первобытных людей. Естественный отбор на интеллект и развитие общественных отношений в первобытном стаде создали возможность организации искусственной среды обитания для человека, уменьшающей его зависимость от природных условий. Одним из крупнейших достижений человека на заре его развития яви-

лось создание постоянного, регулируемого в соответствии с потребностями источника продуктов питания путем одомашнивания диких животных и возделывания растений.

Возникновение пород животных и сортов растений стало возможно вследствие существования комбинативной наследственной изменчивости у диких видов как результата полового размножения и применения искусственного отбора. Животные и растения, выведенные человеком, имеют общие черты, резко отличающие их от диких видов (рис. 46). У культурных форм сильно развиты отдельные признаки, бесполезные или вредные для самих организмов, но необходимые для человека. Например, способность некоторых пород кур давать 300 яиц в год и более лишена биологического смысла, по-

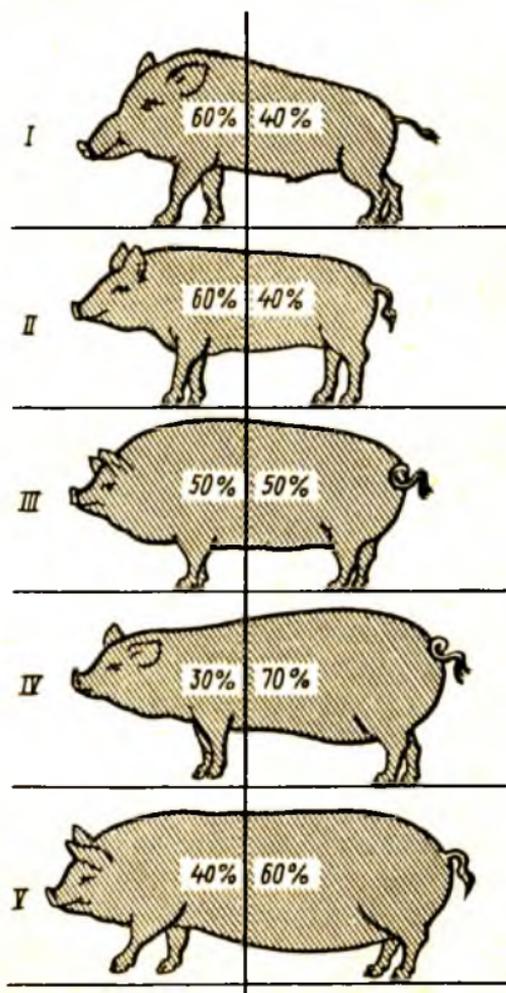


Рис. 46. Изменение пропорций тела свиньи в результате селекции: I — дикий тип, II — одомашненный тип, III — крупный тяжелый тип, IV — мясной тип, V — современный мясной тип

сколькx такое количество яиц курица не может насиживать. Это относится и к декоративным качествам цветов, голубей, некоторых пород собак. Размеры и продуктивность культурных растений выше, чем у родственных диких видов. Вместе с тем они лишены средств защиты от поедания: горьких или ядовитых веществ, шипов, колючек. Для более полного удовлетворения пищевых и технических потребностей создаются все новые сорта растений и породы животных с заранее заданными свойствами.

*Разработка теории и методов создания и совершенствования пород животных и сортов растений лежит в основе особой науки — селекции.* Селекционеры исследуют специфические закономерности эволюции домашних животных и возделываемых растений, происходящей под направляющим влиянием человека. Как указывал выдающийся советский генетик и селекционер акад. Н. И. Вавилов, в основе селекции лежит изучение сортового, видового, родового потенциала, генетического разнообразия и роли среды в проявлении наследственных признаков, закономерностей наследования при гибридизации близких и отдаленных видов, разработка форм искусственного отбора по отношению к конкретным объектам селекции: самоопылителям, перекрестноопылителям и т. д.

#### **ЦЕНТРЫ МНОГООБРАЗИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ. ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ Н. И. ВАВИЛОВА**

Успех селекционной работы в основном зависит от генетического разнообразия исходной группы растений и животных. Между тем генофонд существующих пород животных или сортов растений, естественно, очень ограничен по сравнению с генофондом исходного дикого вида. Поэтому поиски полезных признаков среди диких предков очень важны для выведения новых сортов растений и пород животных. С целью изучения разнообразия и географического распространения культурных растений Н. И. Вавилов организовал многочисленные экспедиции как на территории СССР, так и во многих зарубежных странах. В результате этих экспедиций был собран огромный семенной материал, который был использован для селекционной работы. Н. И. Вавилов выделил семь центров происхождения культурных расте-

ний: 1) южноазиатский (рис, сахарный тростник, цитрусовые); 2) восточноазиатский — китайский (соя, просо, гречиха); 3) юго-западноазиатский (пшеница, рожь, бобовые, виноград, плодовые культуры); 4) средиземноморский (маслины, капуста, другие овощные и кормовые культуры); 5) абиссинский (твердые пшеницы, ячмень, кофейное дерево); 6) центральноамериканский (кукуруза, длинноволокнистый хлопок, какао, фасоль и др.); 7) южноамериканский (картофель, хинное дерево). Впоследствии число центров было увеличено до 12.

Изучение наследственной изменчивости культурных растений и их предков позволило Н. И. Вавилову сформулировать закон гомологических рядов наследственной изменчивости: *«Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости»*. На примере семейства злаковых Н. И. Вавилов показал, что сходные мутации обнаруживаются у целого ряда видов этого семейства. Так, черная окраска семян встречается у ржи, пшеницы, ячменя, кукурузы и ряда других, за исключением овса, проса и пырея. Удлиненная форма зерна — у всех изученных видов. У животных также встречаются сходные мутации: альбинизм и отсутствие шерсти у млекопитающих, альбинизм и отсутствие перьев у птиц, короткопалость у крупного рогатого скота, овец, собак, птиц. Причина появления сходных мутаций — общность происхождения генотипов. В процессе дивергенции различия между видами устанавливаются только в отношении генов, обуславливающих успех в борьбе за существование в данных конкретных условиях.

Многие гены видов, имеющих общее происхождение, остаются гомологичными и при мутировании дают сходные признаки.

Таким образом, обнаружение спонтанных или индуцированных мутаций у одного вида дает основания для поисков сходных мутаций у родственных видов растений или животных. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости с успехом используется в селекционной практике.

## МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ

Основная задача селекции — создание высокопродуктивных пород животных и сортов растений, наилучшим образом удовлетворяющих пищевые и технические потребности человека.

*Породой и сортом называют популяцию организмов, искусственно созданную человеком, которая характеризуется определенным генофондом, наследственно закрепленными морфологическими и физиологическими признаками, определенным уровнем и характером продуктивности.* Каждой породе или сорту свойственна своя норма реакции. Так, куры породы белый леггорн отличаются высокой яйценоскостью. Улучшение условий их содержания и кормления сопровождается повышением яйценоскости, а масса практически не меняется. Фенотип (и в том числе продуктивность) наиболее полно проявляется лишь при определенных условиях, поэтому для каждого района с теми или иными климатическими условиями, агротехническими приемами и т. д. необходимо иметь свои сорта и породы.

*Основные методы селекции — отбор и гибридизация.* В растениеводстве нередко применяют массовый отбор. При этом в посеве отбирают только те растения, которые обладают желательными качествами. При повторном посеве снова преимущества получают растения с избранными признаками. Сорт, выведенный этим способом, не является генетически однородным, и отбор время от времени повторяют. Индивидуальный отбор сводится к выращиванию семей от отдельной особи. *Такой отбор приводит к выделению чистой линии — группы генетически однородных (гомозиготных) особей.*

Однако методом отбора нельзя получить ничего нового, он позволяет выделить только генотипы, уже имеющиеся в популяции. Кроме того, сочетание разных признаков у чистых линий часто оказывается неблагоприятным. Поэтому для обогащения генофонда создаваемого сорта растений или породы животных и получения оптимальных комбинаций признаков применяют гибридизацию с последующим отбором. Например, один сорт пшеницы может иметь прочный стебель и быть устойчивым к полеганию, но в то же время легко поражаться ржавчиной. Другой сорт, обладая тонкой и слабой соломиной, отличается устойчивостью к ржавчине. При скрещивании этих двух сортов в потомстве обнару-

живаются различные комбинации, в том числе у части растений сочетаются признаки устойчивости к полеганию и к ржавчине. Такие гибриды отбирают и используют для посева. В животноводстве получить массовый материал для отбора трудно, поэтому здесь широко используют индивидуальный отбор с тщательным учетом хозяйственно полезных признаков и гибридизацию. У сельскохозяйственных животных проводят или близкородственное скрещивание с целью перевода большинства генов породы в гомозиготное состояние, или неродственное скрещивание между породами. Неродственное скрещивание при последующем строгом отборе поддерживает или улучшает свойства в ряде поколений гибридов.

При скрещивании разных пород животных или сортов растений, а также при межвидовых скрещиваниях в первом поколении гибридов наблюдается повышенная жизнеспособность и особенно мощное развитие (рис. 47). Это явление получило название *гетерозиса* и объясняется переходом многих генов в гетерозиготное состояние и взаимодействием благоприятных доминантных генов. При последующих скрещиваниях гибридов между собой гетерозис затухает, по-видимому, вследствие выщепления гомозигот.

Естественные мутации, сопровождающиеся появлением полезных для человека признаков, очень редки. На их поиски приходится затрачивать много сил и времени. Частота мутаций резко повышается при искусственном



Рис. 47. Проявление гетерозиса в различных поколениях гибридной кукурузы:

1, 2 — исходные родительские формы, 3 — гибриды первого поколения, 4 — 10 — гибриды последующих поколений

мутагенезе — воздействию некоторых химических веществ, ультрафиолетового и рентгеновского излучений. Эти воздействия нарушают строение молекул ДНК. Наряду с вредными мутациями гораздо чаще обнаруживаются и полезные, которые отбираются и используются в селекционной работе. Таким путем удалось вывести штаммы микроорганизмов и грибов, активно синтезирующих необходимые человеку продукты — витамины, антибиотики. В растениеводстве часто получают и полиплоидные растения, которые отличаются более крупными размерами, высокой урожайностью и более активным синтезом органических веществ. Полиплоидные сорта клевера, сахарной свеклы, турнепса, ржи, гречихи, масличных растений широко распространены.

## **ЗАКОНОМЕРНОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ**

Процесс эволюции длится многие сотни миллионов лет, результатом чего явилось поразительное многообразие форм живого. Под эволюцией понимают необратимое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, прогрессивным усложнением строения форм живого. Механизмы эволюции обеспечивают соответствие развивающейся живой системы условиям ее существования — высокую приспособленность жизненных форм к внешней среде. В основе приспособленности лежат процессы самовоспроизведения макромолекул и живых организмов и дискретность всего живого на Земле. Предметом эволюционного учения служат общие закономерности и движущие силы исторического развития живой природы.

До середины XIX в. эволюционные идеи оставались в области догадок и недосказанных гипотез. С появлением учения Ч. Дарвина были вскрыты механизмы эволюционного процесса. Трудami анатомов, эмбриологов и ученых других специальностей теория Дарвина получила дальнейшее развитие и представляет собой фундамент биологии.

## УЧЕНИЕ Ч. ДАРВИНА О ПРОИСХОЖДЕНИИ ВИДОВ

### Додарвиновские представления о происхождении и развитии жизни на Земле

В античную эпоху некоторые мыслители высказывали идею о том, что все живые существа, в том числе и человек, возникли из неодушевленной материи. Эти взгляды были чисто умозрительными догадками. С установлением господства христианской церкви в Европе распространяется точка зрения, основанная на библейских текстах: все живое было создано Богом и остается неизменным. Однако во второй половине XVIII в. вместе с ростом научных знаний появляются сомнения в неизменности живой природы. Первая эволюционная теория была создана Ж.-Б. Ламарком в начале XIX в. Ламарк правильно отметил прогрессивное усложнение живых организмов в процессе исторического развития. Он высказывал представления о связи эволюции живых организмов с изменениями условий окружающей среды. Но Ламарк не смог вскрыть механизмы эволюции. Он считал, что виды изменяются в результате внутреннего стремления организмов к совершенствованию. По его мнению, приспособление к условиям окружающей среды достигается животными в результате упражнений органов и приобретенные таким образом изменения передаются по наследству. Эти положения эволюционной теории Ламарка ошибочны, они не выявили подлинных механизмов изменчивости видов.

Движущие силы эволюции вскрыл Ч. Дарвин, разработав теорию естественного отбора.

### Предпосылки возникновения учения Дарвина

К середине XIX в. накопилось много научных данных, противоречащих утверждениям церкви о сотворении мира творцом и неизменности видов животных и растений.

Клеточная теория, разработанная Т. Шванном (1839), доказывала принципиальное единство живого мира. В переднем отделе пищеварительной трубки зародышей птиц эмбриологами были обнаружены жаберные щели. Жаберные щели у наземных животных никак нельзя было объяснить иначе, чем происхождение их от предков, обитавших в водной среде. Геолог Ч. Лайель

доказал, что земная поверхность постепенно изменяется под действием природных сил. Естествоиспытатели описали большое количество новых видов растений и животных из разных областей земного шара. Оказалось, что многие виды чрезвычайно близки по строению. На вулканических островах недавнего происхождения Дарвин обнаружил близкие виды вьюрков, сходные с материковым видом, но приспособившиеся к разным источникам питания — твердым семенам, насекомым, нектару цветков растений. Нелепо было бы предположить, что для каждого вновь возникающего вулканического острова творец создает свои особые виды животных. Разумней сделать другой вывод: птицы попали на острова с материка и изменились вследствие приспособления к новым условиям обитания. Сравнительно-анатомические исследования показали единство плана строения крупных групп животных — птиц, зверей и др. Реконструкция строения ископаемых животных (Кювье) позволила установить черты сходства некоторых из них с современными. Возникла мысль о родстве вымерших и существующих форм. Эти и многие другие факты привели Дарвина к мысли об изменяемости видов и побудили исследовать механизмы эволюционного процесса.

Моделью процессов, происходящих в природе, послужила для Дарвина практика сельского хозяйства в Англии. Он обратил внимание на то, что селекционеры могут очень быстро вывести новый сорт растений или породу домашних животных, отбирая среди большого числа особей те, у которых желаемый признак наиболее выражен, и оставляя их для размножения. Среди потомства снова проводится отбор и т. д. Такой отбор был назван *искусственным*. Искусственный отбор может быть *бессознательным* (когда для размножения оставляют особи, лучшие по многим признакам) и *методическим* (когда селекционером ставится определенная цель по улучшению какого-либо признака или свойства). Поскольку отклонения желаемого признака от средней нормы встречаются редко и обычно едва заметны, условием успешности методического отбора служит большое количество исходного материала. Это было возможно только в условиях крупнотоварного сельскохозяйственного производства, которое и существовало в то время в Англии.

## Учение Дарвина о естественном отборе

Все организмы оставляют значительное, иногда очень многочисленное потомство. Основываясь на большом числе фактов, Дарвин приходит к выводу о существующем в природе стремлении каждого вида к размножению в геометрической прогрессии. Каждая пара организмов дает гораздо больше потомства, чем их доживает до взрослого состояния. Одна особь сельди выметывает в среднем около 40 тыс. икринок, осетр — 2 млн. икринок, лягушка — до 10 тыс. икринок. Одно растение мака ежегодно дает до 30 тыс. семян. В то же время число взрослых особей каждого вида остается относительно постоянным. Следовательно, огромная часть появившихся на свет организмов гибнет, не оставив потомства. Причины гибели — недостаток корма из-за конкуренции с представителями своего же вида, нападение врагов, действие неблагоприятных абиотических факторов.

Отсюда следует второй вывод, к которому пришел Дарвин: в природе происходит непрерывная борьба за существование. При этом Дарвин имел в виду не только жизнь одной особи, но и оставление ею жизнеспособного потомства. Неудача в борьбе за существование не обязательно сопровождается гибелью организма (хотя это и имеет место), но и устранением от размножения. В этом случае генотип, обусловивший меньшую конкурентоспособность особи по сравнению с другими, исчезает из генофонда вида.

Дарвин выделил три основные формы борьбы за существование: а) внутривидовую — наиболее напряженную, потому что особи одного вида живут в одинаковых условиях и имеют одинаковые потребности при ограниченности пищевых ресурсов; б) межвидовую — борьбу с особями других видов, в том числе с хищниками, паразитами, болезнетворными микроорганизмами; в) борьбу с неживой природой — засухой, наводнениями, сильными морозами и т. п.

Кто же выживает в этой постоянной борьбе за существование? Наблюдения показывают, что для растительных и животных организмов характерны всеобщая изменчивость признаков и свойств и бесконечное разнообразие их комбинаций. Даже в потомстве одной пары родителей нет совершенно одинаковых особей (за исключением однойяйцевых близнецов). В борьбе за су-

ществование выживают и оставляют потомство особи, обладающие таким комплексом признаков и свойств, который позволяет наиболее успешно конкурировать с другими. Таким образом, в природе происходят процессы избирательного уничтожения одних особей и преимущественного размножения других — явление, названное Ч. Дарвином естественным отбором или выживанием наиболее приспособленных. При изменении условий внешней среды полезными для выживания оказываются какие-то иные признаки по сравнению с существующими: меняется направление давления отбора, перестраивается генетическая структура вида, благодаря размножению широко распространяются новые признаки, появляется новый вид.

Следовательно, виды изменяются в процессе приспособления к условиям внешней среды. *Движущей силой изменения видов, т. е. эволюции, является естественный отбор.* Материалом для отбора служит наследственная (индивидуальная, мутационная) изменчивость. Изменчивость, обусловленная прямым влиянием внешней среды на организм (групповая, модификационная), для эволюции не имеет значения, поскольку по наследству не передается.

Ч. Дарвин убедительно показал, что принцип естественного отбора объясняет возникновение всех без исключения основных характеристик органического мира: от признаков, свойственных крупным систематическим группам живых организмов, до мелких приспособлений.

Теория Дарвина завершила длительные поиски естествоиспытателей, которые пытались найти объяснение многим чертам сходства, наблюдаемым у организмов, относящихся к разным видам. Дарвин объяснил это сходство родством и показал, как происходит видообразование, как происходит эволюция.

### ВИД И ЕГО КРИТЕРИИ

В основе эволюционной теории Ч. Дарвина лежит представление о виде. Что же такое вид и насколько реально его существование в природе?

*Видом называется совокупность особей, сходных по строению, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство.* Все особи одного вида имеют одинаковый

кариотип, сходное поведение и занимают определенный ареал обитания.

Одна из важных характеристик вида — его репродуктивная изоляция, т. е. наличие механизмов, препятствующих скрещиванию с особями других видов и вследствие этого предотвращающих поток генов извне. Защищенность генофонда от притока генов из других, в том числе близкородственных видов, достигается разными путями.

Сроки размножения у близких видов могут не совпадать. Если сроки одни и те же, то не совпадают предпочитаемые места размножения. Например, самки одного вида лягушек мечут икру по берегам рек, другого вида — в лужи. Случайное осеменение икры самцом другого вида исключается. У многих видов животных существует строгий ритуал поведения при спаривании. Если у одного из потенциальных партнеров для скрещивания ритуал поведения отклоняется от видового, спаривания не происходит. Если все же спаривание произойдет, сперматозоиды самца другого вида не смогут проникнуть в яйцеклетку и яйца не оплодотворятся. Но иногда при межвидовом скрещивании оплодотворение происходит. В этом случае образовавшиеся гибриды либо отличаются пониженной жизнеспособностью, либо оказываются бесплодными и не дают потомства. Известный пример — мул — гибрид лошади и осла. Будучи вполне жизнеспособным, мул бесплоден из-за нарушений в мейозе: негомологичные хромосомы не конъюгируют. Перечисленные механизмы, предотвращающие обмен генами между видами, имеют неодинаковую эффективность, но в комплексе в природных условиях они создают практически непроницаемую генетическую изоляцию между видами.

Следовательно, вид — реально существующая, генетически неделимая единица органического мира.

### Популяции

Каждый вид занимает более или менее обширный ареал. Иногда он сравнительно невелик: для видов, обитающих в Байкале, он ограничивается этим озером. В других случаях ареал вида охватывает огромные территории. Так, черная ворона почти повсеместно распространена в Западной Европе. Восточная Европа и Западная Сибирь населены другим видом — серой во-

роной. Существование определенных границ распространения вида не означает, что особи свободно перемещаются внутри ареала. Степень подвижности особей выражается расстоянием, на которое может перемещаться животное, — радиусом индивидуальной активности. У растений этот радиус определяется расстоянием, на которое распространяется пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению. Для виноградной улитки радиус активности составляет несколько десятков метров, для северного оленя — более ста километров, для ондатры — несколько сот метров. Вследствие ограниченности радиусов активности лесные полевки, обитающие в одном лесу, имеют немного шансов встретиться в период размножения с лесными полевками, населяющими соседний лес. Травяные лягушки, мечущие икру в одном озере, изолированы от лягушек другого озера, расположенного в нескольких километрах от первого озера. В обоих случаях изоляция неполная, поскольку отдельные полевки и лягушки могут мигрировать из одного местобитания в другое. Особи любого вида распределены внутри видового ареала неравномерно. Участки территории с относительно высокой плотностью населения чередуются с участками, где численность вида низкая или вид совсем отсутствует. Поэтому вид рассматривается как совокупность отдельных групп организмов — популяций.

*Популяция — это совокупность особей данного вида, занимающих определенный участок территории внутри ареала вида, свободно скрещивающихся между собой и частично или полностью изолированных от других популяций.*

Реально вид существует в виде популяций. Популяция является элементарной единицей эволюции.

### **Микроэволюция.**

**Видообразование как результат микроэволюции.**

**Эволюционная роль мутаций**

Постоянно действующий источник наследственной изменчивости — мутационный процесс.

Гены мутируют с определенной частотой. Подсчеты показывают, что в среднем одна гамета из 100 тыс. — 1 млн. гамет несет вновь возникшую мутацию в определенном локусе. Поскольку одновременно мутируют мно-

гие гены, в среднем 10—15 % гамет несут те или иные мутантные аллели. Природные популяции насыщены самыми разнообразными мутациями. Благодаря комбинативной изменчивости мутации могут широко распространяться в популяциях. Однако многие мутации встречаются редко и в течение неопределенно долгого времени число носителей таких мутаций в популяции сохраняется на низком уровне. Это не удивительно, так как генотипы особей природных популяций — результат длительного отбора лучших комбинаций генов. Поэтому большинство мутаций — отклонений от нормы — оказывается вредным. В гомозиготном состоянии такие мутации, как правило, снижают жизнеспособность особей, но, поскольку подавляющее большинство вновь возникающих мутаций рецессивно, в гетерозиготном состоянии вредный эффект снимается. Более того, в гетерозиготном состоянии многие мутации повышают жизнеспособность особей. Диплоидность организмов, размножающихся половым путем, позволяет сохранять мутации, являющиеся материалом для дальнейшей эволюции. Мутации, вредные в одних условиях, могут повышать жизнеспособность особи в других условиях среды. Например, мутантные особи бескрылых насекомых или с плохо развитыми крыльями имеют преимущество на океанических островах и горных перевалах, где дуют сильные ветры. Следует также иметь в виду, что в природе мутации встречаются в комбинациях друг с другом. Некоторые комбинации вследствие взаимодействия генов могут быть положительными для особи, повышая ее жизнеспособность. Генотип — целостная система, и физиологически нейтральных мутаций нет. Любой признак имеет значение в борьбе за существование. Долгое время физиологически нейтральными, не влияющими на жизнеспособность, считались гены, определяющие у человека группы крови. Генетическими исследованиями установлено, что у людей, имеющих группу крови В, повышена устойчивость к возбудителю оспы.

При оценке вреда или пользы мутации необходимо помнить, что естественный отбор всегда действует в пользу популяции и безразличен к судьбе отдельной особи. Особенно ярко эта закономерность проявляется в случае высокой насыщенности популяций летальными мутациями, в гомозиготном состоянии приводящими организм к гибели.

У человека известен мутантный ген, определяющий дефект в строении молекулы гемоглобина, вследствие чего эритроцит приобретает форму серпа, при этом снижается его способность переносить кислород. Гомозиготы по этому гену погибают в раннем возрасте из-за кислородной недостаточности. Казалось бы, такой ген должен исчезнуть из популяции. Однако в странах Средиземноморья и некоторых тропических странах 10—20 % населения оказываются гетерозиготными по этому гену. Дело в том, что в этих районах распространена малярия, являющаяся одной из основных причин смертности. В эритроцитах же гетерозигот малярийный плазмодий не размножается, в результате чего люди оказываются устойчивыми к малярии. В данном случае давление естественного отбора направлено в сторону преимущественного выживания гетерозигот и поддержания высокой частоты летального гена.

Таким образом, *мутационный процесс — источник резерва наследственной изменчивости популяций*. Поддерживая высокую степень генетического разнообразия популяций, он создает основу для действия естественного отбора.

### Генетические процессы в популяциях

В разных популяциях одного вида частота мутантных генов неодинакова. Практически нет двух популяций с совершенно одинаковой частотой встречаемости мутантных признаков. Эти различия могут быть обусловлены тем, что популяции обитают в неодинаковых условиях внешней среды. Направленное изменение частоты генов в популяциях обусловлено действием естественного отбора. Но и близко расположенные, соседние популяции могут отличаться друг от друга столь же значительно, как и далеко расположенные. Это объясняется тем, что в популяциях ряд процессов приводит к ненаправленному, случайному изменению частоты генов или, другими словами, их генетической структуры.

Например, при миграциях животных или растений на новом месте обитания поселяется незначительная часть исходной популяции. Генофонд вновь образованной популяции неизбежно меньше генофонда родительской популяции, и частота генов в ней будет значительно отличаться от частоты генов в исходной популяции.

Гены, до того редко встречающиеся, вследствие полового размножения быстро распространяются среди членов новой популяции. В то же время широко распространенные гены могут отсутствовать, если их не было в генотипе основателей новой популяции.

Другой пример. Природные катастрофы, лесные или степные пожары, наводнения и т. п. вызывают массовую неизбирательную гибель живых организмов, особенно малоподвижных форм (растения, моллюски, рептилии, земноводные и др.). Особи, избежавшие гибели, остаются в живых благодаря чистой случайности. В популяции, пережившей катастрофическое снижение численности, частоты аллелей будут иными, чем в исходной популяции. Вслед за спадом численности начинается массовое размножение, начало которому дает оставшаяся немногочисленная группа. Генетический состав этой группы определит генетическую структуру всей популяции в период ее расцвета. При этом некоторые мутации могут совсем исчезнуть, а концентрация других может случайно резко повыситься. Колебания численности популяций часто связаны со сменой биоценозов. Усиленное размножение объектов охоты хищников на основе увеличения кормовых ресурсов приводит, в свою очередь, к усиленному размножению хищников. Увеличение же численности хищников вызывает массовое уничтожение их жертв. Недостаток кормовых ресурсов приводит к сокращению численности хищников (рис. 48). Эти колебания численности («волны численности») изменяют частоту генов в популяциях, в чем и состоит их эволюционное значение.

К изменениям частоты генов в популяциях приводит также ограничение обмена генами между ними вследствие пространственной (географической) изоляции. Реки служат преградой для сухопутных видов, горы и возвышенности изолируют равнинные популяции. Каждая из изолированных популяций обладает специфическими особенностями. *Важное следствие изоляции — близкородственное скрещивание (инбридинг)*. Благодаря инбридингу рецессивные аллели распространяются в популяции и проявляются в гомозиготном состоянии, что снижает жизнеспособность организма. В человеческих популяциях изоляты с высокой степенью инбридинга встречаются в горных районах, на островах. Сохранила еще значение изоляция отдельных групп населения по кастовым, религиозным и другим причинам.

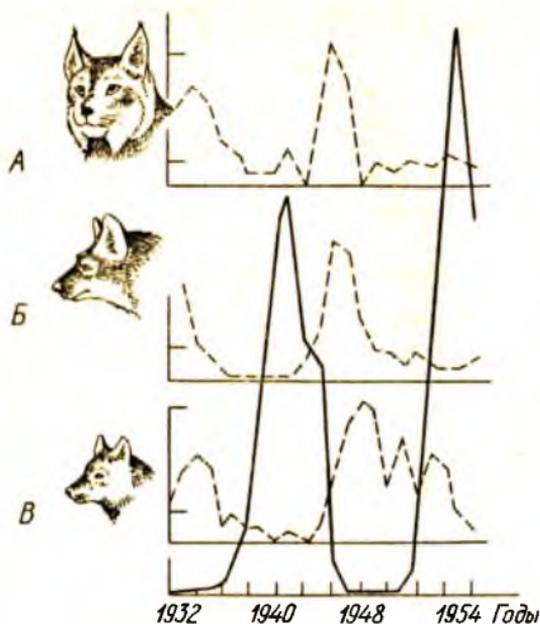


Рис. 48. Колебания численности особей в популяции хищников и жертв. Пунктирная линия: А — рысь; Б — волк; В — лисица; сплошная линия — заяц-беляк

Эволюционное значение различных форм изоляции состоит в том, что она закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями, а также в том, что разделенные части популяции или вида подвергаются неодинаковому давлению отбора.

### ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ЕГО ФОРМЫ

Мутационный процесс, колебания численности популяций, изоляция создают генетическую неоднородность внутри вида. Но их действие ненаправленно. Эволюция же — процесс направленный, связанный с выработкой приспособлений, с прогрессивным усложнением строения и функций животных и растений. Существует лишь один направленный эволюционный фактор — естественный отбор.

Под действие отбора могут попасть либо отдельные особи, либо целые группы. В результате группового отбора часто накапливаются признаки и свойства, невыгодные для отдельной особи, но полезные для популяции и целого вида. В любом случае отбор сохраняет наиболее приспособленные к данной среде организмы и дейст-

вует в пределах популяций. Таким образом, именно популяции — поле действия отбора. Известно несколько форм естественного отбора, имеющих разный эволюционный результат.

**Стабилизирующий отбор.** В постоянных условиях среды естественный отбор направлен против особей, признаки которых отклоняются от средней нормы в ту или другую сторону. Так, у насекомоопыляемых растений размеры и форма цветков очень устойчивы. Шмель не способен проникнуть в слишком узкий венчик цветка, хоботок бабочки не может коснуться слишком коротких тычинок у растений с длинным венчиком. Цветки, не вполне соответствующие строению насекомых-опылителей, не образуют семян, и гены, обусловившие отклонение от нормы, устраняются из генофонда популяции. Стабилизирующая форма естественного отбора предохраняет сложившийся генотип от разрушающего влияния мутационного процесса, чем объясняется, например, существование таких древних форм, как гаттерия, гинкго (рис. 49).

**Движущий отбор** — это отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака или свойства. Такой отбор приводит к появлению новой нормы вместо ста-

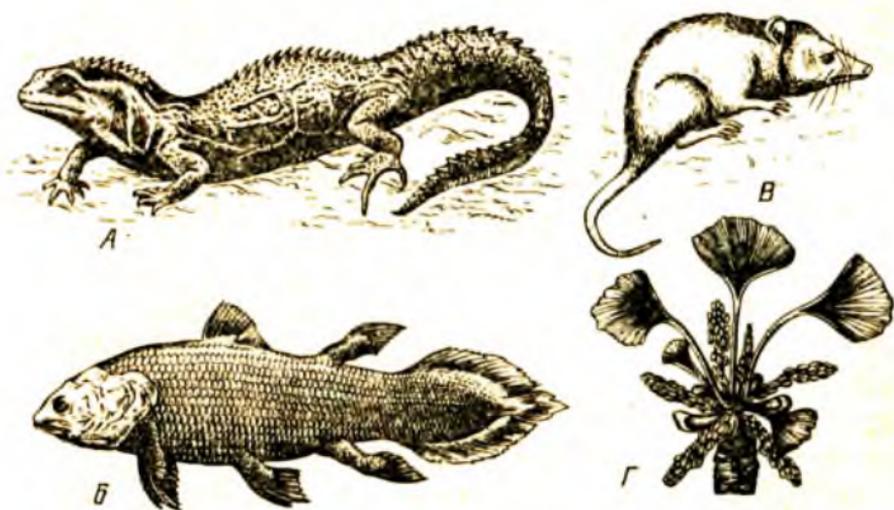


Рис. 49. Благодаря стабилизирующему отбору до наших дней сохранились «живые ископаемые», обитающие в относительно постоянных условиях внешней среды: А — гаттерия, носящая черты пресмыкающихся мезозойской эры; Б — латимерия, потомок кистеперых рыб, широко распространенных в палеозойскую эру; В — североамериканский опоссум — сумчатое животное, известное с мелового периода; Г — голосеменное растение гинкго, сходное с древесными формами, вымершими в юрском периоде мезозойской эры

рой, переставшей соответствовать новым условиям. Движущая форма отбора действует при изменении условий внешней среды. Изменение признака может происходить как в сторону его усиления, так и в сторону ослабления. Как приобретение нового признака, так и утрата какого-либо признака — результаты действия движущей формы отбора. Редукция органов, потерявших свое функциональное значение, происходит именно таким путем. Примерами являются некоторые бескрылые птицы и насекомые, растения-паразиты без корней и листьев, ленточные черви без пищеварительной системы. Движущий отбор приводит к появлению нового вида.

### **Приспособленность организмов к условиям внешней среды как результат действия естественного отбора**

Виды растений и животных удивительно приспособлены к условиям среды, в которых они обитают. Известно огромное количество самых разнообразных особенностей строения, обеспечивающих высокий уровень приспособленности вида к среде. В понятие «приспособленность вида» входят не только внешние признаки, но и соответствие строения внутренних органов выполняемым ими функциям. Сложность и совершенство обмена веществ также зависит от условий среды обитания. Выше было показано действие естественного отбора в природных популяциях. Отбор в популяциях приводит к формированию приспособлений. Рассмотрим некоторые примеры приспособленности организмов к внешней среде. Благодаря покровительственной окраске организм становится трудно различимым и, следовательно, защищенным от хищников. Яйца птиц, откладываемые на песок или на землю, имеют серый и бурый цвет с пятнышками, сходный с цветом окружающей почвы (рис. 50). В тех случаях, когда яйца недоступны для хищников, они обычно лишены окраски. Гусеницы бабочек часто зеленые, под цвет листьев, или темные, под цвет коры или земли. Донные рыбы обычно окрашены под цвет песчаного дна (скаты и камбалы). При этом камбалы обладают еще способностью менять окраску в зависимости от цвета окружающего фона (рис. 51). Способность менять окраску путем перераспределения пигмента в покровах тела известна и у наземных животных (хамелеон). Животные пустынь, как правило, имеют желто-бурую или песочно-желтую

Рис. 50. Покровительственная окраска у яиц и птенцов птиц при выведении потомства на земле

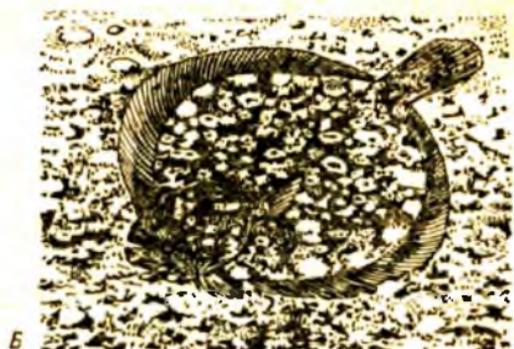
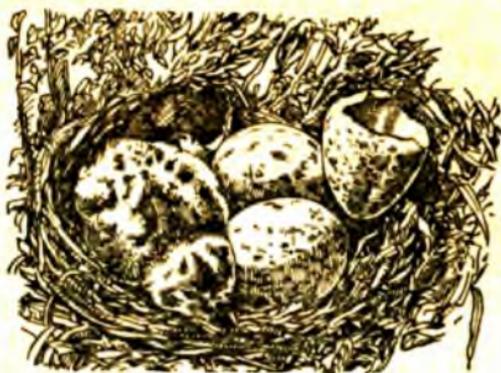


Рис. 51. Изменения окраски камбалы в зависимости от характера грунта: А — на ракушках; Б — на каменистом дне; В — на песке

окраску. Однотонная покровительственная окраска свойственна как насекомым (саранча) и мелким ящерицам, так и крупным копытным (антилопы) и хищникам (лев).

Вариант покровительственной окраски — расчленяющая окраска в виде чередования на теле светлых и темных полос и пятен. Зебры и тигр плохо видны уже на расстоянии 50—40 м из-за совпадения полос на теле с чередованием света и тени в окружающей местности. Расчленяющая окраска нарушает представления о контурах тела.

Приспособительное значение имеет также сходство формы тела с окружающей средой. Известны жуки, напоминающие лишайники, цикады, сходные с шипами тех кустарников, среди которых они живут. Насекомые-палочники похожи на небольшую бурую или зеленую веточку. Защиту животных от врагов в ряде случаев обеспечивает предохраняющая окраска. Яркая окраска обычно характерна для ядовитых животных и предупреждает хищников о несъедобности объекта их нападения.

Эффективность предохраняющей окраски послужила причиной очень интересного явления — подражания (мимикрии). *Мимикрией называется сходство беззащитного и съедобного вида с одним или несколькими неродственными видами, хорошо защищенными и обладающими предохраняющей окраской.* Явление мимикрии распространено у бабочек и других насекомых. Многие насекомые имитируют жалящих насекомых. Известны жуки, мухи, бабочки, копирующие ос, пчел, шмелей. Мимикрия встречается и у позвоночных животных — змей. Во всех случаях сходство чисто внешнее и направлено на формирование определенного зрительного впечатления у потенциальных врагов. Для видов-подражателей важно, чтобы их численность была невелика по сравнению с моделью, которой они подражают, иначе у врагов не будет выработан устойчивый отрицательный рефлекс на предохраняющую окраску. Низкая численность мимикрирующих видов поддерживается высокой концентрацией летальных генов в генофонде.

Защитное действие покровительственной окраски или формы тела повышается при сочетании ее с соответствующим поведением (рис. 52). Отбор уничтожает особей, поведение которых демаскирует их.

Рис. 52. Гусеницы пядениц в движении (1) и защитной позе (2). Обратите внимание на сходство гусеницы в защитной позе с веткой растения



Кроме защитной окраски у животных и растений наблюдаются и другие средства пассивной защиты. У растений нередко развиваются иглы и колючки, защищающие их от поедания травоядными животными. Такую же роль играют ядовитые вещества, обжигающие волоски (крапива). Кристаллы щавелевокислого кальция, образующиеся в клетках некоторых растений, защищают их от поедания гусеницами, улитками и даже грызунами (рис. 53).

Образования в виде твердого хитинового покрова у членистоногих (жуки, крабы), раковин у моллюсков, чешуи у крокодилов, панциря у бро-

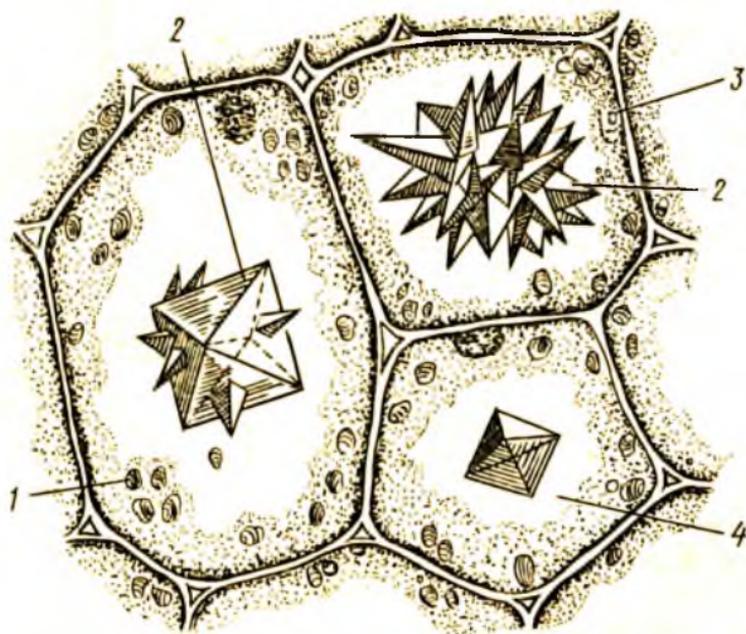


Рис. 53. Кристаллы щавелевокислого кальция в вакуолях клеток:

1 — крахмальные зерна, 2 — конгломераты кристаллов (друзы),  
3 — ядро, 4 — вакуоль

неносцев и черепах хорошо предохраняют их от многих врагов. Этому же служат иглы ежа и дикобраза. Все эти приспособления могли появиться лишь в результате естественного отбора, т. е. преимущественного выживания лучше защищенных особей.

Путем естественного отбора возникают и совершенствуются приспособления, облегчающие поиск пищи или партнера для размножения. Поразительно чувствительны органы химического чувства насекомых. Самцов непарного шелкопряда привлекает запах ароматической железы самки с расстояния 3 км. У некоторых бабочек чувствительность рецепторов вкуса в 1000 раз превосходит чувствительность рецепторов человеческого языка. Ночные хищники, например совы, прекрасно видят в темноте. У некоторых змей хорошо развита способность к термоллокации. Они различают на расстоянии объекты, если разница их температур составляет всего 0,2 °С.

Таким образом, строение живых организмов очень тонко приспособлено к условиям существования. Любой видовой признак или свойство носит приспособительный характер, целесообразен в данной среде, в данных жизненных условиях. Все особенности строения и поведения кошки целесообразны для хищника, подстерегающего добычу в засаде: мягкие подушечки на пальцах и втягивающиеся когти, делающие походку бесшумной, огромный зрачок и высокая чувствительность сетчатки, позволяющие видеть в темноте, тонкий слух и подвижные ушные раковины, дающие возможность точно определять местонахождение жертвы, способность длительное время выжидать появления добычи и совершать молниеносный прыжок, острые зубы, удерживающие и разрывающие жертву. Точно так же организация насекомоядных растений приспособлена к ловле и перевариванию насекомых (росянка, венерина мухоловка).

Приспособления не появляются в готовом виде, а представляют результат отбора случайных наследственных изменений, повышающих жизнеспособность организмов в конкретных условиях среды.

### **Относительность приспособленности организмов**

Ни один из приспособительных признаков не обеспечивает абсолютной безопасности для их обладателей. Благодаря мимикрии большинство птиц не трогает ос и

пчел, однако среди них есть виды, которые едят и ос, и пчел, и их раздражителей. Еж и птица-секретарь без вреда поедают ядовитых змей. Панцирь наземных черепах надежно защищает их от врагов, но хищные птицы поднимают их в воздух и разбивают о землю.

Любые приспособления целесообразны только в обычной для вида обстановке. При изменении условий среды они оказываются бесполезными или вредными для организма. Постоянный рост резцов грызунов — очень важная особенность, но лишь при питании твердой пищей. Если крысу держать на мягкой пище, резцы, не изнашиваясь, вырастают до таких размеров, что питание становится невозможным.

Эволюционные изменения — образование новых популяций и видов, возникновение или исчезновение органов, усложнение организации — обусловлены развитием приспособлений (адаптаций).

*Целесообразность живой природы — результат исторического развития видов в определенных условиях, поэтому она всегда относительна и имеет временный характер.*

В некоторых случаях при освоении новой среды обитания у животных оказываются развитыми те органы или структуры, которые необходимы в этой новой среде. Такие явления носят название *преадаптаций*. Пример преадаптации — выход позвоночных на сушу в девоне. Для этого необходимы были две предпосылки: наличие конечностей, позволяющих перемещаться по твердой почве в условиях резко возросшей силы тяжести, и органов воздушного дыхания — легких. Этими особенностями строения обладали кистеперые рыбы, что позволило им дать начало наземным позвоночным. Для кистеперых рыб конечности служили для ползания по дну водоемов. Заглатывание воздуха и использование кислорода с помощью выпячивания стенки кишки — примитивных легких — предоставляло возможность компенсировать дефицит кислорода в водоемах того времени. Понятно, что в дальнейшем вся организация рыб претерпела глубокие изменения в процессе приспособления к жизни на суше.

Явление преадаптации лишний раз подчеркивает приспособительный характер эволюции, основанной на отборе полезных наследственных изменений и прогрессивных преобразований существующих структур в процессе освоения новых условий среды.

## Биологические последствия приобретения приспособлений. Биологический прогресс

Приобретение популяциями и видами разнообразных приспособлений обеспечивает не только выживание их в какой-то определенной среде. Новые признаки и свойства могут способствовать освоению популяцией новых мест обитания, новых источников питания и т. д. В этом случае возникает новая экологическая ниша, где конкуренция с родственными организмами резко ослаблена или отсутствует. Это приводит к вспышке размножения и широкому расселению вида, что, в свою очередь, способствует формированию многочисленных популяций, каждая из которых оказывается в несколько различных условиях и подвергается разнообразно направленному действию отбора. Генетическая неоднородность популяций служит основой для образования новых, иногда многочисленных близкородственных видов.

Показатель хорошей приспособленности группы организмов — ее высокая численность, широкий ареал и большое количество подчиненных систематических групп.

Систематическая группа (вид, род, семейство и т. д.) находится в состоянии процветания, или биологического прогресса, если в нее входит значительное число подчиненных форм. Например, внутри отряда всегда есть семейства, очень многочисленные по числу входящих в них родов. Внутри семейства отдельные роды отличаются по числу входящих в них видов.

Таким образом, биологический прогресс является результатом успеха в борьбе за существование.

Отсутствие необходимого уровня приспособленности приводит к биологическому регрессу — уменьшению численности, сокращению ареала, снижению числа систематических групп более низкого ранга. Биологический регресс чреват опасностью вымирания. Вследствие усиленного отстрела резко сократилась численность и сузился ареал распространения соболя. На грани вымирания находится уссурийский тигр. Не выдерживая изменений в биоценозах, вызываемых деятельностью человека, исчезают многие виды птиц. В то же время соловей стал весьма обычным в городских парках, а ласточки строят гнезда и выводят потомство на зданиях аэропортов.

## Пути достижения биологического прогресса (главные направления эволюции)

Ч. Дарвин подчеркивал, что естественный отбор не обязательно ведет к повышению организации. Адаптации, благоприятные для выживания популяции, могут быть направлены на специализацию (приобретение приспособлений или освоение новых мест обитания или новых источников питания), в результате которой группа организмов устраняется от конкуренции. Приобретение специальных приспособлений к ограниченным условиям среды не меняет уровня организации, но способствует процветанию вида. В некоторых случаях оказывается выгодным переход к сидячему образу жизни и пассивному питанию, а также переход к паразитизму. Такие адаптации, как правило, ведут к упрощению организации, утрате органов активной жизни.

В соответствии с этим выделяют три главных направления эволюции, каждое из которых ведет к биологическому прогрессу: 1) ароморфоз (морфофизиологический прогресс); 2) идиоадаптацию; 3) общую дегенерацию.

*Ароморфоз означает усложнение организации, поднятие ее на более высокий уровень.* Изменения в строении животных в результате ароморфоза не являются приспособлением к каким-либо специальным условиям среды, они носят общий характер и дают возможность расширить использование условий внешней среды (новые источники пищи, новые места обитания).

Морфофизиологический прогресс достигается усилением, дифференцировкой и усложнением функций органов животных и соответствующими изменениями в строении этих органов.

Ароморфозы обеспечивают переход от пассивного питания к активному (появление челюстей у позвоночных), повышают подвижность животных (появление скелета как места прикрепления мышц и замена пластов гладкой мускулатуры у червей на пучки поперечнополосатой у членистоногих), дыхательную функцию (возникновение жабр и легких), снабжение тканей кислородом (появление сердца у рыб и разделение артериального и венозного кровотока у птиц и млекопитающих). Все эти изменения, не будучи частными приспособлениями к конкретным условиям среды, увеличивают интенсивность жизнедеятельности животных, уменьшая их зави-

симось от условий существования. Общая черта ароморфозов заключается в том, что они сохраняются при дальнейшей эволюции и приводят к возникновению новых крупных систематических групп — классов, типов, некоторых отрядов (у млекопитающих). В основе ароморфозов лежит какое-нибудь частное приспособление, которое в данных условиях среды сразу дает крупное преимущество для организма, ставит его в благоприятные условия размножения, увеличивая численность. В этих условиях перестраивается вся его организация.

*Идиоадаптация* — приспособление к специальным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровня организации. Поскольку каждый вид организмов обитает в определенных условиях, у него вырабатываются приспособления именно к этим условиям. К идиоадаптациям относятся покровительственная окраска животных, колючки растений, плоская форма тела скатов и камбалы. Многочисленные преобразования пятипалой конечности млекопитающих, дающие возможность выполнять плавательную, лазающую, роющую, хватательную и летательную функции, также представляют собой идиоадаптации. После возникновения ароморфозов и особенно при выходе группы животных в новую среду обитания начинается приспособление отдельных популяций к условиям существования именно путем приобретения идиоадаптаций. Так, класс птиц в процессе расселения по суше дал громадное разнообразие форм. Рассматривая строение ног и клювов колибри, воробьев, канареек, орлов, чаек, страусов, попугаев, пеликанов, пингвинов и т. д. (рис. 54, 55), можно прийти к выводу, что все различия между ними сводятся к частным приспособлениям, хотя основные черты строения у всех птиц одинаковы.

*Крайняя степень приспособления к очень ограниченным условиям существования носит название специализации.* Переход к питанию только одним видом пищи, обитание в очень однородной и постоянной среде (например, в пещерах) приводят к тому, что вне этих условий организмы жить не могут. Таковы колибри, питающиеся только нектаром тропических цветков (рис. 56), муравьеды, специализация которых также обусловлена ограниченным родом пищи.

Специализация подавляет эволюционные возможности группы и при быстром изменении условий среды приводит к вымиранию.

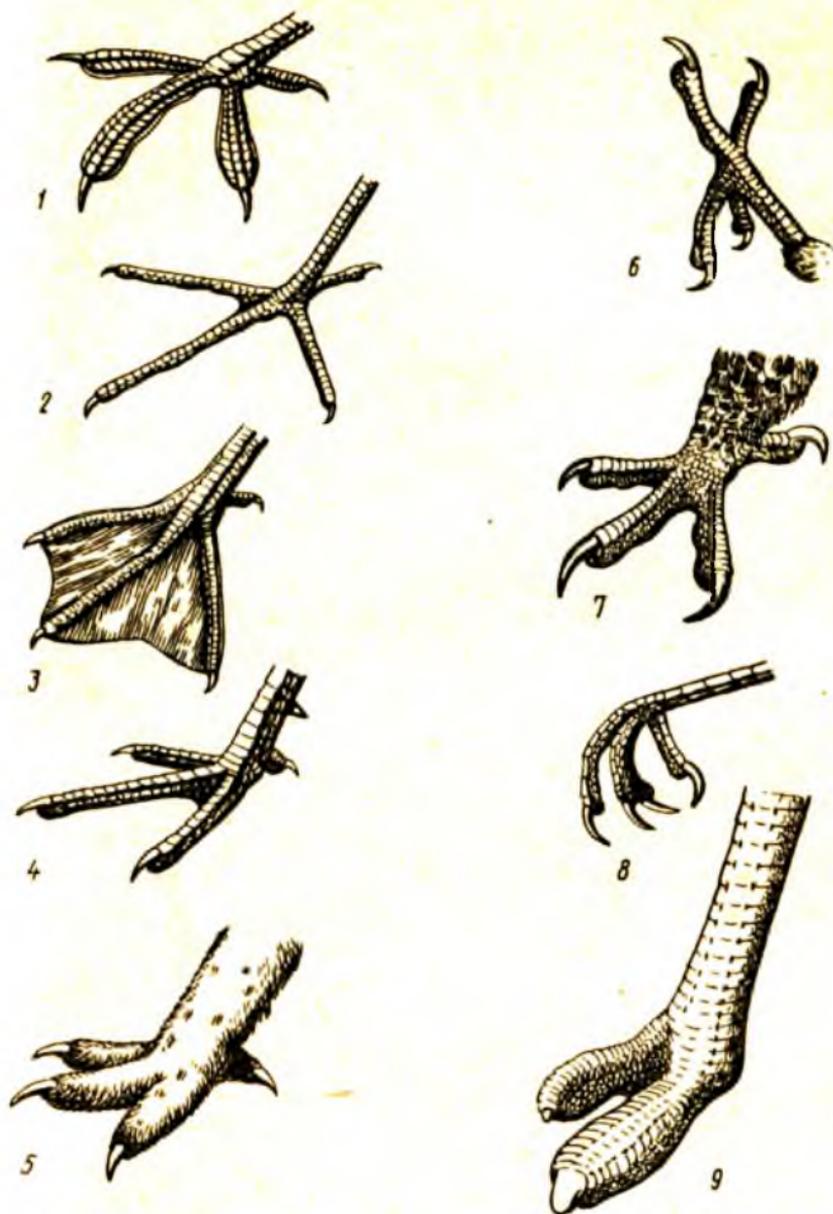


Рис. 54. Примеры специализации ног у птиц.

У лысух (1) на пальцах лопасти, они, как и кожные перепонки у уток (3), облегчают передвижение в воде. Чапля (2) бродит в воде, ее масса распределяется на длинные пальцы, благодаря чему она не проваливается в ил. Фазан (4) разгребает землю тремя передними пальцами. Лапы куропаток (5) покрыты перьями, что позволяет им ходить по снегу не проваливаясь. У дятла (6) два пальца обращены вперед, а два — назад, что помогает ему держаться на стволе дерева. У орла (7) острые когти, с их помощью он схватывает и удерживает добычу. Лапы воробьев (8) хорошо приспособлены к обхватыванию веток. Африканский страус (9) при ходьбе опирается на два пальца, он может развивать скорость до 50 км/ч



Рис. 55. Разнообразие форм клюва у птиц обусловлено приспособлением к различной пище, т. е. является идиоадаптацией:

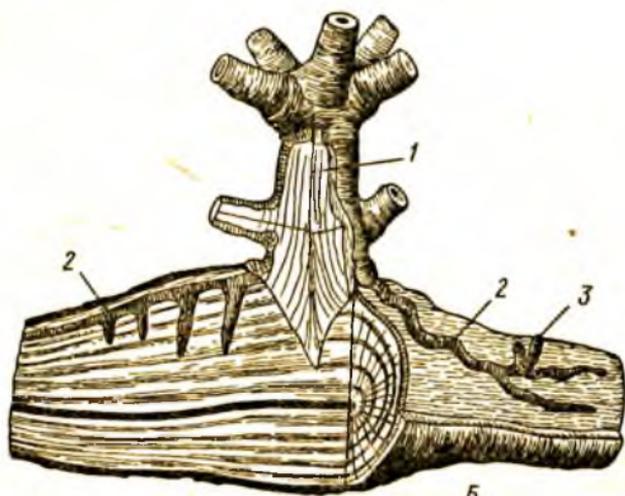
1 — зеленоклювый тукан, 2 — колпица, 3 — большеклювый попугай, 4 — тупик, 5 — фламинго, 6 — водорез, 7 — большой пестрый дятел, 8 — большой кроншнеп, 9 — утка, 10 — шилоклювка, 11 — ибис



Рис. 56. Колибри питаются нектаром цветков тропических растений



A



Б

Рис. 57. Паразитическое растение омела. Тело паразита находится внутри ветвей или ствола дерева-хозяина, снаружи видны лишь цветки и плоды. А — вид снаружи; Б — разрез ствола, куда внедрилась омела:

1 — нижняя часть стебля омелы, 2 — корни, 3 — придаточные почки

*Биологическое процветание достигается и упрощением организации.* Общая дегенерация как путь биологического прогресса наблюдается у многих форм организмов. Виды, перешедшие к паразитизму, утрачивают органы активной жизни. У растений-паразитов атрофируются корни, листья (рис. 57). У ленточных червей (свиной, бычий цепень) редуцируются органы чувств, пищеварительная система. Взамен у них развиваются различные присоски, прицепки и особенно половая система. В результате упрощение организации ведет к увеличению численности вида и биологическому процветанию.

## РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Биологическая эволюция на Земле длится более 3 млрд. лет. С момента возникновения первых примитивных клеточных организмов благодаря естественному отбору возникло бесчисленное множество форм живых организмов. Приспособленность групп организмов достигается разными путями, но магистральный путь — прогрессивное усложнение организации, образование все более высоких форм жизни. Рассмотрим основные этапы эволюции.

Историю Земли принято делить на промежутки времени, границами которых являются геологические изменения — горообразовательные процессы, поднятия и опускания суши, изменения очертаний материков (рис. 58), глобальные изменения климата и т. д.

**В архейской эре** появились первые живые организмы. Они были гетеротрофами, использовавшими в качестве пищи органические соединения «первичного бульона». Важнейший этап эволюции жизни на Земле связан с возникновением фотосинтеза, что обусловило разделение органического мира на растительный и животный. Первыми фотосинтезирующими организмами были синезеленые водоросли — цианеи. Цианеи и появившиеся затем зеленые водоросли выделяли в атмосферу из океана свободный кислород.

Это способствовало возникновению бактерий, способных жить в аэробной среде. По-видимому, в это же время — **на границе архейской и протерозойской эр** — произошло еще *два крупных эволюционных события: появились половой процесс и многоклеточность.* Чтобы яснее представить значение двух последних ароморфо-

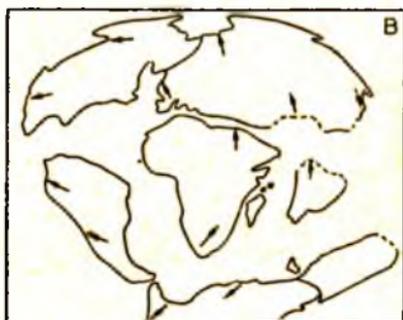
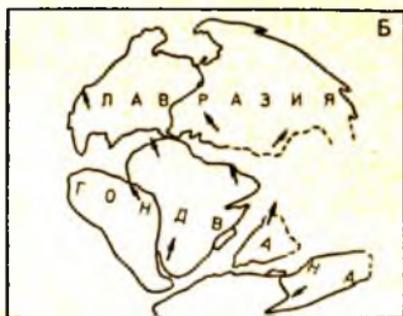


Рис. 58. Изменение очертаний суши в мезозойскую и кайнозойскую эры:

А — конец палеозоя, 230 млн. лет назад, Б — мезозой — 180 млн. лет назад, В — конец мезозоя, 110 млн. лет назад

зов, остановимся на них подробнее. Гаплоидные организмы (микробы, синезеленые водоросли) имеют один набор хромосом. Каждая новая мутация сразу же проявляется в фенотипе. Если мутация полезна, она сохраняется отбором, если вредна, устраняется отбором. Гаплоидные организмы непрерывно приспосабливаются к среде, но принципиально новых признаков и свойств у них не возникает. Половой процесс резко повышает возможности приспособления к условиям среды вследствие создания бесчисленных комбинаций в хромосомах. Диплоидность, возникшая одновременно с оформленным ядром, позволяет сохранять мутации в гетерозиготном состоянии и использовать их как резерв наследственной изменчивости для дальнейших эволюционных преобразований. Кроме того, многие мутации в гетерозиготном состоянии часто повышают жизнеспособность особей и, следовательно, увеличивают их шансы в борьбе за существование. Возникновение диплоидности и генетической разнородности одноклеточных эукариот, с одной стороны, обусловило многообразие строения клеток и их объединение в колонии, с другой — возможность «разделения труда» между клетками колонии, т. е. образование многоклеточных организмов. Возможности эволюции одноклеточных организмов ограничены. Размеры отдельных клеток не могут увели-

чиваться больше определенного предела вследствие уменьшения отношения поверхности клетки к ее объему. В связи с этим снижается поступление кислорода в клетку, интенсивность дыхания становится ниже оптимальной. Имеет значение и то обстоятельство, что органоиды клетки, выполняющие строго специфические функции, не могут играть роль «кирпичиков» для построения сложных многофункциональных структур. Такими «кирпичиками» являются клетки.

Разделение функций клеток у первых колониальных многоклеточных организмов привело к образованию первичных тканей — эктодермы и энтодермы, дифференцированных по структуре в зависимости от выполняемой функции. Дальнейшая дифференцировка тканей создала разнообразие, необходимое для расширения структурных и функциональных возможностей организма в целом, в результате чего создавались все более сложные и специализированные (морфологически и функционально) системы органов. Совершенствование взаимодействия между клетками — сначала контактного, а затем опосредованного с помощью нервной и эндокринной систем, обеспечило существование многоклеточного организма как единого целого со сложным и тонким взаимодействием его частей и реагированием на окружающую среду.

В основе современных представлений о происхождении многоклеточных организмов лежит гипотеза русского ученого И. И. Мечникова — гипотеза «фагоцителлы». По-видимому, предками многоклеточных были гетеротрофные и колониальные жгутиковые. Первичный способ их питания — фагоцитоз. Клетки, захватившие добычу, перемещались внутрь колонии. Затем из них образовался внутренний слой — энтодерма, выполнявший пищеварительную функцию. Вначале такая колония с едва наметившейся дифференцировкой клеток была шаровидной, свободно плавала в воде. После выделения в колонии половых и соматических клеток, а среди последних — движущих (ектодерма) и питающих (энтодерма) колония превратилась в примитивный, но целостный многоклеточный организм. Дальнейшая судьба первых многоклеточных была различной. Некоторые перешли к сидячему образу жизни и превратились в организмы типа губок. Другие стали ползать, перемещаться по субстрату с помощью ресничек. От них произошли плоские черви. Третьи сохранили плавающий образ

жизни, приобрели рот и дали начало кишечнополостным (рис. 59).

**В протерозойской эре** в морях уже обитало много различных водорослей, в том числе прикрепленные ко дну формы. Суша была безжизненной, но по берегам

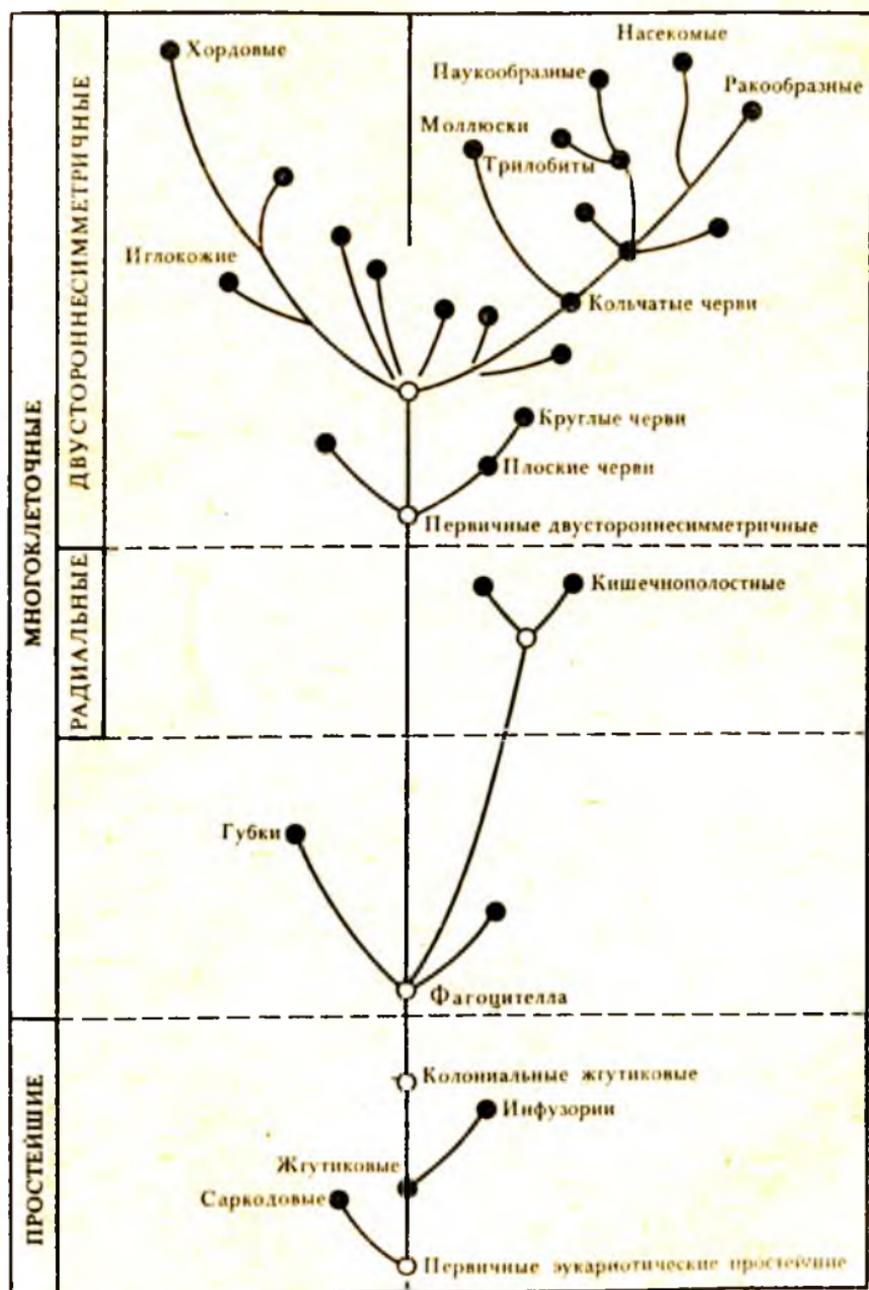


Рис. 59. Схема основных этапов эволюции эукариотических организмов

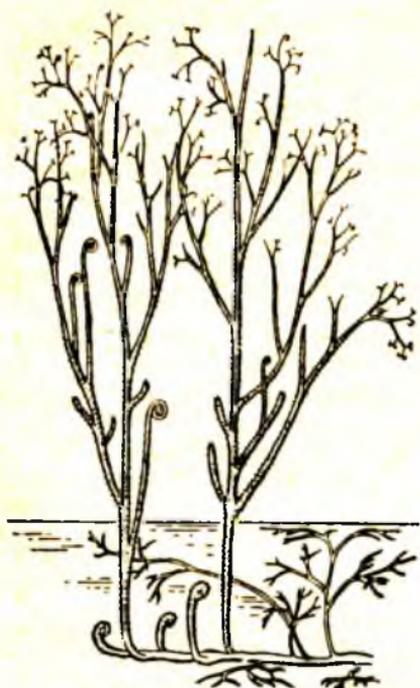


Рис. 60. Первое наземное растение псилофит

водоемов начались почвообразовательные процессы в результате деятельности бактерий и микроскопических водорослей. Начальные звенья эволюции животных не сохранились. В протерозойских отложениях находят представителей вполне сформировавшихся типов животных: губок, кишечнополостных, членистоногих.

**В начале палеозойской эры** растения населяют в основном моря, но в ордовике — силуре появляются первые наземные растения — псилофиты (рис. 60). Это были небольшие растения, занимающие промежуточное положение между

водорослями и наземными сосудистыми растениями. Псилофиты имели уже проводящую (сосудистую) систему, первые слабодифференцированные ткани, могли укрепляться в почве, хотя корни еще (как и другие вегетативные органы) отсутствовали. Дальнейшая эволюция растений на суше была направлена на дифференцировку тела на вегетативные органы и ткани, совершенствование сосудистой системы (обеспечивающей быстрое поднятие воды на большую высоту). Уже в засушливом девоне широко распространяются хвощи, плауны, папоротникообразные. Еще большего развития достигает наземная растительность в каменноугольном периоде (карбоне), характеризующемся влажным и теплым климатом на протяжении всего года. Появляются голосеменные растения, произошедшие от семенных папоротников. Переход к семенному размножению дал много преимуществ: зародыш в семенах защищен от неблагоприятных условий оболочками и обеспечен пищей, имеет диплоидное число хромосом. У части голосеменных (хвойных) процесс полового размножения уже не связан с водой. Опыление у голосеменных осуществляется ветром, а семена имеют приспособления для распространения животными. Эти и другие преимущества способствовали широкому рас-

пространению семенных растений. Крупные споровые растения вымирают в пермском периоде в связи с иссушением климата.

Животный мир в палеозойской эре развивался чрезвычайно бурно и был представлен большим количеством разнообразных форм. Пышного расцвета достигает жизнь в морях. В кембрийском периоде уже существуют все основные типы животных, кроме хордовых. Губки, кораллы, иглокожие, разнообразные моллюски, громадные хищные ракоскорпионы — вот неполный перечень обитателей кембрийских морей.

В о р д о в и к е продолжается совершенствование и специализация основных типов. Впервые обнаруживаются остатки животных, имевших внутренний осевой скелет, — бесчелюстных позвоночных, отдаленными потомками которых являются современные миноги и миксины. Рот этих своеобразных организмов представлял собой простое отверстие, ведущее в пищеварительный тракт. Передний отдел пищеварительной трубки был пронизан жаберными щелями, между которыми располагались опорные хрящевые жаберные дуги. Бесчелюстные питались организмами, обитающими в илистом дне рек и озер, и детритом (органическими остатками), засасывая пищу ртом. У части бесчелюстных возникло расчленение жаберных дуг, что позволило изменять просвет глотки с помощью жаберной мускулатуры и, следовательно, удерживать попавшую в пищеварительную трубку подвижную добычу. Отбор благоприятствовал дальнейшему совершенствованию аппарата захвата живой добычи, гораздо более питательной со сравнением с илистым детритом. Третья пара жаберных дуг превратилась в челюсти, усаженные зубами. Жаберная мускулатура преобразовалась в челюстную и подъязычную. Так на основе существовавших структур — скелетных жаберных дуг, служивших опорой органов дыхания, возник ротовой аппарат хватательного типа. Новообразовавшиеся челюсти оказались органом очень стойким и сохранились в последующей эволюции позвоночных.

*Появление хватательного ротового аппарата* — крупный ароморфоз — вызвало перестройку всей организации позвоночных. Возможность выбирать пищу способствовала улучшению ориентации в пространстве путем совершенствования органов чувств. Первые челюстноротые не имели плавников и передвигались в во-

де путем змееподобных движений. Это неэффективный способ передвижения при необходимости поймать движущуюся добычу. Поэтому каждая кожная складка имела значение для улучшения передвижения в воде. Вначале возникает непрерывная кожная складка, идущая по средней линии вдоль спины, огибающая задний конец тела и продолжающаяся на брюшной стороне до заднепроходного отверстия. В филогенезе определенные участки этой складки развиваются дальше и дают начало плавникам, свойственным современным рыбам, промежуточные части отстают в развитии и редуцируются. Функция спинного и анального плавников — киль и рули, служащие для направления движения в горизонтальной плоскости. Хвостовой плавник — орган движения. Парные плавники также возникают в виде боковых кожных складок. Боковая складка служила рулем глубины, причем наибольшее значение имели передняя и задняя ее части. Они превратились в парные грудные и брюшные плавники, средняя часть складки редуцировалась.

*Возникновение парных плавников* — конечностей — следующий крупный ароморфоз в эволюции позвоночных. С увеличением размеров складок потребовался скелет для их укрепления. Скелет возник в виде ряда хрящевых (затем костных) лучей. Очень важно, что хрящевые лучи оказываются связанными между собой хрящевой пластинкой, тянущейся вдоль основания плавников. Эта пластинка дала начало поясу конечностей.

Итак, челюстноротые позвоночные приобрели хватательный ротовой аппарат и конечности. В своей эволюции они разделились на хрящевых и костных рыб.

В силурийском периоде на сушу вместе с псилофитами вышли первые дышащие воздухом животные — членистоногие. В водоемах продолжалось интенсивное развитие низших позвоночных. Предполагается, что позвоночные возникли в мелких пресноводных водоемах и лишь затем переселились в моря.

В девоне позвоночные представлены тремя группами: двоякодышащими, лучеперыми и кистеперыми рыбами. Кистеперые рыбы были типично водными животными, но могли дышать атмосферным воздухом с помощью примитивных легких, представлявших собой выпячивания стенки кишки. Чтобы понять дальнейшую эволюцию рыб, необходимо иметь в виду характер климатических условий в девонском периоде. Большая

часть суши представляла собой безжизненную пустыню. По берегам пресноводных водоемов в густых зарослях растений обитали кольчатые черви, членистоногие, в конце девона появились насекомые (кормовая база для будущих наземных позвоночных). Климат сухой, с резкими колебаниями температуры в течение суток и по сезонам. Уровень воды в реках и водоемах часто менялся. Многие водоемы полностью высыхали, зимой промерзали. Водная растительность гибла при пересыхании водоемов, накапливались и затем гнили растительные остатки. Все это создавало очень неблагоприятную среду для рыб. В этих условиях их могло спасти только дыхание атмосферным воздухом. Таким образом, возникновение легких можно рассматривать как идиоадаптацию к недостатку кислорода в воде. При пересыхании водоемов у животных были два пути для спасения: зарывание в ил или миграция в поисках воды. По первому пути пошли двоякодышащие рыбы, строение которых почти не изменилось со времени девона и которые обитают сейчас в мелких пересыхающих водоемах Африки. Эти рыбы переживают засушливое время года, зарываясь в ил и дыша атмосферным воздухом. Лучеперые рыбы имели плавники, поддерживавшиеся отдельными костными лучами. Они широко распространились и сейчас представляют собой большой по числу видов класс позвоночных. Приспособиться к жизни на суше смогли только кистеперые рыбы. Их плавники представляли со-

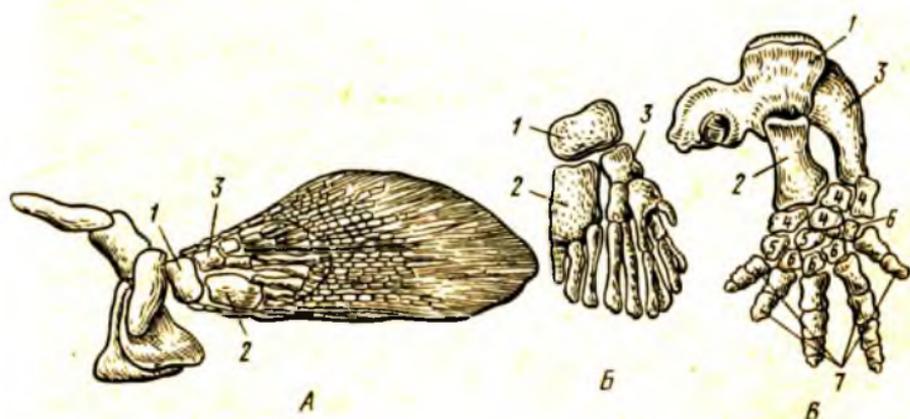


Рис. 61. Скелет парного плавника кистеперой рыбы и стегоцефала: А — плечевой пояс и плавник кистеперой рыбы; Б — внутренний скелет плавника; В — скелет передней конечности стегоцефала.

1 — элемент, соответствующий плечевой кости, 2 — элемент, соответствующий лучевой кости, 3 — элемент, соответствующий локтевой кости, 4, 5, 6, — кости запястья, 7 — фаланги пальцев

бой лопасти, состоящие из отдельных костей с прикрепленными к ним мышцами (рис. 61). С помощью плавников кистеперые рыбы — крупные животные длиной от 1,5 до нескольких метров — могли ползать по дну. Таким образом, они имели две основные предпосылки для перехода в наземную среду обитания: мускулистые конечности и легкие. В конце девона кистеперые рыбы дали начало первым земноводным — стегоцефалам (рис. 62).

Для приспособления к жизни на суше потребовалась коренная перестройка всей организации животных. Конечность из цельной упругой пластинки преобразуется в систему рычагов, разделенных суставами. Наибольшая нагрузка падает на пояс задних конечностей, который становится значительно более мощным. Конечности удлиняются, особенно задние. Позвоночник утрачивает свою упругость, между позвонками развиваются суставы. Появляются слезные железы, подвижные веки, мышцы, втягивающие глаза внутрь орбиты; все это защищает роговицу глаза от высыхания. Боковые сегменты мышц дифференцируются на большое число отдельных мышц, прикрепляющихся к разным частям скелета. Движение по суше связано с необходимостью увеличения подвижности головы, вследствие чего у наземных позвоночных разрывается связь черепа с костями плечевого пояса. Большая подвижность конечностей сопровождается обособлением мышц плечевого пояса от боковых мышц тела и сильным развитием брюшных мышц.

На протяжении каменноугольного периода стегоцефалы жили, питались и размножались в воде. Они выползали на сушу, но не совершали сколько-нибудь значительных миграций. Стегоцефалы разделились (дивергировали) на большое число форм — от крупных рыбообразных хищников до мелких, питавшихся беспозвоночными.

В пермском периоде происходило поднятие суши, а также иссушение и похолодание климата. Амфибии вымирают как из-за ухудшения климатических

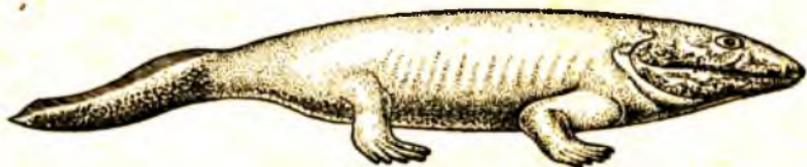


Рис. 62. Прimitивное девонское земноводное

условий, так и вследствие истребления подвижными хищными рептилиями. Среди стегоцефалов, обитавших в карбоне, выделилась группа, имевшая хорошо развитые конечности, подвижную систему двух первых позвонков. Представители группы размножались в воде, но уходили по суше дальше амфибий, питались наземными животными, а затем и растениями. Эта группа получила название котилозавров. От них в дальнейшем произошли рептилии и млекопитающие.

Рептилии приобрели свойства, позволившие им окончательно порвать связь с водой. Внутреннее оплодотворение и накопление желтка в яйцеклетке сделали возможным размножение на суше. Ороговение кожи и более сложное строение почки способствовали резкому уменьшению потерь воды организмом и широкому расселению. Грудная клетка обеспечила более эффективный тип дыхания — всасывающий. Отсутствие конкуренции вызвало широкое распространение рептилий на суше и возвращение части их в водную среду.

В следующую — **мезозойскую эру** — на Земле происходят горообразовательные процессы. Появляются Урал, Тянь-Шань, Алтай, идет дальнейшее иссушение климата и сокращение площади морей и океанов. В триасе вымирают гигантские папоротники, древовидные хвощи, плауны. Достигают расцвета голосеменные растения. В юрском периоде вымирают семенные папоротники и появляются первые покрытосеменные растения, постепенно распространившиеся на все материки. Это было обусловлено рядом преимуществ: покрытосеменные имеют сильно развитую проводящую систему, цветок привлекает насекомых-опылителей, что обеспечивает надежность перекрестного опыления, зародыш снабжается запасами пищи (благодаря двойному оплодотворению развивается триплоидный эндосперм) и защищен оболочками и т. д. В животном мире достигают расцвета насекомые и рептилии. Рептилии занимают господствующее положение и представлены большим числом форм (рис. 63). В юрском периоде появляются летающие ящеры и завоевывают воздушную среду.

В меловом периоде специализация рептилий продолжается, они достигают громадных размеров. Некоторые из них (динозавры) весили до 50 т. Начинается параллельная эволюция цветковых растений и насекомых-опылителей. В конце мелового периода вновь происходят горообразовательные процессы. Возникают

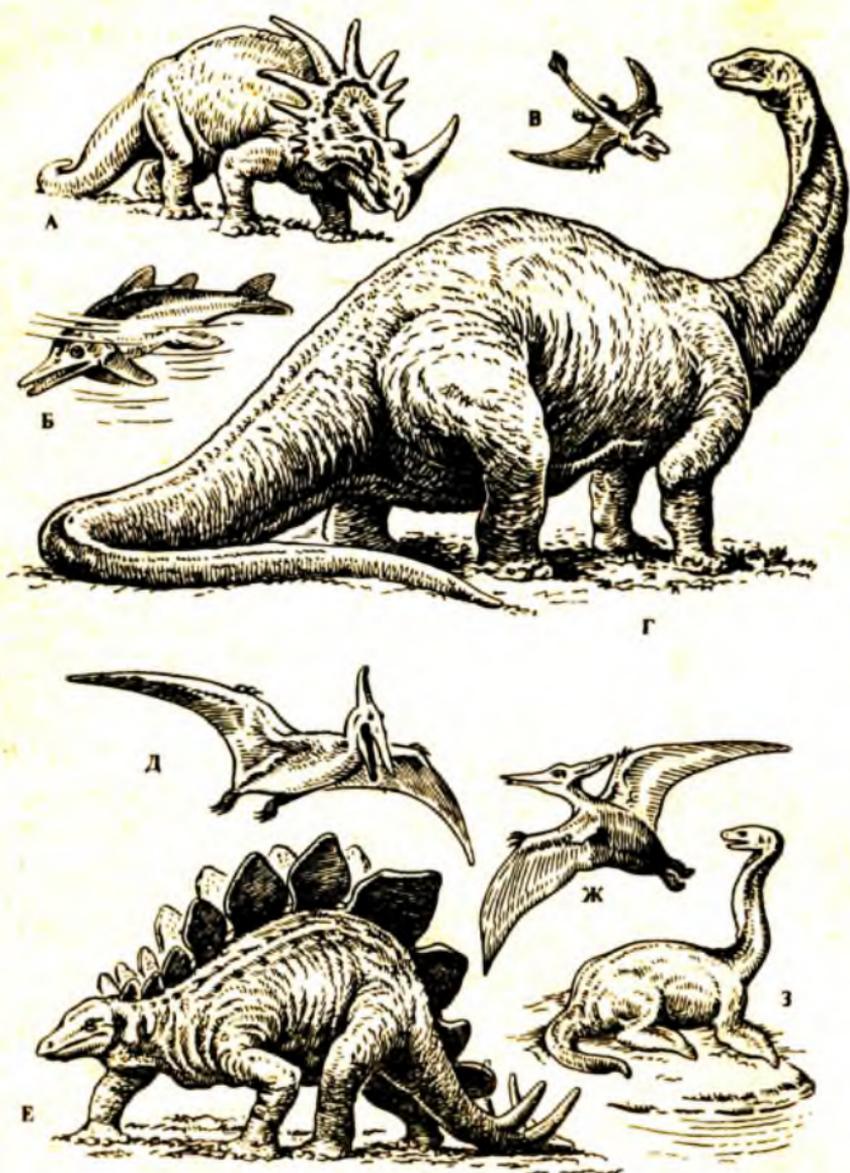


Рис. 63. Пресмыкающиеся мезозойской эры: А — рогатый динозавр; Б — ихтиозавр; В — летающий хвостатый ящер; Г — бронтозавр; Д, Ж — летающие бесхвостые ящеры; Е — стегозавр; З — плезиозавр

Альпы, Анды, Гималаи. Наступает похолодание, сокращается ареал околородной растительности. Вымирают растительоядные, за ними хищные динозавры. Крупные рептилии сохраняются лишь в тропическом поясе (крокодилы). Вследствие вымирания хищных рептилий наиболее приспособленными оказываются теплокровные животные — птицы и млекопитающие. В морях вымирают многие формы беспозвоночных и морские ящеры.

Птицы произошли от вполне сформированных рептилий — архозавров. Возникновение птиц сопровождалось появлением крупных ароморфозов в их строении. В частности, *они утратили одну из двух дуг аорты и приобрели полную перегородку между правым и левым желудочками сердца*. Полное разделение артериального и венозного кровотока послужило основой теплокровности птиц. В остальных чертах своей организации птицы сходны с пресмыкающимися и их называют иногда «пернатыми рептилиями». Все особенности строения птиц — перьевой покров, преобразование передних конечностей в крылья, роговой клюв, воздушные мешки и двойное дыхание, укорочение задней кишки — являются приспособлениями к полету, т. е. идиоадаптациями.

Возникновение млекопитающих связано с рядом крупных ароморфозов, появившихся у представителей одного из подклассов пресмыкающихся. *К ароморфозам, определившим формирование млекопитающих как класса, относятся: образование волосяного покрова и четырехкамерного сердца, полное разделение артериального и венозного кровотока, внутриутробное развитие потомства и вскармливание детенышей молоком*. Вынашивание зародышей в теле матери и забота о потомстве резко повысили выживаемость млекопитающих. К ароморфозам следует отнести и *развитие коры головного мозга*, обусловившее преобладание условных рефлексов над безусловными и возможность индивидуального приспособления к непостоянным условиям среды путем изменения поведения. Млекопитающие возникли в триасе, но не могли конкурировать с хищными динозаврами и на протяжении 100 млн. лет занимали подчиненное положение.

**В начале кайнозойской эры** завершаются горообразовательные процессы, начавшиеся в конце мезозоя. Обособляются Средиземное, Черное, Каспийское и Аральское моря. Устанавливается теплый равномерный

климат. На севере преобладали хвойные, на юге — растительность теплого и умеренного климата. Вся Европа была покрыта лесами, состоящими из дуба, березы, сосны, каштана и др. В тропиках росли фикусы, лавровые, гвоздичные, эвкалипты и др. В четвертичном периоде кайнозойской эры (2—3 млн. лет назад) наступило оледенение значительной части Земли. Теплолюбивая растительность отступает на юг или вымирает, появляется холодоустойчивая травяная и кустарниковая растительность, на больших территориях леса сменяются степью, полупустыней и пустыней. Формируются современные растительные сообщества.

Развитие животного мира в кайнозойскую эру характеризуется дальнейшей дифференциацией насекомых, интенсивным видообразованием у птиц и чрезвычайно быстрым прогрессивным развитием млекопитающих.

Млекопитающие представлены тремя подклассами: однопроходными (утконос и ехидна), сумчатыми и плацентарными. Однопроходные возникли независимо от других млекопитающих еще в юрском периоде от звероподобных рептилий. Сумчатые и плацентарные млекопитающие произошли от общего предка в меловом периоде и сосуществовали до наступления кайнозойской эры, когда наступил «взрыв» в эволюции плацентарных, в результате чего плацентарные млекопитающие вытеснили сумчатых с большинства континентов.

Наиболее примитивными были насекомоядные млекопитающие, от которых произошли первые хищные и приматы. Древние хищные дали начало копытным. К концу неогена и палеогена встречаются уже все современные семейства млекопитающих. Одна из групп обезьян — австралопитеки — дала начало ветви, ведущей к роду человек.

### **МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ**

На основе известных фактов можно сделать некоторые обобщения о закономерных изменениях строения живых организмов в процессе эволюции, иначе говоря, морфологических закономерностях эволюционного процесса. При всем разнообразии частных особенностей строения и приспособления организмов к внешней среде эти особенности определяются конкретными условиями среды обитания. К числу основных морфологических закономерностей эволюции относятся дивергенция и конвергенция.

**Дивергенция.** Появление новых форм всегда связано с приспособлением к местным географическим и экологическим условиям существования. Так, класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, для которых характерен определенный род пищи, особенности местообитания, т. е. условия существования (насекомоядные, рукокрылые, хищные, копытные, китообразные, грызуны и т. д.). Каждый из этих отрядов, в свою очередь, разделился на подотряды и семейства, которым также свойственны не только специфические морфологические признаки, но и экологические особенности (формы бегающие, скачущие, лазающие, роющие, плавающие). Внутри любого семейства роды и виды отличаются по образу жизни, объекту питания и т. п. Как указывал Дарвин, в основе всего эволюционного процесса лежит явление расхождения признаков — дивергенция. Дивергировать могут не только виды, но и роды, семейства, отряды. Дивергенция любого масштаба есть результат действия естественного отбора в форме группового отбора (сохраняются или устраняются виды, роды, семейства и т. д.). Групповой отбор основан на индивидуальном отборе внутри популяции. При этом своеобразии морфологических особенностей организмов, приобретаемых в процессе дивергенции, имеет некоторую единую основу в виде генофонда родственных форм. Конечности лазающих, скачущих, плавающих, роющих млекопитающих отличаются друг от друга, но все они имеют единый план строения и представляют собой пятипалую конечность, характерную для класса млекопитающих в целом. Поэтому органы, соответствующие друг другу по строению и имеющие общее происхождение, независимо от выполняемых ими функций, называются гомологичными.

Примеры гомологичных органов у растений — усики гороха, иглы барбариса, колючки кактуса (видоизмененные листья). Корневища ландыша, клубни картофеля, донце репчатого лука (подземные побеги) также гомологичны.

**Конвергенция.** В более или менее одинаковых условиях существования животные, относящиеся к разным систематическим группам, могут приобретать сходное строение. Такое сходство возникает при одинаковой функции и ограничивается лишь органами, на которые непосредственно влияют одни и те же факторы среды (рис. 64).

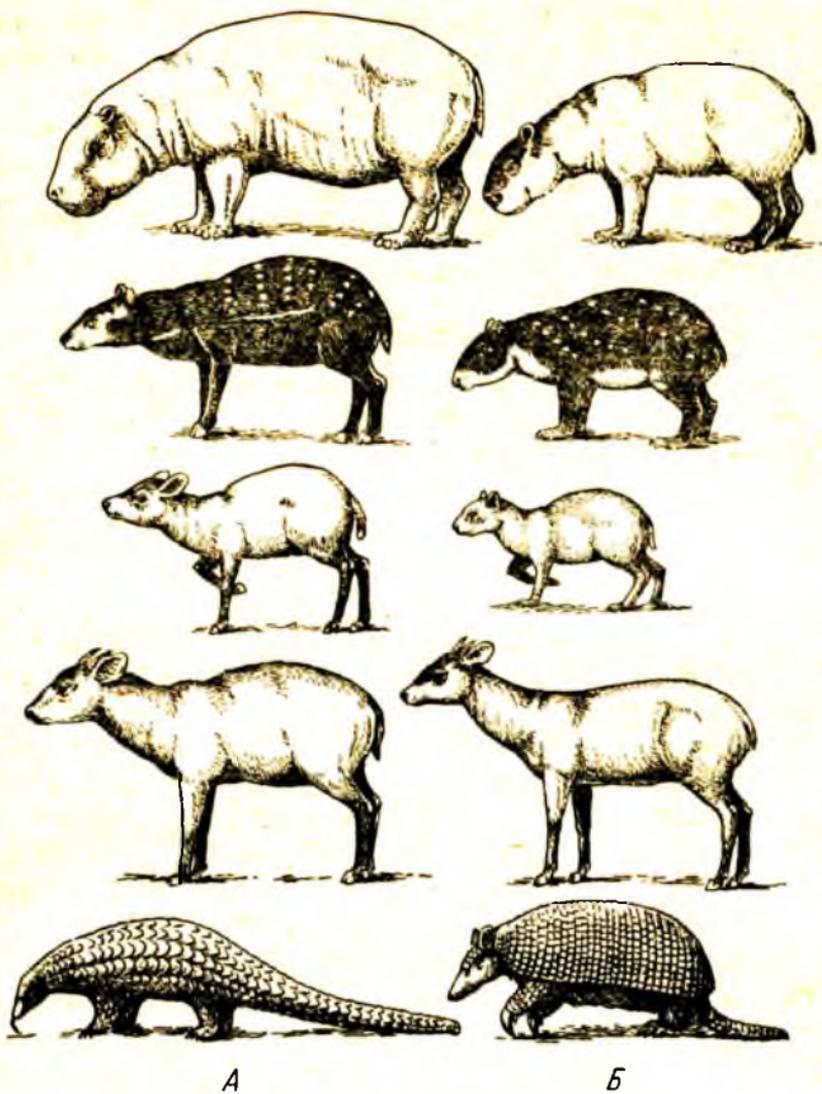


Рис. 64. Конвергентное сходство строения тела между неродственными млекопитающими, населяющими дождевые леса Африки (А) и Южной Америки (Б): А (сверху вниз): карликовый гиппопотам, оленек, карликовая антилопа, дукер, панголин; Б (сверху вниз): водосвинка, пака, агути, мазама, гигантский броненосец

У позвоночных животных конвергентное подобие обнаруживают лапы морских рептилий и млекопитающих (ихтиозавры, плезиозавры и ластоногие). Сходный образ жизни сумчатых и плацентарных млекопитающих привел их независимо друг от друга к формированию приспособлений путем конвергенции (например, европейский крот и сумчатый крот, сумчатый летун и белка-летяга, сумчатый волк и обыкновенный волк). Однако исторически сложившаяся организация в целом никогда

не конвергирует. Схождение признаков затрагивает в основном лишь те органы, которые непосредственно связаны с подобными условиями среды. Конвергентное сходство строения органов наблюдается у групп животных, далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении. У организмов, обитающих в воздухе, имеются крылья для полета. Но крылья птицы и летучей мыши — измененные конечности, а крылья бабочки — вырост стенки тела.

*Органы, выполняющие сходные функции, но имеющие принципиально различное строение и происхождение, называются аналогичными.* Аналогичны жабры рака и рыбы, роющие конечности крота и медведки.

Яркие примеры конвергентного схождения строения органов в одинаковых условиях среды дает приспособление неродственных групп животных — членистоногих и позвоночных — к жизни на суше. Так, органы ориентировки в пространстве и органы захвата пищи у насекомых и у позвоночных сосредоточены на переднем конце тела. При освоении суши у членистоногих и позвоночных развились приспособления к сохранению воды в теле — плотные покровы с водонепроницаемым наружным слоем. Экономия расхода влаги у этих двух групп также достигается сходными путями. Для большинства водных животных продуктом азотного обмена является аммиак, выделяющийся с большим количеством воды. У наземных животных азот выводится в виде мочевины и мочевой кислоты, что позволяет максимально сокращать расход воды. Таким образом, в процессе эволюции физиологические функции у неродственных организмов, обитающих в одинаковых условиях среды, осуществляются сходными путями с помощью негомологичных структур.

Одно из общих правил эволюции — правило ее необратимости. Так, если на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии не могут вновь дать начало амфибиям. Вернувшиеся в воду наземные позвоночные (среди рептилий — ихтиозавры, среди млекопитающих — киты) не стали рыбами. Для любой группы организмов история развития не проходит бесследно, и приспособление к среде, в которой когда-то обитали предки, осуществляется уже на иной генетической основе.

Характеризуя основные черты эволюции живых организмов на Земле, можно отметить следующие законо-

мерности: для растений — переход от гаплоидности к диплоидности, приобретение независимости процесса полового размножения от капельно-жидкой влаги, возникновение двойного оплодотворения, разделение тела на корень, стебель и лист, развитие сети проводящей системы, специализация тканей, опыление с помощью насекомых, усиление защиты зародыша от неблагоприятных условий; для животных — возникновение многоклеточности и дифференциация органов и тканей, появление твердого скелета, развитие центральной нервной системы и общественного поведения в ряде групп.

Накопление ряда крупных ароморфозов в процессе биологической эволюции привело к качественному скачку — социальной форме движения материи.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

### Положение человека в системе животного мира

В эмбриональном периоде развития человека существуют признаки, характерные для всех представителей типа хордовых: хорда, нервная трубка на спинной стороне тела, жаберные щели в глотке. Развитие позвоночного столба, двух пар конечностей, расположение сердца на брюшной стороне тела определяют принадлежность человека к подтипу позвоночных. Четырехкамерное сердце, сильно развитая кора головного мозга, теплокровность, млечные железы, наличие волос на поверхности тела свидетельствуют о принадлежности человека к классу млекопитающих. Развитие плода в теле матери и питание его через плаценту — особенности, характерные для подкласса плацентарных. Такие признаки, как конечности хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), ногти на пальцах, одна пара сосков млечных желез, хорошо развитые ключицы, зубы трех типов, замена молочных зубов на постоянные в процессе онтогенеза, рождение, как правило, одного детеныша, обуславливают положение человека в отряде приматов. Более частные признаки (редукция хвостового отдела позвоночника, наличие аппендикса, большое число извилин на полушариях головного мозга, четыре основные группы крови, развитие мимической мускулатуры и ряд других) позволяют отнести человека к надсемейству высших узконосых обезьян (рис. 65). Животное происхождение человека подтверждается целым ря-



Рис. 65. Скелет человека и человекообразных обезьян:

1 — человек, 2 — горилла, 3 — орангутан, 4 — гиббон

дом *рекапитуляций* (кратким повторением основных этапов развития предковых форм), указывающих на то, что появление человека — результат длительной эволюции позвоночных. В эмбриональном периоде развития у зародыша человека закладываются двухкамерное сердце, шесть пар жаберных дуг, хвостовая артерия, мышцы имеют сегментарное строение. Все это — признаки рыбообразных предков. От амфибий человек унаследовал плавательные перепонки между пальцами, которые имеются у зародыша. Слабая терморегуляция новорожденных и детей до пяти лет указывает на происхождение от животных с непостоянной температурой тела. Головной мозг плода гладкий, без извилин, как у низших млекопитающих. У шестинедельного зародыша имеется несколько пар млечных желез. Закладывается также хвостовой отдел позвоночника, который затем редуцируется и превращается в копчик. Таким образом, основные черты строения и эмбрионального развития четко определяют положение вида — человек разумный — в классе млекопитающих, отряде приматов. Вместе с тем человек имеет специфические, присущие только ему особенности: прямохождение, опорную стопу с сильно развитым первым пальцем, подвижную кисть руки, позвоночник с четырьмя изгибами, расположение

таза под углом  $60^\circ$  к горизонтали, очень большой и объемистый мозг с развитой корой, крупные размеры мозгового и малые размеры лицевого отделов черепа, бинокулярное зрение, ограниченную плодовитость, плечевой сустав, допускающий движения с размахом почти до  $180^\circ$ , и некоторые другие. Эти особенности строения и физиологии человека — результат эволюции его животных предков.

### Эволюция приматов

**Животные предки человека.** Плацентарные млекопитающие возникли в самом конце мезозойской эры. От примитивных насекомоядных млекопитающих обособился отряд приматов. Около 30 млн. лет назад появились парапитеки — небольшие животные, жившие на деревьях и питавшиеся растениями и насекомыми. Их челюсти и зубы были такими же, как у человекообразных обезьян. От парапитеков произошли гиббоны, орангутаны и вымершие впоследствии древесные обезьяны — дриопитеки. Дриопитеки дали три ветви, из которых две повели к шимпанзе и горилле, а третья — через ряд промежуточных форм — к человеку. Происхождение человека от обезьян, которые вели древесный образ жизни, предопределило особенности его строения, в свою очередь, явившиеся анатомической основой его способности к труду и дальнейшей социальной эволюции.

Образ жизни животных, обитающих на ветвях деревьев, лазающих и прыгающих с помощью хватательных движений, предопределяет соответствующее строение кисти с противопоставленным первым пальцем. Развивается плечевой пояс, позволяющий совершать движения с размахом до  $180^\circ$ , грудная клетка становится широкой и уплощается в спинно-брюшном направлении. Отметим, что у наземных животных грудная клетка уплощена с боков, а конечности могут перемещаться только в передне-заднем направлении и почти не отводятся в сторону. Ключица сохраняется у приматов, рукокрылых (летучие мыши), но не развивается у быстро бегающих наземных животных. Передвижение на деревьях в самых разных направлениях с меняющейся скоростью, с необходимостью быстрой ориентировки привело к сильному развитию головного мозга. Необходимость точного определения расстояния при прыжках

вызвала сближение глазниц и появление бинокулярного зрения. В то же время жизнь на деревьях способствовала ограничению плодовитости. Уменьшение численности потомства компенсировалось тщательностью ухода за ним, а жизнь в стаде обеспечивала защиту от врагов.

Во второй половине палеогена в связи с начинающимися горообразовательными процессами наступило похолодание. Тропические и субтропические леса отступили на юг, появились обширные открытые пространства. В конце неогена ледники, сползавшие с гор Скандинавии, проикли далеко на юг. Обезьяны, не откочевавшие к экватору, оказавшиеся на менее залесенных территориях и перешедшие к жизни на земле, должны были приспособливаться к новым суровым условиям и вести тяжелую борьбу за существование. Беззащитные против хищников, неспособные быстро бегать — настигать добычу или спастись от врагов, лишенные густой шерсти, помогающей сохранить тепло, они могли выжить только благодаря стадному образу жизни, а также использованию освободившихся от передвижения рук. Решающим эволюционным шагом от обезьяны к человеку, по мнению Ф. Энгельса, явилось прямохождение. К такому же выводу в своем труде о происхождении человека пришел Ч. Дарвин. Одна из групп обезьян, обитавших 10—12 млн. лет назад, дала начало ветви, ведущей к человеку. Эти животные, предками которых были дриопитеки, получили название *австралопитеков*. Они имели массу 20—50 кг и рост 120—150 см, ходили на двух ногах при выпрямленном положении тела. В отличие от всех обезьян у них появились небольшие клыки, строение зубной системы было сходно с зубной системой человека. Масса мозга составляла около 550 г, руки были свободны. Австралопитеки (от лат. «аустралис» — южный) для защиты и добывания пищи пользовались камнями, костями животных. 2—3 млн. лет назад жили существа, более близкие к человеку, чем австралопитеки. Они имели массу мозга до 650 г, умели обрабатывать камни с целью изготовления орудий. Эти человекообразные обезьяны получили название *человек умелый*. Таким образом, эволюция австралопитеков шла в направлении прогрессивного развития прямохождения, способности к труду и совершенствования головного мозга.

Изготовление орудий обусловило переход к новой стадии эволюции — появлению *древнейших людей*. По-

видимому, в это же время началось использование огня. Естественный отбор сохранял признаки, способствовавшие усилению общественного характера поисков добычи и защиты от хищных зверей, способности к обучению, совершенствованию руки. Все эти особенности обеспечили победу обезьянолюдей в борьбе за существование и привели 1,5—2 млн. лет тому назад к их широкому расселению в Африке, Средиземноморье, Южной, Центральной и Юго-Восточной Азии. Использование орудий, стадный образ жизни способствовали дальнейшему развитию мозга и возникновению речи. Одним из признаков, отделяющих человекообразных обезьян от людей, считается масса мозга, равная 750 г. Именно при такой массе мозга овладевает речью ребенок. Речь древних людей была очень примитивной, но она составляет качественное отличие высшей нервной деятельности человека от высшей нервной деятельности животных. Слово, обозначающее действия, трудовые операции, предметы, а затем и абстрактные понятия, стало важнейшим средством общения между людьми. Речь способствовала эффективному взаимодействию членов первобытного стада в трудовых процессах, передаче накопленного опыта от поколения к поколению. В борьбе за существование получили преимущество те первобытные стада древних людей, которые стали заботиться о стариках и поддерживать особей, ослабевших физически, но обладавших опытом и выделявшихся своими умственными способностями. Беспольные ранее старики, спокойно съедавшиеся соплеменниками при нехватке пищи, стали ценными членами общества как носители знания. Речь содействовала развитию процесса мышления, совершенствованию трудовых процессов, эволюции общественных отношений.

В процессе становления человека условно выделяют три стадии: 1) древнейшие люди (архантропы); 2) древние люди; 3) современные люди (рис. 66).

**Древнейшие люди (архантропы).** Считают, что древнейшие люди возникли около 1 млн. лет назад. Известно несколько форм древнейших людей: питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек и ряд других. Внешне они уже походили на современного человека, хотя отличались большими надбровными дугами, отсутствием подбородочного выступа, низким и покатым лбом. Масса мозга достигала 800—1000 г. Мозг имел более примитивное строение, чем у позднейших форм. Древ-

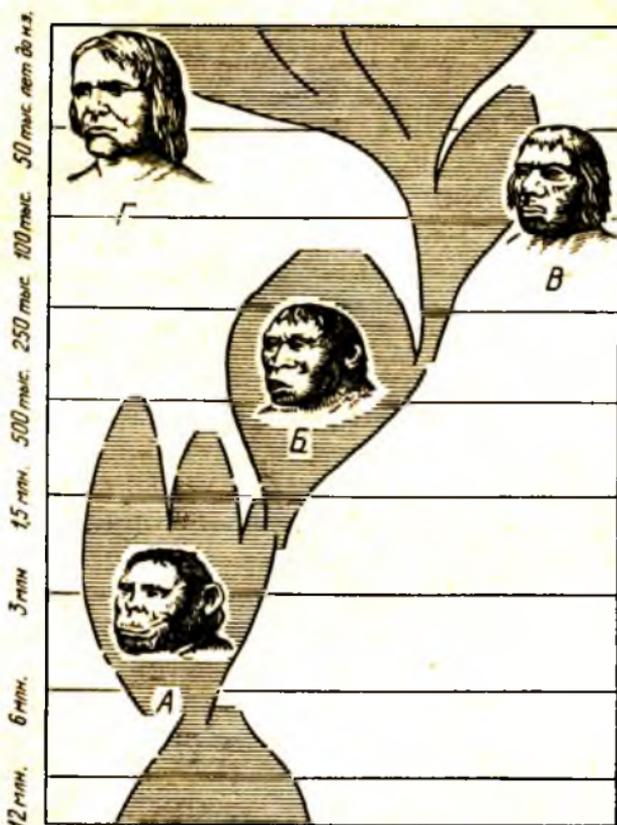


Рис. 66. Схема основных этапов эволюции человека: А — австралопитековые; Б — архантропы; В — палеоантропы; Г — современные люди

нейшие люди успешно охотились на буйволов, носорогов, оленей, птиц. С помощью обтесанных камней они разделявали туши убитых животных. Жили они в основном в пещерах, где обычно использовали огонь. Одновременно существовало довольно много форм древнейших людей, стоявших на разных ступенях развития и эволюционировавших в разных направлениях. Наиболее перспективным направлением эволюции человека было дальнейшее увеличение объема головного мозга, развитие общественного образа жизни, совершенствование орудий труда, более широкое использование огня (не только для обогрева и отпугивания хищников, но и для приготовления пищи).

**Древние люди (неандертальцы).** К древним людям, или палеоантропам, относят новую группу форм, появившихся около 200 тыс. лет назад. Они занимают промежуточное положение между древнейшими и первыми

современными людьми. Неандертальцы были очень неоднородной группой. Изучение многочисленных скелетов показало, что в эволюции неандертальцев при всем разнообразии строения можно выделить две линии. Одна линия шла в направлении мощного физического развития. Это были существа с низким скошенным лбом, низким затылком, сплошным надглазничным валиком, слабо развитым подбородочным выступом, крупными зубами. При сравнительно небольшом росте (155—165 см) они обладали чрезвычайно мощно развитой мускулатурой. Масса мозга достигала 1500 г. Полагают, что у неандертальцев была в зачатке членораздельная речь. Другая группа неандертальцев характеризовалась более тонкими чертами — меньшими надбровными валиками, высоким лбом, более тонкими челюстями и более развитым подбородком. В общем физическом развитии они заметно уступали первой группе, но зато у них значительно увеличился объем лобных долей головного мозга. Эта линия развития неандертальцев побеждала в борьбе за существование не путем усиления физического развития, а через развитие внутригрупповых связей во время охоты, защиты от врагов, от неблагоприятных природных условий, т. е. через объединение сил отдельных особей. Этот эволюционный путь 40—50 тыс. лет назад привел к появлению вида *человек разумный* — *Homo sapiens*. Некоторое время неандертальцы и первые современные люди сосуществовали, а затем примерно 28 тыс. лет назад неандертальцы были окончательно вытеснены первыми современными людьми — кроманьонцами.

**Первые современные люди.** Кроманьонцы, или неантропы, были высокого роста — до 180 см, с высоким лбом и объемом черепной коробки до 1600 см<sup>3</sup>. Сплошной надглазничный валик отсутствовал. Кроманьонцы владели членораздельной речью, о чем свидетельствует хорошо развитый подбородочный выступ. Высокая степень развития мозга, общественный характер труда привели к резкому уменьшению зависимости человека от внешней среды, к установлению контроля над некоторыми сторонами среды обитания. Эволюция человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и приобрела социальный характер.

Такие особенности человека, как высокоразвитая центральная нервная система и речь как средство общения между людьми, разделение функций рук и ног, не-

специализированная рука, способная производить сотни разнообразных и тонких движений, создание общества, явились результатом трудовой деятельности человека. На это качественное своеобразие антропогенеза указывал Ф. Энгельс в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека».

### Современный этап эволюции человека

Все современное человечество принадлежит к одному виду — *Homo sapiens*. Единство человечества вытекает из общности происхождения, сходства строения, неограниченного скрещивания представителей различных рас и плодовитости потомства от смешанных браков. Внутри вида *Homo sapiens* выделяют три большие расы: негроидную (черную), европеоидную (белую), монголоидную (желтую). Каждая из них делится на малые расы. Различия между расами сводятся к особенностям цвета кожи, волос, глаз, формы носа, губ и т. д. Возникли эти различия в процессе приспособления человеческих популяций к местным природным условиям.

Для современного этапа эволюции человека характерно резкое снижение роли биологических факторов, ведущее значение приобрели социальные факторы. Однако жизнедеятельность каждого отдельного человека подчинена биологическим законам. Сохраняет все свое значение и мутационный процесс как источник генотипической изменчивости. В известной мере действует стабилизирующая форма естественного отбора, устраняя резко выраженные отклонения от средней нормы. Утрачивает свое значение изоляция как эволюционный фактор. Исчезновение классовых, религиозных, расовых и других барьеров, повышение частоты смешанных браков приводит к усилению генотипического разнообразия человечества. В процессе социальной эволюции создаются все более благоприятные возможности для раскрытия индивидуальности каждого человека. Общественный характер труда позволил человеку выделиться из природы и создать искусственную среду обитания.

### ОРГАНИЗМ И СРЕДА. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

Нашу планету населяют более 2 млн. видов живых организмов. Животное население Земли называют

*фауной*, растительное — *флорой*. Фауна и флора распределены по поверхности Земли очень неравномерно как по величине биомассы, приходящейся на единицу площади, так и по составу видов животных и растений. В соответствии с климатическими условиями формируются специфические растительные сообщества — тропические дождевые леса, горные леса, тундра, тайга, саванна или пустыня. В таких растительных сообществах существуют виды животных, приспособившиеся именно к этим условиям. С учетом родства видов, населяющих те или иные территории, в настоящее время выделяют следующие биогеографические области:

1 Голарктическая (Северная Америка с Гренландией, Евразия без Индии, Исландия, Корея, Япония и Северная Африка).

2 Палеотропическая (Африка южнее Сахары, Мадагаскар, Индия и Индокитай).

3. Австралийская (Австралия, Новая Гвинея, Новая Зеландия, Океания).

4. Неотропическая (Южная и Центральная Америка).

5. Антарктическая (Антарктика).

Конечно, между указанными областями не существует резких границ, а имеются широкие переходные зоны смешения фауны. О четких границах между областями можно говорить лишь в тех случаях, когда смешению фаун препятствуют высокие горы, широкие морские проливы или ледяные пустыни. В других случаях мигранты поселяются рядом с древними обитателями, чем и определяется своеобразие животного и растительного мира переходных зон.

Каждая область имеет довольно специфический состав видов животных и растений. В качестве примера можно привести особенности расселения животных на суше. Так, для Голарктики из млекопитающих характерны кроты, бобры, мыши, бизоны, зубры, из земноводных — саламандры, из рыб — щуки, карповые.

Из беспозвоночных в Голарктике широко распространены речные раки. Сходство между животными Старого и Нового Света обусловлено и историей формирования этих частей суши, и близкими условиями существования в них. Растительный мир Голарктики характеризуется широким распространением хвойных (тайга), лиственных лесов (дуб, клен, береза и др.), злаков, мхов и лишайников.

Палеотропическую область населяют бегемоты, жирафы, зайцы-прыгуны. На пространствах обширных саванн обитают многочисленные антилопы, газели, буйволы. И в Африке и в Южной Азии много сходных видов, особенно крупных млекопитающих: слонов, носорогов, быков, антилоп.

Австралийская область отличается обилием видов животных, встречающихся только на этой территории. Здесь обитают яйцекладущие млекопитающие, 145 видов сумчатых, в то время как плацентарные представлены немногими видами мышеобразных, рукокрылыми и введенной человеком и одичавшей собакой динго. Среди земноводных отсутствуют хвостатые амфибии и много квакш. Птицы представлены страусами эму, многочисленными видами попугаев, неспособными к полету кустарниковыми птицами, райскими птицами и др.

Область, самая бедная животными и растениями, — Антарктическая. Из позвоночных здесь встречаются только те, которые кормятся в море. Особенно хорошо приспособились к жизни на антарктическом побережье пингины с их непроницаемым для воды оперением и толстым слоем подкожного жира. Из беспозвоночных в Антарктиде живут преимущественно тихоходки, клещи и насекомые. Среди насекомых наиболее обычны ногохвостки, характерные для любых ледников. Растительный мир состоит в основном из водорослей и лишайников. Флора высших растений очень бедна и включает лишь несколько видов.

Из этого краткого перечня видно, что количественный и качественный состав видов биогеографических областей неодинаков. Эти различия определяются в основном двумя причинами: геологической историей территории и климатическими условиями.

Рассмотрим рис. 58. На нем изображены очертания суши в разные геологические эпохи. В палеозойскую эру существовал единый суперматерик. Около 230 млн. лет назад, в триасовом периоде мезозойской эры, этот единый массив суши раскололся на две части. Северная включала Северную Америку, Европу и Азию, южная часть состояла из будущих Южной Америки, Африки, Антарктиды, Австралии и Индии. В юрском периоде мезозойской эры существовали уже два суперконтинента — северный (Лавразия) и южный (Гондвана). Разломы земной коры и движение материковых плит продолжались и в последующем. Южная Америка отделилась

от Африки, Австралия от Антарктиды. Индия в своем движении на север в конце мезозойской — начале кайнозойской эры столкнулась с Азией, в результате чего образовался Гималайский хребет.

Вследствие отделения Австралии от остальной части суши еще до широкого распространения планктонных млекопитающих на этой территории сохранились вымершие на других континентах виды пресмыкающихся, птиц и сумчатых.

Связью Африки с Антарктидой в палеозойское и мезозойское время объясняется нахождение на «ледовом континенте» залежей каменного угля, остатков стегоцефалов и крупных хищных пресмыкающихся, а также зверозубых ящеров.

Разделение северного суперконтинента на Евразию и Северную Америку произошло в начале кайнозойской эры. К этому времени здесь уже существовали хищные, приматы, копытные, грызуны и многие другие группы млекопитающих. Понятно, что североамериканские, европейские и азиатские млекопитающие связаны между собой более близким родством, чем с представителями этого класса, населяющими Южную Америку или Австралию.

Связь между Азией и Северной Америкой («Берингов мост») прервалась только к началу четвертичного периода кайнозойской эры вследствие подъема уровня моря. До этого между двумя материками происходил обмен видами животных.

Второй фактор, обуславливающий различия между животным и растительным миром на разных территориях, — климатические условия.

Для оценки климатических условий на данной территории используются следующие показатели: средняя годовая температура; средняя температура самого холодного месяца; средняя температура самого теплого месяца; сумма температур выше  $10^{\circ}$ , характеризующая термические условия местности; годовое количество осадков; продолжительность устойчивого снежного покрова и некоторые другие. В зависимости от количества солнечной энергии, падающей на единицу площади земной поверхности, и от степени увлажнения формируются растительные сообщества со специфическим животным населением: тундра в высоких широтах, хвойные и далее к югу широколиственные леса умеренного пояса, степи, субтропические леса, влажные тропи-

ческие леса в экваториальной зоне. В условиях высоких средних температур и недостатка влаги в низких широтах образуются саванны и пустыни. Существует еще один фактор, обуславливающий своеобразие фауны и флоры на какой-то определенной территории, — изоляция. Это относится главным образом к островным популяциям, обитателям пещер, горных ущелий и т. п. Острова заселяются видами, способными преодолеть морские просторы или попадающими туда случайно. Поэтому видовой состав обитателей островов значительно беднее, чем на континентах в тех же широтах. Сказанное относится и к другим изолированным популяциям, которых географические преграды лишают возможности мигрировать. Вследствие приспособления к местным условиям здесь образуются виды, не встречающиеся в других местах. Такие виды называются *эндемиками*.

Живые организмы не просто обитают в той или иной местности: они находятся в постоянном взаимодействии с факторами неживой природы и друг с другом. *Наука о взаимоотношениях живых организмов со средой их обитания называется экологией*. Отдельные элементы внешней среды носят название экологических факторов.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Факторы внешней среды, действующие на организм, делятся на две группы:

1) *абиотические*, куда входят факторы неживой природы, — свет, температура, влажность, геомагнитное поле Земли, гравитация, состав водной, воздушной, почвенной среды;

2) *биотические*, связанные с влиянием со стороны других живых организмов.

В последнее время выделяют еще группу *антропогенных* факторов, к которым относятся разнообразные проявления деятельности человека.

### Абиотические факторы среды

**Свет.** Излучение Солнца выполняет по отношению к живой природе двойную функцию. Во-первых, это источник тепла, от количества которого зависит активность жизни на данной территории; во-вторых, свет служит сигналом, определяющим активность процессов

жизнедеятельности, а также ориентиром при передвижении в пространстве.

Для животных и растительных организмов большое значение имеют длина волны воспринимаемого излучения, его интенсивность и продолжительность воздействия (длина светового периода суток, или фотопериод). Видимый, или белый свет, составляют около 45 % общего количества лучистой энергии, падающей на Землю. Ультрафиолетовые лучи составляют около 10 % всей лучистой энергии. Невидимые для человека, они воспринимаются органами зрения насекомых и служат им для ориентации на местности в пасмурную погоду. Лучи ультрафиолетовой части спектра необходимы и для нормальной жизнедеятельности человека. Под их воздействием в организме образуется витамин *D*.

Наибольшее значение для организмов имеет видимый свет с длиной волны от 0,4 до 0,75 мкм. Энергия видимого света используется для процессов фотосинтеза в клетках растений. При этом листьями особенно сильно поглощаются оранжево-красные (0,66—0,68 мкм) и сине-фиолетовые (0,4—0,5 мкм) лучи. На биосинтез расходуется от 0,1 до 1 % приходящей солнечной энергии, иногда коэффициент полезного действия фотосинтезирующей растительности достигает нескольких процентов.

Разнообразие световых условий, при которых живут растения, очень велико. В разных местообитаниях неодинаковы интенсивность солнечной радиации, ее спектральный состав, продолжительность освещения и т. д. У растений интенсивность фотосинтеза возрастает с увеличением освещенности до известного предела, называемого уровнем светового насыщения или экологического оптимума. Дальнейшее усиление светового потока не сопровождается увеличением фотосинтеза, а затем приводит к его угнетению.

По отношению к свету различают три группы растений: светолюбивые, тенелюбивые и теневыносливые. *Светолюбивые* обитают на открытых местах в условиях полного солнечного освещения (степные и луговые травы, культурные растения открытого грунта и многие другие). Но и у светолюбивых растений увеличение освещенности сверх оптимальной подавляет фотосинтез. *Тенелюбивые растения* имеют экологический оптимум в области слабой освещенности и не выносят сильного света. Это виды, обитающие в нижних, затененных яру-

сах растительных сообществ — ельников, дубрав и т. п. *Теневыносливые растения* хорошо растут при полной освещенности, но адаптируются и к слабому свету.

В регуляции активности живых организмов и их развитии большое значение имеет продолжительность освещения (фотопериод). Смену дня и ночи, а также изменение продолжительности светового периода суток организмы используют как сигналы для распределения своих функций во времени и для программирования своих жизненных циклов таким образом, чтобы использовать самые благоприятные условия. Например, наступление активности в разное время суток у ночных и дневных хищников ослабляет конкуренцию за добычу. В умеренных зонах выше и ниже экватора цикл развития животных и растений приурочен к определенным сезонам года. Подготовка к зиме осуществляется не на основе изменения температурных условий, которые весьма изменчивы, а вследствие сокращения длины дня, которая в отличие от других сезонных характеристик всегда одинакова в определенное время года в данном месте. Изменения фотопериода служат пусковым сигналом, включающим физиологические процессы. Весной, с удлинением светового периода, начинается рост и цветение у растений, размножение у птиц и млекопитающих. Укорочение светового периода осенью служит сигналом растениям для сбрасывания листьев, животным — для накопления жира и миграции, подготовки к зимней спячке. Изменения длины дня воспринимаются органами зрения у животных и специальными пигментами у растений. Возбуждение рецепторов вызывает ряд последовательных биохимических реакций, активацию ферментов или выделение гормонов и, наконец, физиологическую или поведенческую реакцию. *Реакция организмов на сезонные изменения длины дня носит название фотопериодизма.*

Способность организмов воспринимать время, наличие у них «биологических часов» — важное физиологическое приспособление, повышающее шансы на выживание в данных условиях среды. Там, где нет выраженных сезонных изменений климата, большинство видов не обладает фотопериодизмом. Например, у многих тропических деревьев цветение и плодоношение растянуто во времени, и на дереве одновременно встречаются и цветки, и плоды. В умеренном климате виды, успевающие быстро завершить свой жизненный цикл и не встре-

чающиеся в активном состоянии в неблагоприятные сезоны года (эфемеры), также не проявляют фотопериодических реакций. Фотопериодизм может быть не только прямым, но и опосредованным. Так, у капустной корневой мухи зимняя диапауза (состояние покоя) развивается вследствие изменений качества пищи, возникающих в связи с подготовкой растения к холодам.

Инфракрасное излучение составляет примерно 45 % от общего количества солнечной энергии, притекающей к Земле. Инфракрасные лучи поглощаются тканями растений и животных, объектами неживой природы, в том числе водой. Любая поверхность, имеющая температуру выше нуля, испускает длинноволновые инфракрасные (тепловые) лучи. Поэтому растения и животные получают тепловую энергию не только от Солнца, но и от предметов окружающей среды.

**Температура.** От температуры окружающей среды зависит температура тела большинства организмов и, следовательно, скорость всех химических реакций, составляющих обмен веществ. Нормальное строение и функционирование белков, от которых зависит само существование жизни, возможно в пределах от 0 до 50 °С. Между тем температурные границы, в пределах которых обнаруживается жизнь, гораздо шире. В ледяных пустынях Антарктики температура может опускаться до — 88 °С, а в безводных пустынях достигать 58 °С в тени. Некоторые виды бактерий и водорослей обитают в горячих источниках при температурах 80—88 °С. Таким образом, диапазон колебаний температур на разных территориях Земли, где встречается жизнь, достигает 176 °С. Даже в одном местообитании разница между минимальной температурой зимой и максимальной летом может составлять более 80 °С. В некоторых местах велики и суточные колебания температуры: так, в пустыне Сахара на протяжении суток температура может изменяться на 50 °С.

Но ни одно живое существо в мире не способно в активном состоянии переносить весь диапазон температур. Поэтому распространение любого вида животных и растений ограничено тем местообитанием, к температуре которого он приспособлен.

По отношению к температуре окружающей среды живые организмы делят на две группы: пойкилотермные, температура тела которых зависит от окружающей среды и получающие теплоту главным образом от

внешних источников, и гомойотермные, поддерживающие постоянную температуру тела независимо от ее колебаний во внешней среде.

На рис. 67 схематически изображены пути теплообмена между пойкилотермным организмом и окружающими его физическими телами. Из рисунка видно, что пойкилотермный организм не только получает теплоту из среды, но и отдает ее в пространство. За счет процессов обмена веществ животные с непостоянной температурой тела могут некоторое время регулировать температуру тела (пресмыкающиеся, пчелы и др.), но такие возможности крайне ограничены. Кроме того, у пойкилотермных организмов выработались определенные структурные, физиологические и поведенческие реакции, позволяющие избежать резких изменений температуры тела.

**Приспособления к переохлаждению.** Холод неблагоприятно сказывается на организмах, поскольку он тормозит основные физиологические процессы, снижает энергетическую эффективность дыхания, замедляет скорость развития. При замерзании воды в межклеточных пространствах и внутри клетки образующиеся кристаллы льда вызывают механическое повреждение клеток и их последующую гибель. У растений холодных местообитаний или переносящих холодные зимы развиваются защитные изменения от комплекса неблагоприятных условий (сильные ветры, иссушение и др.).

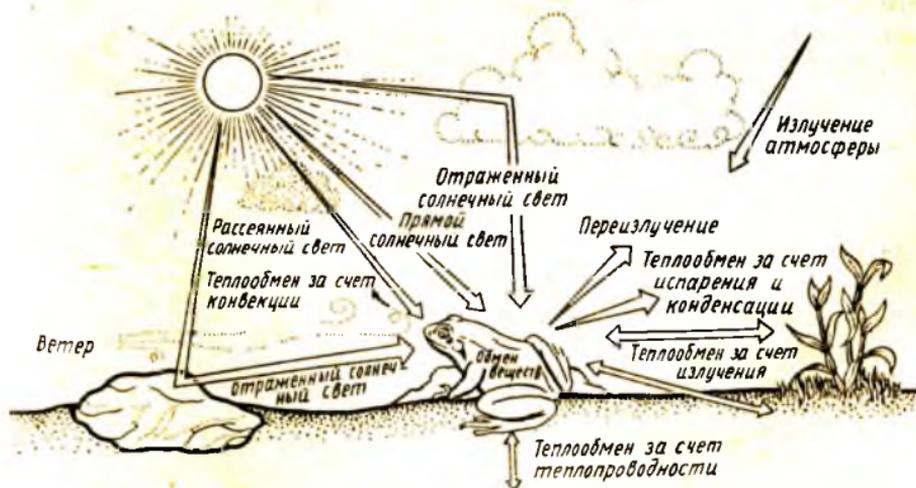


Рис. 67. Схематическое изображение путей теплообмена между пойкилотермным организмом и окружающей средой

Среди морфологических адаптаций у растений отметим лишь имеющие важное значение небольшие размеры (карликовость) и образование стелющихся форм (стлаников). Многолетние травы, кустарники полярных и высокогорных областей имеют высоту несколько сантиметров, очень мелкие листья (карликовая береза, карликовые ивы). Их высота соответствует глубине снежного покрова, так как все части, выступающие над снегом, гибнут от замерзания и высыхания.

Некоторые кустарники и деревья переходят к горизонтальному росту. К ним относятся можжевельник, кедровый стланик (рис. 68), рябина и др. Их ветви стелются по земле и не поднимаются выше обычной глубины снежного покрова.

Шире распространены физиологические приспособления к низкой температуре. Они направлены на снижение точки замерзания клеточного сока. Это достигается повышением концентрации растворимых углеводов и других веществ. У открыто зимующих насекомых накопление в тканях глицерина и некоторых спиртов позволяют им выносить температуры до  $-30$ — $-35$  °С. Многие пойкилотермные животные приспособляются к жизни в местообитаниях с постоянно низкой температурой. Обитающая на поверхности ледников ногохвостка по ночам примерзает ко льду и лишь днем становится активной. Оптимальная температура для нее  $5$ — $6$  °С, а температура  $-15$  °С губительна. Известно высокогорное насекомое, для которого оптимальная температура  $1$  °С.

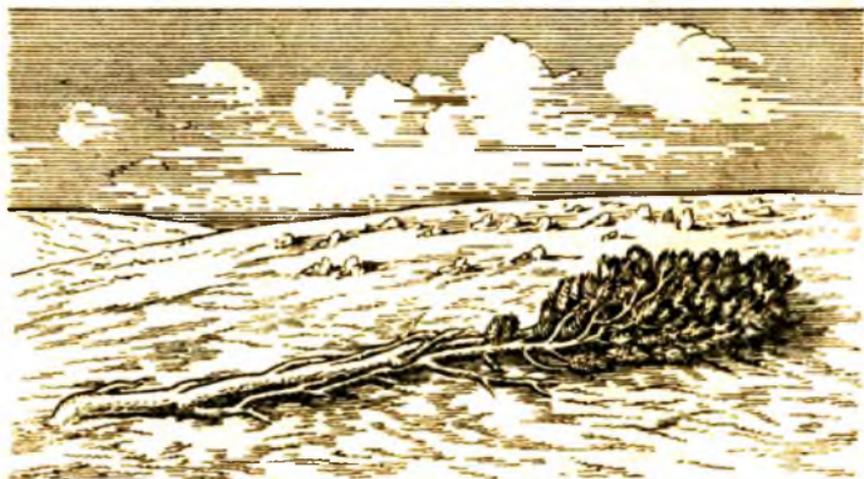


Рис. 68. Кедровый стланик

Поведенческие адаптации пойкилотермных животных связаны с поиском укрытий, позволяющих переждать холодное время года. Насекомые и личинки насекомых проникают под кору деревьев, круглые и кольчатые черви, обитающие в почве, уходят на большую глубину, змеи образуют большие скопления в ямах и норах, под корягами, тритоны забираются в дупла деревьев и т. п. Крайней формой приспособления растений и животных к холоду служит анабиоз — такое состояние организма, при котором процессы жизнедеятельности настолько замедлены, что отсутствуют все видимые проявления жизни. Состояние анабиоза как приспособительная реакция наблюдается при наступлении и других неблагоприятных условий, например отсутствия влаги. Анабиоз позволяет организмам пережить холодное время года. Так, мхи и лишайники переносят промерзание в зимнее время года в состоянии анабиоза и после оттаивания оказываются вполне жизнеспособными. Некоторые лишайники способны выдерживать низкие температуры, при которых приостановлены все физиологические процессы, более двух лет.

Для многих видов животных характерна зимняя спячка (лягушки и др.), во время которой уровень обменных процессов снижается, однако не достигает такой степени угнетения, как при анабиозе. Подготовка к состоянию зимнего покоя начинается заблаговременно. У растений сбрасывается листва, наблюдается одревеснение побегов и утолщение их пробкового слоя, зимующие почки водных растений опускаются на дно водоемов, птицы отлетают в более теплые края и т. п.

**Приспособления к перегреву.** Разнообразие тепловых условий в значительной мере определяет географическое распространение организмов с непостоянной температурой тела. Годовую динамику теплоты отражает ход среднемесячных температур, неодинаковых в разных широтах и при разных типах климата. По обеспеченности теплотой различают следующие термические (тепловые) пояса:

1. *Тропический пояс.* Температура не снижается до  $0^{\circ}\text{C}$ , средняя температура самого холодного месяца  $15\text{--}20^{\circ}\text{C}$ , колебания температуры на протяжении года не превышают  $5^{\circ}\text{C}$ .

2. *Субтропические пояса.* Температура самого холодного месяца выше  $4^{\circ}\text{C}$ , самого теплого — выше  $20^{\circ}\text{C}$ . Минимальные температуры опускаются ниже  $0^{\circ}\text{C}$  не

каждый год. Возможны кратковременные морозы. Устойчивый снежный покров отсутствует.

3. *Умеренные пояса.* Хорошо выражен летний теплый сезон и продолжительный зимний период покоя большинства организмов (кроме птиц и млекопитающих). Средняя длительность безморозного периода 70—80 дней. Зимой устойчивый снежный покров и устойчивые морозы. Заморозки весной и осенью.

4. *Холодные пояса.* Заморозки возможны в течение всего летнего периода, который длится всего 1,5—2 мес.

Таким образом, на обширных территориях планеты живые организмы подвергаются воздействию высоких температур, интенсивному солнечному облучению, что нередко сочетается с недостатком влаги. Действие чрезмерно высоких температур влечет за собой ряд опасностей: обезвоживание и иссушение, ожоги, разрушение хлорофилла у растений, расстройства дыхания и других физиологических процессов, тепловую денатурацию белков и, наконец, гибель.

У растений и животных выработались разнообразные приспособления, позволяющие избежать вредных последствий перегрева. У растений — это густое опушение, придающее листьям светлую окраску и усиливающее отражение падающего света, вертикальное положение листьев, свертывание листовых пластинок (у злаков), уменьшение поверхности листа, развитие колючек (кактусы), способность к запасанию большого количества воды, развитая корневая система и др. Эти особенности строения одновременно обуславливают уменьшение потери воды растениям.

Основные способы регуляции температуры тела у пойкилотермных животных — поведенческие: изменение позы, поиск благоприятных микроклиматических условий, смена мест обитания, рытье нор и т. п. Например, пустынная саранча в прохладные утренние часы подставляет солнечным лучам широкую боковую поверхность тела, а в полдень — узкую спинную. В жаркие часы дня многие животные прячутся в тень или норы, некоторые виды пресмыкающихся взбираются на кусты, чтобы избежать соприкосновения с раскаленной поверхностью почвы. В ряде случаев низшие растения и животные с непостоянной температурой тела переживают жаркое время года в состоянии анабиоза.

В целом регуляция температуры тела у пойкилотермных животных не достигает уровня, позволяющего сох-

ранять активность круглый год при значительных колебаниях температуры внешней среды.

В связи с этим очень важен вопрос о влиянии температуры на развитие пойкилотермных организмов — растений и животных. С повышением температуры окружающей среды они развиваются быстрее. Однако для каждого вида существует определенная температура, при которой восстанавливается нормальный обмен веществ после холодового угнетения. Этот температурный уровень называется *температурным порогом развития*. Организм будет расти только при температуре среды, превышающей пороговую. Например, развитие икры форели начинается при 0 °С. При температуре воды 2 °С мальки выходят из яиц через 205 дней, при 5 °С — через 82 дня, а при 10 °С — через 41 день. Во всех случаях произведение положительных температур среды на число дней развития остается постоянным: 410. Таким образом, для осуществления программы развития пойкилотермным организмам необходимо определенное количество теплоты, которое называется *суммой эффективных температур* (под эффективной температурой понимают разницу между температурой среды и температурным порогом развития). Следовательно, каждый вид имеет свой температурный порог развития и свою сумму эффективных температур, которая требуется для завершения развития. Это относится и к растениям. Сроки цветения растений зависят от того, за какой период они набирают сумму эффективных температур.

Этот показатель служит фактором, ограничивающим географическое распространение вида. Так, северная граница лесов пролегает там, где средняя июльская температура составляет 10—12 °С. Севернее для развития деревьев уже не хватает теплоты — зона лесов сменяется безлесной тундрой.

Гораздо меньше зависят от температурных условий среды животные с постоянной температурой тела, или гомойотермные животные, — птицы и млекопитающие. Они обладают разнообразными механизмами терморегуляции, позволяющими поддерживать определенную температуру тела и активность при экстремально низких или высоких температурах окружающего воздуха. Например, песец, заяц-беляк, тундровая куропатка проявляют нормальную жизнедеятельность в самые сильные морозы, когда разница между температурой тела и

температурой воздуха составляет десятки градусов (до 70 °С). В основе высокой приспособленности птиц и млекопитающих лежат ароморфные изменения строения их тела (полное разделение артериального и венозного кровотока благодаря наличию четырехкамерного сердца и утрате одной дуги аорты; развитие перьевого или волосяного покрова, способствующего сохранению тепла, развитие головного мозга, обеспечивающего возможность совершенной регуляции обмена веществ, кровообращения и т. д.). Существует много более мелких частных приспособлений, обеспечивающих постоянство температуры тела у гомойотермных животных. Например, у ластоногих и китов сохранению тепла способствует толстый слой жира в подкожной клетчатке. Теплоизолирующие свойства жировой прослойки настолько велики, что под тюленями, лежащими на снегу, снег не тает, хотя температуре тела животных поддерживается на уровне 38 °С.

Поддержанию оптимальной температуры способствуют поведенческие реакции животных. Так, обитающие в Антарктике пингвины в сильные морозы и бураны сбиваются в плотную кучу. Особи, оказавшиеся с краю, через некоторое время пробиваются внутрь и таким образом птицы постоянно перемещаются. Внутри такого скопления температура достигает 37 °С даже в самые сильные морозы.

Высокий уровень организации и совершенство механизмов регуляции физиологических процессов у гомойотермных животных позволяют им сохранять активность при резких перепадах температур и освоить практически все местообитания.

**Влажность.** Вода — необходимый компонент клетки, поэтому ее количество в том или, ином местообитании определяет характер растительности и животного мира в данной местности. В некоторой зависимости от количества воды в окружающей среде находится и содержание ее в теле растений и животных и их устойчивость к высуханию. У растений пустынь, сухих степей вода составляет 30—65 % от общей массы, в лесостепных дубравах эта величина возрастает до 70—85 %, в ельниках достигает 90 %

Тело животных, как правило, не менее чем на 50 % состоит из воды. У амбарного долгоносика, питающегося очень сухим кормом — зерном, воды в теле еще меньше — 46 %. Гусеницы, поедающие сочные листья,

содержат 85—90 % воды. В целом у животных, обитающих на суше, меньше воды в организме, чем у водных. Так, тело домашнего скота содержит 59 % влаги, тело человека — 64 %, утки кряквы — 70 %. У рыб содержание воды в организме достигает 75 %, а у медуз — более чем 99 %.

Водный баланс местности зависит от количества осадков, выпадающих в течение года, и величины, характеризующей ее испарение. Если количество испаряемой воды превышает годовую сумму осадков, такие области носят название сухих, засушливых или *аридных*. Области, достаточно обеспеченные влагой, называют *гумидными* (влажными).

Избыток воды в почве приводит к развитию болот, населенных видами растений, не способных регулировать свой водный режим. К ним относятся водоросли, грибы, лишайники, некоторые мхи, элодея, водяные лютики, валлиснерия, тростник и многие другие. У таких растений низкое осмотическое давление клеточного сока и, следовательно, незначительная водоудерживающая способность, высокий уровень испарения через широко открытые устья. Корневая система у цветковых болотных растений плохо развита или совсем отсутствует. Ограничена способность к регуляции водного баланса у травянистых растений темнохвойных лесов.

При уменьшении влажности почвы меняется видовой состав растительных сообществ. Широколиственные леса сменяются мелколиственными, которые переходят в лесостепь. При дальнейшем уменьшении количества осадков (и повышении сухости почвы) высокие травы уступают место низкотравью. При годовом количестве осадков 250 мм и ниже возникают пустыни. При неравномерном распределении осадков по временам года растениям и животным приходится переносить длительные засухи.

Растения выработали ряд приспособлений к периодическому недостатку влаги. Это — резкое сокращение вегетационного периода (до 4—6 недель) и длительный период покоя, который растения переживают в виде семян, луковиц, клубней и т. д. (тюльпаны, гусиный лук, мак и др.). Такие растения называются *эфемерами* и *эфемероидами*. Другие, не прекращающие роста в сухой период, имеют сильно развитую корневую систему, по массе намного превосходящую надземную часть. Уменьшение испарения достигается уменьшением ли-

стовой пластинки, ее опущением, сокращением числа устьиц, преобразованием листа в колючки, развитием водонепроницаемого воскового налета. Некоторые виды, например саксаулы, теряют листву, и фотосинтез осуществляют зеленые ветви. Многие растения способны запасать воду в тканях стебля или корня (кактус, африканские пустынные молочаи, степная таволга). Выживанию в условиях сухого периода способствуют и высокое осмотическое давление клеточного сока, препятствующее испарению, и способность терять большое количество воды (до 80 %) без потери жизнеспособности.

Пустынные животные имеют особый тип обмена веществ, при котором вода образуется в организме при поедании сухого корма (грызуны). Источником воды служит и жир, накапливающийся у некоторых животных в больших количествах (верблюды, курдючные овцы). Копытные способны в поисках воды пробегать огромные расстояния. Многие мелкие животные на период засухи впадают в анабиоз (рис. 69).

**Соленость.** Для живых организмов большое значение имеет качественный и количественный состав минеральных солей в окружающей среде. Воздух содержит мало солей, и они не оказывают существенного влияния на живые организмы. В воде соли присутствуют всегда и почти исключительно в растворах. Главными компонентами солевых растворов служат ионы  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$ . Из анионов наибольший удельный вес принадлежит хлору ( $\text{Cl}^-$ ), остаткам серной кислоты ( $\text{SO}_4^{2-}$ ), гидрокарбоната ( $\text{HCO}_3^-$ ) и карбоната ( $\text{CO}_3^{2-}$ ). К важным компонентам природных растворов относятся также ионы двух- или трехвалентного железа и марганца. В целом можно сказать, что в морской воде больше всего натрия и хлора. В пресных водах преимущественно встречаются ионы кальция, гидрокарбоната и карбоната. В некоторых водоемах преобладают сульфаты (Каспийское и Аральское моря).

По содержанию солей (г/л) выделяют четыре группы природных вод: 1) пресные воды — до 0,5; 2) солоноватые воды — от 0,5 до 30; 3) соленые — от 30 до 40; 4) рассолы — свыше 40.

Концентрация и качественный состав солей в водоемах оказывают большое влияние на численность и распространение водных животных. Пресноводные животные в целом имеют более высокое осмотическое

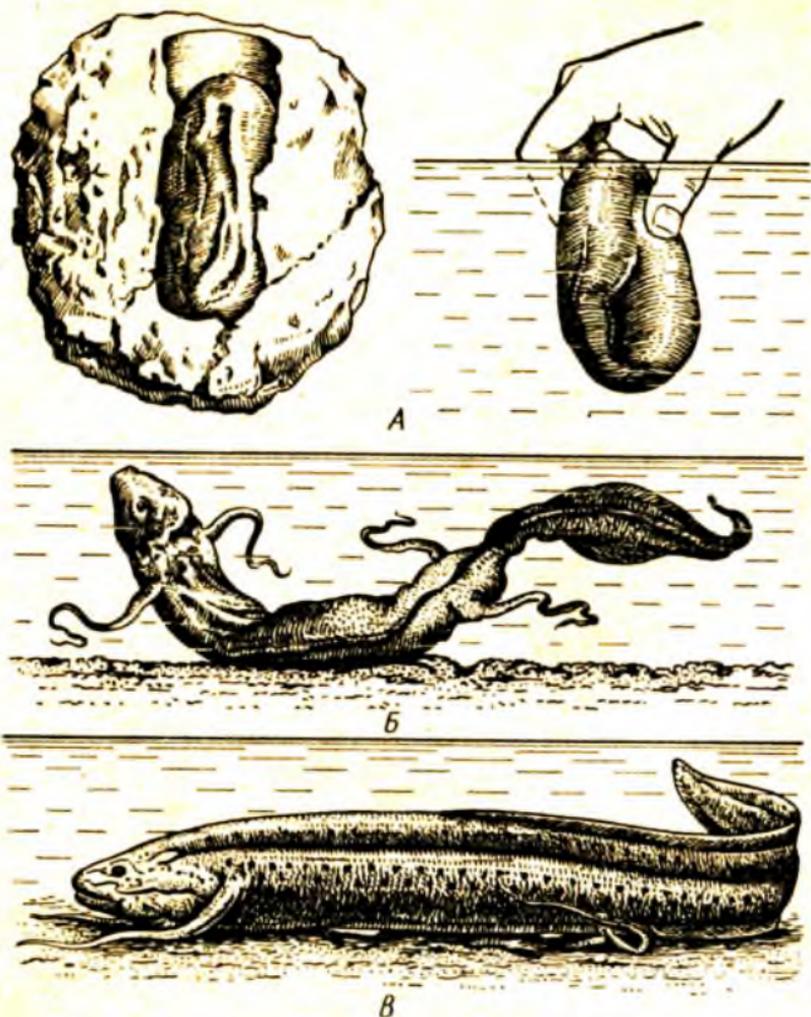


Рис. 69. Двоякодышащая рыба протоптер переживает засуху (от 6—9 месяцев до 4-х лет) в состоянии анабиоза в коконе из выделяемой им слизи (А). После дождей или при помещении кокона в воду протоптер оживает (Б, В)

давление по отношению к окружающей их среде, поэтому вода поступает в их организм постоянно.

Для выведения излишков воды служат пульсирующие вакуоли (у простейших) и органы выделения у многоклеточных животных. Морские обитатели в большинстве изотоничны морской воде, но многие виды гипотоничны и для них регулирование концентрации растворенных в жидкостях тела веществ сопряжено с большими энергетическими затратами. Например, у древних хрящевых рыб (акул, скатов) осмотическое давление внутри тела равно давлению в окружающей морской воде. Но у костистых рыб, эволюционно возник-

ших в пресной воде, осмотическое давление низкое. Для компенсации потерь воды в их теле они пьют морскую воду, а поглощенные вместе с ней избыточные соли выделяются почками, а также через кишечник и жабры.

Немногие виды водных животных могут обитать и в пресной, и в соленой воде. Так, европейский речной угорь нерестится в море. Молодые угри проникают в реки и вырастают в пресной воде. Для нереста взрослые рыбы снова мигрируют в море. Наоборот, семга и лосось нерестятся в пресной воде, а вырастают в море. Точно так же некоторые крабы поднимаются по рекам далеко в глубь материка, но личинки их развиваются и достигают половой зрелости только в море. Это связано с историей развития видов. Так, у угря родственные виды — чисто морские рыбы, а виды, близкие к семге и лососю, — пресноводные. Таким образом, мигрирующие виды в своем онтогенезе повторяют филогенез соответствующих семейств рыб.

Водоемы, очень богатые солями, в целом для обитания животных непригодны. К существованию в таких условиях приспособился рачок артемия, отдельные виды синезеленых водорослей, жгутиковых, бактерий. Кислотность и щелочность среды обитания (рН) почвы и воды оказывают сильное влияние на организмы. Высокие концентрации ионов  $H^+$  или  $OH^-$  (при рН соответственно ниже 3 или выше 9) оказываются токсичными. В очень кислых или щелочных почвах повреждаются клетки корней растений. Кроме того, при рН ниже 4,0 почвы содержат много ионов алюминия, которые также токсически воздействуют на растения. В этих условиях токсических концентраций достигают и ионы железа и марганца, в малых количествах совершенно необходимые растениям. В щелочных почвах наблюдается обратное явление — нехватка необходимых химических элементов. При высоких значениях рН железо, марганец, фосфаты, ряд микроэлементов оказываются связанными в малорастворимых соединениях и недоступны растениям.

В реках, прудах и озерах с повышением кислотности воды видовое разнообразие уменьшается. Повышенная кислотность действует на животных несколькими путями: нарушая процесс осморегуляции, работу ферментов, газообмен через дыхательные поверхности; повышая концентрацию токсичных элементов, особенно алюми-

ния; снижая качество и разнообразие пищи. Например, при низком рН подавляется развитие грибов, а водная растительность менее разнообразна или совсем отсутствует.

Промышленное загрязнение атмосферы (диоксид серы, оксиды азота) приводит к выпадению кислотных дождей, рН которых достигает 3,7—3,3. Такие дожди служат причиной засыхания лесов и исчезновения рыбы из водоемов.

**Кислород.** Кислород необходим для обеспечения жизнедеятельности большинства живых организмов. В воздухе в среднем содержится 21 % кислорода (по объему), в воде не более 1 %. С повышением высоты над уровнем моря содержание кислорода в воздухе уменьшается параллельно снижению атмосферного давления. В высокогорных областях содержание кислорода в воздухе служит границей распространения многих видов животных.

За последние десятилетия резко возросло потребление кислорода промышленностью и увеличился выброс в атмосферу диоксида углерода. Например, при сгорании 100 л бензина расходуется количество кислорода, достаточное для дыхания одного человека в течение года. Вместе с тем в промышленных центрах содержание  $\text{CO}_2$  в атмосфере в безветренные дни может в десятки раз превышать обычную норму (0,03 % по объему). Источником пополнения запасов кислорода в атмосфере служат в основном леса. Один гектар соснового леса дает в год около 30 т кислорода — столько, сколько требуется для дыхания 19 человек в течение года. Один гектар лиственного леса выделяет в год около 16 т, а гектар сельскохозяйственных угодий — от 3 до 10 т в год. Отсюда понятно, что сведение лесов наряду с возрастающим выбросом в атмосферу  $\text{CO}_2$  может серьезно изменить соотношение этих газов и повлиять на животный мир планеты.

Удовлетворение потребности в кислороде у живущих в воде животных осуществляется по-разному: одни создают постоянный ток воды над своими дыхательными поверхностями (например, движениями жаберных крышек у рыб), другие имеют очень большую (по отношению к объему) поверхность тела или разнообразные выросты (многие водные ракообразные), третьи часто возвращаются на поверхность, чтобы сделать вдох (киты, дельфины, черепахи, тритоны).

Потребности корней растений в кислороде только отчасти удовлетворяются из почвы. Часть кислорода диффундирует к корням от побегов. У растений, живущих на бедных кислородом почвах (тропические болота), образуются дыхательные корни. Они поднимаются вертикально вверх, на их поверхности имеются отверстия, через которые воздух поступает в корни, а затем в части растения, погруженные в болотистую почву.

**Магнитное поле Земли.** Магнитное поле Земли — важный фактор окружающей среды, под влиянием которого протекала эволюция и который оказывает постоянное влияние на живые организмы. Напряженность магнитного поля возрастает с широтой. При изменении интенсивности потоков частиц, движущихся от Солнца («солнечного ветра»), возникают кратковременные нарушения в магнитном поле Земли — «магнитные бури». Напряженность магнитного поля Земли не остается постоянной и на протяжении суток. Резкие колебания напряженности геомагнитного поля нарушают у человека функционирование нервной и сердечно-сосудистой системы. Насколько глубоко геомагнитное поле влияет на растения, показано на рис. 70: скорость роста растения зависит от ориентации семени по отношению к магнитным силовым линиям.

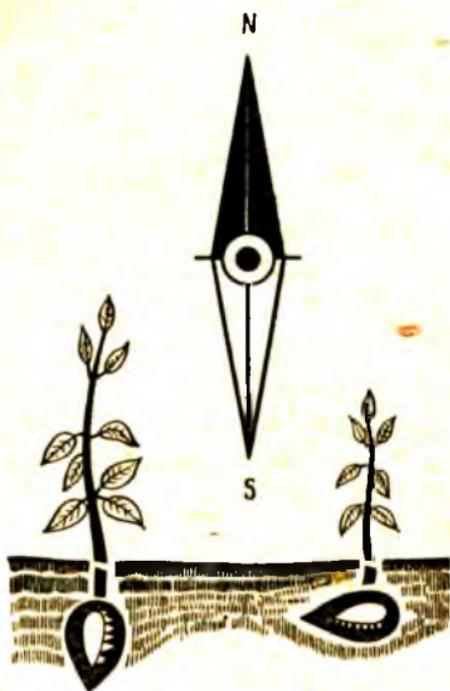


Рис 70. Зависимость скорости роста растения от ориентации семян в геомагнитном поле

**Взаимоотношения между организмами.** Животные и растения, грибы и бактерии существуют не изолированно друг от друга, а вступают в сложные взаимоотношения. Различают несколько форм взаимодействия популяций:

1. *Нейтрализм*, при котором совместно обитающие популяции разных видов не влияют друг на друга. Например, можно сказать, что белка и медведь, волк и майский жук прямо не взаимодействуют, хотя обитают в одном лесу.

2. *Антибиоз*, при котором обе взаимодействующие популяции или одна из них испытывают вредное, подавляющее жизнедеятельность влияние.

3. *Симбиоз* — форма взаимоотношений, при которой оба партнера или один из них извлекают пользу при совместном обитании. Антибиоз и симбиоз — важнейшие компоненты естественного отбора, участвующие в процессе дивергенции видов, поэтому разберем подробнее их основные формы.

**Отрицательные, антагонистические взаимоотношения** между растениями могут проявляться следующим образом.

1. *Взаимное конкурентное подавление*. Например, при смешанных посевах разных видов клевера они сосуществуют, но конкуренция за свет приводит к уменьшению плотности каждого из них.

2. *Подавление одной популяции другой*. Так, грибы, вырабатывающие антибиотики, подавляют рост микроорганизмов. Взаимодействие организмов с помощью химических веществ свойственно и высшим растениям. Разные виды растений испытывают неодинаковую потребность в азоте. Те из них, которые могут расти на бедных почвах, через корневую систему выделяют вещества, подавляющие деятельность свободноживущих азотфиксирующих бактерий, а также образование клубеньков у бобовых. Таким путем они предотвращают накопление в почве азота и заселение ее видами, нуждающимися в большом его количестве.

3. *Конкуренция из-за пищевых ресурсов*. Эта форма конкуренции была изучена советским ученым Г. Ф. Гаузе. При совместном выращивании двух видов инфузорий через некоторое время в питательной среде оставался только один из них. При этом инфузории не нападали

на особой другого вида и не выделяли вредных веществ. Объяснение заключается в том, что изученные виды отличались неодинаковой скоростью роста. В конкуренции за пищу побеждал быстрее размножающийся вид. В естественных условиях конкуренция между близкородственными видами ослабевает, если один из них переходит на новый источник пищи. Надо сказать, что совместное обитание близкородственных видов возможно в тех случаях, когда они расходятся в своих экологических требованиях, т. е. занимают разные экологические ниши. Этим обусловлены имеющиеся у них различия в строении, физиологии, выборе мест и сроков размножения, поведения, способах и источниках питания и т. д. Например, зимой насекомоядные птицы избегают конкуренции за счет разных мест поиска пищи: на стволе деревьев, в кустарниках, на пнях, на крупных или мелких ветвях и т. д.

Таким образом, конкуренция, возникающая между близкими видами, может иметь два следствия: или вытеснение одного вида другим, или разная экологическая специализация видов, дающая им возможность существовать совместно. Конкурентные взаимоотношения — один из важнейших механизмов формирования видового состава сообщества, распределения видов в пространстве и регуляции их численности.

4. *Паразитизм* — форма взаимоотношений организмов, относящихся к разным видам, при которой один организм (паразит) использует другой организм (хозяина) в качестве среды обитания и источника питания. Различают паразитов постоянных и временных. Постоянные паразиты не могут существовать во внешней среде и всю жизнь обитают в теле или на наружных покровах хозяина (аскарида, бычий цепень, вши и др.). Временные паразиты посещают хозяина только для питания (кровососущие клещи, комары).

У некоторых постоянных паразитов все стадии жизненного цикла осуществляются в теле одного хозяина (круглые черви: трихинелла, острица), у других каждый этап жизненного цикла проходит в теле нового хозяина (некоторые паразитические плоские черви). По месту расположения в теле хозяина выделяют паразитов наружных (вши, клещи, блохи) и внутренних, обитающих в тканях или полостях хозяина (трихинелла, аскарида, сосальщики, эхинококки, малярийный плазмодий). В теле представителей паразитических видов,

в свою очередь, могут обитать паразиты. Это явление получило название *сверхпаразитизма*.

У паразитов в результате естественного отбора развились многочисленные приспособления (идиоадаптации), способствующие добыванию пищи или удержанию в теле хозяина: колюще-сосущий ротовой аппарат, присоски, крючья и т. п.

5. *Хищничество* — форма взаимоотношений, при которой организм одного вида использует представителей другого вида в качестве источника пищи однократно (убивая их).

Следует подчеркнуть, что существование паразитов и хищников зависит от подавляемых ими популяций, поэтому численность тех и других находится в некотором равновесии.

Паразитический образ жизни оказывает глубокое влияние на строение паразитов. Естественный отбор идет у них в направлении совершенствования аппарата добывания и хранения пищи и сильного развития половой системы. Так, у кровососущих видов увеличивается вместимость пищеварительной системы за счет образования слепых выростов кишечной трубки (пиявки, клещи). Возрастает объем органов размножения. У некоторых паразитических форм они составляют основную часть массы тела. Соответственно и продуктивность паразитов очень велика. Например, свиной цепень (класс ленточные черви) за сутки образует до 5 млн. яиц. В громадном количестве воспроизводятся семена растений-паразитов, обладающих к тому же долговечностью и сохраняющих всхожесть многие годы. Высокая плодовитость паразитов и устойчивость оплодотворенных яйцеклеток (или зародышей) во внешней среде увеличивают вероятность их контакта с организмом-хозяином.

Благодаря питанию за счет хозяина строение многих паразитов упрощается, они утрачивают органы активной жизни: органы зрения, передвижения, упрощается строение органов чувств. У ленточных червей, обитающих в кишечнике человека, т. е. в питательном растворе, отсутствует пищеварительная система и питание осуществляется путем всасывания всей поверхностью тела.

Существует своеобразная форма паразитизма, при которой паразит использует для питания не ткани и соки организма хозяина, а пищу, предназначенную для его потомства. Некоторые мухи откладывают яйца в гнезда

одиночных ос. Личинки этих мух питаются тканями парализованных гусениц, заготовленных осой для своего потомства. Такая форма паразитизма получила название *гнездового*. Гнездовой паразитизм свойствен и позвоночным животным. Кукушка обыкновенная откладывает свои яйца в гнезда мелких воробьиных птиц. Птенцы кукушки развиваются быстрее, чем птенцы хозяина. Они выталкивают из гнезда чужие яйца или птенцов и получают всю пищу, приносимую приемными родителями.

**Положительные, симбиотические взаимоотношения** также представлены разнообразными формами.

1. *Одностороннее использование одним видом другого без принесения ему вреда*. Сюда относятся: а) предоставление другому виду пищи и б) предоставление другому виду убежища. Например, гиены следуют за львами, подбирая остатки недоеденной ими добычи. Рыба-прилипала, присасываясь к крупным рыбам (акулам), использует их как средство передвижения и, кроме того, питается их отбросами. Такая форма взаимоотношений носит название *нахлебничества*.

Широко распространено использование построек или полостей тела других видов в качестве убежищ. В тропических водах некоторые рыбы прячутся в полости органов дыхания (водных легких) голотурий (или морских огурцов, относящихся к типу иглокожих). Мальки других рыб находят убежище под зонтиком медуз и защищены их стрекательными нитями.

В качестве защиты развивающегося потомства рыбы используют прочный панцирь крабов. Карепрокты (отряд скорпенообразные) откладывают свою икру под панцирь крабов в его жаберную полость (рис. 71) или в мантийную полость двухстворчатых моллюсков. Отложенные на жабры икринки развиваются в условиях идеального снабжения чистой водой, пропускаемой через жабры хозяина. Такое же приспособление выработалось у пресноводной рыбы горчача, откладывающего икру в мантийную полость двухстворчатого моллюска — беззубки.

Такая форма взаимоотношений носит название *квартирантства*.

Растения также используют другие виды в качестве мест обитания. Это так называемые *эпифиты* (от греч. «эпи» — на, сверх, «фитон» — растение) — растения, поселяющиеся на деревьях. Эпифитами могут быть

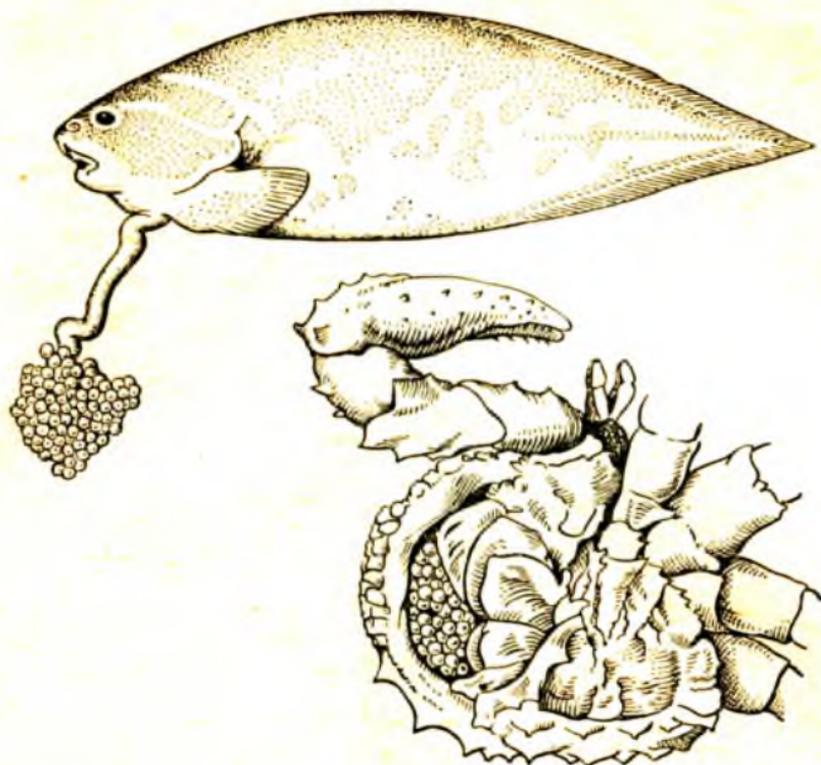


Рис. 71. Самка карепрокта камчатского откладывает икру под панцирь краба

водоросли, лишайники, мхи, папоротники, цветковые (рис. 72). Древесные растения служат им местом прикрепления, но не источником питательных веществ или минеральных солей. Питаются эпифиты за счет отмирающих тканей и выделений хозяина, а также путем фотосинтеза. В нашей стране эпифиты представлены главным образом лишайниками и мхами.

2. *Взаимовыгодное сосуществование организмов, относящихся к разным видам.*

Один из самых известных примеров таких отношений — лишайники, представляющие собой неразделимое сожителство гриба и водоросли, когда присутствие партнера становится условием жизни каждого из них. Гифы гриба, оплетая клетки и нити водорослей, получают вещества, синтезируемые водорослями. Водоросли извлекают воду и минеральные вещества из гиф гриба. В свободном состоянии лишайниковые грибы не встречаются и способны образовать симбиотический организм лишь с определенным видом водорослей.

Высшие растения также вступают во взаимовыгодные отношения с грибами. Многие травы и деревья

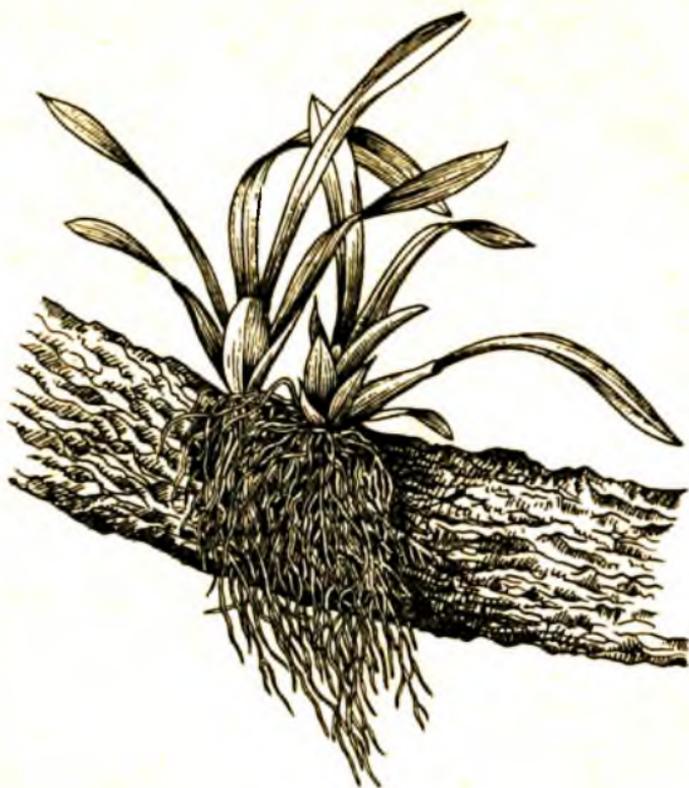


Рис. 72. Эпифитная орхидея с воздушными корнями на стволе дерева

нормально развиваются только тогда, когда на их корнях поселяются почвенные грибы. Образуется так называемая *микориза*: корневые волоски на корнях растений не развиваются, а мицелий гриба проникает внутрь корня. Воду и минеральные соли растения получают от гриба, а гриб, в свою очередь, — углеводы и другие органические вещества.

### БИОГЕОЦЕНОЗ И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ

В каждом местообитании (лес, луг, озеро, болото и т. п.) встречаются все перечисленные типы взаимоотношений. Важно запомнить, что популяции организмов, относящихся к разным видам, связаны друг с другом сложными взаимоотношениями, которые выступают в роли регуляторов численности и определяют плотность данной популяции в данном месте. *Плотность популяции*, т. е. численность особей, относящихся к одному виду, на единицу площади относительно постоянна.

Это постоянство обеспечивается, с одной стороны, определенной скоростью размножения организмов, а с другой — ограничивающими факторами (физические условия среды, количество доступной пищи, число хищников и паразитов, конкурентные взаимоотношения с близкими видами за пищу и места размножения и т. д.).

Положительные симбиотические взаимоотношения способствуют выживанию животных и растений, сохранению их потомства. Отрицательные, антагонистические взаимоотношения также приносят популяциям определенную пользу. Например, хищники и паразиты поддерживают на определенном уровне численность травоядных животных. Уничтожение хищников приводит к значительному росту числа копытных, за которым следуют голод и массовая гибель как из-за недостатка пищи, так и вследствие возникновения вспышек инфекционных болезней. Уничтожая слабых и больных особей в популяции жертв, хищники выступают как фактор естественного отбора, устраняющий из генофонда вида вредные мутации и неудачные комбинации генов. С точки зрения сельскохозяйственного производства хищники и паразиты растительноядных насекомых играют важную роль, поддерживая на низком уровне численность вредителей культурных растений. С этой целью паразитов (трихограмма) насекомых выращивают в искусственных условиях и затем выпускают на плантации. Для борьбы с вредителями или сорняками часто применяют метод интродукции (внедрение их врагов). Например, в Австралии в 50-х годах озера стали зарастать завезенным из Бразилии папоротником сальвинией. С сальвинией удалось справиться только после того, как в озера был выпущен жук-долгоносик, питающийся исключительно этим видом папоротника.

Изучение численности различных видов животных и растений показывает, что некоторые из них весьма обычны, другие встречаются редко и, наконец, существуют крайне редко встречающиеся виды, которые занесены в Международную Красную книгу. К причинам малочисленности видов относятся: 1) малая площадь участков, пригодных для жизни; 2) конкуренция со стороны других видов и сильное давление хищников или паразитов; 3) недостаток пищи и убежищ; 4) недостаточный уровень наследственной изменчивости, что сужает диапазон пригодных местообитаний. Так, многие растения размножаются только вегетативно.

В числе причин, снижающих численность некоторых видов до опасного уровня, в последнее время все большее значение приобретает деятельность человека: прямое истребление путем охоты, сборов для коллекций, разрушения местообитаний, а также путем расширения сельскохозяйственных угодий и загрязнения окружающей среды.

Живые организмы, испытывая влияние со стороны других организмов и неживой природы, в свою очередь, влияют на них. Поэтому популяции организмов, находящиеся в прямом или косвенном взаимодействии друг с другом и с окружающей их неживой природой, составляют *экологическую систему*, или *биогеоценоз*.

**Компоненты и структура биогеоценоза.** Биогеоценоз — это целостная саморегулирующаяся и самоподдерживающаяся система. Она включает следующий ряд неживых и живых компонентов:

1. *Климатический режим* (температура и другие физические факторы).

2. *Органические вещества* (белки, углеводы, жиры и др.).

3. *Продуценты* — автотрофные организмы, главным образом зеленые растения, синтезирующие органические вещества из неорганических.

4. *Консументы* — гетеротрофные организмы (растительноядные и плотоядные), потребители живого органического вещества.

5. *Редуценты* — гетеротрофные организмы, которые разрушают мертвые остатки животных и растений и превращают их в простые соединения.

Биоценозы, т. е. сообщества живых организмов, совместно населяющих участки суши или водоема, характеризуются рядом показателей. Сюда относятся: видовое разнообразие, т. е. число видов растений, животных, грибов и микроорганизмов, образующих данный биоценоз; плотность популяций, т. е. число организмов данного вида, отнесенное к единице площади или объема (для водных и почвенных организмов); биомасса — общее количество живого органического вещества, выражаемое в единицах массы.

Общую массу живых организмов оценивают в  $2,43 \cdot 10^{12}$  т. Биомасса на суше на 99,2 % представлена растениями и на 0,8 % — животными и микроорганизмами; в океане отношение обратное: растений — 6,3 % биомассы, тогда как животных и микроорганизмов —

93,7 %. Суммарная биомасса океана составляет всего 0,13 % биомассы всех существ, обитающих на Земле, хотя по площади он занимает 70 % поверхности земного шара. Открытый океан представляет собой, в сущности, водную пустыню.

Источником биомассы служит, как известно, фотосинтез. Значительная часть энергии, запасенной в процессе фотосинтеза (в среднем около половины), расходуется на жизнедеятельность самих растений. Остальная энергия, заключенная в синтезированных органических соединениях, представляет собой чистую первичную продукцию, которая может быть использована растительными животными. Продуктивность различных биоценозов неодинакова. В тропическом дождевом лесу образуется 2 200 г сухого растительного вещества на 1 м<sup>2</sup> в год, в лесах умеренного пояса — 1250, тайга дает 800, а сельскохозяйственные угодья — 650 г/м<sup>2</sup> в год. Для сравнения укажем, что в такой бедной климатической зоне, как тундра, образуется 140 г вещества на 1 м<sup>2</sup> за год, в то время как в открытом океане — всего лишь 125 г/м<sup>2</sup>. Несколько более продуктивна область континентального шельфа, куда вместе с речным стоком поступают биогенные элементы.

Биоценозы характеризуются и тем, что обладают определенной пространственной структурой. Например, в лиственном лесу растения располагаются в несколько ярусов соответственно высоте их надземных частей. Первый ярус включает самые светолюбивые виды — дуб, липа. Второй ярус включает низкорослые и светолюбивые деревья — грушу, клен, яблоню. Третий ярус состоит из кустарников — калины, лещины и др., четвертый ярус — травяной. Такими же ярусами распределены в почве и корни растений. Ярусность надземных частей растений и их корней позволяет лучше использовать солнечный свет и минеральные запасы почвы.

Кроме растений в лесу обитают многочисленные представители других групп организмов: в почве — бактерии, грибы, водоросли, простейшие, круглые и кольчатые (дождевые) черви, личинки насекомых и взрослые насекомые; в травяном и кустарниковом ярусах поселяются тли, растительоядные и кровососущие клещи, хищные насекомые, пауки, наземные моллюски. Выше, в кронах лиственных пород, многочисленны гусеницы пядениц, шелкопрядов, листоверток. В различных ярусах лиственного леса очень многочисленны виды, пита-

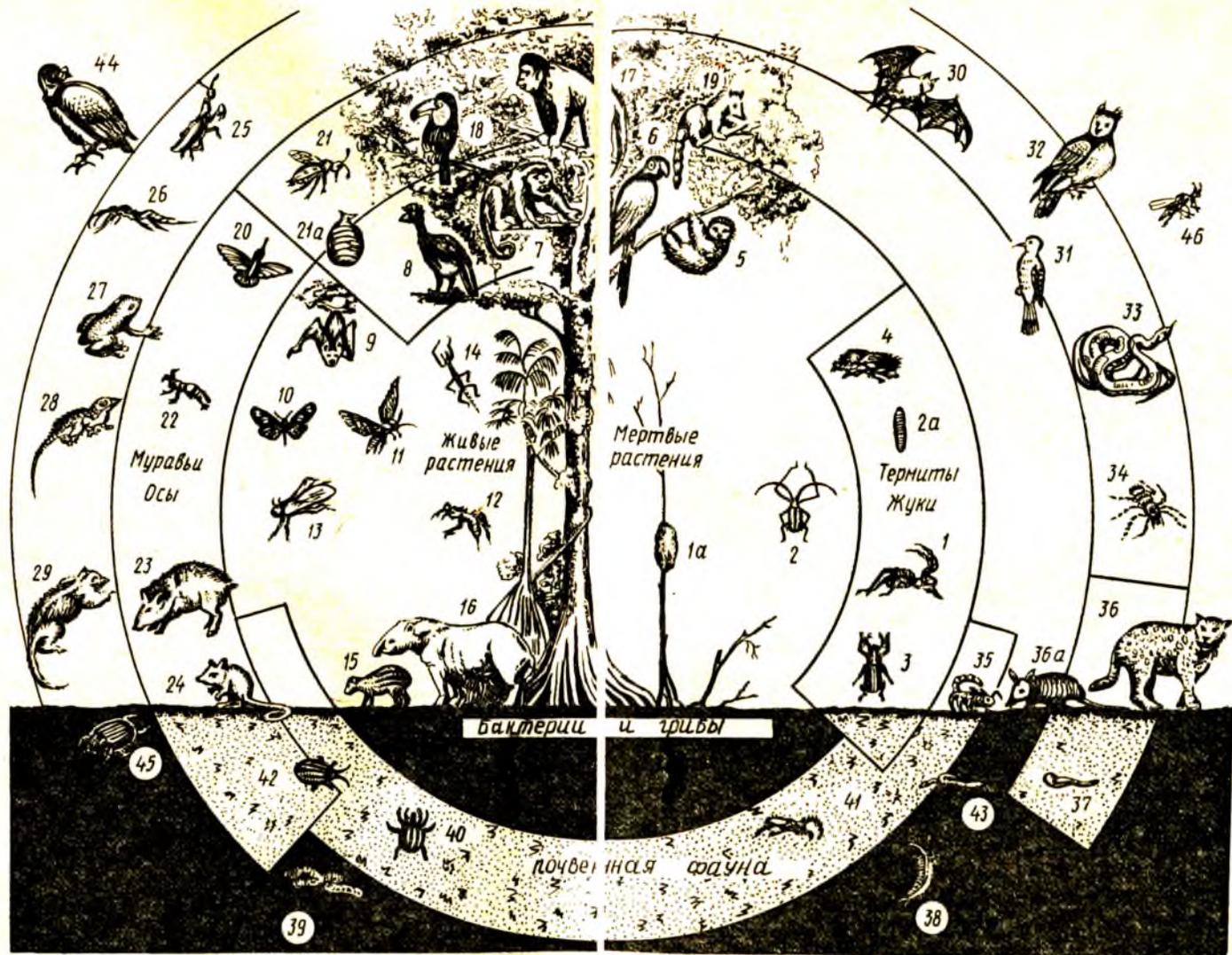


Рис. 73. Биоценоз тропического леса:

Консументы первого порядка, живущие только за счет отмерших частей растений: 1 — термиты, 1а — гнездо термитов, 2 — жук-усач, 2а — личинка усача, 3 — сахарный жук, 4 — короеды. Консументы первого порядка, питающиеся только живыми растениями: 5 — ленивец, 6 — попугай, 7 — обезьяна-ревун, 8 — гокко, 9 — ложный вампир, 10 — бабочка геликонίδα, 11 — бражник, 12 — муравей-листорез, 13 — цикада, 14 — палочник, 15 — пака, 16 — тигр.

Консументы первого и второго порядка (всеядные): 17 — обезьяна-капуцин, 18 — тукак, 19 — слот, 20 — колибри, 21 — оса, 21а — осиное гнездо, 22 — странствующий муравей, 23 — пекари, 24 — опоссум.

Консументы второго и высшего порядков (плодоядные, паразиты, падальники): 25 — богомол, 26 — наездник, 27 — лягушка, 28 — игуана, 29 — муравьед, 30 — листонос, 31 — дятел, 32 — гарпия, 33 — удав, 34 — паук-птицеед, 35 — скорпион, 36 — ягуар, 36а — броненосец, 37 — наземная пиявка, 38 — многоножка сколопендра, 39 — червяга, 40 — клещ, 41 — ногохвостка, 42 — таракан, 43 — дождевой червь, 44 — гриф, 45 — навозный жук, 46 — комар.

ющиеся соком растений, и потребители древесины. Каждый ярус служит и местом обитания определенных групп позвоночных животных: амфибий, рептилий (змей), птиц, грызунов (полевки, мыши), копытных (лоси, олени), хищников (лисица, волк), верхнюю часть почвенного яруса осваивают кроты.

Ярким примером многоярусной структуры биоценозов служит тропический дождевой лес (рис. 73). Распределение разных групп организмов по глубине свойственно и биоценозам водоемов.

Таким образом, в состав биоценозов всегда входит очень много (до нескольких тысяч) видов разного уровня организации — от бактерий до позвоночных. Их взаимоотношения в первую очередь определяются пищевыми потребностями. Зеленые растения планеты ежегодно образуют 170—180 млрд. т. (по сухой массе) нового органического вещества. Рассмотрим, как она перемещается по пищевым цепям.

**Цепи питания и поток энергии в биоценозе.** Ряд взаимосвязанных видов, из которых каждый предыдущий служит пищей последующему, носит название *цепи питания*. Пищевая цепь, или цепь питания, — это перенос энергии от растения через ряд организмов путем поедания одних видов другими. Таким образом, цепи питания — это трофические связи между видами (от греч. «трофе» — питание). Разные уровни питания в экологической системе называют *трофическими уровнями*. В основе цепи питания (первый трофический уровень) лежат зеленые растения — *продуценты*. Второй — *первичные консументы* (растительноядные животные), третий — *вторичные консументы* (плотоядные животные, поедающие растительноядных) и т. д.

Существенно, что пищевые цепи в природе обычно включают 3—4 звена. Это обусловлено тем, что большая часть получаемой энергии (80—90 %) используется организмами на поддержание жизнедеятельности и построение тела. По этой причине на каждом последующем трофическом уровне число особей прогрессивно уменьшается. Так, в среднем из 1 000 кг растений образуется 100 кг тела травоядных животных. Хищники, поедающие травоядных, могут синтезировать из этого количества 10 кг своей биомассы, а вторичные хищники — только 1 кг. Эта закономерность носит название *экологической пирамиды*. Экологическая пирамида отражает число особей на каждом этапе пищевой цепи,

или количество биомассы, или количество энергии. Все эти величины имеют одинаковую направленность. С каждым звеном в цепи организмы становятся крупнее, они медленнее размножаются, их число уменьшается. Особи вида, занимающего положение высшего звена, свободно размножаются, конкурируют друг с другом, но во взрослом состоянии не имеют врагов и непосредственно не истребляются. Ограничивающим фактором

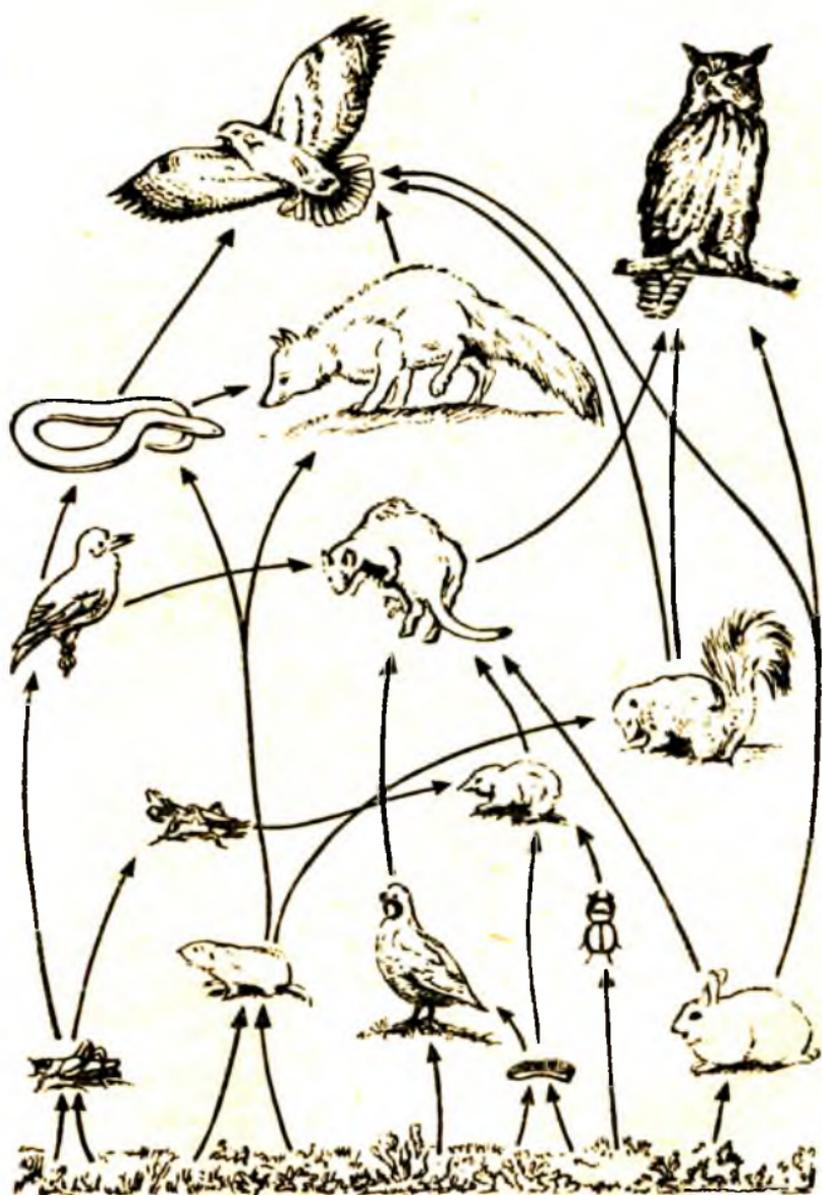


Рис. 74. Сети питания в экологической системе

здесь является только размер территории для кормления и количество пищи. Виды, занимающие положение низших звеньев, обеспечены питанием, но интенсивно истребляются. Например, мышей потребляют лисы, волки, совы, змеи. В морях мелких ракообразных (например, креветок) в качестве источников пищи используют самые разнообразные животные, в том числе рыбы и млекопитающие. Такие организмы становятся кормовой базой высших животных. Прогрессивная эволюция оказывается возможной только для групп, находящихся на вершине экологической пирамиды. В девоне это были кистеперые рыбы — рыбаодные хищники; в карбоне — хищные стегоцефалы, в пермском периоде — рептилии, охотившиеся на стегоцефалов. На протяжении всей мезозойской эры млекопитающие истреблялись хищными рептилиями, стоявшими на высшем уровне в пищевых взаимоотношениях, и только после их вымирания достигли расцвета.

В реальных условиях цепи питания могут перекрещиваться, образуя сети питания (рис. 74). Общая закономерность состоит в том, что в начале пищевой цепи находятся зеленые растения, в конце — крупные хищники.

### **Круговорот веществ в природе**

Деятельность живых организмов сопровождается извлечением из окружающей их неживой природы больших количеств минеральных веществ. После смерти организмов составляющие их химические элементы возвращаются в окружающую среду. Так возникает биогенный круговорот веществ в природе, т. е. циркуляция веществ между атмосферой, гидросферой, литосферой и живыми организмами.

Приведем некоторые примеры.

**Круговорот воды.** Под действием энергии Солнца вода испаряется с поверхности водоемов и воздушными течениями переносится на большие расстояния. Выпадая на поверхность суши в виде осадков, она способствует разрушению горных пород и делает составляющие их минералы доступными для растений, микроорганизмов и животных. Она размывает верхний почвенный слой и уходит вместе с растворенными в ней химическими соединениями и взвешенными органическими и неорганическими частицами в моря и океаны. Циркуляция

воды между океаном и сушей — важнейшее звено в поддержании жизни на Земле.

Растения участвуют в круговороте воды двояким способом: извлекают ее из почвы и испаряют в атмосферу; часть воды в клетках растений расщепляется в процессе фотосинтеза. При этом водород фиксируется в виде органических соединений, а кислород поступает в атмосферу.

Животные потребляют воду для поддержания осмотического и солевого равновесия в организме и выделяют ее во внешнюю среду вместе с продуктами обмена веществ.

**Круговорот углерода.** Углерод поступает в биосферу в результате фиксации его в процессе фотосинтеза (рис. 75). Количество углерода, ежегодно связываемого растениями, оценивается в 46 млрд. т. Часть его поступает в тело животных и освобождается в результате дыхания в виде  $\text{CO}_2$ , который вновь поступает в атмосферу. Кроме того, запасы углерода в атмосфере пополняются за счет вулканической деятельности и сжигания человеком горючих ископаемых. Хотя основная часть поступающего в атмосферу диоксида углерода поглощается океаном и откладывается в виде карбонатов,

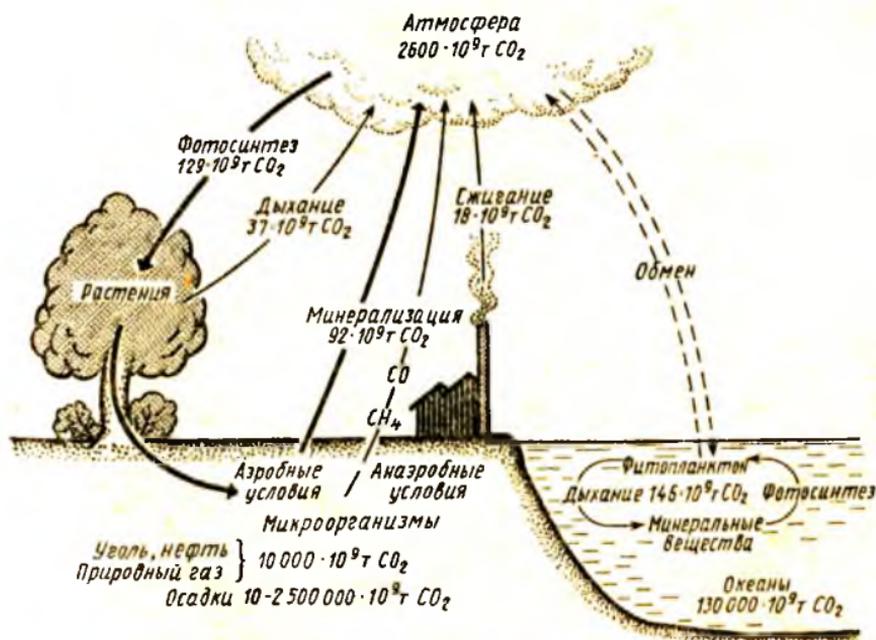


Рис. 75. Круговорот углерода

содержание  $\text{CO}_2$  в воздухе медленно, но неуклонно повышается.

**Круговорот азота.** Азот — один из основных биогенных элементов — в громадных количествах содержится в атмосфере, где составляет 80 % от общей массы ее газообразных компонентов. Однако в молекулярной форме он не может использоваться ни высшими растениями, ни животными. В форму, пригодную для использования, атмосферный азот переводят электрические разряды (при которых образуются оксиды азота, в соединении с водой дающие азотистую и азотную кислоты), азотфиксирующие бактерии и синезеленые водоросли. Одновременно образуется аммиак, который другие хемосинтезирующие бактерии последовательно переводят в нитриты и нитраты. Последние наиболее усвояемы для растений. Биологическая фиксация азота на суше составляет примерно  $1 \text{ г/м}^2$ , а в плодородных областях достигает  $20 \text{ г/м}^2$ .

После отмирания организмов гнилостные бактерии разлагают азотсодержащие соединения до аммиака. Часть его уходит в атмосферу, часть восстанавливается денитрифицирующими бактериями до молекулярного азота, но основная масса окисляется до нитритов и нитратов и вновь используется. Некоторое количество соединений азота оседает в глубоководных отложениях и надолго (миллионы лет) выключается из круговорота. Эти потери компенсируются поступлением азота в атмосферу с вулканическими газами (рис. 76).

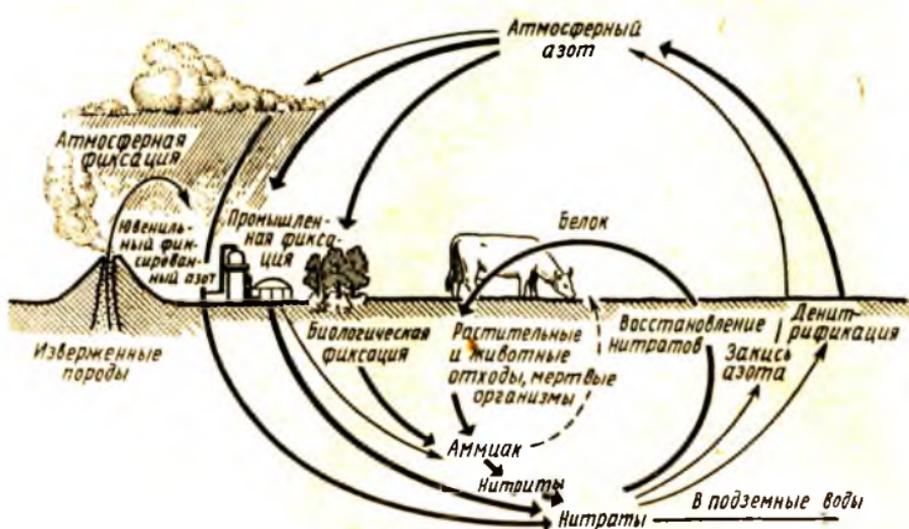


Рис. 76. Круговорот азота

**Круговорот серы.** Сера входит в состав белков и также представляет собой жизненно важный элемент. В виде соединений с металлами — сульфидов — она залегают в виде руд на суше и входит в состав глубоководных отложений. В доступную для усвоения растворимую форму эти соединения переводятся хемосинтезирующими бактериями, способными получать энергию путем окисления восстановленных соединений серы. В результате образуются сульфаты, которые используются растениями. Глубоко залегающие сульфаты вовлекаются в круговорот другой группой микроорганизмов, восстанавливающих сульфаты до сероводорода (рис. 77).

**Круговорот фосфора.** Резервуаром фосфора служат залежи его соединений в горных породах. Вследствие вымывания он попадает в речные системы и частью используется растениями, а частью уносится в море, где оседает в глубоководных отложениях. Кроме того, в мире ежегодно добывается от 1 до 2 млн. т фосфорсодержащих пород. Большая часть этого фосфора также вымывается и исключается из круговорота. Благодаря лову рыбы часть фосфора возвращается на сушу в небольших размерах (около 60 тыс. т элементарного фосфора в год).

Из приведенных примеров видно, какую значительную роль в эволюции неживой природы играют живые организмы. Их деятельность существенно влияет на формирование состава атмосферы и земной коры. Большой вклад в понимание взаимосвязей между живой

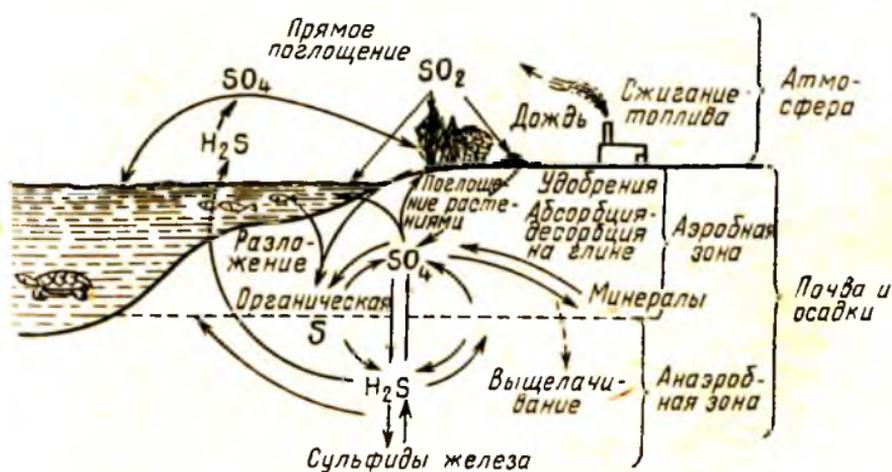


Рис. 77. Круговорот серы

и неживой природой внес выдающийся советский ученый В. И. Вернадский. Он выявил геологическую роль живых организмов и показал, что их деятельность представляет собой важнейший фактор преобразования минеральных оболочек планеты.

Таким образом, живые организмы, испытывая на себе влияние факторов неживой природы, своей деятельностью изменяют условия окружающей среды, т. е. среды своего обитания. Это приводит к изменению структуры всего сообщества — биоценоза.

### Смена биогеоценоза

В каждом биоценозе виды появляются или исчезают, когда условия, ресурсы и влияние других видов изменяются во времени. Такие изменения не случайны. Каждый биогеоценоз развивается как целостная система. Таким образом, смена биогеоценоза — это направленная и непрерывная последовательность появления и исчезновения популяций разных видов в определенном местообитании. Рассмотрим последовательность заселения свободного участка суши, образовавшегося в результате отступления ледника.

На открытой почве, состоящей из тонкого слоя глины, бедной биогенными элементами, вначале поселяются мхи и немногие высшие растения с поверхностной корневой системой (например, куропаточья трава). Затем появляются ивы, вслед за ними — ольха. Через несколько десятков лет ольха образует плотные заросли. Еще через некоторое время в растительном сообществе начинает встречаться ель, она вытесняет ольху, которая становится редкой. В итоге образуется густой смешанный лес. Одна из причин смены видов в биогеоценозе — изменение почвы. Первые виды, заселяющие местообитание, изменяют условия или доступность ресурсов таким образом, что становится возможным поселение новых видов. Так, куропаточья трава и ольха вступают в симбиоз с микроорганизмами, фиксирующими атмосферный азот. Азот накапливается в почве. Ольха способствует также подкислению почвы, снижая ее первоначальную щелочную реакцию. В результате условия становятся приемлемыми для произрастания ели, которая и замещает ольху.

Вслед за изменениями видового состава растительного сообщества на вновь заселенной территории и

изменениями почвы меняется и состав животного мира данного местообитания. Вместе с травами и ивняком на голой еще почве поселяются норные пауки, кузнечики, роющие осы. Когда появляются листовые породы, обогащается и животный мир. Становится более разнообразным население почвы (дождевые черви, насекомые), на поверхности встречаются муравьи, жуки, моллюски. Возникшее растительное сообщество заселяют позвоночные животные.

Таким образом, главную роль в развитии биоценоза играют растения. Вызываемые ими изменения в почве служат основой для изменения видового состава биоценоза.

Примером смены видового состава как результата жизнедеятельности входящих в них организмов могут служить процессы освоения островов и зарастания озер.

Восстановление растительных сообществ после искусственного (сведение лесов в результате хозяйственной деятельности человека) или естественного уничтожения биоценоза (пожары) происходит по той же схеме: сначала территорию заселяют однолетние, затем многолетние травы, с течением времени в данном местообитании появляются кустарники и, наконец, деревья.

Успех в освоении новых территорий определяется рядом жизненных свойств видов, к которым относятся следующие: способность к вегетативному размножению, запас семян в почве, вследствие чего в благоприятных условиях происходит массовое их произрастание, способность к эффективному расселению семян и размножению отдельных растений в условиях конкуренции.

### **Влияние человека на биогеоценозы**

Человек стал оказывать влияние на окружающую его природную среду с тех пор, как перешел от собирательства к охоте и земледелию. Результатом охоты явилось исчезновение ряда видов крупных млекопитающих и птиц (мамонтов, бизонов, морских коров и др.) Многие виды стали редкими и находятся на грани исчезновения.

Развитие земледелия приводило к освоению все новых территорий для выращивания культурных растений. Леса и другие естественные биоценозы замещались

агроценозами — бедными по видовому составу плантациями сельскохозяйственных культур. До сих пор в результате подсечного земледелия сводятся тропические леса в Африке и Латинской Америке (бассейн Амазонки).

С середины XIX в. все большее значение начинают приобретать воздействия на природу, связанные с развитием промышленности, сопровождающимися изменениями ландшафта вследствие добычи полезных ископаемых и поступлением в окружающую среду загрязняющих веществ.

Загрязнение — это привнесение в какую-либо среду новых, не характерных для нее веществ или превышение естественного уровня этих веществ в среде. Можно сказать также, что загрязнение — это нежелательное изменение физических, химических или биологических характеристик воздуха, земли и воды, которое может сейчас или в будущем оказывать неблагоприятное влияние на жизнь самого человека, нужных ему растений и животных, на разного рода производственные процессы и условия жизни.

Рассмотрим некоторые примеры влияния производственной деятельности человека на окружающую его среду.

**Влияние на атмосферу.** Основными источниками загрязнения атмосферы служат автомобили и промышленные предприятия. По оценкам ученых, ежегодно в атмосферный воздух поступает более 200 млн. т оксида и диоксида углерода, 150 млн. т сернистого газа, более 50 млн. т оксидов азота, примерно столько же углеводородов. Кроме того, в атмосферу выбрасывается большое количество мелкодисперсных частиц, образующих так называемый атмосферный аэрозоль (от 200 до 400 млн. т ежегодно). За счет сжигания угля в энергетических установках в окружающую среду поступают ртуть, мышьяк, уран, кадмий, свинец и другие элементы в количествах, превышающих возможности вовлечения их в естественный круговорот веществ. Работа автотранспорта и экологически грязных предприятий в промышленных центрах приводит к тому, что воздух над ними содержит в 150 раз больше пыли, чем над океаном, и простирается на высоту 1,5—2 км, задерживая значительную (от 20 до 50 %) часть солнечных лучей. Следует учитывать при этом, что часть газов, выделяемых автомобилями (СО, СО<sub>2</sub> и др.), тяжелее воздуха

и скапливается у поверхности земли. Необходимо особо остановиться на последствиях увеличения концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере. В результате непрерывно возрастающего сжигания органического топлива за последние 100 лет содержание  $\text{CO}_2$  возросло на 10 %.  $\text{CO}_2$  препятствует тепловому излучению в космическое пространство, создавая так называемый «парниковый эффект». По расчетам ученых, дальнейшее повышение концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере создаст условия для повышения планетарной температуры, отступления границы полярных льдов к северу и повышению уровня Мирового океана.

В сельской местности загрязнителями воздуха являются аммиак, сероводород и пестициды.

**Влияние на гидросферу.** Воды Земли находятся в непрерывном движении. Круговорот воды связывает воедино все части гидросферы, образуя единую систему: океан — атмосфера — суша. Для жизни человека, промышленности и сельского хозяйства наибольшее значение имеют пресные воды рек вследствие их легкодоступности и возобновляемости.

Основная причина загрязнения водных бассейнов — сброс в водоемы неочищенных или недостаточно очищенных сточных вод промышленными и коммунальными предприятиями. С сельскохозяйственных угодий смываются и попадают в реки минеральные удобрения и ядохимикаты. К традиционным минеральным, органическим и бактериальным загрязнителям водоемов в последние десятилетия добавились все возрастающие количества поверхностно-активных синтетических веществ, входящих в состав моющих средств и нефтепродуктов. На обезвреживание сточных вод расходуется более 10 % общего стока рек земного шара.

Загрязнение служит причиной ухудшения качества питьевой воды и причиной гибели нерестилищ ценной промысловой рыбы.

Возрастает уровень загрязненности вод Мирового океана. С речным стоком, из атмосферы с дождем, при промывании нефтяных танкеров, при добыче нефти на океанском шельфе в воду попадает огромное количество свинца (до 50 тыс. т), нефти (до 10 млн. т), ртути, пестицидов, бытовых отходов и т. д. Это приводит к гибели многих организмов, особенно в прибрежной зоне и в районах традиционных маршрутов морских судов. Особенно вредное воздействие на морских обита-

телей оказывает нефть. Нефтяные пленки на поверхности морей и океанов не только отравляют живые организмы, обитающие в поверхностном слое, но и уменьшают насыщенность воды кислородом. В результате замедляется размножение планктона — первого звена пищевой цепи в морях и океанах. Многокилометровые нефтяные пленки на поверхности воды уменьшают ее испарение и тем самым нарушают водообмен между океаном и сушей.

**Влияние на почву.** Плодородный слой почвы в природных условиях формируется очень долго. В то же время с громадных площадей, занятых сельскохозяйственными культурами, ежегодно изымаются десятки миллионов тонн азота, калия, фосфора — главных компонентов питания растений. Истощения почв не наступает только потому, что в культурном земледелии на поля ежегодно вносятся органические и минеральные удобрения. Сохранению плодородия почвы способствуют и севообороты, направленные на создание условий для накопления в почве азота (посевы бобовых) и затрудняющие размножение вредителей культурных растений. Неблагоприятные изменения в почве наступают при посеве одних и тех же культур в течение длительного времени, засолении при искусственном орошении, заболачивании при неправильной мелиорации. К числу антропогенных изменений почвы относится эрозия (от лат. «эродере» — разъедать). *Эрозия представляет собой разрушение и снос почвенного покрова потоками воды или ветром.* Особенно разрушительна водная эрозия. Она развивается на склонах при неправильной обработке земли. С талыми и дождевыми водами в промоины и овраги с полей уносятся миллионы тонн почвы.

**Радиоактивное загрязнение биосферы.** Проблема радиоактивного загрязнения возникла в 1945 г. после взрыва атомных бомб, сброшенных американцами на японские города Хиросиму и Нагасаки. До 1962 г. все ядерные державы производили испытания ядерного оружия в атмосфере, что вызвало глобальное радиоактивное загрязнение. Большую опасность представляют собой аварии на атомных электростанциях, из которых последняя (Чернобыльская в 1986 г.) послужила причиной радиоактивного загрязнения обширных территорий Украины, Белоруссии и РСФСР. Многие радиоактивные изотопы имеют длительный период полураспада. Осо-

бенно опасны стронций-90 вследствие своей близости к кальцию и цезий-137, сходный с калием. Накапливаясь в костях и мышцах пораженных организмов, они служат источником длительного радиоактивного облучения тканей.

В настоящее время вся биосфера находится под усиливающимся давлением разнообразной деятельности человека, поэтому так актуальны природоохранные мероприятия.

## СИСТЕМА ЖИВОГО МИРА

Хорошо известно разнообразие живой природы. Невидимые глазом бактерии вовлекают в круговорот веществ громадные количества минералов. В капле воды, взятой из водоема, обнаруживается масса различных одноклеточных организмов. В донном иле, в почве, в глубине вод, в лесах, степях и океанских просторах, на дне самых глубоких океанских впадин обитают самые разнообразные организмы, отличающиеся по форме, размерам, подвижности, поведению, типу питания (способам добывания пищи) и многим другим признакам.

Изучением многообразия организмов, выявлением их сходства и различий, классификацией по группировкам (таксонам) разного ранга занимается наука систематика (от греч. «систематикос» — упорядоченный, относящийся к системе). Систематика служит базой для многих биологических наук. Особое значение систематики заключается в возможности ориентироваться во множестве существующих и вымерших видов организмов. Действительно, в настоящее время насчитывается около 1,5 млн. видов животных и 0,5 млн. видов растений. Систематика важна прежде всего потому, что она упорядочивает все многообразие живого и дает возможность легко находить место для нового вида или разновидности. Эта наука дает картину филогенетического развития живого мира, отражая родственные связи между отдельными группами организмов и помогая решить одну из важнейших проблем биологии — происхождение новых видов и других систематических категорий.

Попытки привести в систему окружающий человека мир животных и растений предпринимались еще в Древней Греции. Аристотель (IV в. до н. э.) описал около 500 видов животных и разделил их по группам. Наблю-

дения Аристотеля были столь точны, что его классификация просуществовала в неизменном виде 2 тыс. лет, а некоторые выделенные им группы сохранились до сих пор

Однако основы систематики как науки были заложены выдающимся шведским естествоиспытателем Карлом Линнеем (1707—1778). Для обозначения видов растений и животных Линней ввел бинарную (двойную) номенклатуру. В соответствии с ней каждый вид имеет название, состоящее из двух слов. Первое слово обозначает название рода, его пишут с большой буквы, второе слово — название собственно вида, его пишут с маленькой буквы. Например, зайца-беляка Линней назвал *Lepus timidus*. Слово *Lepus* (заяц) — название рода, *timidus* (трусливый) — вида. Всего род *Lepus* включает 23 вида, в том числе зайца-русака, зайца американского и др.

Второе чрезвычайно важное положение системы Линнея заключается в установлении им иерархической соподчиненности таксонов: каждая категория включает несколько таксонов низшего порядка. Так, близкородственные роды образуют семейство. Несколько семейств объединяются в отряд, отряды, в свою очередь, образуют класс. Высшая категория систематики — тип, включающая несколько родственных классов. Часто возникает необходимость в выделении промежуточных категорий: подтип, подкласс, надкласс и т. п. Иногда несколько родов объединяют в группы (трибы). В рассматриваемом нами примере семейство Зайцевых включает 10 родов, которые делятся на 3 трибы: 1) настоящие зайцы (20 видов); 2) кролики (15 видов); 3) жесткошерстные, или древние, зайцы (10 видов). Семейство Зайцевых вместе с семейством Пищуховые образуют отряд Зайцеобразных, который входит в класс Млекопитающие подтипа Позвоночные типа Хордовые.

Названия систематических групп, более крупных, чем род, в ботанике и зоологии могут различаться. Так, в ботанике родственные семейства объединяют в порядок. Порядки образуют классы, которые, в свою очередь, составляют отделы. Отделы в ботанике, так же как типы в зоологии, отличаются друг от друга фундаментальными особенностями строения и соответствуют главным направлениям эволюционного развития растений.

Следовательно, классификация, отражающая реаль-

ные отношения между группами, должна учитывать их родственные связи и происхождение, т. е. быть генеалогической. Такая классификация называется *естественной*.

С развитием науки в систему живого мира вносятся уточнения и дополнения. Так, до недавнего времени органический мир делили на два царства — растения и животные. В настоящее время к этим двум добавили еще царство дробянок (куда относят прокариот — бактерий и синезеленых водорослей, не имеющих оформленного ядра) и царство грибов. Выделение грибов в отдельное царство основано на следующих признаках: гетеротрофный тип питания, содержание в клеточной стенке хитина (а не целлюлозы), отсутствие хлоропластов, образование в качестве запасного энергетического вещества гликогена (а не крахмала) и присутствие в обмене веществ мочевины.