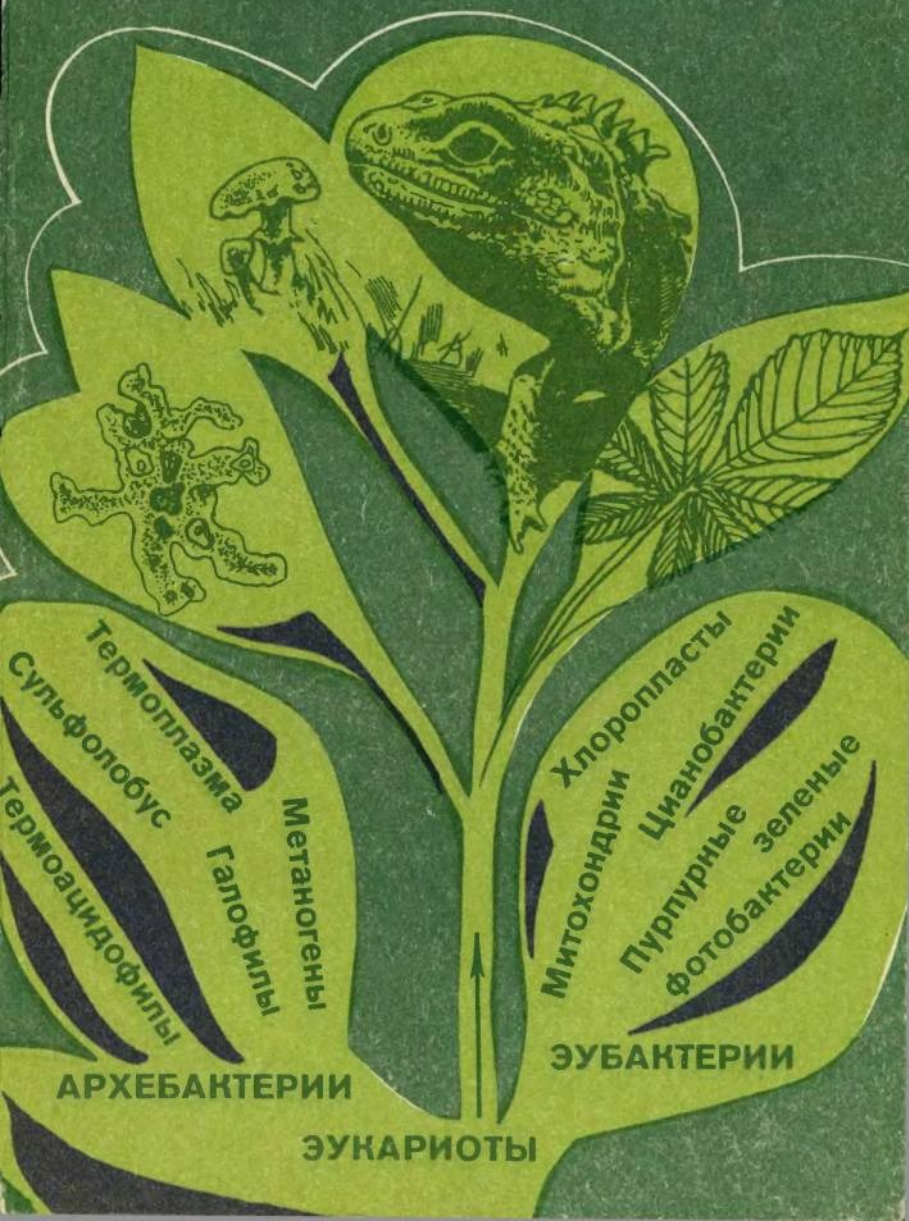
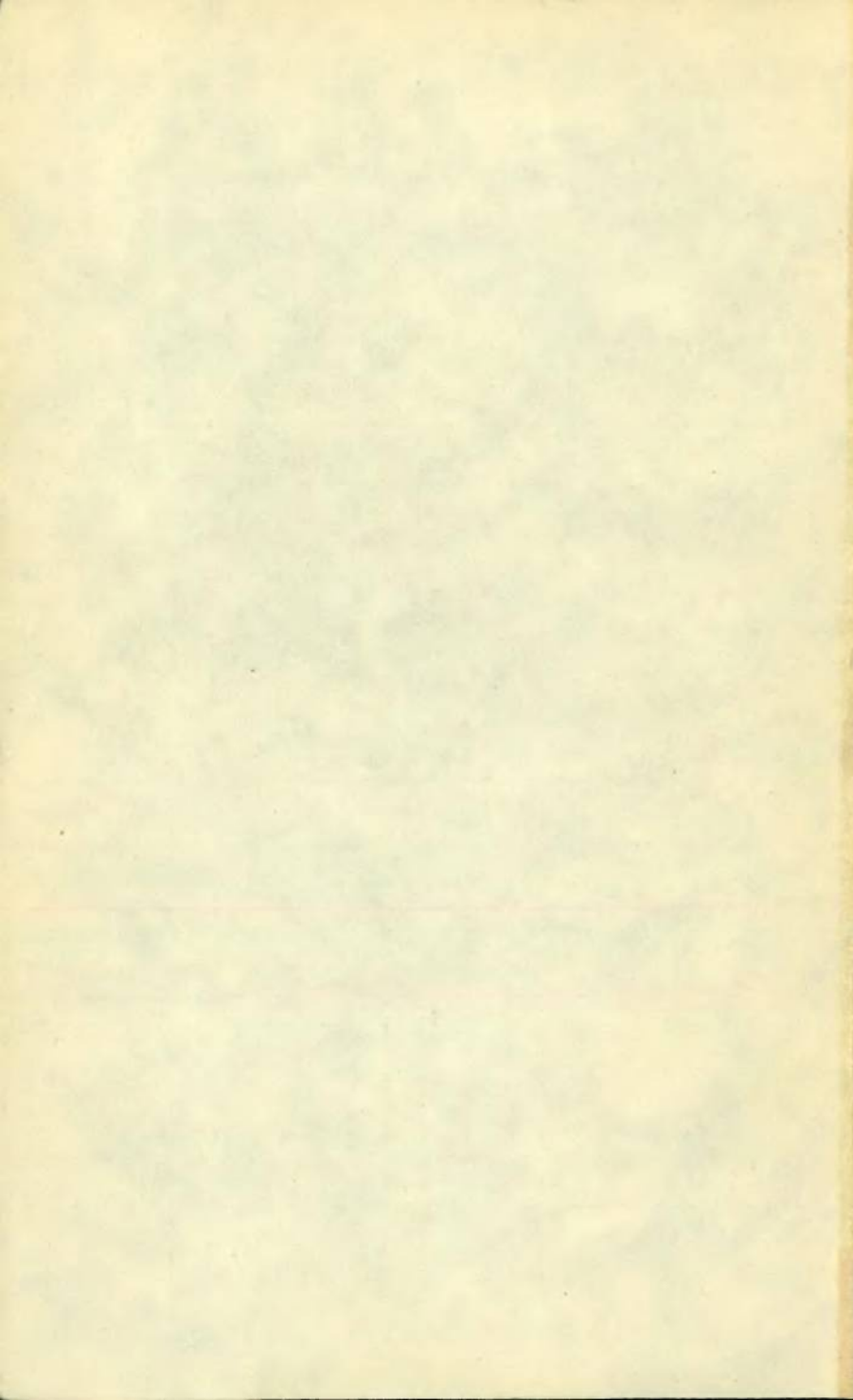


С.Г. МАМОНТОВ

БИОЛОГИЯ

ДЛЯ ПОСТУПАЮЩИХ В ВУЗЫ





С.Г. МАМОНТОВ

БИОЛОГИЯ



Москва Высшая школа 1992

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.,
1992.— 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 $\frac{4306021100-063}{001(01)-92}$ 122—91

ББК 28.0
57.02

ISBN 5-06-001733-8

© С. Г. Мамонтов, 1992

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

раскрыть для читателя непреложность фундаментального принципа современной биологии — эволюционную обусловленность строения и функций живых организмов. Это предопределило как последовательность, так и содержание приводимого в тексте материала. Изложение начинается с общей биологии, затем следуют ботаника, зоология, анатомия и физиология человека. Такой порядок с методической точки зрения представляется оправданным, поскольку читатели вначале знакомятся с общебиологическими закономерностями и затем рассматривают особенности строения тех или иных групп растений и животных как результат предшествовавшей эволюции. Уделено особое внимание связи строения и физиологии растений и животных с их экологией.

Пособие предназначено для абитуриентов, готовящихся к экзаменам в высшие учебные заведения, и для слушателей подготовительных отделений вузов.

Автор

ВВЕДЕНИЕ

Биология — наука о жизни. Название ее образовано путем сочетания двух греческих слов: «биос» — жизнь и «логос» — слово, учение. Биология изучает проявления жизнедеятельности всех живых организмов — бактерий, грибов, растений и животных.

Выявление и объяснение общих свойств и многообразия живых организмов — задача общей биологии. Важное место в рассматриваемых общей биологией проблемах занимают вопросы возникновения и законы развития жизни на Земле — эволюционное учение. Для понимания закономерностей эволюции требуется глубокое знание форм взаимосвязи различных групп живых организмов между собой и взаимодействия их с окружающей средой, т. е. их экологии.

В зависимости от предмета изучения биологию подразделяют на отдельные науки. Мир бактерий изучает микробиология, строение и жизнедеятельность растений служат предметом ботаники, сведения о животных собирает и систематизирует зоология.

В частной микробиологии, частной ботанике и частной зоологии исследуются особенности строения и жизнедеятельности каждого отдельного вида. В общих разделах этих дисциплин изучаются свойства, присущие всем организмам данной формы живого. Главные направления этих наук — морфология — учение о структуре объектов живой природы и физиология — учение о функциях живых организмов. К числу общих направлений в биологии относится генетика — наука о таких важнейших свойствах живой материи, как наследственность и изменчивость.

В самых разных областях биологии все большее значение приобретают пограничные дисциплины, связывающие биологию с другими науками — физикой, химией, кибернетикой и др. Так возникли биофизика, биохимия, бионика. Каждая из них обладает своими

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-

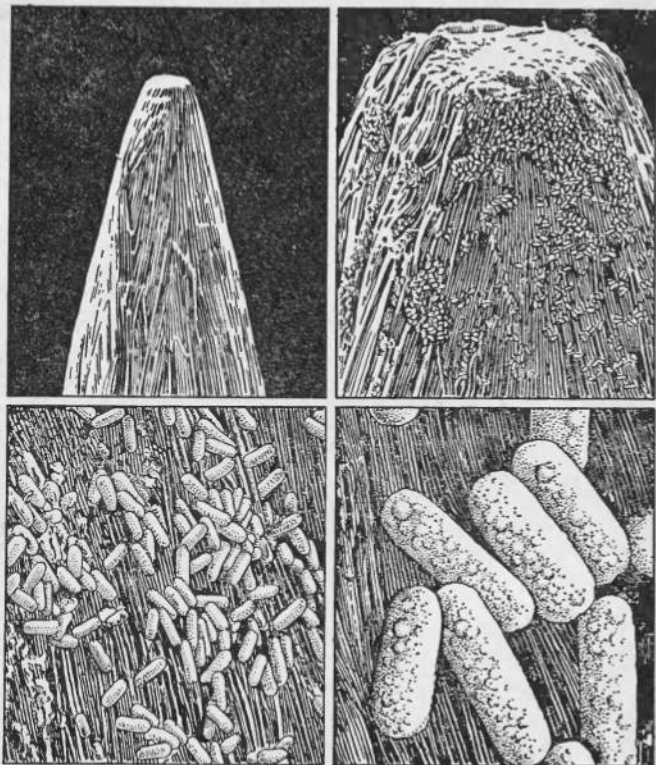


Рис. 1. Бактериальные клетки, покрывающие кончик булавки при разном увеличении

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. Совокупность 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 амев, 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, пластиды 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 окружающих 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»*¹. 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*

¹ 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. Опариным. 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 (H_2O , CH_4 , NH_3 , 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 H_2 , H_2O , CH_4 и 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 CO , N_2 , H_2 образуется синильная кислота 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.

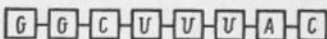
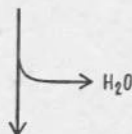
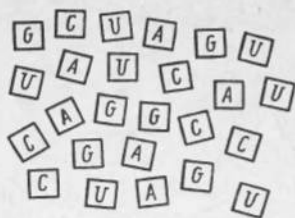
Таким образом, условиями для абиогенного возникновения органических соединений можно считать восстановительный характер атмосферы Земли, высокую температуру, грозовые разряды и мощное ультрафиолетовое излучение Солнца, которое тогда еще не задерживалось озоновым экраном.

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 °C, а конденсация их в полипептиды — при температуре 160 °C.

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 (C). 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.

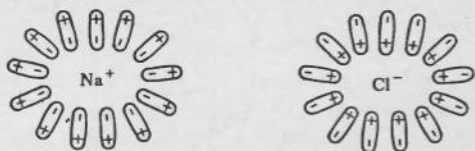
Среди случайно образующихся полипептидов были такие, которые обладали каталитической активностью и могли ускорять процессы матричного синтеза полинуклеотидов. Следовательно, следующим важным шагом предбиологической эволюции было объединение способности полинуклеотидов к самовоспроизведению со способностью 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 NaCl ионы Na^+ и 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-

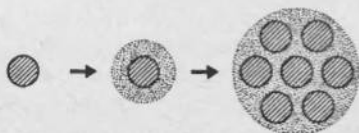


Рис. 3. Образование водной оболочки вокруг крупных молекул



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 CO_2 и N_2 атмосферы.* Но CO_2 и 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 H_2S . 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 — хлорофиллом¹.

Следующим шагом эволюции было приобретение фотосинтезирующими организмами способности использовать воду в качестве источника водорода. Автотрофное усвоение 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 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 (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

¹ 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

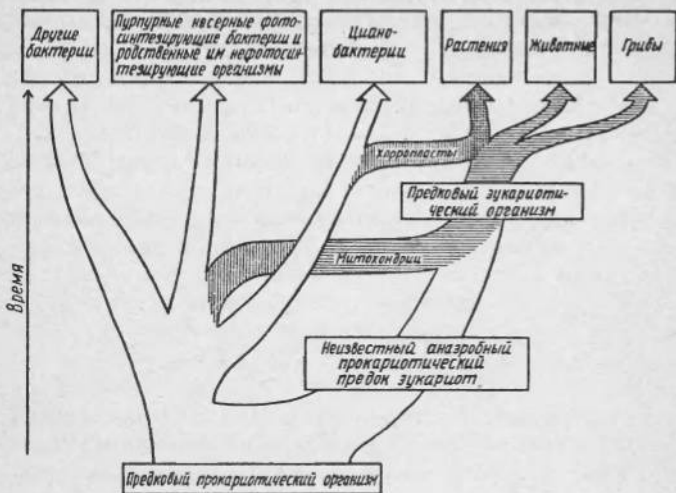


Рис. 5. Схема, отражающая симбиотическую гипотезу возникновения эукариотических клеток



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 Na^+ , K^+ и 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 ₂ O | 70 | 70 |
| Неорганические ионы (Na ⁺ , K ⁺ , Mg ²⁺ , Ca ²⁺ , Cl ⁻ 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 | $2 \cdot 10^{-12} \text{ см}^3$ | $4 \cdot 10^{-9} \text{ см}^3$ |

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 OH^- или 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 K^+ , Na^+ , 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 H_2PO_4^- и HPO_4^{2-} . Во внеклеточной жидкости и в крови роль буфера играют H_2CO_3 и HCO_3^- . Анионы слабых кислот и слабые щелочи связывают ионы водорода и гидроксил-ионы (OH^-), благодаря чему реакция внутри клетки практически не меняется.

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

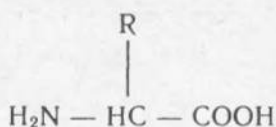
Органические соединения, входящие в состав клетки

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.

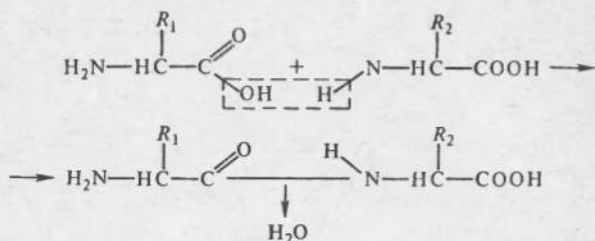
Общая формула их выглядит так:



В левой части формулы расположена группа NH_2 , которая называется аминогруппой и обладает основными свойствами; в правой части — группа 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

углеродом кислотной и азотом основной групп (HN — CO) с выделением молекулы воды. Связь между аминок группой одной аминокислоты и карбоксильной группой другой ковалентная. В данном случае она называется *пептидной связью*:



Соединение двух аминокислот называется дипептидом, трех — трипептидом и т. д., а соединение, состоящее из 20 аминокислотных остатков и более, — полипептидом.

Белки, входящие в состав живых организмов, включают сотни и тысячи аминокислот. Порядок их соединения в молекулах белков самый разнообразный, чем и определяется различие свойств белков.

Последовательность аминокислот в полипептидной цепи принято называть *первичной структурой белка*.

Однако молекула белка в виде цепи аминокислот, последовательно соединенных между собой пептидными связями, еще не способна выполнять специфические функции. Для этого необходим более высокий уровень структурной организации, выражающийся в усложнении пространственного расположения мономеров белковой молекулы.

В клетках белки имеют вид спирально закрученных волокон или шариков (глобул). Это объясняется тем, что полипептидная цепочка принимает строго определенную форму в зависимости от химического строения входящих в ее состав аминокислот. После своего образования полипептидная цепь сворачивается в спираль. Между атомами соседних витков спирали возникают водородные связи, в частности между NH- и CO-группами, расположенными на соседних витках. Цепочка аминокислот, закрученных в виде спирали, образует *вторичную структуру белка*. Многие белки, например коллаген, функционируют в форме закрученной спирали. Но часто для приобретения биологической активности необходима третичная, глобулярная структура

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 определяют 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 °C), за пределами которых их активность снижается или исчезает. В-третьих, ферменты активны при физиологических значениях pH, 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), тетрозам (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 CO_2 и H_2O 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

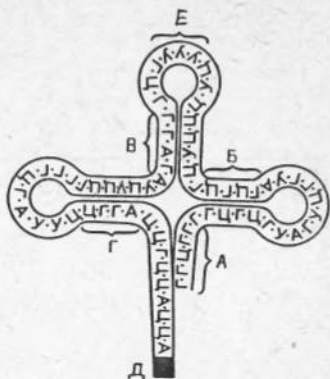
тидов, образующих разные цепи. Количество таких связей между разными азотистыми основаниями неодинаково и вследствие этого они могут соединяться только попарно: азотистое основание А одной цепи полинуклеотидов всегда связано двумя водородными связями с Т другой цепи, а Г — тремя водородными связями с 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 Гли Гли | 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 триплетах 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)

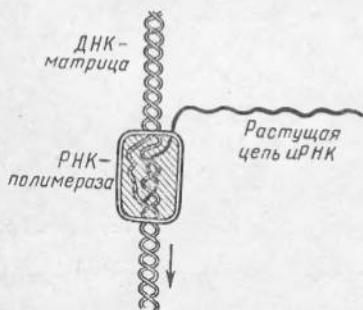


Рис. 11. Синтез иРНК (транскрипция). В месте синтеза иРНК цепи ДНК расходятся (расплетаются)

(рис. 11). Синтез иРНК осуществляется с помощью специального фермента — РНК-полимеразы.

Следующий этап биосинтеза белка — перевод последовательности нуклеотидов в молекуле иРНК в последовательность аминокислот полипептидной цепочки — *трансляция* (от лат. «трансляцио» — перенесение). У прокариот (бактерий и синезеленых водорослей), не имеющих оформленного ядра, рибосомы могут связываться с вновь синтезированной молекулой иРНК сразу же после ее отделения от ДНК или даже до полного завершения ее синтеза. У эукариот иРНК сначала должна быть доставлена через ядерную оболочку в цитоплазму. Перенос осуществляется специальными белками, которые образуют комплекс с молекулой иРНК. Кроме функций переноса эти белки защищают иРНК от повреждающего действия цитоплазматических ферментов.

В цитоплазме на один из концов иРНК (а именно на тот, с которого начинается синтез молекулы в ядре) вступает рибосома и начинается синтез полипептида.

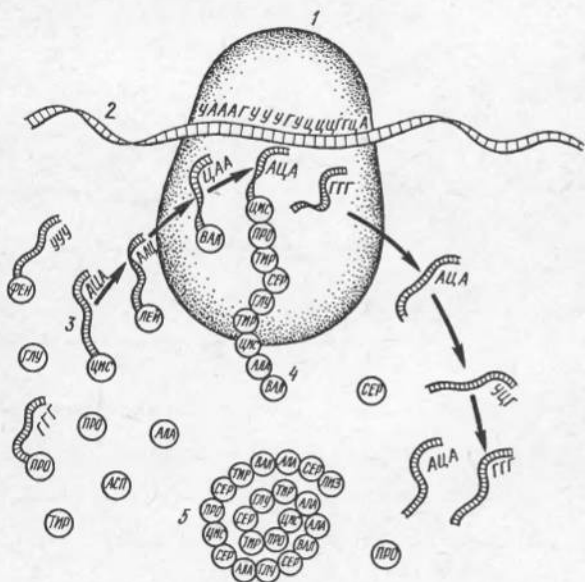


Рис. 12. Схема синтеза белка в рибосоме (трансляция):

1 — рибосома, 2 — иРНК, 3 — тРНК с аминокислотами, 4 — синтезируемая полипептидная цепь, 5 — готовая белковая молекула

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 диссимилиацией, 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

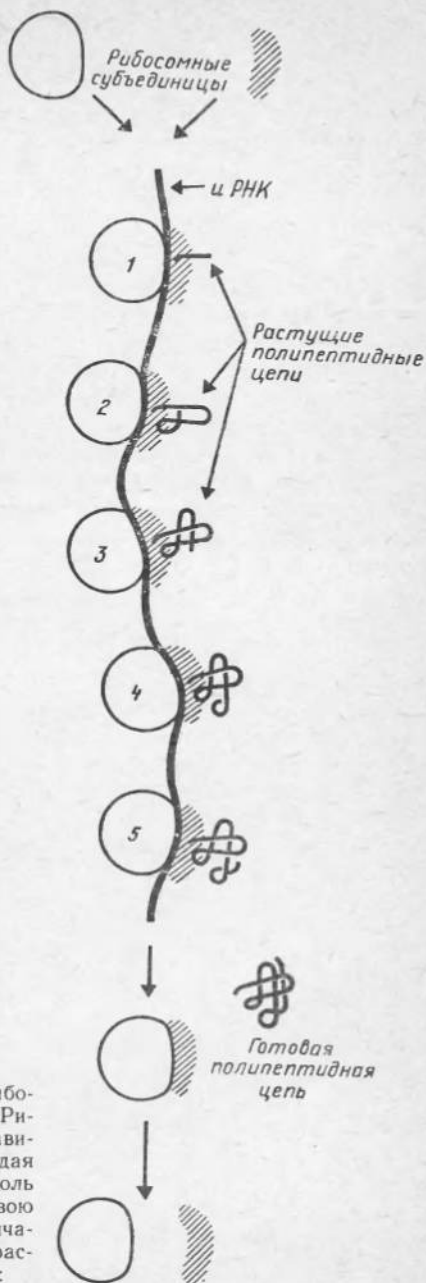
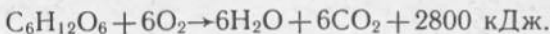


Рис. 13. Образование полирибосомы и синтез полипептида. Рибосомы функционируют независимо одна от другой. Каждая рибосома, перемещаясь вдоль молекул иРНК, образует свою полипептидную цепь. По окончании трансляции рибосомы распадаются на субъединицы:

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 высвобождаться. 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 богатым 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*.

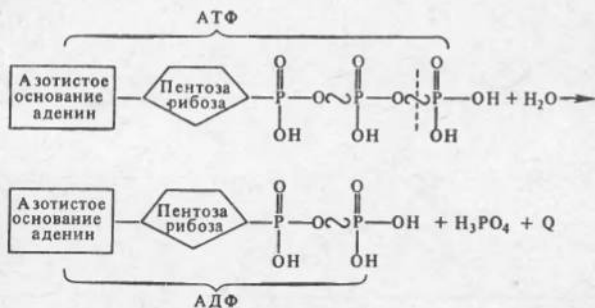
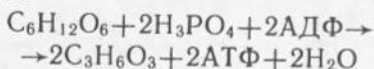


Рис. 14. Схема строения АТФ и превращение ее в АДФ, при котором выделяется энергия, накопленная в макроэргической связи

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.).

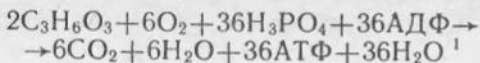
Образование АТФ в реакциях гликолиза относительно неэффективно, так как его конечные продукты — относительно крупные молекулы, заключающие в себе большое количество химической энергии. Поэтому вто-

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 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 — CO_2 и H_2O , 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)².

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.

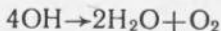
Автотрофные организмы используют разные источники энергии. Для некоторых из них источником энергии служит свет, такие организмы называются *фототрофа-*

¹ 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.

² 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 непрочно соединяются с молекулами — переносчиками водорода. Ионы гидроксила OH^- отдают свои электроны другим молекулам и превращаются в свободные радикалы OH . Радикалы 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

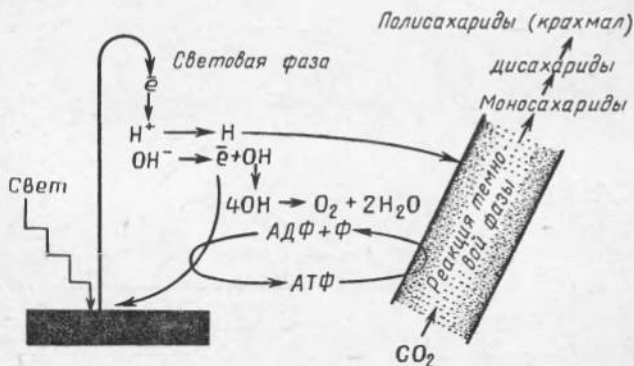


Рис. 15. Схема процессов фотосинтеза

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 CO_2 :



При связывании неорганического углерода (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), H_2S или молекулярный водород. До сих пор существуют и широко распространены реликтовые прокариотические организмы — пурпурные и зеленые бактерии, у которых фотосинтез протекает без выделения 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 СО. 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 *органондов*, или *органелл*, так как, подобно органам целого организма, выполняют специфические функции.

Прокариотическая клетка

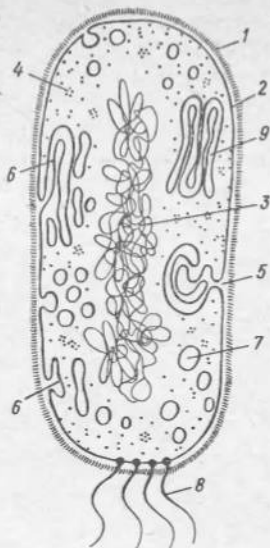
Прокариотические клетки — это наиболее примитивные, очень просто устроенные, сохраняющие черты глубокой древности организмы. Такие клетки, сохранившиеся до наших дней, существовали на ранних этапах развития жизни на Земле. К прокариотам относятся бактерии и синезеленые водоросли (цианобактерии). На основании 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-

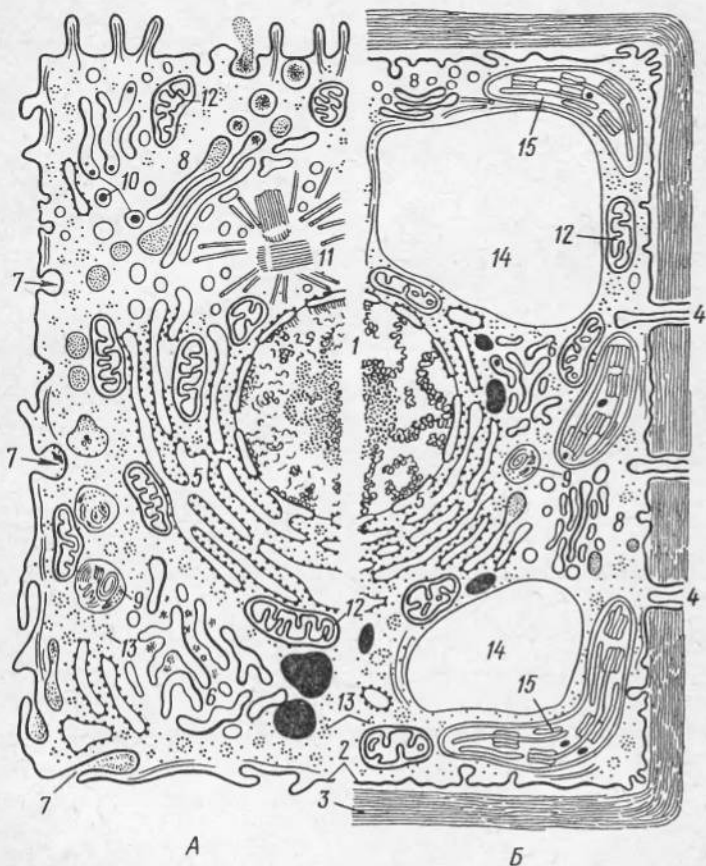


Рис. 17. Комбинированная схема строения эукариотической клетки
А — клетка животного организма; Б — растительная клетка:

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 ограничивает 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-

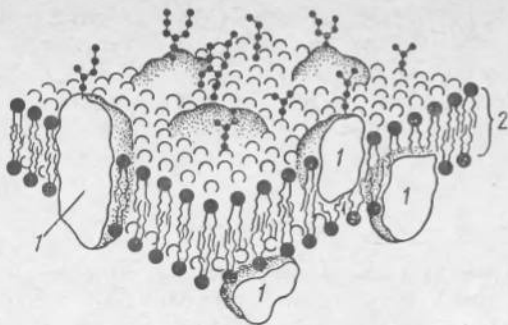


Рис. 18. Модель биологической мембраны:
1 — белки, 2 — слой липидов, состоящий из двух рядов молекул

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-

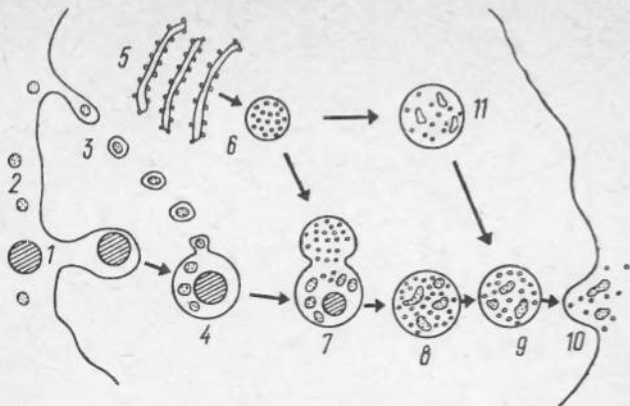


Рис. 19. Участие лизосом в процессах пино- и фагоцитоза:

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-

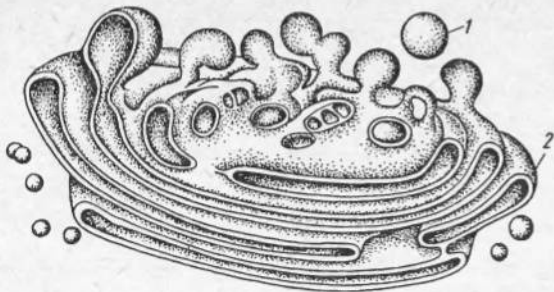


Рис. 20. Схема строения аппарата Гольджи:
1 — пузырьки, 2 — цистерны

мационной РНК (иРНК, см. рис. 13). Рибосомы имеют-
ся 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

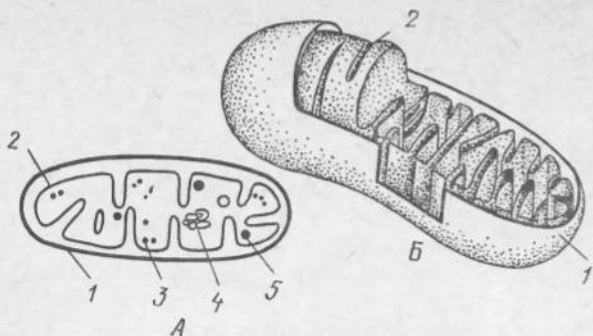


Рис. 21. Схема строения митохондрии. А — продольный разрез; Б — трехмерная схема организации митохондрии: 1 — наружная мембрана, 2 — внутренняя мембрана, 3 — рибосома, 4 — кольцевая молекула ДНК, 5 — гранула — включение

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*.

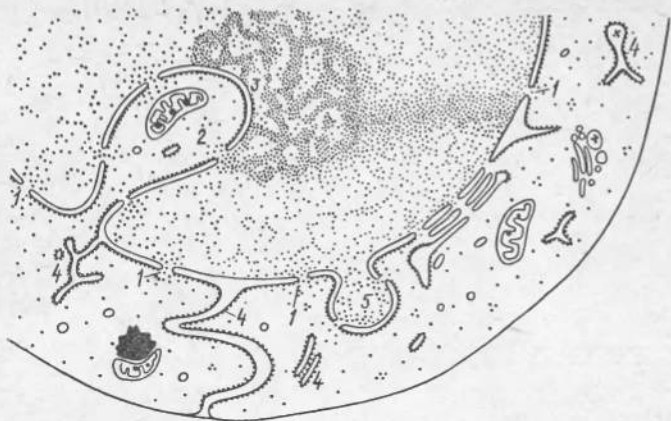


Рис. 22. Схематическое изображение возможных путей обмена веществами между ядром и цитоплазмой:

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 ограничивает ядерное содержимое от цитоплазмы, делая возможным существование особой внутриядерной среды, отличной от окружающей цитоплазмы.

Содержимое ядра включает ядерный сок, или кариоплазму, 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.

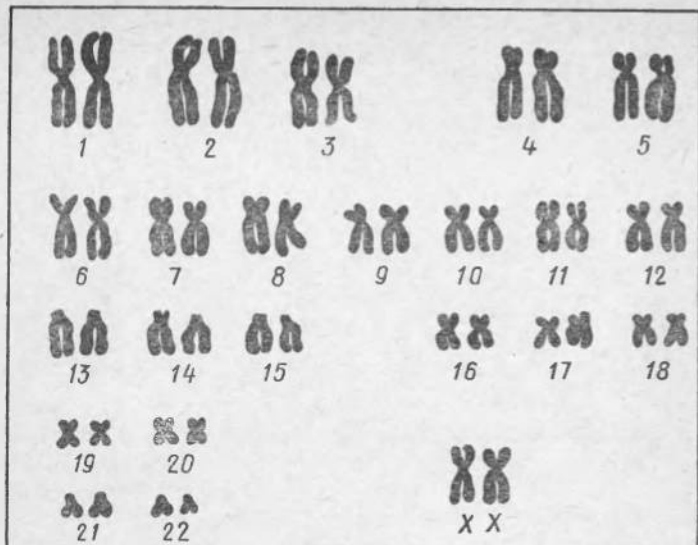
Ниже приведены диплоидные (двойные) числа хромосом в ядрах соматических клеток некоторых видов растений и животных.

| | | | | | |
|---------------|-----|-----------------|-------|----------|------|
| 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 дрозофила | — 8 | Сазан | — 104 | Собака | — 78 |
| | | Человек | — 46 | Голубь | — 80 |

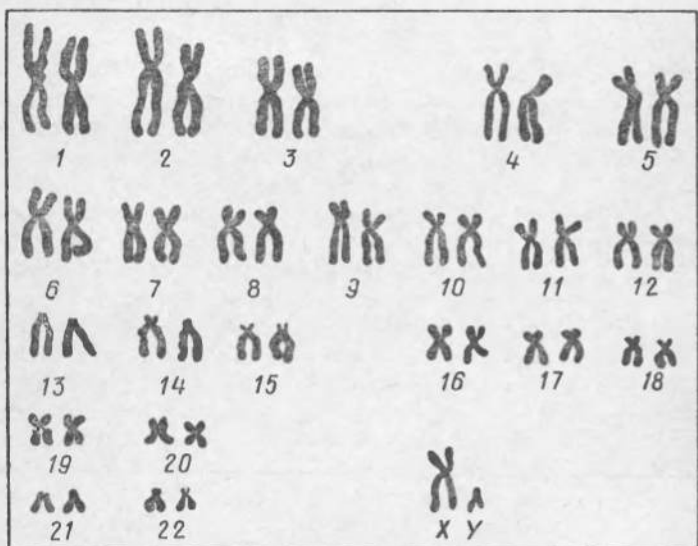
Как видно, число хромосом не зависит от высоты организации и не всегда указывает на филогенетическое родство: одно и то же число может встречаться у видов очень далеких друг от друга в систематическом отношении и сильно отличаться у близких по происхождению организмов. Число хромосом не является, таким 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 $2c$. 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

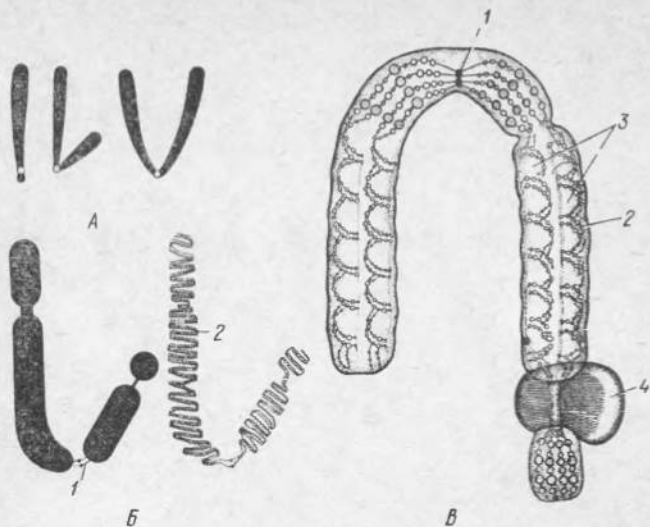


Рис. 24. Строение хромосом. А — типы хромосом; Б, В — тонкое строение хромосом:

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) **хромопласты**, 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-

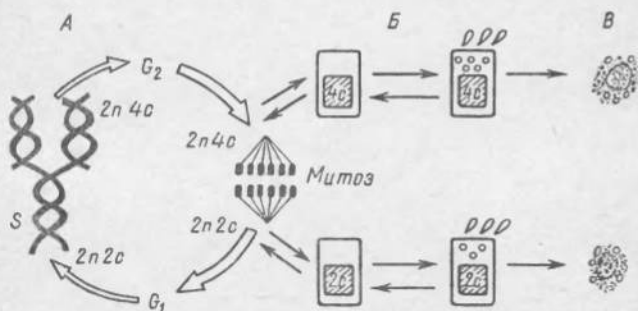


Рис. 25. Жизненный цикл клетки многоклеточного организма. А — митотический цикл, Б — переход в дифференцированное состояние, В — гибель

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,

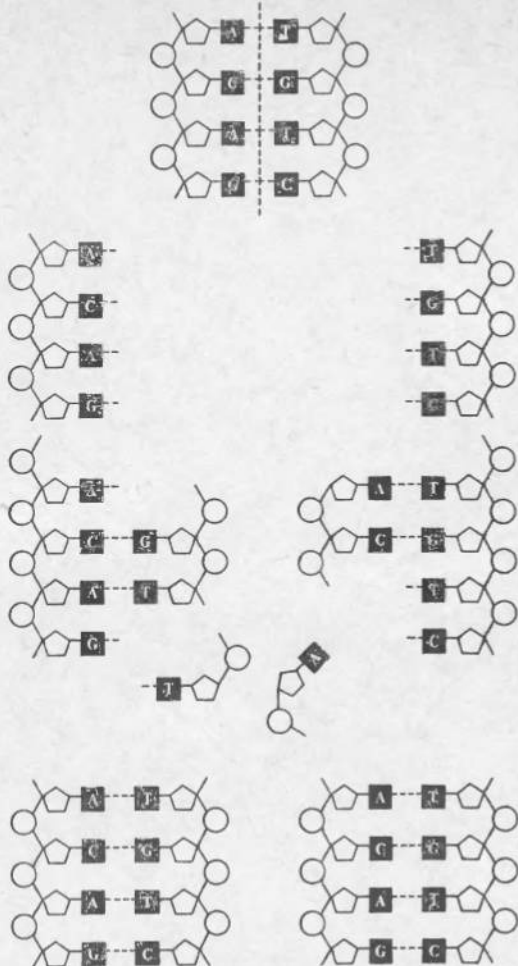


Рис. 26. Редупликация молекул ДНК:
 А — аденин, Т — тимин, С — цитозин, Г — гуанин

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-

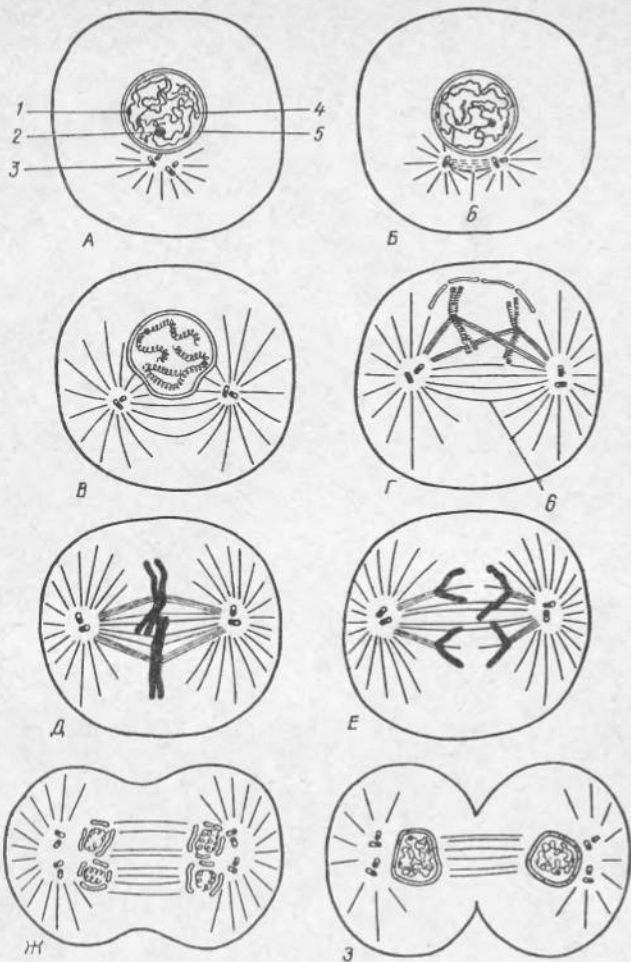


Рис. 27. Схема митоза: А, Б — интерфаза; В, Г — профаза; Д — метафаза; Е — анафаза; Ж, З — телофаза;

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.).

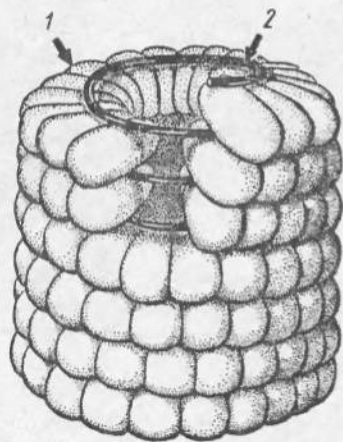


Рис. 28. Модель вируса табачной мозаики:

1 — капсомер (белковая молекула),
2 — РНК

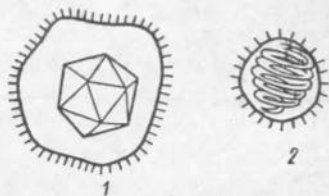


Рис. 29. Форма и размеры некоторых вирусов:

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 сперматозондов, 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-

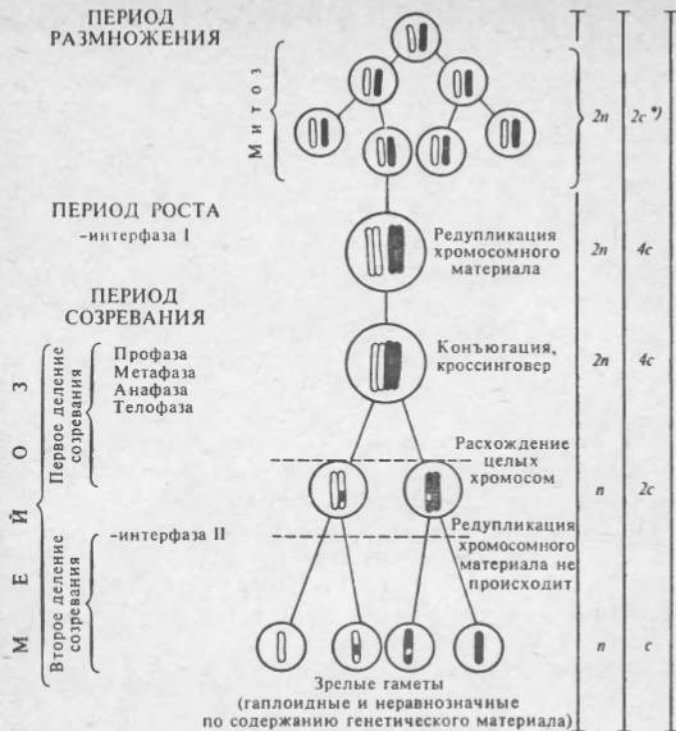
чивает генетическое разнообразие потомства. *Сперматозоиды* обычно подвижны и имеют небольшие размеры. Их функция — доставка хромосомного набора в яйцеклетку. *Яйцеклетки*, как правило, неподвижны и имеют значительно большие размеры, чем сперматозоиды.

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 оогенезе 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

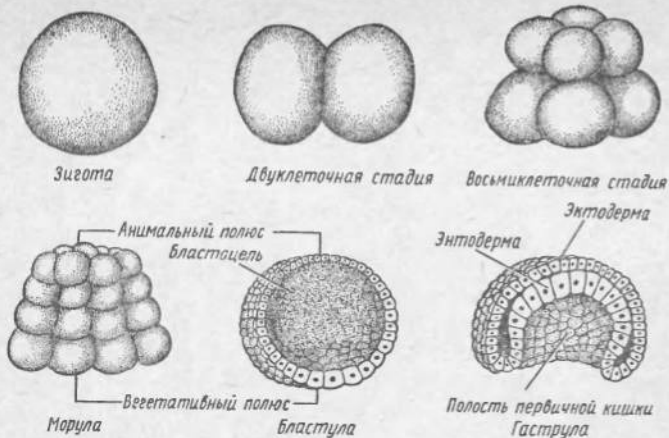


Рис. 31. Дробление и образование бластулы у ланцетника

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 не равномерное. 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-

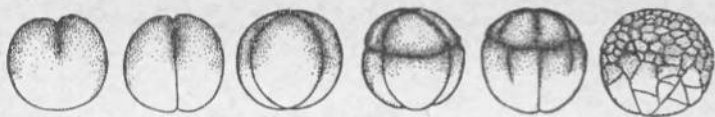


Рис. 32. Дробление яйца лягушки

державшие основную массу желтка. Дробление у амфибий завершается образованием бластулы, по ряду признаков отличающейся от бластулы ланцетника. Стенка бластулы амфибий образована несколькими рядами клеток. Бластиоцель 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.

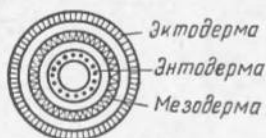
Следующий этап эмбрионального развития — гаструляция, или образование двухслойного зародыша. Процесс гаструляции осуществляется разными способами.

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 наползают 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

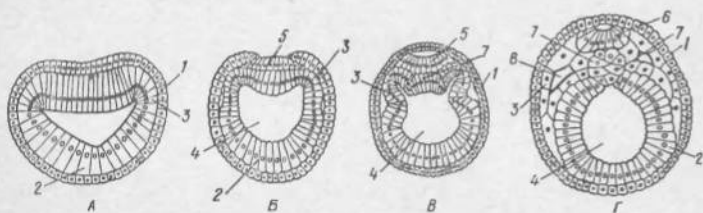


Рис. 33. Гастрюляция и образование комплекса осевых органов у ланцетника (поперечный разрез). А, Б, В — стадии гастрюлы; Г — формирование зачатков осевых органов — нервной трубки, хорды, кишечной трубки:

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 гастрюляции начинается перемещение клеток. Если в этот момент (на стадии ранней гастрюлы) вырезать (рис. 34.) часть зачатка хордомезодермы и пересадить под кожную эктодерму другого зародыша, направление дифференцировки кожной эктодермы из-

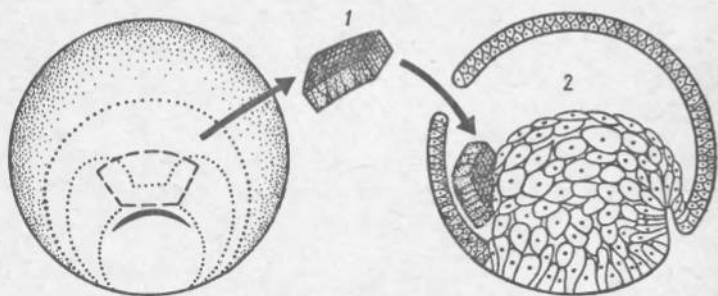


Рис. 34. Схема пересадки частей зародыша на стадии ранней гастрюлы:

1 — зачаток хордомезодермы, 2 — полость бластулы

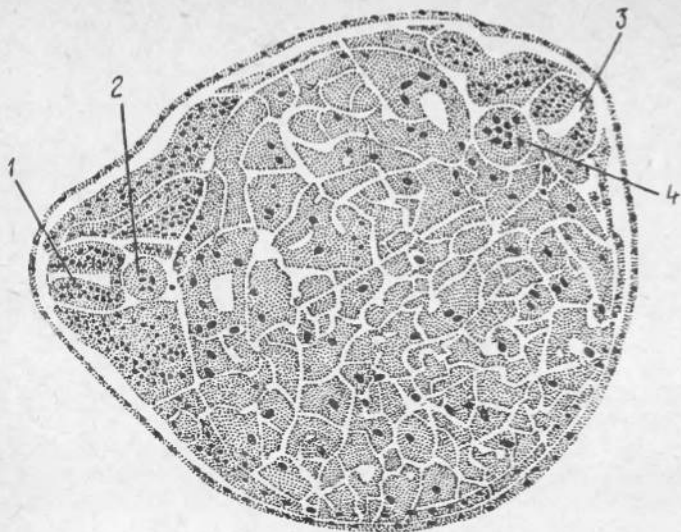


Рис. 35. Первичный (слева) и индуцированный (справа) зародыш тритона:

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 личиночнохордовые) 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-

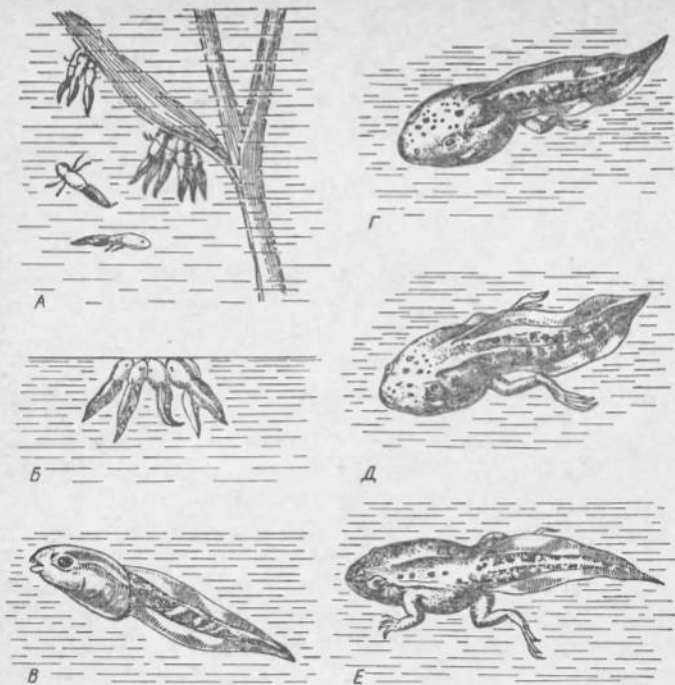


Рис. 36. Метаморфоз у лягушки (А — Е)



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.

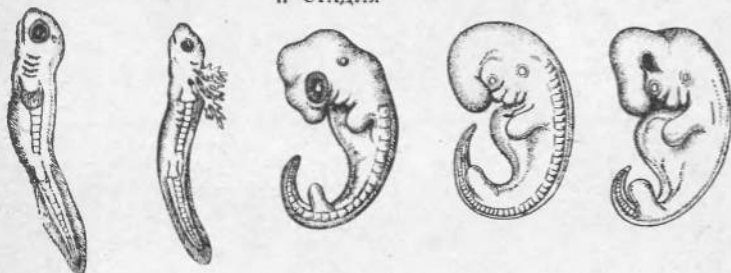
Сходство зародышей и эмбриональная дивергенция признаков

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

Черепаха

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 амебы. 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.

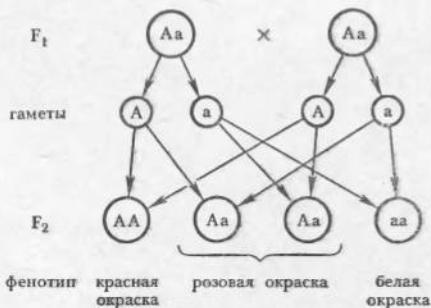
Если скрестить растения гороха с желтыми и зелеными семенами, то у всех полученных в результате этого скрещивания гибридов семена будут желтыми. Такая же картина наблюдается при скрещивании растений, обладающих гладкой и морщинистой формой семян: все потомство первого поколения будет иметь гладкую форму 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 (АА или аа), 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

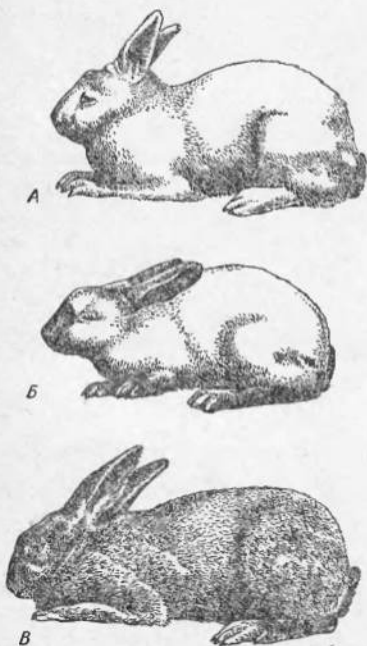


Рис. 39. Множественные аллели у кроликов. А — альбинос; Б — гималайский; В — кролик со сплошной (темной) окраской

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.

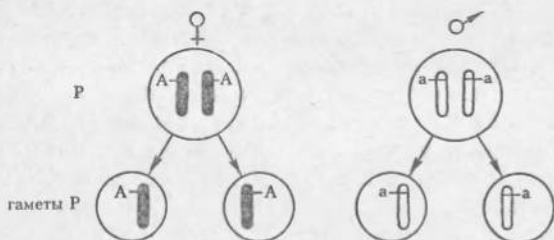
Явление, при котором скрещивание гетерозиготных особей приводит к образованию потомства, часть которого несет доминантный признак, а часть — рецессивный, называется расщеплением. Следовательно, рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчез, а был только подавлен и проявится во втором гибридном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

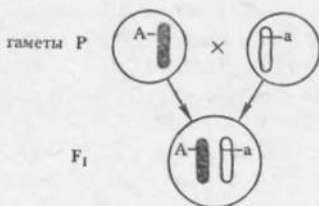
ственные факторы сохраняются в неизменном виде; 2) если половые клетки содержат только один наследственный фактор из аллельной пары.

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:

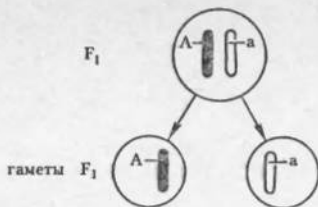


При слиянии мужских и женских гамет получается гибрид с диплоидным набором хромосом:



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:



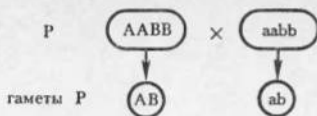
По данной аллельной паре образуются два сорта гамет. При оплодотворении гаметы, несущие одинаковые или разные аллели, случайно встречаются друг с другом. В силу статистической вероятности при достаточно большом количестве гамет в потомстве 25 % генотипов будут гомозиготными доминантными, 50 % — гетерозиготными, 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).

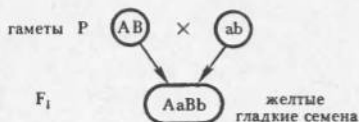
Таким образом, при моногибридном скрещивании цитологическая основа расщепления потомства — расхождение гомологичных хромосом и образование гаплоидных половых клеток в мейозе.

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.

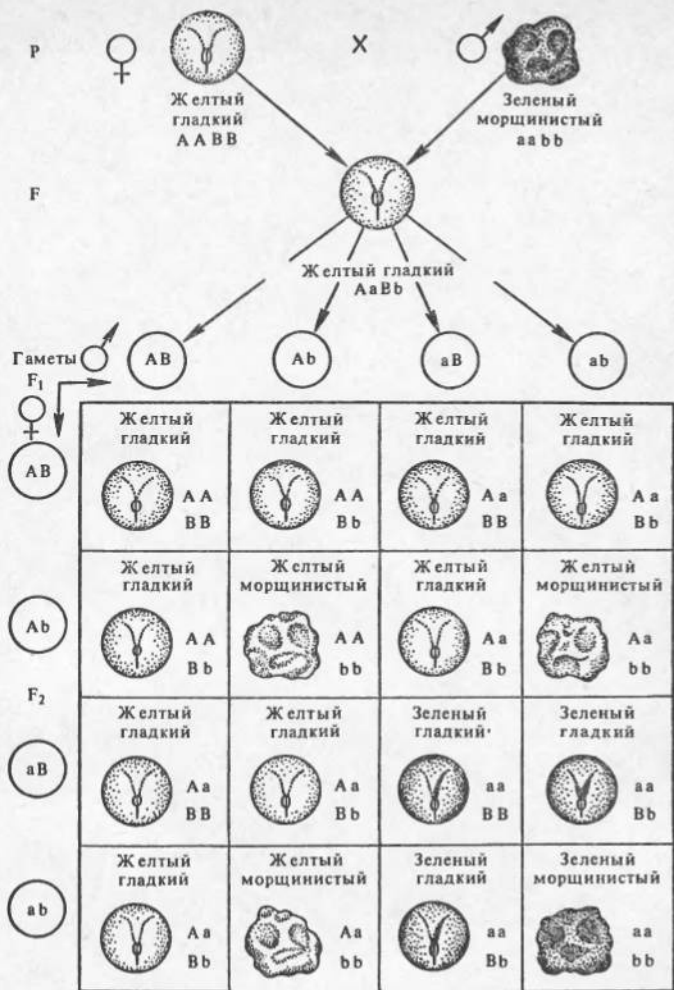


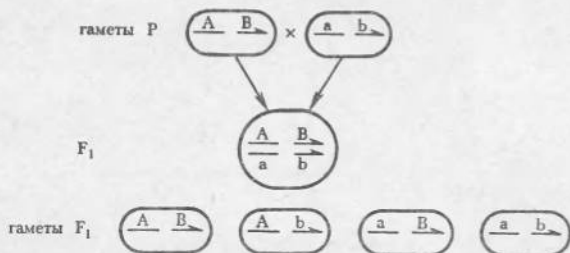
Рис. 40. Наследование двух пар альтернативных признаков у гороха:

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:

$$P \quad \left(\frac{A}{A} \quad \frac{B}{B} \right) \times \left(\frac{a}{a} \quad \frac{b}{b} \right)$$

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:

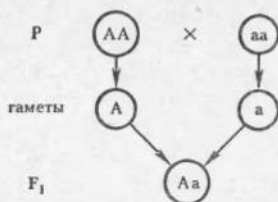
У моногибрида $\frac{A}{a}$ образуются два типа гамет, или 2^1

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

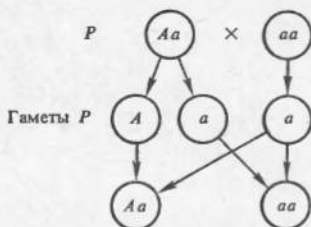
У тригибрида $\frac{A}{a} \quad \frac{B}{b} \quad \frac{C}{c}$ — восемь типов гамет, или 2^3

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

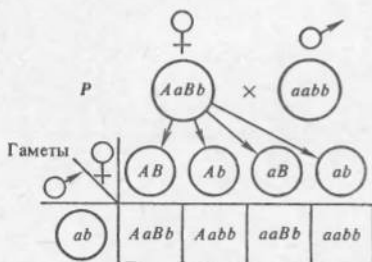
скрещивают особь с неизвестным генотипом и организм, гомозиготный по рецессивной аллели:



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.

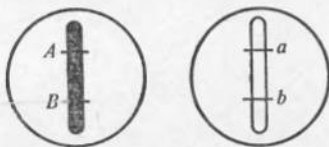
Мендель изучил наследование только семи пар признаков у душистого горошка. Его законы подтвердились на самых разных видах организмов, т. е. было признано, что эти законы носят всеобщий характер. Однако позже было замечено, что у душистого горошка два признака — форма пыльцы и окраска цветков — не дают 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:

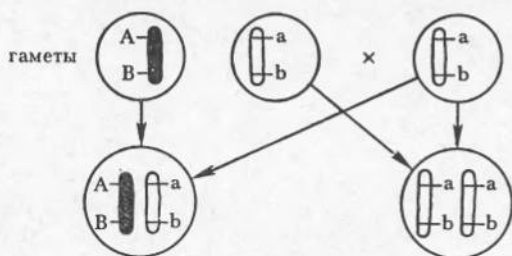


В анафазе I мейотического деления гомологичные хромосомы расходятся к разным полюсам и образуются два типа гамет



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



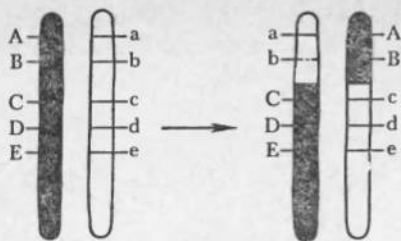
вместо ожидаемого при дигибридном анализирующем скрещивании 1:1:1:1. Такое отклонение от независимого распределения означает, что гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно.

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 перекомбинация 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

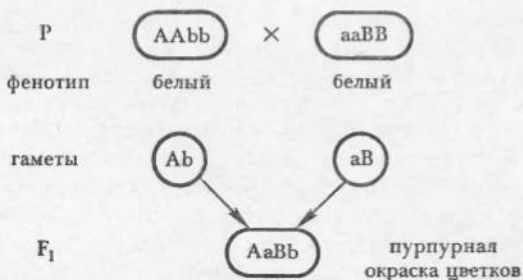
признаков. На самом деле это не так. Если и отдельная клетка, и организм представляют собой целостные системы, где все биохимические и физиологические процессы строго согласованы и взаимосвязаны, то прежде всего потому, что генотип интегрирован, т. е. является системой взаимодействующих генов.

Взаимодействие аллельных генов. Аллельные гены вступают в отношения типа доминантности — рецессивности. Это означает, что в генотипе существуют гены, реализующиеся в виде признака, — доминантные, и гены, которые не смогут проявиться в фенотипе, — рецессивные. В сериях множественных аллелей эти отношения приобретают достаточно сложный характер. Один и тот же ген может выступать как доминантный по отношению к одной аллели и как рецессивный по отношению к другой. Например, ген гималайской окраски у кроликов доминантен по отношению к гену белой окраски и рецессивен по отношению к гену сплошной окраски «шиншилла».

Взаимодействие неаллельных генов. Известно много примеров, когда гены влияют на характер проявления определенного неаллельного гена или на саму возможность проявления этого гена.

У душистого горошка есть ген (*A*), обуславливающий синтез бесцветного предшественника пигмента — пропигмента. Ген *B* определяет синтез фермента, под действием которого из пропигмента образуется пигмент. Цветки душистого горошка с генотипом *aaBB* и *AAbb* имеют белый цвет: в первом случае есть фермент, но нет пропигмента, во втором — есть пропигмент, но нет фермента, переводящего пропигмент в пигмент.

При скрещивании двух растений душистого горошка с белыми цветками получится пурпурная окраска цветков:



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*₁*A*₁*A*₂*A*₂*A*₃*A*₃ окраска зерен наиболее интенсивная, при генотипе *a*₁*a*₁*a*₂*a*₂*a*₃*a*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.

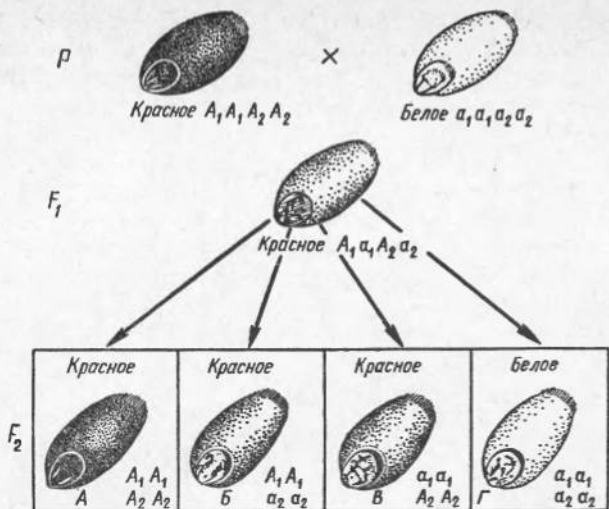


Рис. 41. Наследование окраски зерна у пшеницы при взаимодействии полимерных генов. Объяснения в тексте

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-*

мособы, 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.

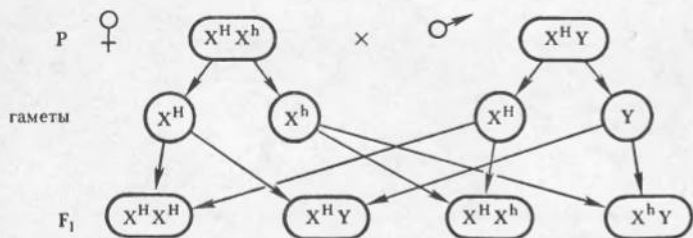
Рассмотрим наследование генов, расположенных в X-хромосоме. Следует иметь в виду, что в половых хромосомах могут находиться гены, не имеющие отношения к развитию половых признаков. Так, в X-хромосоме дрозофилы находится ген, определяющий окраску глаз. X-хромосома человека содержит ген, обуславливающий 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 ХХУ, ХХУУ, 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.

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 — перекомбинацией 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-

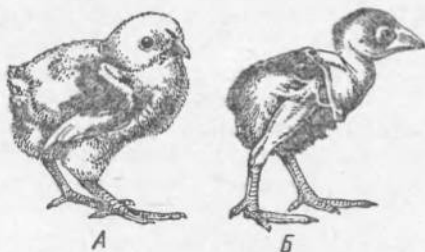


Рис. 42. Мутация, приводящая к недоразвитию придатков кожи — перьев.
А — нормальный цыпленок; Б — мутантный

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 *полулетальными* 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

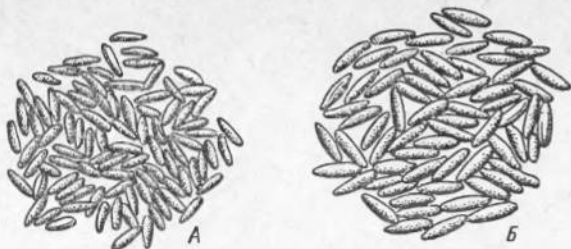


Рис. 43. Семена ржи. А — диплоидный сорт ($2n=14$);
Б — тетраплоидный сорт ($4n=28$)

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 ненаправленны: мутировать может любой локус, 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

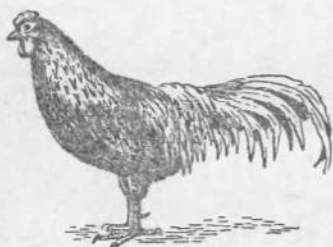
Как уже упоминалось, на проявление гена значительное влияние оказывают другие гены, т. е. проявление гена в виде признака зависит от генотипической среды. Возможность развития признака зависит и от влияния регуляторных систем организма, в первую очередь эндокринной. Такие признаки у петухов, как яркое 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»



1



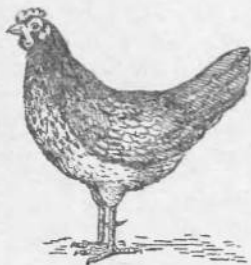
2



3



4



5



6

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°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

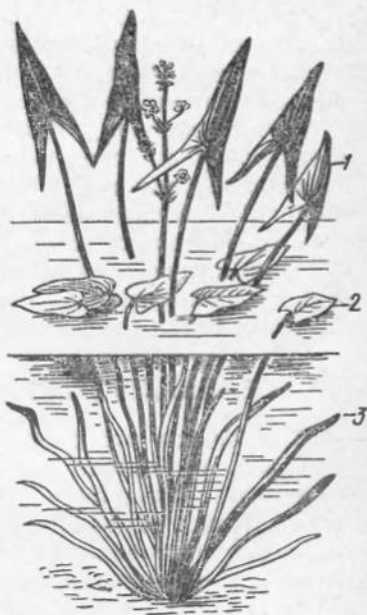


Рис. 45. Стрелолист образует разные по форме листья при развитии растения в воздушной (1) или в водной среде (2, 3)

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-

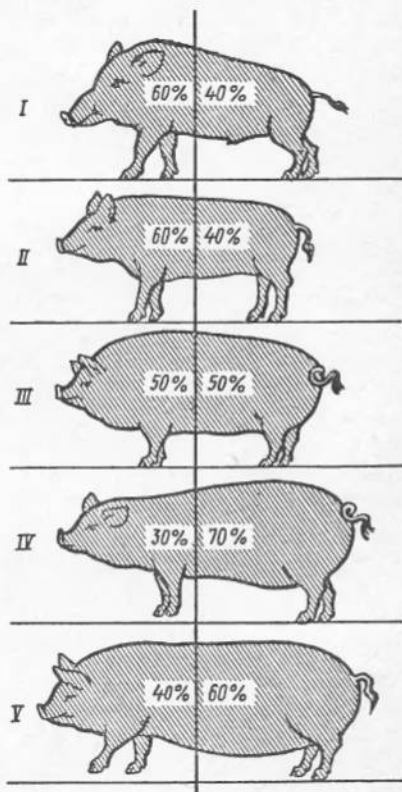


Рис. 46. Изменение пропорций тела свиньи в результате селекции: I — дикий тип, II — одомашненный тип, III — крупный тяжелый тип, IV — мясной тип, V — современный мясной тип

сколько 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, перекрестно-опылителям 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 многообразия 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.

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.

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.

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 однояйцевых 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 полевыми, 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.

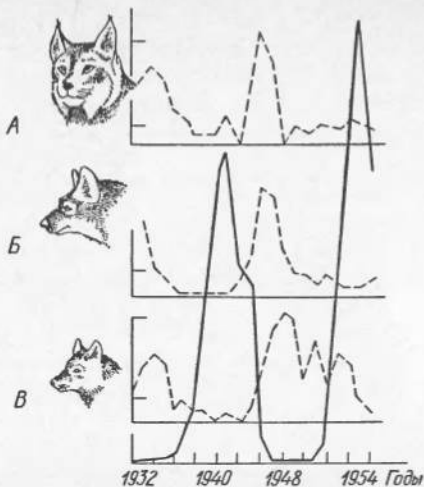


Рис. 48. Колебания численности особей в популяции хищников и жертв. Пунктирная линия: А — рысь; Б — волк; В — лисица; сплошная линия — заяц-беляк

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-

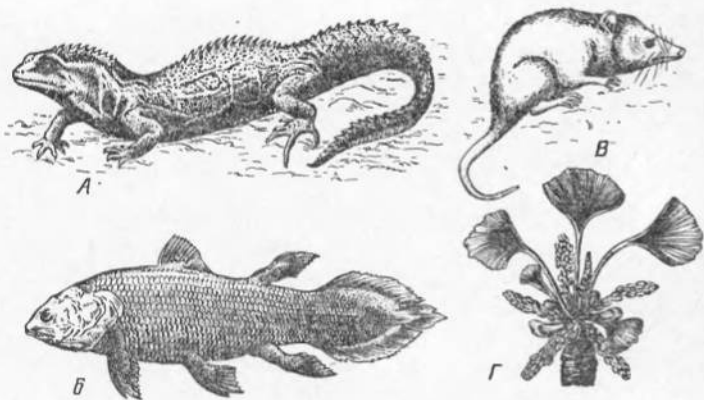


Рис. 49. Благодаря стабилизирующему отбору до наших дней сохранились «живые ископаемые», обитающие в относительно постоянных условиях внешней среды: А — гаттерия, носящая черты пресмыкающихся мезозойской эры; Б — латимерия, потомок кистеперых рыб, широко распространенных в палеозойскую эру; В — североамериканский 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.

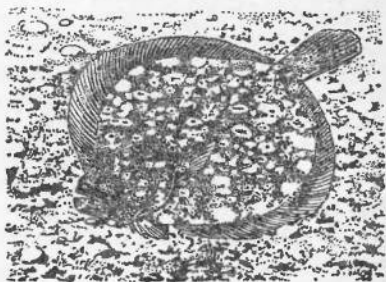
Приспособленность организмов к условиям внешней среды как результат действия естественного отбора

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



А



Б



В

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 предостерегающая окраска. Яркая окраска обычно характерна для ядовитых животных и предупреждает хищников о несъедобности объекта их нападения.

Эффективность предостерегающей 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 предостерегающей 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 предостерегающую 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-

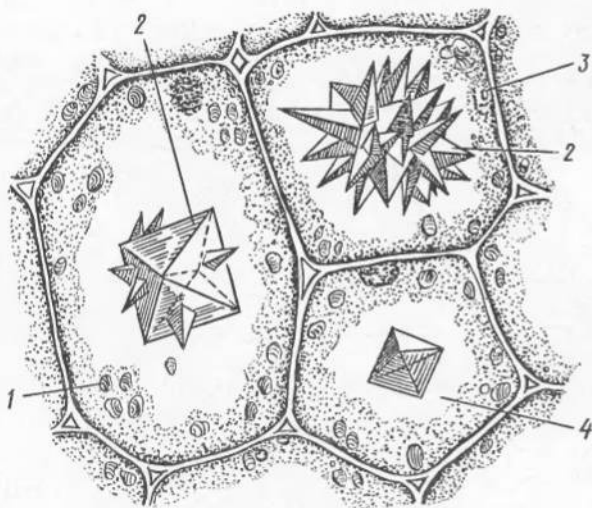


Рис. 53. Кристаллы щавелевокислого кальция в вакуолях клеток:

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 °C.

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 насекомых 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 подражателей. 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-

симость 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.

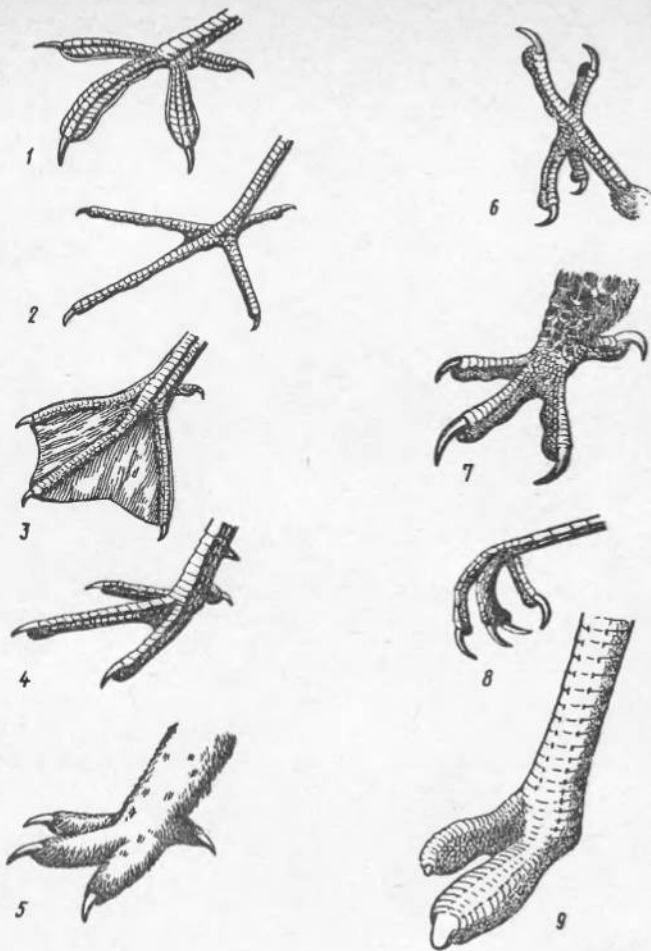


Рис. 54. Примеры специализации ног у птиц.

У лысух (1) на пальцах лопасти, они, как и кожные перепонки у уток (3), облегчают передвижение в воде. Цапля (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 — зеленочлювый тукан, 2 — колпица, 3 — большеклювый попугай, 4 — тупи́к, 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

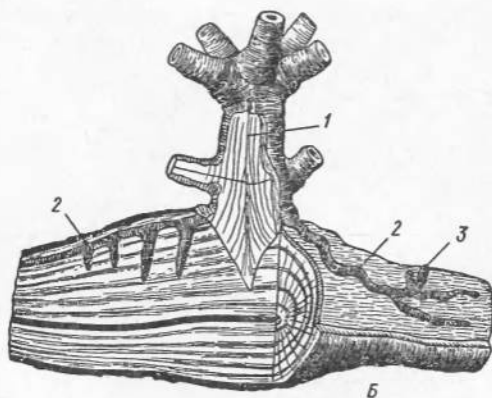
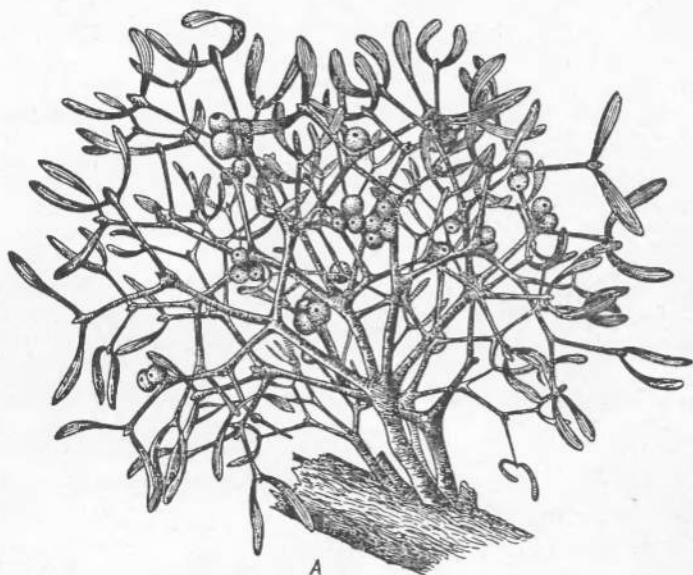


Рис. 57. Паразитическое растение омела. Тело паразита находится внутри ветвей или ствола дерева-хозяина, снаружи видны лишь цветки и плоды. А — вид снаружи; Б — разрез ствола, куда внедрилась омела:

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-

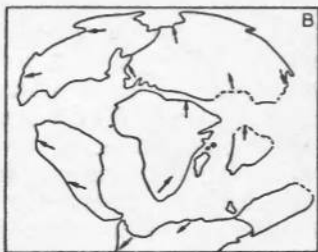


Рис. 58. Изменение очертаний суши в мезозойскую и кайнозойскую эры:

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 (эктодерма) 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

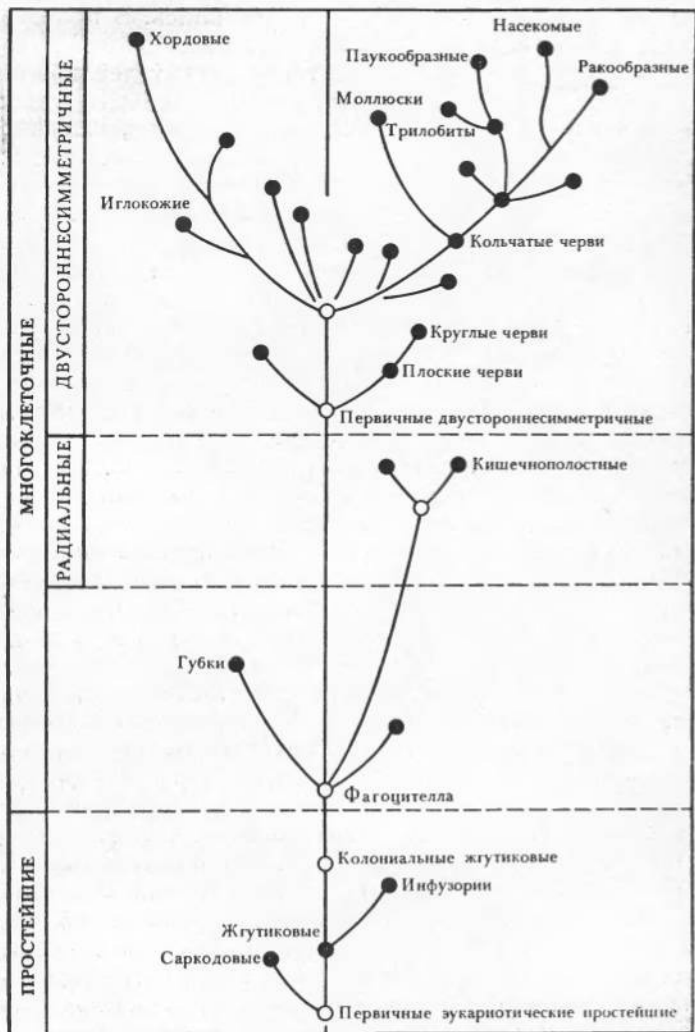


Рис. 59. Схема основных этапов эволюции эукариотических организмов

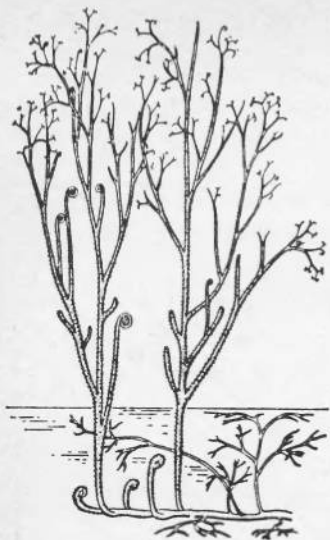


Рис. 60. Первое наземное растение псилофит

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-

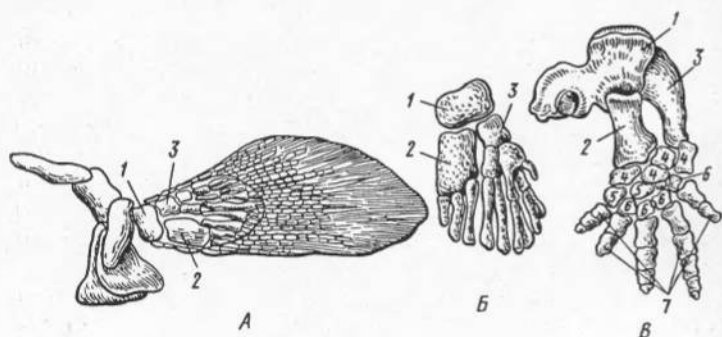


Рис. 61. Скелет парного плавника кистеперой рыбы и стегоцефала: А — плечевой пояс и плавник кистеперой рыбы; Б — внутренний скелет плавника; В — скелет передней конечности стегоцефала.

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 рыбо-ядных хищников до мелких, питавшихся беспозвоночными.

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

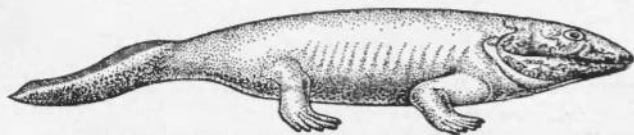


Рис. 62. Прimitивное девонское земноводное

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

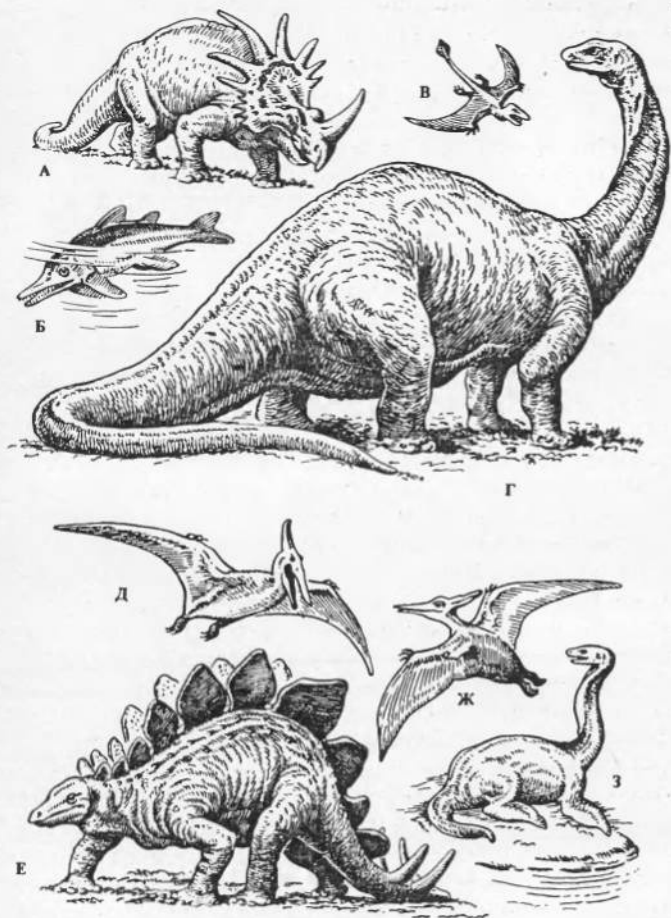


Рис. 63. Пресмыкающиеся мезозойской эры: А — рогатый динозавр; Б — ихтиозавр; В — летающий хвостатый ящер; Г — бронтозавр; Д, Ж — летающие бесхвостые ящеры; Е — стегозавр; З — плезиозавр

Альпы, Анды, Гималаи. Наступает похолодание, сокращается ареал околотовной растительности. Вымирают растительноядные, 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 своеобразие 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).

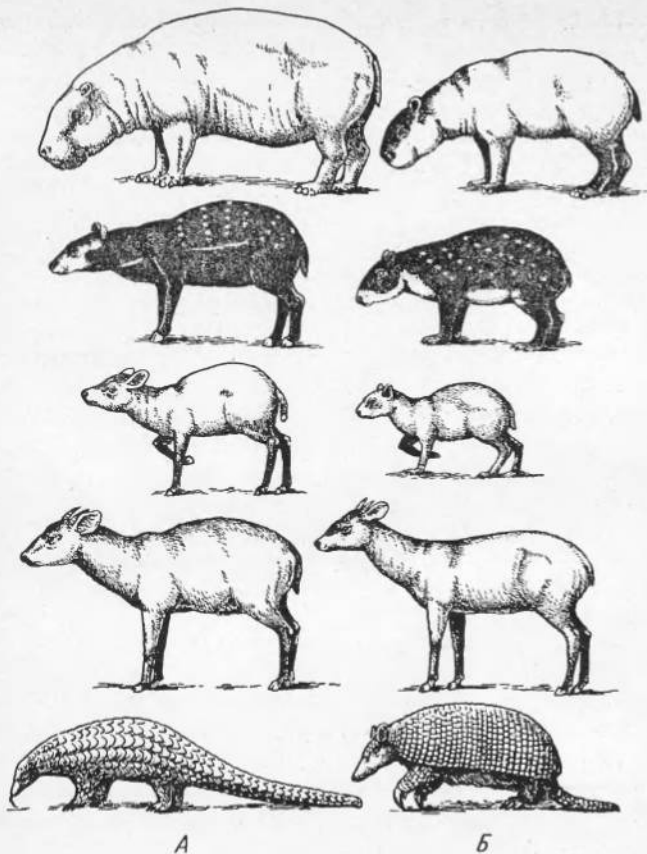


Рис. 64. Конвергентное сходство строения тела между неродственными млекопитающими, населяющими дождевые леса Африки (А) и Южной Америки (Б): А (сверху вниз): карликовый гиппопотам, оленек, карликовая антилопа, дукер, панголин; Б (сверху вниз): водосвинка, пака, агути, мазама, гигантский броненосец

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 неомологичных 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-

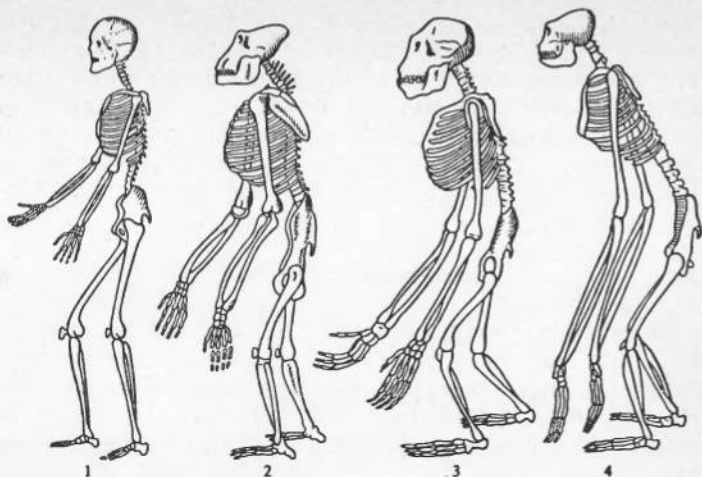


Рис. 65. Скелет человека и человекообразных обезьян:

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° 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° , 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° , 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, проникли далеко на юг. Обезьяны, не откочевывавшие 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-

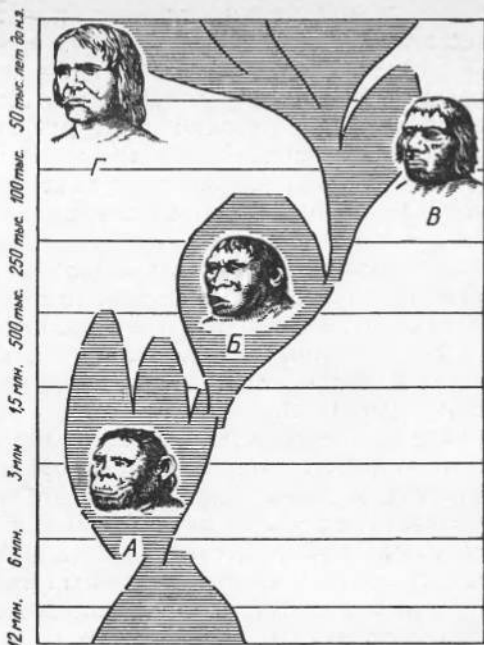


Рис. 66. Схема основных этапов эволюции человека: А — австралопитековые; Б — архантропы; В — палеоантропы; Г — современные люди

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 см³. 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 плодovitости 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 пингвины 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° , 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 двоякую 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 местностях 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.).

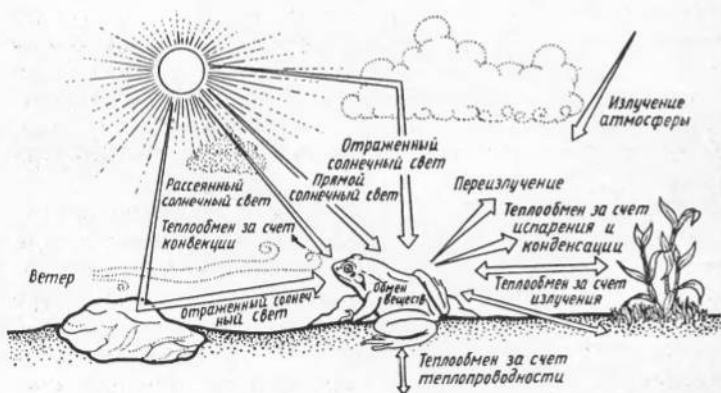


Рис. 67. Схематическое изображение путей теплообмена между пойкилотермным организмом и окружающей средой

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 $-30-35^{\circ}\text{C}$. Многие пойкилотермные животные приспосабливаются 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 $5-6^{\circ}\text{C}$, а температура -15°C губительна. Известно высокогорное насекомое, для которого оптимальная температура 1°C .

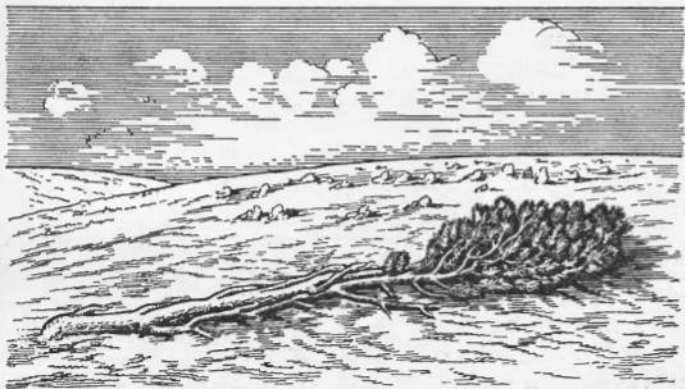


Рис. 68. Кедровый стланик

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 отсутствии 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°C , средняя температура самого холодного месяца $15\text{--}20^{\circ}\text{C}$, колебания температуры на протяжении года не превышают 5°C .

2. *Субтропические пояса.* Температура самого холодного месяца выше 4°C , самого теплого — выше 20°C . Минимальные температуры опускаются ниже 0°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 растениями.

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°C . При температуре воды 2°C мальки выходят из яиц через 205 дней, при 5°C — через 82 дня, а при 10°C — 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 $10\text{--}12^{\circ}\text{C}$. 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 °C). 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 °C.

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 °C 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 высыханию. 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, населяемых 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 опушением, 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 Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Mg^{2+} . Из анионов наибольший удельный вес принадлежит хлору (Cl^-), остаткам серной кислоты (SO_4^{2-}) гидрокарбоната (HCO_3^-) и карбоната (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

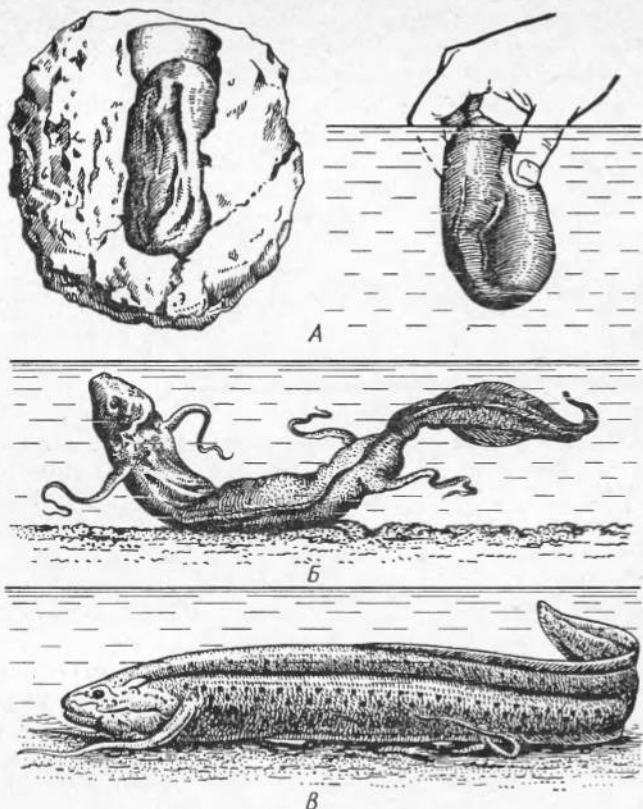


Рис. 69. Двоякодышащая рыба протоптер переживает засуху (от 6—9 месяцев до 4-х лет) в состоянии анабиоза в коконе из выделяемой им слизи (А). После дождей или при помещении кокона в воду протоптер оживает (Б, В)

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 малодоступны 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 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 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.

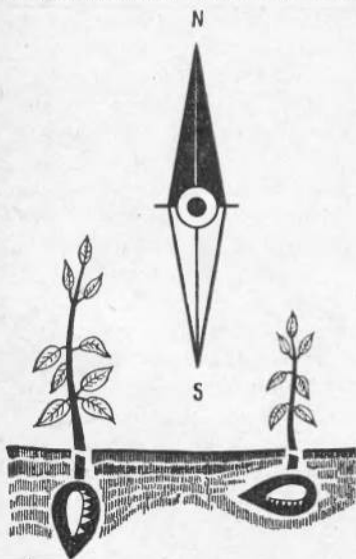


Рис. 70. Зависимость скорости роста растения от ориентации семян в геомагнитном поле

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 особей 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

одиноким 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 горчак, 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

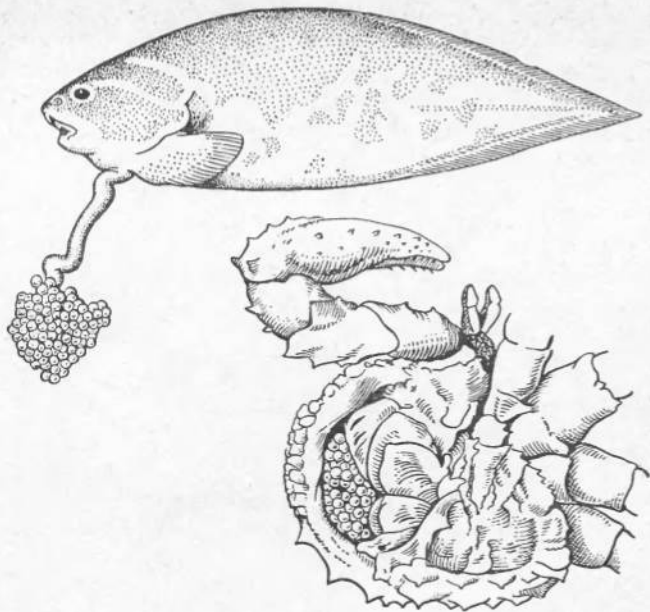


Рис. 71. Самка карепрокта камчатского откладывает икру под панцирь краба

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 сожительство 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 заражаться 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 растительноядными животными. Продуктивность различных биоценозов неодинакова. В тропическом дождевом лесу образуется 2 200 г сухого растительного вещества на 1 м² в год, в лесах умеренного пояса — 1250, тайга дает 800, а сельскохозяйственные угодья — 650 г/м² в год. Для сравнения укажем, что в такой бедной климатической зоне, как тундра, образуется 140 г вещества на 1 м² за год, в то время как в открытом океане — всего лишь 125 г/м². 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, растительноядные 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-

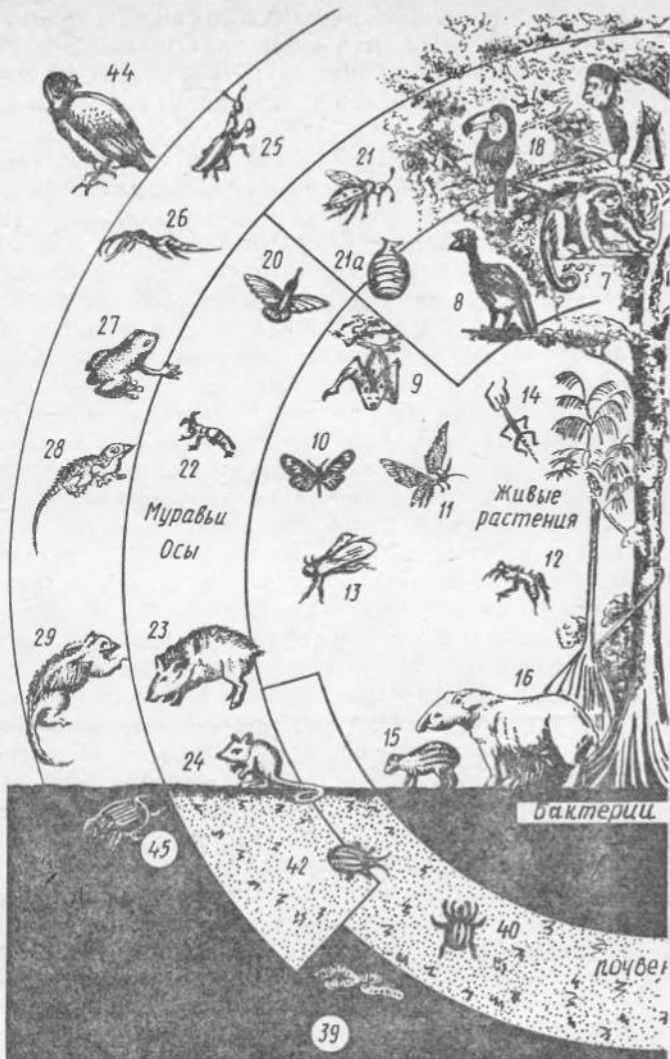
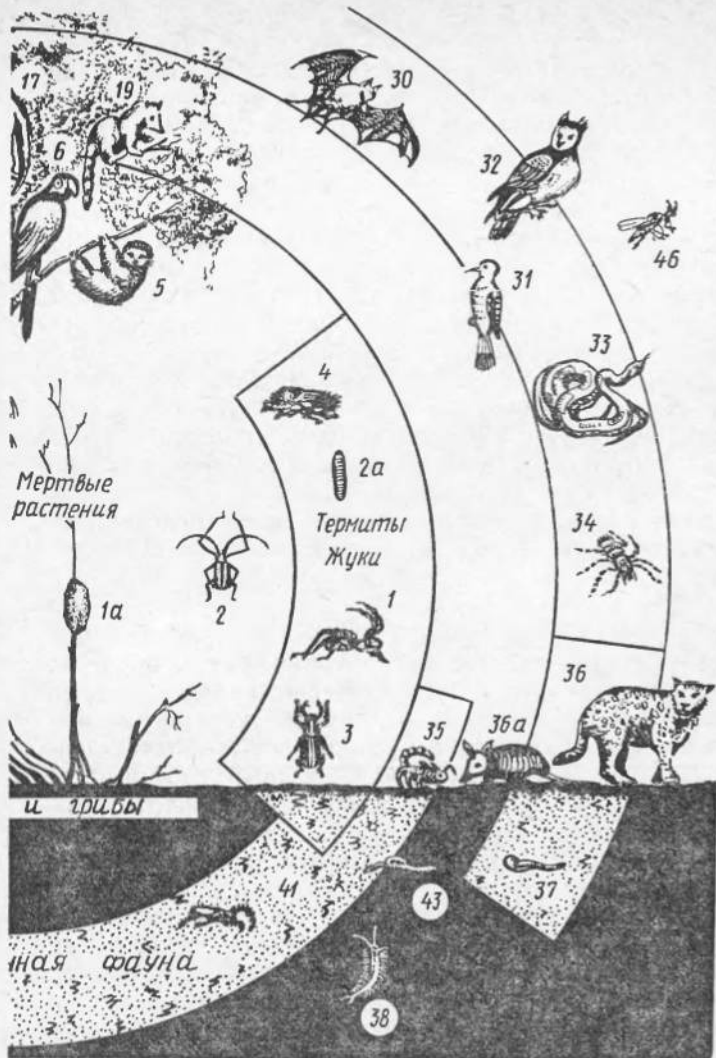


Рис. 73. Биоценоз тропического леса:

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 геликониды, 11 — бражник, 12 — муравей-листорез, 13 — цикада, 14 — палочник, 15 — паук, 16 — тапир.



Консументы первого и второго порядка (всеядные): 17 — обезьяна-капуцин, 18 — туак, 19 — енот, 20 — колибри, 21 — оса, 21a — 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 — пауктицеяд, 35 — скорпион, 36 — ягуар, 36a — 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

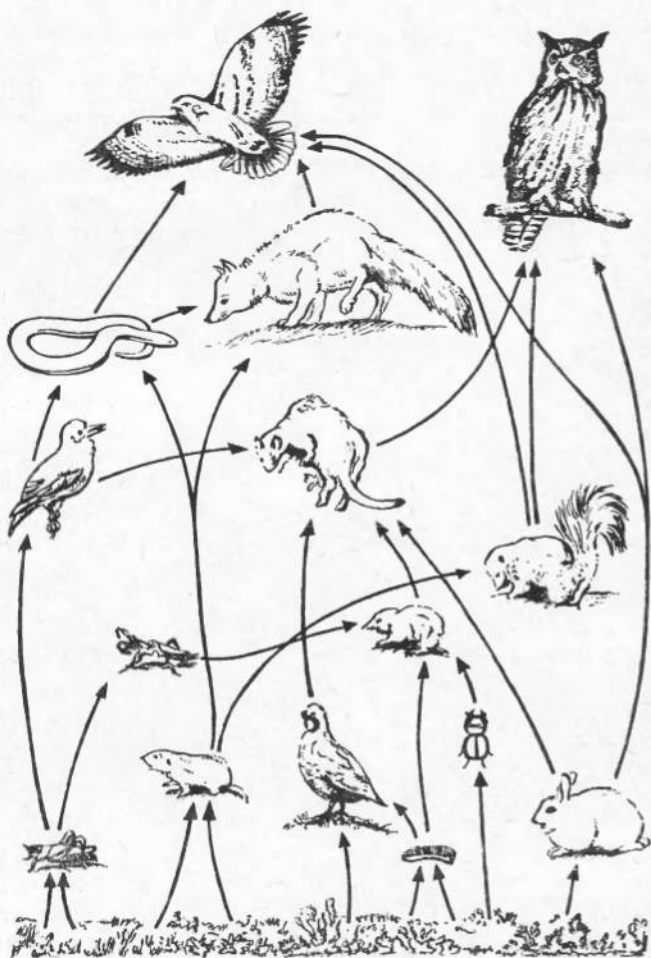


Рис. 74. Сети питания в экологической системе

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 — рыбообразные 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 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,

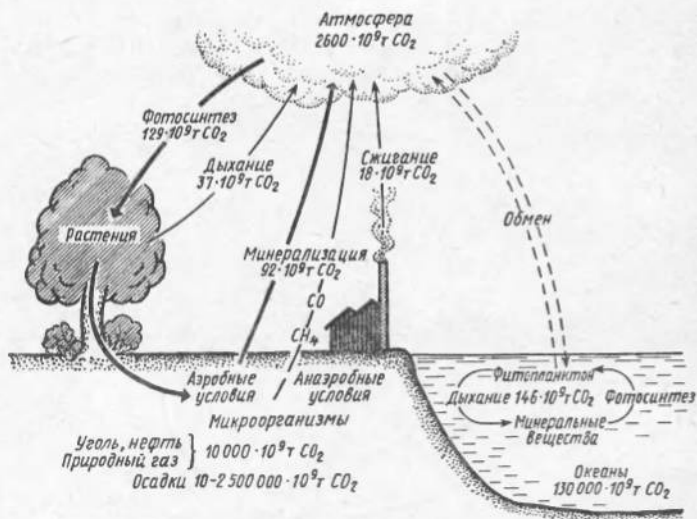


Рис. 75. Круговорот углерода

содержание 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 г/м^2 , а в плодородных областях достигает 20 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).

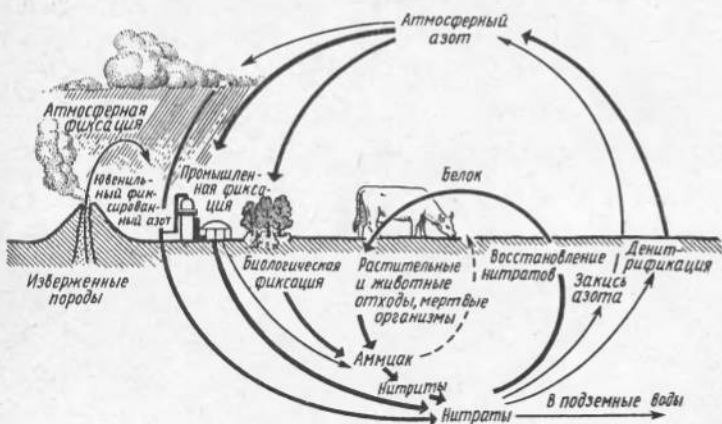


Рис. 76. Круговорот азота

Круговорот серы. Сера входит в состав белков и также представляет собой жизненно важный элемент. В виде соединений с металлами — сульфидов — она залегает в виде руд на суше и входит в состав глубоко-водных 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

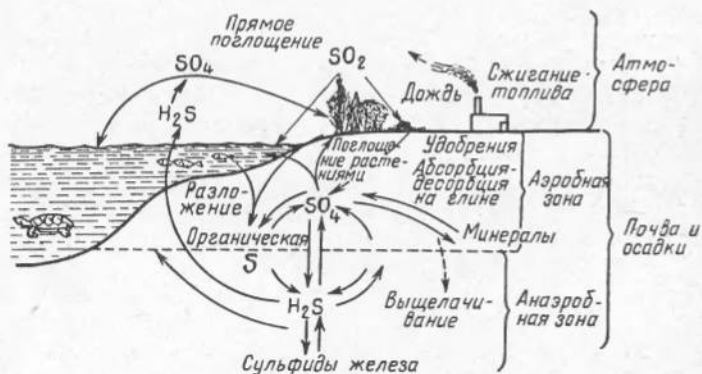


Рис. 77. Круговорот серы

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 (CO, CO₂ и др.), тяжелее воздуха

и скапливается у поверхности земли. Необходимо особо остановиться на последствиях увеличения концентрации CO_2 в атмосфере. В результате непрерывно возрастающего сжигания органического топлива за последние 100 лет содержание CO_2 возросло на 10 %. CO_2 препятствует тепловому излучению в космическое пространство, создавая так называемый «парниковый эффект». По расчетам ученых, дальнейшее повышение концентрации 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.

Раздел II

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ

Организмы, относящиеся к этому царству, характеризуются отсутствием ядра, окруженного мембраной. ДНК образует единственную нить, замкнутую в кольцо. Центриоли и митотическое веретено отсутствуют, деление клеток осуществляется путем перетяжки. У дробянок нет пластид и митохондрий. Основу клеточной стенки составляет гликопептид муреин (а не целлюлоза, как у растений). Жгутиков обычно нет или они имеют простое строение. Питание гетеротрофное или автотрофное. Половой процесс осуществляется в форме обмена генетическим материалом между особями.

ПОДЦАРСТВО БАКТЕРИИ

Сюда относят две крупные группы бактерий: зубактерии и архебактерии (от греч. «археос» — древний). Архебактерии резко отличаются от истинных бактерий (зубактерий) химическим составом и физиологическими свойствами, сравнительно немногочисленны (обнаружено немногим более 40 видов). Некоторые признаки сближают архебактерий с эукариотами, другие — отличают их как от истинных бактерий, так и от эукариот.

Рассмотрим строение и физиологию широко распространенных истинных бактерий, или зубактерий.

Это одноклеточные организмы. Как у всех прокариот, ядро у них отсутствует. Размер бактериальных клеток колеблется от 0,2 до 10 мкм, в редких случаях достигают в длину 30—100 мкм (например, некоторые серные пурпурные бактерии). По форме выделяют шаровидные кокки, палочковидные бациллы, изогнутые вибрионы, извитые в виде спирали спирохеты и спириллы (рис. 78). Многие бактерии неподвижны, другие имеют жгутики (от 1 до 50) и могут передвигаться. Снабжен-

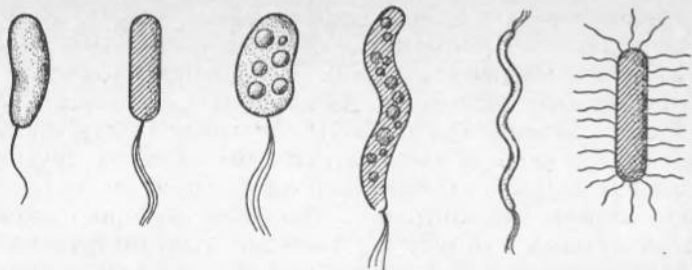


Рис. 78. Основные формы бактериальных клеток

ные жгутиками бактерии двигаются довольно быстро: за секунду клетка может проходить расстояние, в 50 раз превышающее ее длину. Бактериальные клетки окружены плотной оболочкой — клеточной стенкой, благодаря которой сохраняют постоянную форму. Опорным каркасом клеточной стенки служит особый полимер — гликопептид муреин, покрывающий клетку одним или несколькими слоями. По составу и строению клеточной стенки бактерии существенно отличаются от растений и животных. Многие виды бактерий образуют слизистую капсулу. Наличие капсулы обеспечивает устойчивость бактерий к фагоцитозу и тем самым повышает их болезнетворную активность. Таким образом, капсула служит для бактерий защитным покровом и, кроме того, предохраняет клетку от высыхания.

Под капсулой и клеточной стенкой располагается цитоплазматическая мембрана, которая образует впячивания в цитоплазму и формирует мембранные комплексы, выполняющие функции, аналогичные функциям митохондрий, эндоплазматической сети, аппарата Гольджи (подробнее о строении прокариотической клетки см. с. 54). Путем впячивания наружной цитоплазматической мембраны образуются также мембранные структуры, на которых располагаются пигменты, участвующие в фотосинтезе. (Вспомните, что у фототрофных бактерий, использующих свет в качестве источника энергии, фотосинтез происходит в анаэробных условиях и не сопровождается выделением кислорода.) В цитоплазме бактериальных клеток имеются включения, содержащие запасные питательные вещества — крахмал, гликоген, жиры. Многие бактерии способны также запасать фосфор в виде гранул полифосфатов и элементарную серу.

Большинство бактерий гетеротрофы, т. е. используют для питания готовые органические соединения (мертвых тел или выделений других организмов) — сахара, аминокислоты, витамины. Их называют *сапротрофами* (от греч. «сапрос» — гнилой). Другие гетеротрофные бактерии живут за счет питательных веществ других организмов, в теле которых они обитают. Их называют *паразитами*. Паразитизм у бактерий распространен очень широко. Существуют бактерии, паразитирующие в теле бактерий других видов. К числу паразитических бактерий, вызывающих заболевания у человека, относятся возбудители чумы, холеры, туберкулеза, дизентерии, дифтерии, менингита и многие другие. Встречаются так называемые хищные бактерии, захватывающие мелкие живые организмы (рис. 79). *Гетеротрофные бактерии* получают энергию для биосинтеза путем окисления органических соединений (углеводов и др.). Этот процесс может происходить при участии кислорода (дыхание) или в анаэробных условиях (брожение).

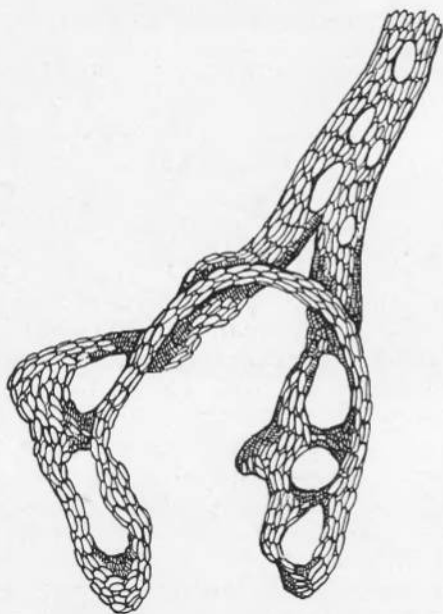
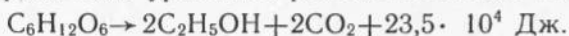


Рис. 79. Устройство ловчего приспособления колониальной хищной бактерии

В зависимости от конечного продукта различают несколько видов брожения. Так, спиртовое брожение заключается в расщеплении сахаров (глюкозы, фруктозы) до этилового спирта и CO_2 в присутствии фосфата. В суммарном виде уравнение реакции выглядит так:



Молочнокислые бактерии превращают сахара в молочную кислоту. Эти бактерии широко используют для квашения молока и овощей (например, приготовление кислой капусты — результат молочнокислого брожения, осуществляющегося в анаэробных условиях).

Маслянокислые бактерии сбраживают углеводы, в том числе высокомолекулярные — крахмал, гликоген, спирты, органические кислоты до масляной кислоты. В природных условиях маслянокислое брожение осуществляется в громадных размерах на дне болот, в заболоченных почвах, в илах, где ограничен доступ кислорода. Промежуточный продукт маслянокислого брожения — уксусная кислота, которая и включается в биологический круговорот веществ.

Необходимо отметить, что процессы брожения сопровождаются (помимо конечного) образованием побочных продуктов: ацетона, бутанола, изопропилового спирта, глицерина и др.

В природных условиях большое значение имеют *метанообразующие бактерии*, которые сбраживают спирты и органические кислоты в метан и CO_2 . Некоторые из них способны превращать в метан даже оксид углерода. Метанообразующие бактерии обитают в болотах; где они образуют «болотный газ» (метан). Метанообразующие бактерии замыкают любой цикл брожения. Сначала другие бактерии сбраживают углеводы до жирных кислот, спиртов, CO_2 и молекулярного водорода, а затем уже эти продукты перерабатываются метанообразующими бактериями.

Значительная часть бактерий синтезирует органические вещества своего тела путем усвоения углекислоты. Такие организмы называются *автотрофами*. Эту группу бактерий делят на фототрофов, для которых источником энергии служит солнечный свет, и хемотрофов, использующие для синтеза органических веществ собственного тела энергию химических реакций — окислительных или восстановительных.

Фототрофные бактерии (серные и несерные) — оби-

татели пресных и морских вод. Фотосинтез у них протекает в анаэробных условиях и не сопровождается выделением кислорода.

Хемотробы могут быть аэробными и анаэробными организмами. К ним относятся нитрифицирующие бактерии, переводящие аммиак в нитриты и далее в нитраты, железобактерии, переводящие закисное железо (Fe^{2+}) в окисное (Fe^{3+}), водородные бактерии, окисляющие молекулярный водород, и др.

Размножаются бактерии путем деления, которое наступает после удвоения бактериальной хромосомы — кольцевидной молекулы ДНК. Многие бактерии образуют споры путем формирования плотной оболочки вокруг молекулы ДНК с участком цитоплазмы. Споры обладают большой устойчивостью, сохраняя жизнеспособность в течение длительного времени.

Бактерии играют большую роль в разложении природных органических соединений. Вместе с другими деструкторами они разлагают целлюлозу либо выделяя в среду гидролитические ферменты, либо тесно прилекая к ее волокнам и поглощая продукты гидролиза. Целлюлоза подвергается также сбраживанию с выделением этилового спирта, уксусной и молочной кислот, CO_2 и других соединений. Бактерии разлагают целлюлозу также в рубце желудка жвачных животных. В результате их деятельности образуются значительные количества уксусной, масляной и других кислот, а также большое количество газов — H_2 , CO_2 , CH_4 (до 700 л в день).

ПОДЦАРСТВО СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Синезеленые водоросли, или цианеи, широко распространены во всех средах жизни и способны существовать практически в любых условиях: при температуре -83°C в Антарктиде и $+85-90^\circ\text{C}$ в горячих источниках.

Синезеленые водоросли относятся к прокариотам потому, что у них наследственный материал не отграничен от цитоплазмы и представлен единственной хромосомой. Цитоплазма и ее органоиды устроены просто и напоминают аналогичные структуры бактерий. У синезеленых водорослей хорошо развит фотосинтетический аппарат и найдено около 30 различных внутриклеточных пигментов. Разнообразным и своеобразным составом

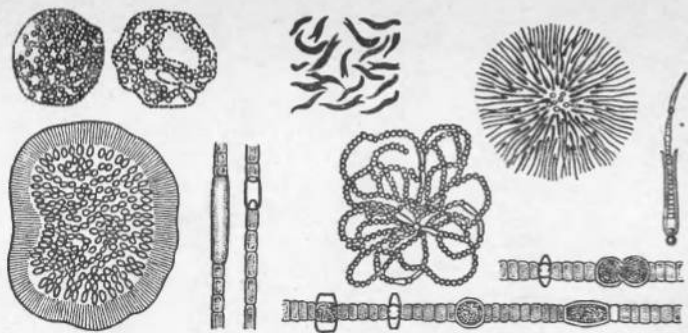


Рис. 80. Многообразие форм планктонных синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды

фотоассимилирующих пигментных систем объясняется устойчивостью синезеленых водорослей к продолжительному затемнению и анаэробным условиям. Частично этим же объясняется их существование в крайних (экстремальных) условиях: в пещерах, богатых сероводородом слоях придонного ила, в минеральных источниках. Продуктом фотосинтеза в клетках синезеленых водорослей является гликопротеид, который отлагается в цитоплазме в виде зерен. Образуются также гранулы липопротеидов и протеинов. В цитоплазме обитателей серных водоемов находится сера. В клетках синезеленых водорослей часто встречаются газовые вакуоли. По форме клетки этих водорослей бывают двух видов: округлые или сильно вытянутые, уплощенные (рис. 80). Во всех случаях они имеют толстые многослойные стенки, часто одеты слизистым чехлом. Клетки живут отдельно или образуют нити и колонии (рис. 81).

Основной способ размножения — деление клеток надвое или образование спор. Споры, покрытые толстой оболочкой, помогают переносить неблагоприятные условия среды и длительное время сохраняют жизнеспособность.

Помимо способности к фотосинтезу многие виды синезеленых водорослей могут фиксировать атмосферный азот. Обусловленная этим пищевая независимость позволяет им заселить необитаемые (без следов почвы) скалы. Синезеленые водоросли первыми осваивают безжизненные местообитания — лавовые потоки, вулканические острова.

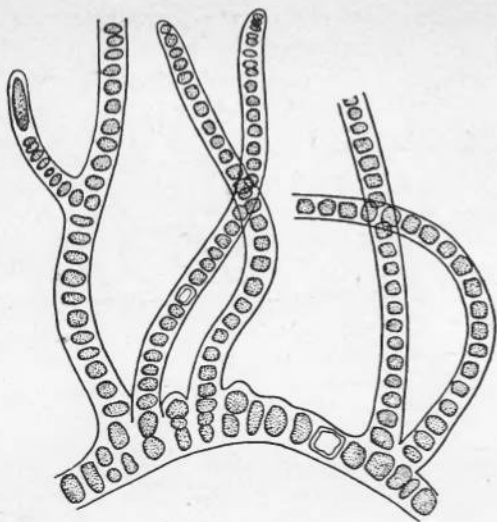


Рис. 81. Нитчатая структура у синезеленой водоросли

Отрицательная роль этих организмов заключается в вызываемом ими «цветении воды», так как вода в этом случае становится непригодной для употребления и ухудшает условия жизни других обитателей водоемов. Некоторые азотфиксирующие виды вносят на рисовые поля с целью обогащения их соединениями азота.

ЦАРСТВО ГРИБЫ

Эту своеобразную группу организмов долгое время рассматривали как часть мира растений. В настоящее время грибы, насчитывающие около 100 тыс. видов, выделяют в самостоятельное царство, поскольку по ряду существенных признаков они отличаются и от растений, и от животных.

Грибы лишены хлорофилла и требуют для питания готовое органическое вещество, т. е. по типу питания они гетеротрофны. Запасным питательным веществом у них служит гликоген, а не крахмал, характерный для большинства растений. Опорная структура клеточных стенок, как правило, представляет собой хитин. Целлюлозные клеточные стенки свойственны лишь

примитивным формам грибов и служат указанием на общность происхождения грибов и растений от общего предка. В обмене веществ грибов присутствует мочеви-на, что сближает их с животными. По способу пита-ния — путем всасывания, а не заглатывания, по неогра-ниченному росту они приближаются к растениям.

Строение грибов разнообразно — от одноклеточных форм (рис. 82) до сложно устроенных шляпочных грибов (рис. 83). Основой вегетативного тела гриба служит грибница, или мицелий, представляющий собой систему тонких ветвящихся нитей (гиф). Поверхность грибницы обычно очень велика и служит для поглоще-

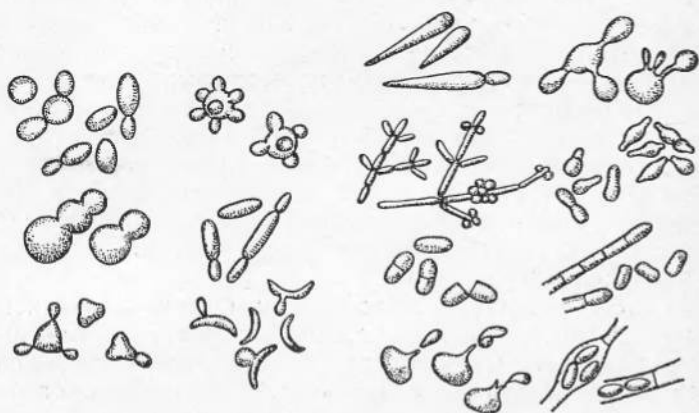


Рис. 82. Формы почкования у дрожжей



Рис. 83. Пластинчатые грибы: А — шампиньон; трубчатые грибы: Б — белый гриб

ния питательных веществ. Мицелий имеет разную продолжительность жизни: от нескольких дней (у плесени) до многих лет (шляпочные грибы). Различают субстратный мицелий, непосредственно контактирующий со средой, из которой извлекаются питательные вещества (например, почвой), и воздушный мицелий, располагающийся на поверхности. На воздушном мицелии образуются органы размножения. Таким образом, выступающие над поверхностью земли плодовые тела шляпочных грибов — это сплетение гиф воздушного мицелия.

Внутреннее строение мицелия служит основанием для условного деления грибов на низшие и высшие. У низших грибов мицелий представляет собой как бы одну гигантскую клетку с множеством ядер, поскольку гифы не имеют клеточных перегородок. К низшим грибам относятся мукор, развивающийся на овощах, ягодах, плодах в виде белого пушка, и фитофтора, вызывающая гниль клубней картофеля.

У высших грибов гифы многоклеточные, клетки содержат одно или несколько ядер. Параллельно растущие гифы образуют тяжи, достигающие иногда нескольких метров длины.

Грибы широко распространены и приспособились к различным условиям обитания (см. рис. 83). Многие виды заселили почву. Эти грибы участвуют в разложении (минерализации) органического вещества и образовании гумуса. Среди почвенных грибов многие виды образуют микоризу (см. с. 206) с высшими растениями. Некоторые виды грибов специализируются на разрушении лесной подстилки (листьев, хвои и т. д.) и древесины.

Существуют так называемые хищные грибы, строение которых приспособлено к захвату мелких круглых червей, обитающих в почве (рис. 84). К специализированным формам грибов относятся виды, поселяющиеся на навозных кучах, местах скопления помета животных или в местах, богатых роговым веществом (волосы, рога, копыта животных). Водные грибы представлены сапротрофами, обитающими на остатках растений, и паразитами водных растений и животных.

Примером грибов — паразитов растений — служит трутовик (рис. 85). Вначале он поселяется на живом дереве, а после его гибели продолжает питаться за счет мертвых тканей. Споры трутовика, попадая в растения

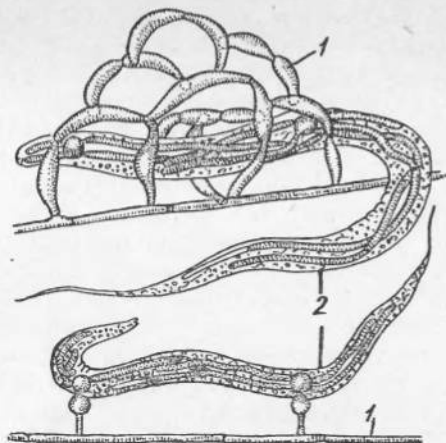


Рис. 84. Хищные грибы, захватывающие круглого червя:

1 — гриб, 2 — нематода

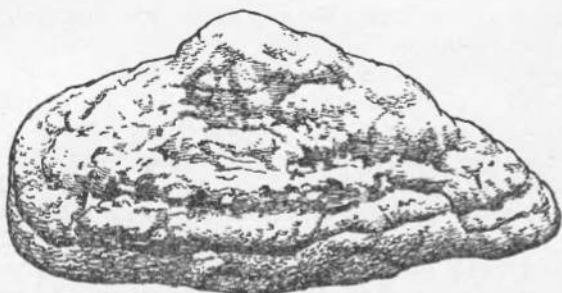


Рис. 85. Плоский трютовик

через раневую поверхность, прорастают, образуя грибницу, которая разрушает древесину. На коре дерева появляются плодовые тела, в которых формируются споры. Зараженные деревья в конце концов погибают.

Размножаются грибы вегетативно, бесполом или половым путем. Вегетативное размножение осуществляется частями мицелия или почкованием (у одноклеточных дрожжевых грибов). Бесполое размножение происходит при помощи специализированных клеток — спор. Споры развиваются в особых выростах мицелия или на концах специализированных гиф. Они образуются в больших количествах (например, у шампиньонов до

16 млрд.) и переносятся ветром на расстояния в сотни и даже 1000 км.

Половой процесс представлен разными формами и заключается в формировании мужских и женских гамет и последующем их слиянии. В жизненном цикле грибов выделяют гаплоидную и диплоидную фазы. Есть грибы, у которых клетки вегетативного тела гаплоидны (гапобионты), а диплоидна только зигота. При ее прорастании происходит редукционное деление и в дальнейшем мицелий растет за счет размножения гаплоидных клеток. Другие грибы на протяжении всей жизни диплоидны и только при образовании гамет происходит редукционное деление. Существует и промежуточная группа, у которой гаплоидная и диплоидная фазы равны по продолжительности. Перед образованием спор бесполого размножения диплоидные ядра редукционно делятся и образующиеся споры, таким образом, гаплоидны. Наконец, у несовершенных грибов (называемых так из-за отсутствия полового процесса в жизненном цикле) клетки мицелия всегда гаплоидны. К этой группе относятся такие распространенные плесневые грибы, как пеницилл и аспергилл.

Широкое разнообразие и повсеместное распространение грибов обуславливают их важную роль в природе и в жизни человека. Выше уже отмечалось участие грибов в разрушении остатков растений и животных и тем самым в образовании плодородного слоя почвы. Многие грибы поражают культурные растения или их плоды. Так, некоторые виды пенициллов вызывают гниение яблок, цитрусовых и др. Широко распространено обусловленное грибами увядание (вилт) или усыхание растений. Большой ущерб народному хозяйству приносит вилт хлопчатника, плодовых культур. Некоторые виды аспергилла, поселяясь в условиях высокой влажности на пищевых продуктах (арахис, семена льна и хлопка, рыба и т. д.), выделяют ядовитые вещества и могут быть причиной тяжелых отравлений. Известны грибы — возбудители болезней человека (стригуший лишай, парша и др.).

Вместе с тем грибы широко используются человеком. В СССР произрастает около 150 видов съедобных шляпочных грибов. Некоторые из них (шампиньоны) культивируются (см. рис. 83). Плесневые грибы рода пеницилл служат источником антибиотика, широко применяемого в медицине. Грибы находят применение в хлебопе-

карной промышленности (дрожжи), в изготовлении сыров, в виноделии и т. д.

Грибы — сборная группа организмов. Разные их классы имеют независимое происхождение от разных групп бесцветных жгутиковых и безжгутиковых амебодных простейших.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ

Мир растений изучает наука ботаника (от греч. «ботанэ» — растения, травы). Она исследует их строение, жизнедеятельность, закономерности индивидуального и эволюционного развития, распространение и условия обитания. Значение растений в биосфере огромно. Растения запасают энергию Солнца в виде химических связей и служат, таким образом, продуцентами — создателями органического вещества. Они являются первым звеном в любой пищевой цепи и характер растительных сообществ определяющим образом сказывается на фауне любого биоценоза. Растения служат источником кислорода на Земле и оказывают значительное влияние на климат. Жизнь современного человека зависит от использования культурных растений, которых в настоящее время насчитывается около 1500 видов. Человек широко использует природные и культивируемые растения для изготовления лекарственных препаратов или в декоративных целях.

ОБЩИЕ СВОЙСТВА РАСТЕНИЙ

Размеры и строение растений колеблются в широких пределах — от 2—3 мкм у одноклеточных водорослей (например, хлорелла) до сложно устроенных покрытосеменных с высокодифференцированными тканями и органами (например, эвкалипты достигают 150 м высоты).

При всем разнообразии растений им свойственны общие черты.

1. Наличие в составе клеток растений твердой клеточной оболочки, или стенки. Стенка растительной клетки состоит из целлюлозы, не пропускает твердые частицы и обуславливает единственный способ питания — адсорбционный (всасывательный). Обеспеченность растительного организма питательными веществами за-

висит от размера поверхности соприкосновения растения с окружающей средой. Вследствие этого органы растения, обеспечивающие его питание — побеги и корни, достигают высокой степени расчлененности.

2. Прикрепление большинства растений к твердому субстрату обуславливает ограничение их подвижности. Хотя движение частей растений встречается часто (движения листьев при изменении освещенности, лепестков цветков в зависимости от времени суток, стеблей лиан в процессе роста и т. п.), в целом растения неподвижны.

3. Расселение растений осуществляется зачатками (спорами, семенами), находящимися в состоянии покоя. Вспомним, что для животных, напротив, характерно расселение в активной фазе онтогенеза — в личиночном или во взрослом состоянии.

4. По типу питания растения относятся к автотрофам. Свойственное некоторым растениям гетеротрофное питание (растения-паразиты, хищные растения) всегда вторичного происхождения. Запасным питательным веществом служит крахмал.

5. У растений наблюдается закономерное чередование поколений при половом размножении.

Растительный организм, на котором формируются гаметы, называется *гаметофитом*. Гаплоидные гаметы сливаются, образуя диплоидную зиготу, из которой развивается зародыш и вырастает взрослое растение — *спорофит*. При чередовании поколений гаметофит закономерно сменяется спорофитом, который затем вновь сменяется гаметофитом.

Гаметофит и спорофит могут быть одинаковыми как по строению, так и по продолжительности жизни. Но у наземных растений оба поколения различны. При этом оба поколения могут быть самостоятельными или одно развивается на другом. Так, у мхов спорофит (коробочка со спорами) — часть одного растения, тело которого является гаметофитом. У семенных растений сильно редуцированный, лишенный хлорофилла гаметофит представлен клетками зародышевого мешка (см. с. 294).

Таким образом, эволюция растений шла в направлении увеличения размеров бесполого поколения (спорофита) и редукции полового поколения — гаметофита (рис. 86).

Чередование поколений у растений связано со сме-

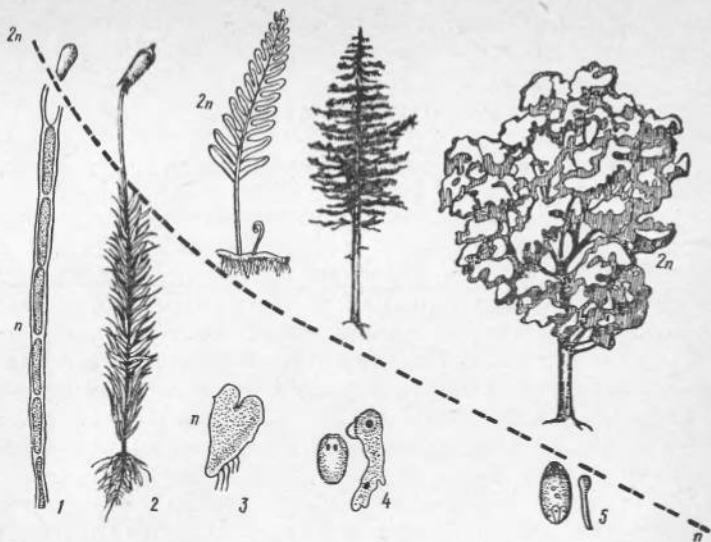


Рис. 86. Схема эволюционных изменений растений в направлении увеличения размеров бесполого поколения ($2n$) и редукции размеров полового поколения ($1n$):

1 — водоросли, 2 — мхи, 3 — папоротники, 4 — голосеменные, 5 — покрытосеменные

ной гаплоидной и диплоидной фаз развития. Диплоидный спорофит производит гаплоидные споры. Из них вырастает гаплоидный гаметофит, продуцирующий гаметы. При оплодотворении диплоидное число хромосом восстанавливается в зиготе, из которой вновь вырастает диплоидный спорофит¹.

Растения условно делят на низшие и высшие. У низших растений тело не расчленено на органы и ткани и называется слоевищем, или талломом. Сюда относятся красные водоросли (багрянки), настоящие водоросли и лишайники. У высших растений имеются органы (корень, стебель и лист), образованные сложно дифференцированными тканями. Зигота высших растений развивается в многоклеточный зародыш, с чем связано одно из их названий — зародышевые растения.

К высшим растениям относятся отделы Моховидные,

¹ У некоторых низших растений (вольвовковые, улотриковые и ряд других зеленых водорослей) спорофит может быть гаплоидным.

Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Голосеменные и Покрытосеменные (Цветковые).

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

ГРУППА ОТДЕЛОВ ВОДОРΟΣЛИ

Настоящие водоросли — обширная группа растительных организмов, включающая несколько отделов и около 30 тыс. видов. Размеры водорослей зависят от уровня их организации. Их тело может быть представлено одной клеткой или колонией клеток, или многоклеточным слоевищем. Настоящих тканей нет. Вегетативные органы также отсутствуют. Размеры одноклеточных водорослей составляют от 0,25 до 30 мкм. Представители многоклеточных видов достигают 10—12 и даже 50 м (бурые водоросли).

Водоросли распространены в морских и пресных водах и во влажной среде на суше. В зависимости от экологических особенностей водоросли делят на планктонные, бентосные (донные), наземные, почвенные, водоросли горячих источников, водоросли снега и льда.

Планктонные и бентосные водоросли служат основными производителями органического вещества в водоемах. От их численности зависит численность различных растительноядных беспозвоночных и позвоночных животных (моллюсков, ракообразных, рыб и др.).

Биомасса водорослей в Мировом океане оценивается в 1,7 млрд. т, биомасса животных — в 32,5 млрд. т. Таким образом, биомасса животных почти в 20 раз превышает растительную. Возникает вопрос: как же обеспечивается пищей животное население морских вод? Ответ заключается в чрезвычайно высокой продуктивности фитопланктона, составляющей 550 млрд. т в год. Менее продуктивны бентосные растения, дающие 0,2 млрд. т в год. Непрерывное размножение водорослей создает кормовую базу для многочисленных морских животных, продукция которых составляет 56,2 млрд. т в год, т. е. в 10 раз меньше. (Эти цифры соответствуют правилу экологической пирамиды, отражающей потери энергии в цепях питания.)

Наземные водоросли поселяются на твердых субстратах, где есть постоянное или периодическое увлажнение: на коре деревьев, на мхах, валунах и скалах, на заборах, крышах и т. д. На протяжении своей жизни

они окружены воздухом, источником воды для них служат дождь и роса. Наземные местообитания заселяются одноклеточными, колониальными и нитчатыми водорослями. Они образуют порошкообразные слизистые налеты, войлокообразные пласты, мягкие или твердые корочки. При пересыхании или промерзании наземные водоросли находятся в состоянии анабиоза, в благоприятных условиях их рост возобновляется.

К условиям жизни в почве приспособились около 2000 видов различных водорослей. Основная их масса обнаруживается в поверхностном слое глубиной до 1 см. На глубине 10 см и более они встречаются в незначительных количествах. У почвенных водорослей широко распространены приспособления, позволяющие переносить засуху. Они заключаются в образовании слизистых чехлов, состоящих из полисахаридов и способных быстро поглощать и удерживать большое количество воды.

Водоросли играют большую роль в накоплении органического вещества в почвах. Биомасса водорослей на разных почвах составляет от 0,6 до 1,5 т на 1 га и неоднократно обновляется за вегетационный период. Органические вещества, выделяемые водорослями, живые тела и продукты распада клеток водорослей служат пищей многим почвенным организмам: бактериям, грибам, простейшим, червям и др.

Водоросли влияют также на структуру почвы. Так, нитчатые водоросли оплетают частицы почвы, склеивают слизью и тем самым закрепляют их.

Водоросли, обитающие в горячих источниках и на снегу, свидетельствуют о высокой приспособляемости этих организмов к жизни в самых различных, в том числе экстремальных, условиях.

В формировании осадочных пород большую роль играли и играют одноклеточные водоросли диатомей, строящие свой панцирь из кремнезема. Считают, что в Мировом океане эти водоросли извлекают в год от 70 до 150 · 10⁹ т кремнезема. Отмирая, водоросли опускаются на дно, где образуется осадок, состоящий из их панцирей.

Питание водорослей автотрофное. Некоторые одноклеточные водоросли, например почвенные, обитающие в глубоких горизонтах, могут переходить на гетеротрофное питание. Запасные питательные вещества откладываются в виде крахмала, реже — масла.

Водоросли размножаются бесполым и половым путем. Бесполое размножение осуществляется в двух формах. К вегетативному относится деление слоевища на части без каких-либо преобразований в клетках: деление клеток надвое у одноклеточных, распадение колоний, фрагментация у многоклеточных. Более специализированная форма бесполого размножения — спорообразование, при котором в специальных органах или внутри вегетативных клеток возникают неподвижные споры или подвижные, снабженные жгутиками зооспоры. Те и другие образуются в больших количествах и, прорастая, дают новую водоросль.

Половое размножение заключается в формировании специализированных половых клеток — мужских и женских гамет и их последующем слиянии с образованием зиготы. При половом размножении у разных видов водорослей гаметы бывают трех основных типов: половые клетки одинакового размера и формы (изогамия); не одинаковые по размерам и подвижности мужские и женские половые клетки (гетерогамия); крупная и неподвижная женская половая клетка и небольших размеров сперматозоид со жгутиками (оогамия). Мужские и женские гаметы могут развиваться на одном организме или на разных. После оплодотворения диплоидная зигота прорастает и образует новое слоевище. У гаплоидных видов первое деление зиготы редукционное. Все последующие клетки, возникающие в процессе роста, гаплоидны. Примером чередования поколений у водорослей может служить бурая водоросль ламинария.

Хозяйственное значение водорослей неуклонно возрастает.

Водоросли издавна употребляются в пищу, особенно широко в Японии и на Тихоокеанском побережье СССР. Наибольшей известностью пользуется морская капуста — бурая водоросль ламинария и близкие к ней виды. В пищу идут также некоторые красные и зеленые водоросли. Из водорослей получают клей, находящий применение в текстильной промышленности и в строительстве в качестве добавки к цементу. Из золь бурых водорослей извлекают иод.

Из всех отделов водорослей будут рассмотрены два: бурые, имеющие большое хозяйственное значение, и зеленые, включающие наиболее сложно организованные растения в группе водорослей и играющие важную эволюционную роль.

Отдел красные водоросли, или багрянки. Красные водоросли выделили из настоящих водорослей в самостоятельное подцарство растительного мира. Эта группа включает около 4 000 видов, из числа которых подавляющее большинство — обитатели дна морей и лишь немногие формы встречаются в пресных водах.

Своеобразие красных водорослей заключается прежде всего в наборе пигментов. Помимо обычных хлорофиллов и каротиноидов в пластидах багрянок содержатся так называемые фикобилины, встречающиеся еще лишь у синезеленых водорослей. Различные соотношения этих пигментов определяют разнообразие окраски — от ярко-красной до голубовато-зеленой и желтой. В результате фотосинтеза в цитоплазме клеток откладывается особый крахмал, который по составу близок к гликогену. Другая важная особенность — сложный половой процесс, отличающийся от полового размножения других водорослей. Гаметы и споры красных водорослей лишены жгутиков и неподвижны. Оплодотворение осуществляется при пассивном переносе мужских половых клеток к женскому половому органу.

Большинство багрянок имеют размеры от нескольких сантиметров до 1 м, хотя встречаются и одноклеточные организмы.

Внешнее строение красных водорослей очень разнообразно. Среди них есть формы нитевидные и пластинчатые, цилиндрические и корковидные, в виде шнуров или разветвленных кустиков. Они всегда прикреплены к камням, ракушкам и т. п. с помощью нитевидных выростов — ризоидов. Красные водоросли обитают на различных, в том числе больших, глубинах (до 200 м). У некоторых видов (так называемые каменные водоросли) в клетках откладывается большое количество карбоната кальция и магния. Такие багрянки наряду с кораллами участвуют в образовании рифов.

Красные водоросли играют значительную роль в жизни моря. Наряду с бурыми это самые распространенные растительные организмы в морских биоценозах. Они служат источником органического вещества в море и пищей морским животным. Человек использует некоторые виды в пищу. В промышленных масштабах из них добывают агар, находящий широкое применение в пищевых и медицинских целях.

Отдел бурые водоросли. Бурые водоросли — исключительно многоклеточные растения. В настоящее время

их насчитывается около 1500 видов. Общим внешним признаком служит желтовато-бурая окраска их слоевищ, обусловленная большим количеством желтых и бурых пигментов. Размеры их очень разнообразны: от десятых долей миллиметра и нескольких миллиметров до десятков метров. Столь же разнообразна и форма слоевища (рис. 87). Встречаются нитевидные, корковидные, шаровидные, пластинчатые, кустообразные растения. Слоевища многих видов содержат газовые пузыри, удерживающие водоросли в вертикальном положении.

У многих видов бурых водорослей слоевище состоит из нескольких рядов клеток, плотно соединенных между собой по всей длине и напоминающих паренхиму высших растений. В многорядных слоевищах можно различить кору из интенсивно окрашенных клеток, содержащих большое количество хлоропластов, и сердцевину, состоящую из бесцветных клеток. Сердцевина служит для транспортировки продуктов фотосинтеза и выполняет механическую функцию. Таким образом, у бурых водорослей намечается деление клеток слоевища на ткани.

Клетки бурых водорослей имеют одно ядро, сильно ослизняющиеся стенки, состоящие из внутреннего целлюлозного слоя и наружного пектинового слоя. Запасные питательные вещества — полисахарид ламинарин и шестиатомный спирт маннит.



Бурые водоросли всегда прикреплены к грунту или другим растениям. Прикрепление осуществляется с помощью выростов — ризоидов. Распространены они во всех водах — от тропических до приполярных. Наиболее часто их заросли встречаются на глубинах до 6—15 м, но известны случаи произрастания бурых водорослей на глубине 100 и даже 200 м.

У бурых водорослей встречаются все формы размножения. Вегетативное размножение происходит при случайном

Рис. 87. Бурые водоросли отделении частей слоевища,

только у некоторых видов для этого существуют специальные почки. Споровое размножение осуществляется путем образования гаплоидных спор, развивающихся в гаплоидные растения полового поколения — гаметофиты. Половой процесс представлен тремя формами: изогамной, гетерогамной и оогамной. Зигота прорастает в диплоидное растение — спорофит. Спорофит образует подвижные зооспоры. У ламинарий гаметофит существует недолго, в то время как спорофит — многолетний.

Бурые водоросли наиболее широко используются человеком по сравнению с другими представителями этой группы. Они — единственный источник такого ценного продукта, как альгинаты, широко используемые при приготовлении консервов, фруктовых соков, красящих и клеящих веществ. Применение альгинатов повышает качество печатания книг, делает натуральные ткани невыцветаемыми и непромокаемыми, повышает устойчивость лакокрасочных покрытий и строительных материалов. С их помощью получают высококачественные смазочные материалы для машин, мази и пасты для фармацевтической и парфюмерной промышленности.

Широко используется также извлекаемый из бурых водорослей шестиатомный спирт маннит. В медицине он применяется как кровезаменитель при хирургических операциях, в производстве синтетических смол, красок, взрывчатых веществ. В сельском хозяйстве бурые водоросли употребляются в качестве кормовой добавки. Не утратили своего значения бурые водоросли и как сырье для получения иода.

Отдел зеленые водоросли. Зеленые водоросли — самый многочисленный из всех отделов водорослей. Он насчитывает от 13 до 20 тыс. видов и включает одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы. Все они отличаются чистым зеленым цветом своих слоевищ, сходным с окраской высших растений и обусловленным преобладанием хлорофиллов над другими пигментами.

Вследствие разнообразия строения зеленые водоросли делят на пять классов, в том числе вольвоксовые (основная форма вегетативного тела — подвижные жгутиковые клетки и колонии таких клеток), протококковые (основная форма вегетативного тела — неподвижные клетки с плотной оболочкой и колонии таких клеток), улотриксковые (многоклеточные нитчатые и

пластинчатые формы). К зеленым водорослям примыкают наиболее сложно устроенные харовые водоросли, произошедшие от зеленых и выделяемые ныне в самостоятельный отдел.

К классу вольвоксовых относятся наиболее примитивные представители отдела, имеющие жгутики и сохраняющие подвижность в течение всей жизни. Большинство вольвоксовых — одноклеточные организмы, но некоторые виды представляют собой колонию (рис. 88). Клетки одноклеточных и колониальных форм содержат одно ядро. Размножение — бесполом и половым путем. При половом размножении в результате слияния гамет образуется диплоидная зигота. Зигота делится путем митоза. Последующие деления приводят к образованию шаровидного тела вольвокса, состоящего из гаплоидных клеток.

Вследствие широкого распространения и способности к быстрому размножению вольвоксовые играют существенную роль в круговороте веществ в природе. Они активно участвуют в очистке загрязненных и стоячих вод, в формировании озерного ила — сапропеля, служат источником пищи для многих видов мелких беспозвоночных животных.

Произошли вольвоксовые от примитивных амeboидных форм. Большое значение имеют два направления эволюции вольвоксовых. Первый — усложнение строения слоевища путем дифференциации клеток на вегетативные и репродуктивные. Это один из возможных путей возникновения многоклеточных организмов (см. с. 160).

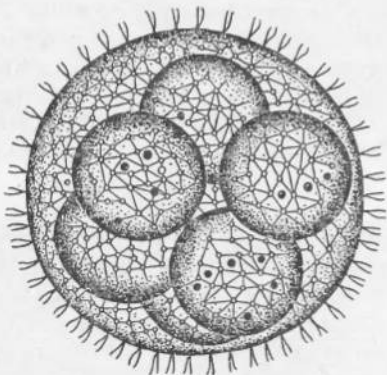


Рис. 88. Вольвокс

Второй — утрата подвижности в вегетативной фазе жизненного цикла. Эта линия эволюции привела к формированию протококковых водорослей, а от них — через нитчатые и пластинчатые многоклеточные водоросли — к наземным зеленым растениям.

Класс протококковые представлен как одноклеточными (хлорелла), так и многоклеточными видами. У всех представителей класса в вегетативной фазе жизненного цикла отсутствуют жгутики. В процессе эволюции этот класс считается переходным при формировании типично растительной структуры тела, характеризуется развитием слоевища из неподвижных клеток, одетых плотной оболочкой и в дальнейшем способных к функциональной и морфологической дифференциации. Протококковые широко распространены, предпочитают загрязненные водоемы и интенсивно очищают сточные воды. Некоторые виды прикрепляются преимущественно к ракообразным, покрывая их сплошным налетом. Вследствие нетребовательности к условиям обитания хлореллу выращивают промышленным путем как дополнительный источник белков на корм скоту.

Класс улотриковых объединяет большое количество разнообразных зеленых водорослей, общим признаком которых служит нитчатое или пластинчатое строение слоевища. Как и другие зеленые водоросли, размножаются половым и бесполом путем: отдельные клетки или участки нитей легко отрываются и переходят к самостоятельному росту. Наиболее известные представители класса: род улотрикс, обитающий в пресных водах, и род ульва, живущий в морских водах и известный под названием «морской салат». Ульвовые, в отличие от улотрикса, имеют паренхимное строение.

Эволюция зеленых водорослей в водной среде не привела к образованию сложно устроенных и крупных слоевищ с дифференциацией их на ткани. Это произошло при освоении зелеными водорослями суши и развитии высших наземных растений.

ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ

В царство растений лишайники традиционно включаются в ранге отдела. Эти своеобразные организмы в равной мере могут быть отнесены как к царству грибов, так и к царству растений. Компонентом многих лишай-

ников служат и синезеленые водоросли, относящиеся не к растениям — эукариотам, а к прокариотам.

Лишайники — симбиотические организмы, тело (слоевище) которых состоит из двух компонентов — автотрофного (синезеленые, зеленые, желтозеленые и бурые водоросли) и гетеротрофного (гриба). Симбионты образуют устойчивые морфологические типы и характеризуются особыми физиологическими и биохимическими процессами.

Строение, жизненные формы лишайников, возникающие при взаимодействии грибов и водорослей, не обнаруживаются у этих организмов по отдельности, т. е. их структура — результат длительного формообразующего процесса на основе симбиоза. Лишайники образуют также особые вещества, не встречающиеся в других группах организмов.

Начало образованию лишайников дают представители различных классов грибов. Вегетативное тело лишайников (слоевище) целиком состоит из переплетения грибных гиф, между которыми располагаются водоросли. У большинства лишайников плотные сплетения грибных нитей образуют верхний и нижний корковые слои. Под верхним корковым слоем располагается слой водорослей, где осуществляется фотосинтез и накапливаются органические вещества. Ниже находится сердцевина, состоящая из рыхло расположенных гиф и воздушных полостей. Функция сердцевины — проведение воздуха к клеткам водорослей.

Грибы, входящие в состав лишайников, полностью находятся в воздушной среде и имеют ряд особенностей. Стенки клеток гриба перфорированы, и клетки соединяются цитоплазматическими мостиками. Оболочки гиф утолщены, обеспечивая механическую устойчивость слоевища. У многих лишайников гифы могут ослизняться, что обычно не бывает у свободноживущих грибов. Лишайниковые грибы также имеют образования, не обнаруженные у свободноживущих, — жировые клетки (жировые гифы), располагающиеся в местах прикрепления к субстрату.

Большинство лишайниковых водорослей встречаются в свободноживущем состоянии, но некоторые известны лишь в лишайниках. Лишайнику, как целостному организму, присущи биологические свойства, которых нет у гриба и водоросли, взятых отдельно. Это выражается, в частности, в том, что лишайники могут обитать

там, где не способны самостоятельно жить ни грибы, ни водоросли. При этом гриб обеспечивает водоросли водой и минеральными солями, а сам пользуется органическими веществами, синтезируемыми водорослью.

Известно более 20 000 видов лишайников. В зависимости от строения слоевища выделяют накипные, листоватые и кустистые лишайники.

Слоевище накипных лишайников имеет вид корочки, плотно сросшейся с субстратом, толщиной от 1 до 5 мм. Они встречаются на коре деревьев и кустарников, на поверхности почвы. Накипные лишайники, поселяющиеся на поверхности горных пород, постепенно разрушают их благодаря выделению кислот.

Листоватые лишайники имеют округлую форму, часто с изрезанными краями или расчлененными на мелкие лопасти. Диаметр этих лишайников 10—20 см. Они прикрепляются к субстрату пучками грибных гиф — ризин, покрытых корковым слоем.

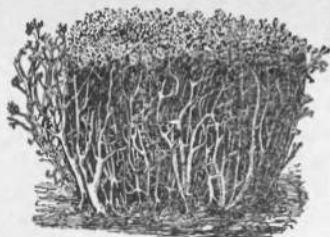
Листоватые лишайники — более организованные формы по сравнению с накипными, у них существует четкая дифференциация слоев.

Наиболее высоко организованы кустистые лишайники. Их слоевище представляет собой прямостоячий или повисающий кустик.

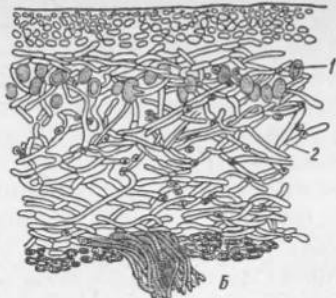
Некоторые из них имеют в высоту всего несколько миллиметров, другие — 30—50 см. Большими размерами отличаются эпифитные повисающие лишайники. Например, уснея длинная, поселяющаяся на ветках лиственниц и кедров в таежных лесах, достигает 7—8 м в длину.

Лишайники широко распространены. Наряду с сине-зелеными водорослями они являются пионерами в освоении безжизненных и скудных местообитаний: поверхности потоков лавы после извержения вулканов, скал и т. п. Разрушая и разрыхляя каменистый грунт, обогащая его органическими веществами, лишайники создают условия для поселения высших растений. Лишайники заселили огромные пространства тундр, где представители рода кладония (олений мох, или ягель) служат основными источниками питания северных оленей (рис. 89).

Суровые условия обитания лишайников обуславливают их медленный рост. Например, прирост накипных лишайников составляет 0,25—0,5 мм в год, ягеля — 2—7 мм в год, а лишайников, поселяющихся на почве и



А



Б

Рис. 89. Кустистый лишайник «олений мох» (ягель). А — общий вид; Б — разрез через слоевище:

1 — клетки водоросли, 2 — гифы гриба

мхах,— до 1—3 см в год. Но в целом скорость роста лишайников невелика, медленный рост обуславливает и высокую продолжительность их жизни — до 50—100 лет.

Размножаются лишайники спорами, которые образует гриб, либо вегетативно — отламыванием кусочков слоевищ, затем прорастающих на новом месте. Споры гриба могут быть одно- и многоклеточными. Попадая в благоприятные условия, они образуют первичный мицелий. Дальнейшее развитие этого мицелия и формирование слоевища зависят от того, встретят ли его гифы водоросль, соответствующую данному виду лишайника. Если на субстрате, где растет первичный мицелий, таких водорослей нет, первичный мицелий погибает, а если есть, то они оплетают ее и тогда начинается формирование слоевища.

Размножаются лишайники с помощью особых образований, возникающих под верхней корой слоевища и состоящих из клеток водоросли, окруженных гифами гриба. При разрывании коркового слоя они разносятся ветром и, попав в благоприятные условия, сразу начинают разрастаться в новое слоевище.

Лишайники играют важную роль в наземных биоценозах. Их масса может достигать 20—40 ц/га (в таежных лесах и тундре). Среди лишайников живут или питаются ими многие виды беспозвоночных и позвоночных животных (клещи, ногохвостки, сеноеды, северные олени и т. д.). Разлагаясь после отмирания, лишайники создают необходимые условия для образования почвенного гумуса.

Антибиотические свойства лишайников находят применение в парфюмерной промышленности.

Лишайники очень чувствительны к загрязнению воздуха, особенно соединениями серы, и степень их развития может служить индикатором экологической обстановки в городах.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ — СПОРОВЫЕ

К высшим относятся растения, развитие которых сопровождается образованием зародыша, а тело расчленено на стебель, корень и лист. Это сложные многоклеточные организмы, клетки которых дифференцированы и образуют различные ткани, имеющие определенное функциональное значение. Характерная черта высших растений — наличие проводящей системы (трахеид и сосудов), обеспечивающей обмен веществами между полярными частями организма. Отсюда возникло еще одно название высших растений — сосудистые. К ним относятся следующие отделы: моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные и покрытосеменные.

Высшие растения — наземные организмы и особенности их строения обусловлены приспособлением к обитанию на суше. Основные особенности их следующие:

- возникновение и углубление различий между спорофитом и гаметофитом, преобладание спорофита над гаметофитом (за исключением моховидных);

- появление многоклеточных половых органов и слоя клеток, защищающих их от высыхания;

- увеличение размеров спорофита и, как следствие этого, — возрастающее расчленение тела, вызванное необходимостью увеличения поверхности: корня — для обеспечения потребностей растения в воде и минеральных солях, листьев — для поддержания необходимого уровня фотосинтеза;

- возникновение покровной ткани — эпидермы, покрытой защитной пленкой (кутикулой), предохраняющей растение от высыхания; в свою очередь, развитие кутикулы привело к образованию устьиц — высокоспециализированных образований, регулирующих газообмен и испарение воды растением¹;

¹ У водных растений, лишенных кутикулы, отсутствуют и устьица.

— усиление механической устойчивости стебля путем утолщения клеточной стенки и пропитывание ее лигнином, придающим жесткость целлюлозному остову клеточной оболочки.

Высшие растения появились на суше в конце силурийского периода — около 415—430 млн. лет назад в виде небольших по размерам и примитивных по строению риниофитов (ранее называемых псилофитами). Предками первых наземных растений были зеленые водоросли, предположительно те из них, у которых диплоидная фаза жизненного цикла преобладала над гаплоидной (за исключением моховидных, см. ниже). Основное направление эволюции наземных растений заключалось в совершенствовании спорофита, в наземных условиях значительно более жизнеспособного, чем гаметофит. Окружающие нас растения — папоротники, злаки, разнотравье, хвойные и лиственные деревья — спорофиты. Основную часть биомассы на Земле — около 90 % — составляют наземные растения.

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ

Моховидные, или мхи, представляют собой обособленную группу высших растений, развитие которой привело к эволюционному тупику. В отличие от всех других отделов высших растений, в жизненном цикле мхов гаплоидный гаметофит преобладает над спорофитом и осуществляет функции фотосинтеза, обеспечения водой и минеральным питанием. Это дает основание ученым выводить происхождение моховидных от каких-то зеленых водорослей. Но существуют аргументы и в пользу происхождения мхов от риниофитов. Вопрос этот окончательно не решен.

Моховидные существовали уже в каменноугольном периоде и в настоящее время их насчитывается около 25 000 видов. Это в основном многолетние растения, широко распространенные во влажных местообитаниях практически повсеместно — от арктической тундры, умеренных зон северного и южного полушарий до высокогорных лесов тропического пояса.

Обычно размеры мхов от 1 мм до нескольких сантиметров. Водные и эпифитные мхи имеют стебли до 60 см и более. По строению мхи представляют собой слоевище или же имеют стебель и листья. Характерный признак всех моховидных — отсутствие корней. К грунту они

прикрепляются одно- или многоклеточными ризоидами, представляющими собой выросты эпидермы. Другие ткани выражены слабо.

Одна из особенностей моховидных заключается в том, что половое и бесполое поколения у них не разделены, а представляют одно растение. Гаметофит развивается из гаплоидной споры. У разных видов мхов гаметофит может быть однополым (двудомным) или двуполым (однодомным). Органы полового размножения (гаметангии) образуют подвижные сперматозоиды и неподвижные яйцеклетки. Оплодотворяется яйцеклетка в присутствии капельно-жидкой влаги и осуществляется внутри женского полового органа. Из сформировавшейся зиготы медленно (в течение нескольких месяцев или лет) развивается диплоидный спорофит. Он представляет собой коробочку (спорангий), находящуюся на гаметофите и получающую от него питание. В коробочке путем мейоза образуются гаплоидные споры.

Помимо спорообразования мхам свойствен и другой вид бесполого размножения — вегетативный. Вегетативное размножение осуществляется с помощью выводковых почек, выводковых ветвей и многоклеточных выводковых телец.

Отдел моховидные включает три класса, из которых будет рассмотрен самый распространенный класс листостебельных, или настоящих, мхов.

Этот класс включает около 15 тыс. видов, распространен повсеместно и играет большую роль в растительных сообществах. К этому классу относятся широко распространенные кукушкин лен и сфагнум (рис. 90). Кукушкин лен — многолетнее растение высотой до 20 см. Широко распространен в еловых лесах, на болотах; вместе со сфагнумом принимает участие в образовании торфа. Гаметофиты кукушкиного льна раздельнополы (двудомны). На верхушке мужского и женского растений формируются органы полового размножения. После оплодотворения на женских растениях образуется диплоидный спорофит — коробочка, сидящая на длинной ножке. Коробочка имеет крышечку, которая при созревании спор отпадает и они высыпаются наружу. В благоприятных условиях споры прорастают и дают начало новому гаметофиту.

Сфагновые мхи — постоянные обитатели влажных местообитаний и болот умеренной зоны северного полушария. Многие виды беловато-зеленые (отсюда назва-

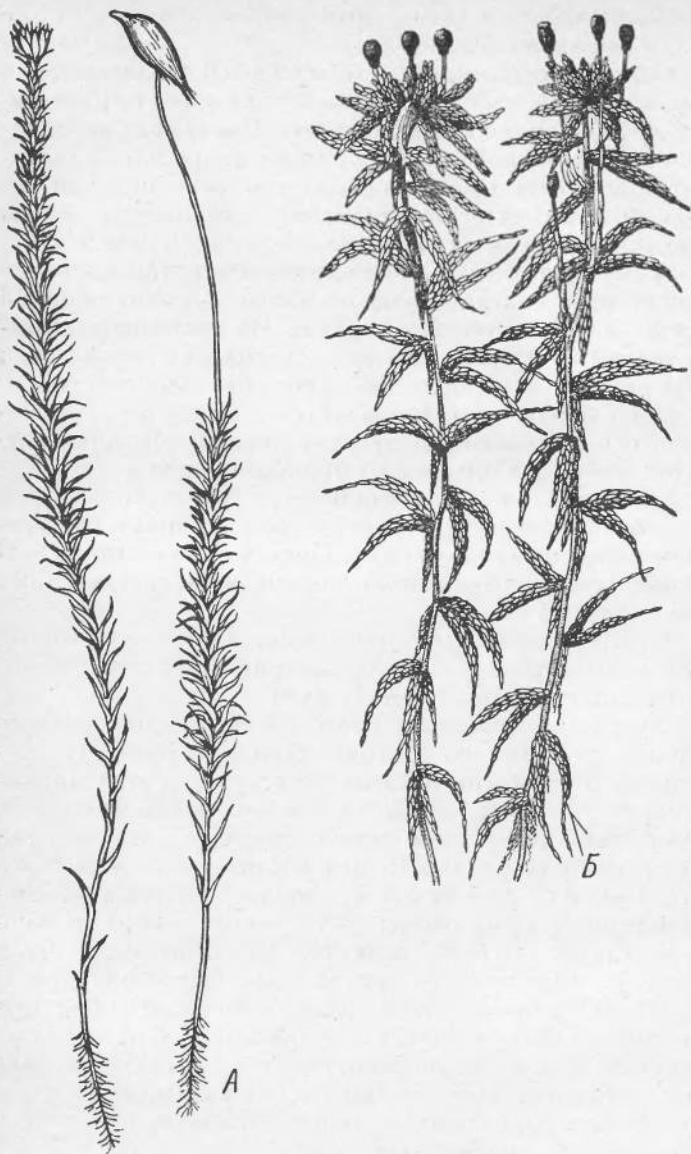


Рис. 90. Мхи. А — кукушкин лен;
Б — сфагнум

ние — белый мох), относительно крупных размеров. Стебли покрыты многочисленными листочками. Ризоиды отсутствуют. На стеблях, в местах прикрепления листьев к ветвям и в самих листьях расположены бесцветные клетки с порами в наружных стенках. Это так называемые водосборные клетки, способные поглощать большое количество воды.

Сфагновые мхи растут верхней частью побегов, нижние части отмирают. Накопление отмерших мхов во влажной и кислой среде при отсутствии кислорода создает условия для образования залежей торфа. Гнилостное разложение мертвых мхов тормозится благодаря кислой среде, неблагоприятной для развития бактерий и грибов, и выделению мхами особого антисептического вещества — сфагнола. Запасы торфа в СССР оцениваются в 160 млрд. т. Он широко используется в народном хозяйстве как источник топлива и как подстилка для скота, вносится на поля в целях улучшения структуры почвы.

Мхи, как правило, животными не поедаются. Им принадлежит важная роль в природе как накопителя влаги и регулирования водного баланса лесов и соседних территорий.

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ

Плауновидные — древние растения, произошедшие от риниофитов, по-видимому, в середине девонского периода палеозойской эры и достигшие расцвета в каменноугольном периоде. В то время существовали гигантские формы плаунов. Например, лепидодендроны достигали 30 м в высоту и 1 м в диаметре, были покрыты длинными шиповидными листьями длиной до 1 м при ширине 1 см. Их корни длиной до 50 см не имели корневых волосков. Обитание в полупогруженном состоянии в болотистой почве и в условиях насыщенного водяными парами воздуха каменноугольного периода вызвало сильное развитие воздухоносной ткани, по межклетникам которой воздух проходил во все органы растений.

В конце палеозойской эры — в начале мезозойской большинство плауновидных вымерло, вместе с гигантскими хвощевидными образовав на Земле основные запасы каменного угля.

В настоящее время плауновидные представлены

примерно 1000 видами. Это травянистые, многолетние, обычно вечнозеленые растения. Они живут на земле или поселяются на стволах и ветвях деревьев. Плауны имеют прямостоячие, лежащие, свисающие или стелющиеся побеги. Длина прямостоячих побегов у наземных растений — до 1,0—1,5 м, у стелющихся гораздо больше — до 10 м.

У стелющихся, или ползучих видов (рис. 91, Б), от главного стебля отходят боковые, а также придаточные корни.

Верхушечные побеги заканчиваются спороносными колосками. Колосок состоит из стержня, покрытого мелкими и тонкими листочками. У основания листочков развиваются спорангии, в которых споры созревают в зависимости от вида в течение нескольких месяцев или лет. Зрелые споры, прорастая, образуют мелкие (от 1 до 5 мм) обоеполые гаметофиты, называемые также заростками. Мужские и женские половые органы созревают одновременно, что повышает вероятность перекрестного оплодотворения. Из образовавшейся в результате оплодотворения зиготы развивается спорофит.

Помимо размножения спорами плаунам свойственно также вегетативное размножение — почками, побегами.

Плауны растут очень медленно. У некоторых видов

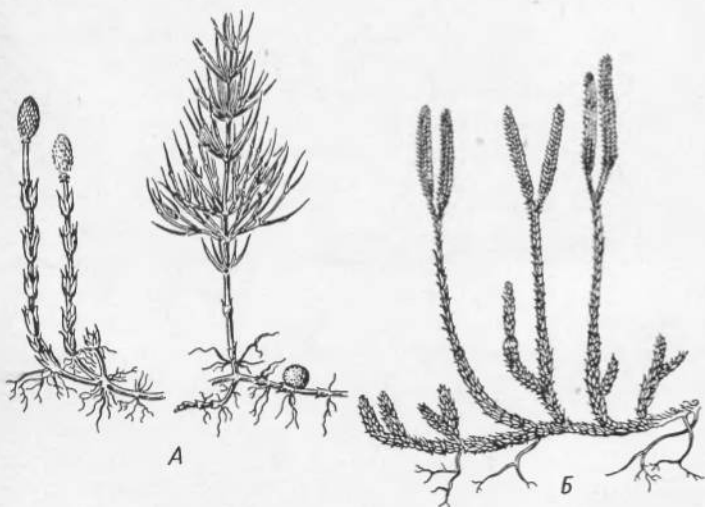


Рис. 91. Полевой хвощ (А) и плаун (Б)

развитие из споры гаметофита происходит на протяжении 6—15 лет. Продолжительность жизни спорофита может достигать нескольких десятилетий.

Некоторые виды плаунов содержат яд, по характеру действия напоминающий кураре. Плаун-баранец находит применение в медицине. Споры ряда видов использовали в качестве детской присыпки.

В связи с медленным ростом и истреблением плауны подлежат охране.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ

Хвощевидные — немногочисленная группа растений, насчитывающая около 20 видов. Гораздо шире они были представлены в позднем девонском и каменноугольном периодах, где их травянистые и особенно древовидные формы преобладали в лесах наряду с древними плаунами и папоротниками. Древовидные формы хвощевидных вымерли в конце карбона — начале пермского периода.

В настоящее время хвощи представлены многолетними травянистыми растениями с хорошо развитым подземным стеблем — корневищем (см. рис. 91, А). От корневища отходят придаточные корни. Надземная часть стебля достигает у видов, обитающих в умеренной зоне, 0,5—1,0 м, у тропических видов стебли обычно более длинные.

Для хвощевидных характерно особое строение побегов, отличающее их от остальных высших споровых растений. Их побеги состоят из члеников (междоузлий) и узлов с мутовчато расположенными листьями. Листья представляют собой сильно измененные боковые веточки.

Другая особенность хвощей — накопление кремнезема в стенках клеток всего растения, а также на поверхности клеток эпидермы, образующего прочный слой с мелкими бугорками. Снаружи слой кремнезема покрыт кутикулой с восковым налетом. Кремнезем играет и механическую, и защитную роль: хвощи практически не повреждаются моллюсками и насекомыми, их избегают позвоночные животные.

Подземный стебель — корневище — хвощей располагается на разной глубине. Бывают два типа корневищ — горизонтальные и вертикальные. Горизонтальные корневища более толстые, с более длинными междо-

узлиями, чем у вертикальных. На корневищах образуются клубни, которые представляют собой утолщенное и видоизмененное междоузлие ветви. Клетки клубней очень крупные и заполнены крахмальными зернами.

Хвощи довольно широко распространены в основном в северном полушарии. Они поселяются в местах с достаточным увлажнением.

Весной на корневищах вырастают побеги, на которых располагаются спороносные колоски. Колоски содержат спорангии, в которых путем митоза формируются гаплоидные споры. После раскрытия спорангия споры высыпаются и разносятся ветром на большие расстояния. Из спор развиваются гаметофиты (заростки) в виде пластинок диаметром от нескольких миллиметров до 3 см. На нижней стороне гаметофита возникают бесцветные ризоиды длиной до 1 см, с помощью которых он прикрепляется к почве и всасывает воду с растворенными в ней минеральными солями. У хвощей имеются три типа гаметофитов: мужские, женские и обоеполые, при этом женские гаметофиты крупнее мужских.

Оплодотворение у хвощей осуществляется, как у всех споровых растений, в присутствии капельно-жидкой влаги на поверхности гаметофита. Сперматозоиды подплывают к женскому половому органу, один из них проникает в него и сливается с яйцеклеткой. Образующаяся зигота прорастает в спорофит.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ

Папоротниковидные, или папоротники, как и другие высшие споровые растения, произошли от риниофитов в девоне и достигли расцвета в каменноугольном периоде палеозойской эры. Если большинство плауновидных и хвощевидных вымерли и в настоящее время немногочисленные виды этих растений играют незначительную роль в биоценозах, то папоротники сумели приспособиться к изменившимся условиям и распространены сейчас очень широко. Они представлены разнообразными жизненными формами (в том числе тропическими древовидными, достигающими 25 м в высоту), имеют широкий диапазон размеров тела и встречаются в самых разных местообитаниях — в пустынях, болотах, озерах, солоноватых водах и особенно широко в лесах. Папоротников насчитывается около 10 тыс. видов. Это много-

летние растения, возраст отдельных особей оценивается в 300 лет и более.

Тело папоротников расчленено на корень, стебель и лист. Корни у папоротников придаточные. Это означает, что первичный корень (корень зародыша) отмирает и вместо него развиваются корни из стебля. Стебли папоротников относительно слабо развиты и листва по массе и размерам преобладает над стеблем. Так, у некоторых тропических папоротников при длине стебля 1 м листья достигают длины 5 м. Стебли содержат хорошо развитую проводящую ткань, между пучками которой располагаются клетки паренхимной ткани.

Листья у папоротников соответствуют ветвям их предков — риниофитов. Они уплощены и дифференцированы на черешок и пластинку. В большинстве случаев листья совмещают функции фотосинтеза и спороношения. На нижней поверхности листа развиваются спорангии, в которых образуются гаплоидные споры. У примитивных видов папоротников спорангии сосредоточены на краях листа, что соответствует верхушечному их расположению на веточках древнейших папоротников. При созревании спорангии раскрываются и споры высыпаются наружу.

Важно отметить, что в процессе эволюции число спор, образующихся в спорангиях, прогрессивно уменьшается. Так, у уховниковых, происходящих от палеозойских папоротников (представитель — распространенный в сосняках гроздовник многораздельный), число спор от 1500 до 2000 (иногда до 15 000). У более продвинутых форм насчитывается 512, 256, 128 спор. У большинства современных видов число спор составляет 64.

Многие виды папоротников образуют споры, одинаковые по строению и физиологическим свойствам. Это равноспоровые папоротники. Из таких спор при прорастании развивается обоеполый гаметофит — заросток (рис. 92).

Среди современных папоротников (например, у обычной в аквариумах сальвинии) есть виды, спорангии которых образуют споры неравной величины: мелкие микроспоры и более крупные мегаспоры. Из микроспор развиваются мужские гаметофиты, продуцирующие сперматозоиды, из мегаспор — женские гаметофиты. Таким образом, у разноспоровых папоротников гаметофиты однополые. Следует отметить, что гаметофиты этих папоротников имеют очень небольшие разме-

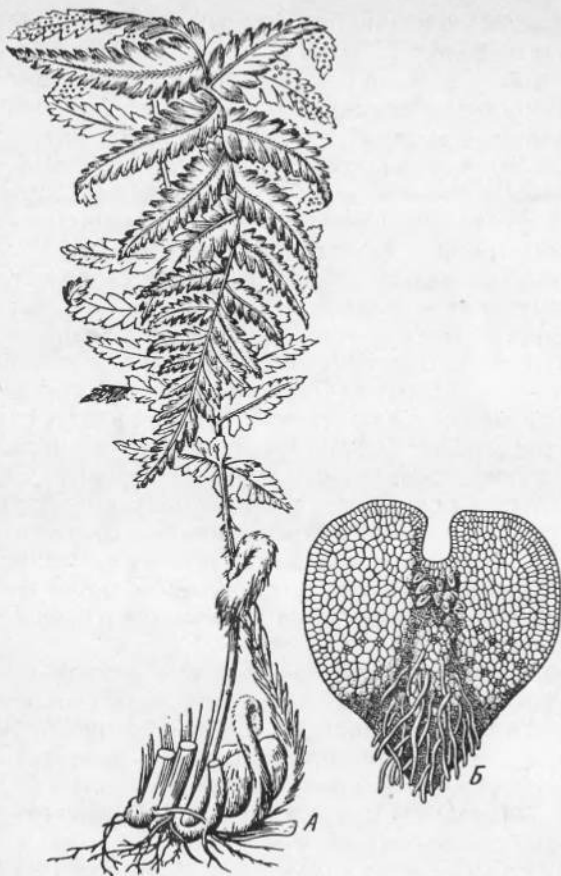


Рис. 92. Папоротник. А — общий вид; Б — заросток

ры по сравнению с равноспоровыми и более простое строение, т. е. редуцируются. Созревший половой орган женского гаметофита одевается слизью, содержащей вещества, привлекающие сперматозонды. Оплодотворение происходит в присутствии воды, и из диплоидной зиготы развивается спорофит.

Споры неравной величины (разноспоровость) в эволюции высших споровых растений возникали неоднократно. Особенно большое значение это явление имеет для папоротников, поскольку оно послужило основой возникновения семенных растений. Биологические пре-

имущества разноспоровости заключаются в том, что гаметофит развивается внутри споры за счет накопленных в ней питательных веществ. Питательные вещества мегаспоры обеспечивают независимость спорофита от внешних источников питания. Благодаря этому развитие совершается быстрее, что дает возможность лучше переносить меняющиеся условия окружающей среды.

Высокая приспособленность папоротников обусловила большое разнообразие их жизненных форм. В лесах, на опушках, болотах и лугах поселяются многолетние травянистые формы (орляк, щитовник и др.). На болотах и в других стоячих водоемах обитают плавающие формы (сальвиния). Хотя большинство папоротников предпочитает влажные местообитания, среди них встречаются засухоустойчивые виды, произрастающие в пустынях и в расщелинах скал. В тропических лесах помимо разнообразных наземных форм распространены лиановые и эпифитные папоротники.

В сельском хозяйстве используют плавающий папоротник азоллу, живущий в симбиозе с азотфиксирующей синезеленой водорослью. Азоллу культивируют на рисовых полях как источник соединений азота. Молодые листья некоторых папоротников употребляют в пищу. В медицинских целях применяют корневище щитовника мужского, содержащего глистогонные вещества.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ — СЕМЕННЫЕ

Все рассмотренные выше отделы наземных растений имеют два общих функциональных свойства:

1. Для осуществления полового процесса им необходима вода. Несмотря на различные приспособления к недостатку воды и заселение отдельными видами даже засушливых мест, в целом это ограничивает распространение споровых растений.

2. Образующиеся споры мелкие, содержат мало питательных веществ и часто имеют слабую жизнеспособность. В связи с этим для прорастания и последующего развития необходимо сочетание многих благоприятных условий. То же относится к развитию из зиготы зародыша споровых растений.

Указанные причины обуславливают, в частности, медленный рост и созревание как гаметофитов, так и

спорофитов, и относительно небольшой их удельный вес в общем объеме растительной биомассы.

Более прогрессивными с эволюционной точки зрения оказались группы растений, у которых женские споры увеличивались в размерах за счет накопления питательных веществ (мегаспоры). Прорастая, мегаспоры давали женский гаметофит, образующий крупные яйцеклетки. Такие яйцеклетки после оплодотворения обеспечивают развивающийся зародыш спорофита питанием. Разноспоровость в разных группах споровых растений возникла независимо и наибольшего выражения достигла у папоротниковидных. На основе разноспоровости еще в позднем девоне появились семенные папоротники, вымершие в меловом периоде и давшие начало голосеменным растениям.

К *голосеменным* относятся растения, размножающиеся семенами, но не образующие плодов. Растения, у которых семена заключены в плоды, называются *покрытосеменными*.

Семенные растения отличаются прежде всего тем, что главным зачатком для расселения вида служит качественно новое образование — *семя*. Семя представляет собой маленький спорофит с корешком, почечкой и зародышевыми листьями — семядолями. В нем содержится запас питательных веществ, необходимых для первоначального этапа развития, высвобождения из семенных оболочек (кожуры) и укоренения.

Семя образуется в мегаспорангии. Мегаспорангий вместе со своей оболочкой носит название *семязачатка*, или *семяпочки*. Оболочка не полностью обрастает мегаспорангий — ее края оставляют узкий канал, через который проникает микроспора. Таким образом, у семенных растений, в отличие от споровых, мегаспора постоянно находится внутри мегаспорангия. Здесь развивается женский гаметофит, образуется яйцеклетка и происходит оплодотворение. Из оплодотворенной яйцеклетки формируется зародыш, а сам семязачаток превращается в семя. Следовательно, процесс оплодотворения у семенных растений не нуждается в воде, и это громадное преимущество обусловило их повсеместное распространение и превратило в доминирующие группы во всех биоценозах. В связи с этим мужские гаметы, возникающие внутри микроспоры, утрачивают органеллы движения — жгутики, теряют подвижность и называются *спермиями*. Подвижные *сперматозоиды* сохра-

нились у некоторых примитивных голосеменных (саговниковые, гинкго), так же как и потребность в жидкой среде для осуществления процесса оплодотворения.

ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

В отделе голосеменных растений выделяют шесть классов: семенные папоротники, саговниковые, беннеттитовые, гнетовые, гинкговые, хвойные. Из них классы семенных папоротников и беннеттитовых полностью вымерли.

Наиболее широко голосеменные растения были распространены в конце палеозойской и в мезозойскую эру. К концу мезозоя многие группы голосеменных вымерли. Ныне живущих голосеменных насчитывается около 720 видов. Несмотря на относительно небольшое число видов, они широко распространены, особенно в северном полушарии, где образуют большие массивы хвойных лесов.

Голосеменные представлены кустарниками и деревьями. Поскольку из всех голосеменных наиболее распространены хвойные, то в умеренной зоне — это почти единственные представители отдела.

И в природе и в жизни человека хвойные занимают второе место после цветковых растений. Их насчитывается около 560 видов. Такие хорошо известные растения, как сосна, ель, пихта, лиственница, кедр,¹ кипарис, можжевельник, относятся к хвойным. Корень у хвойных обычно стержневой, от которого отходят боковые. Кроме длинных корней имеются короткие, сильно разветвленные корни. Они часто содержат микоризу. Стебель включает кору, древесину и слабо выраженную сердцевину. В старых стволах сердцевина едва различима. Древесина содержит очень мало паренхимы и на 90—95 % представлена проводящей тканью — трахеидами. Трахеиды — мертвые клетки с толстыми стенками длиной 1—4 мм, а шириной — десятые и сотые доли миллиметра. Фильтрация жидкости с помощью трахеид осуществляется через поры, наибольшее число которых сосредоточено на концах трахеид, в местах соединения клеток. Как в коре, так и древесине многих хвойных име-

¹ Широко распространенное у нас название сибирский кедр означает сосну сибирскую. Виды рода кедр обитают в странах Средиземноморья (в том числе ливанский кедр), один вид — в Гималаях.

ются смоляные ходы (каналы). Они состоят из удлинённых межклеточных пространств, заполненных эфирными маслами, смолой, выделяемыми выстилающими канал клетками.

У большинства хвойных в стволе имеются кольца прироста древесины, обусловленные сезонной периодичностью активности камбия. По числу колец на распиле дерева можно определить его возраст.

Листья хвойных очень своеобразны. У листопадных видов (лиственница и некоторые другие) листья мягкие, плоские, располагаются спирально или пучками. У большинства хвойных листья вечнозелёные, жесткие, игольчатые по форме и очень разной длины. Так, у североамериканской сосны болотной они достигают 45 см в длину. Они покрыты слоем кутикулы, клетки эпидермы имеют сильно утолщенные стенки. Под эпидермой лежат 1—3 слоя толстостенных клеток, играющих роль своеобразного наружного скелета. Устьица глубоко погружены в ткань листа, что уменьшает испарение воды.

Размножение хвойных рассмотрим на примере сосны (рис. 93).

Сосна — обоеполое (однодомное) растение. Весной у основания ее молодых побегов образуются пучки мужских шишек. Каждая шишка состоит из оси, одетой многочисленными чешуйками. На нижней стороне чешуек располагаются два микроспорангия (пыльцевых мешка). В них в результате митотических делений возникают гаплоидные микроспоры, где развивается сильно редуцированный гаметофит, состоящий из нескольких клеток. В результате последовательных делений формируется пыльцевое зерно. Оно состоит из оболочек, из вегетативной клетки, образующей пыльцевую трубку, и генеративной клетки (из нее формируется спермий).

Женские шишки также состоят из оси, на которой расположены семенные чешуйки. Женские шишки возникают на концах побегов текущего года. Чешуи состоят из двух частей: наружной — кроющей и внутренней — семенной. На семенных чешуях формируются по два семязачатка. Семязачаток включает мегаспорангий, который одет оболочкой и имеет канал для проникновения пыльцевой трубки. В мегаспорангии возникает крупная мегаспора, которая путем ряда клеточных делений превращается в женский гаметофит. В гаметофите образуется яйцеклетка, а сам он превращается в гаплоидный эндосперм.

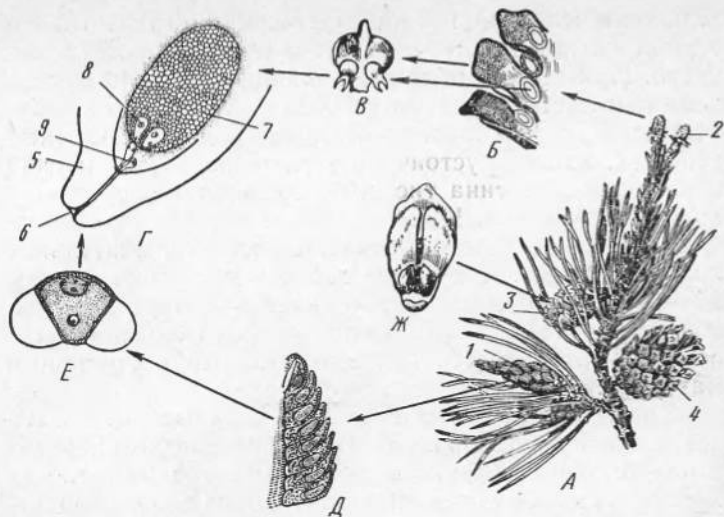


Рис. 93. Схема опыления у сосны: А — ветка с шишками; Б — женская шишка в разрезе; В — семенная чешуя с семязачатками; Г — семязачаток в разрезе; Д — мужская шишка в разрезе; Е — пыльца; Ж — семенная чешуя с семенами:

1 — мужская шишка, 2 — молодая женская шишка, 3 — шишка с семенами, 4 — шишка после высыпания семян, 5 — покров, 6 — семявход, 7 — эндосперм, 8 — яйцеклетка, 9 — пыльцевая трубка со спермиями

Опыление у сосны происходит в конце весны или начале лета. Семенные чешуйки женской шишки раздвигаются. Пыльца, разносимая ветром, попадает в щели между семенными чешуйками. Через канал мегаспорангия выделяется так называемая «опылительная жидкость», выступающая на верхушке семязачатка в виде капли. Пыльцевые зерна погружаются в нее, после чего семенные чешуи сближаются и остаются сомкнутыми до созревания семян. Оплодотворение у сосны происходит только на следующий год — через 12—14 мес. после опыления. Пыльца прорастает, пыльцевая трубка проникает через канал мегаспорангия и достигает яйцеклетки. Один из двух спермиев сливается с яйцеклеткой, другой погибает. Из зиготы развивается зародыш. Из покрова семязачатка образуется кожура семени. После созревания семян чешуйки шишки расходятся и семена высыпаются.

Хвойные широко используются в хозяйственной дея-

тельности человека, прежде всего как строительный материал и сырье для целлюлозно-бумажной промышленности. При этом наибольшую площадь таежных лесов занимает лиственница, затем сосна и ель. Особой прочностью и долговечностью отличается древесина лиственницы, которая устойчива к гниению. Очень прочна и красива древесина тисса, не содержащая смоляных ходов, и кипариса. К кипарисовым относится секвойя, или мамонтово дерево, отличающаяся исключительной долговечностью. Некоторые деревья достигают высоты 80—100 м, их возраст насчитывает 3—4 тыс. лет. Секвойя обладает самой ценной древесиной («красное дерево») и употребляется как строительный и столярный материал.

Представители класса саговниковых издавна использовались человеком в пищу. Название «хлебное дерево» отражает употребление сердцевины саговниковых как источника крахмала для приготовления особого продукта — саго. Употребляются в пищу и семена саговниковых.

ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ (ЦВЕТКОВЫЕ) РАСТЕНИЯ

Покрытосеменные растения — эволюционно наиболее молодая и самая многочисленная группа растительного мира. Отдел включает около 250 тыс. видов, которые произрастают во всех климатических зонах и составляют основную массу растительного вещества биосферы. Широкое распространение и разнообразие строения цветковых обусловлены приобретением ими в процессе эволюции ряда прогрессивных черт. К ним относятся:

1. Формирование цветка — органа, совмещающего функции полового и бесполого размножения.

2. Образование в составе цветка завязи, заключающей в себе семязачатки (семяпочки) и предохраняющей их от действия неблагоприятных условий среды (высыхание, колебания температуры и т. п.). Наличие завязи послужило основанием для названия этой группы растений покрытосеменными.

3. Двойное оплодотворение, в результате которого образуется триплоидный (а не гаплоидный, как у голосеменных) эндосперм.

4. Запасающая (питательная) ткань.

5. Редукция гаметофита (мужской гаметофит —

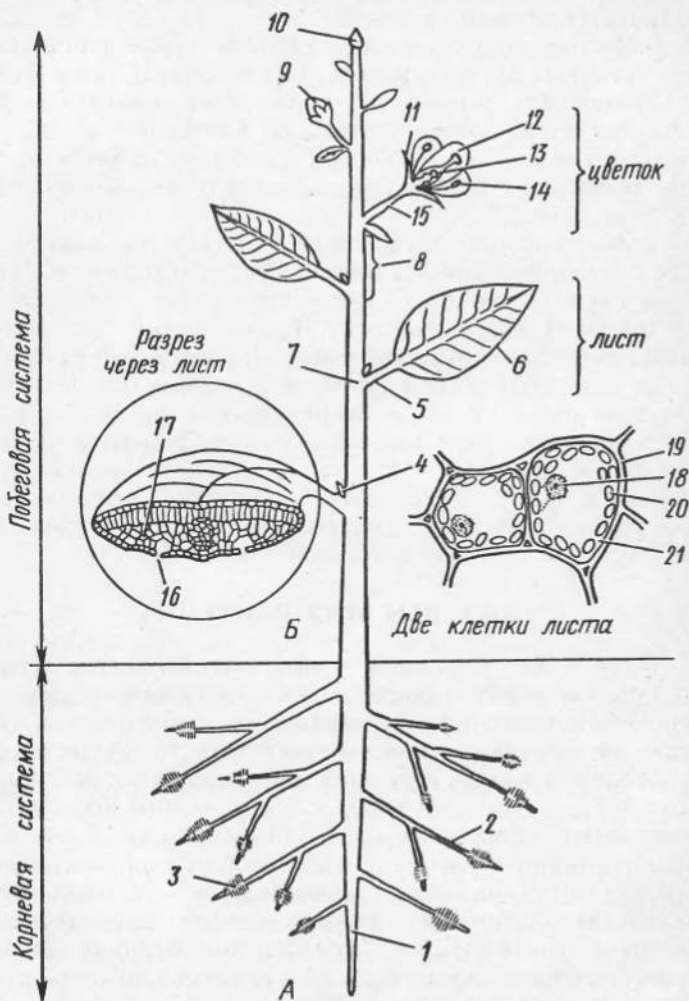


Рис. 94. Основные системы растительного организма: А — корневая; Б — побеговая:

А: 1 — главный корень, 2 — боковой корень, 3 — корневые волоски; Б: 4 — пазушная почка, 5 — черешок, 6 — листовая пластинка, 7 — узел, 8 — междоузлие, 9 — цветочная почка, 10 — верхушечная почка, 11 — чашелистик, 12 — лепесток, 13 — пестик, 14 — тычинка, 15 — цветоножка, 16 — устьице, 17 — ассимиляционная ткань, 18 — ядро, 19 — клеточная стенка, 20 — хлоропласты, 21 — цитоплазма

пыльцевое зерно — состоит из двух клеток: вегетативной и генеративной; генеративная делится, образуя два спермия. Женский гаметофит состоит из восьми клеток зародышевого мешка, см. рис. 109).

6. Усложнение и высокая степень дифференциации вегетативных органов и тканей (рис. 94). В частности, покрытосеменные имеют наиболее совершенную проводящую систему, обеспечивающую быстрый ток воды и минеральных солей от корней к листьям и цветкам и быстрый отток органических веществ от листьев к стеблю и корням.

У покрытосеменных растений наблюдается наибольшее разнообразие их жизненных форм, которые сводятся к двум основным типам — древесному (деревья и кустарники) и травянистому. Травы составляют большую часть видов покрытосеменных растений и приспособлены к обитанию в условиях, характеризующихся резкими колебаниями условий внешней среды.

В результате возникновения разнообразных жизненных форм (деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники, многолетние травы, однолетние травы и др.) цветковые оказались единственной группой растений, образующей сложные многоярусные сообщества.

ТКАНИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

В процессе эволюции сформировались различные группы растений, стоящие на разном уровне организации. У одноклеточных (хламидомонады, диатомовые водоросли) все процессы жизнедеятельности осуществляются одной клеткой. У низших многоклеточных растений (например, у нитчатой водоросли спирогиры) все клетки выполняют одинаковые жизненные функции, а потому имеют сходное строение. У высших растений совершенствование организации сопровождалось усложнением внутреннего строения — появлением органов и тканей. *Ткань* — это совокупность клеток, сходных по морфологическим и физиологическим признакам и выполняющих определенные функции. Орган состоит обычно из нескольких тканей. В процессе эволюции наиболее совершенные ткани сформировались у цветковых растений (рис. 95).

Различают образовательные, покровные, проводящие, механические, основные и выделительные (секреторные) ткани. Тело растений формируется и растет в ре-

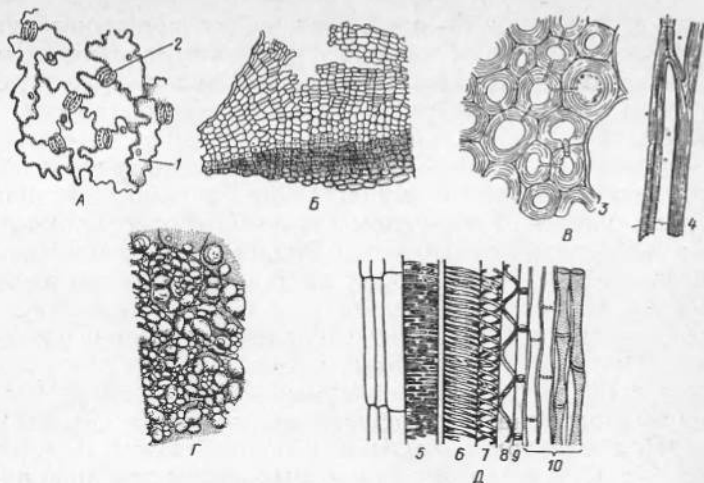


Рис. 95. Ткани семенных растений: А — покровная ткань — кожа листа; Б — покровная ткань — пробка; В — механическая ткань; Г — запасаящая ткань клубня картофеля; Д — проводящая ткань: 1 — клетки кожицы, 2 — устьице, 3 — поперечный разрез, 4 — продольный разрез, 5—9 — сосуды, 10 — ситовидные трубки

зультате деятельности *образовательной ткани (камбия)*. Клетки этой ткани долго сохраняют способность к делению. Образовательная ткань входит в состав кончика корня и конуса нарастания стеблей, что делает возможным их нарастание в длину. В толщину корень и стебель растут за счет деления клеток камбия, который тоже представляет собой образовательную ткань.

Клетки прочих тканей к делению неспособны, и их число увеличивается за счет деятельности образовательной ткани: размножения ее клеток и последующей дифференцировки.

Кроме верхушечной почки стебля и концевых отделов корня эта ткань располагается параллельно боковым поверхностям осевых органов, образуя цилиндры, на срезах имеющие вид колец. Образовательная ткань сохраняется в виде отдельных участков в зонах активного роста (у оснований междоузлий, в основаниях черешков листьев).

Покровные ткани растений находятся на границе с внешней средой и защищают их от высыхания, механического повреждения, действия высоких и низких темпе-

ратур, чрезмерного испарения воды, проникновения микроорганизмов. Они состоят из плотно сомкнутых живых или, реже, мертвых клеток. В ряде случаев покровные ткани принимают участие и в регуляции газообмена.

Покровные ткани — эволюционно очень древние образования, они возникли при выходе растений из водной среды на сушу. К покровным тканям относятся эпидерма (кожица), пробка и корка. Эпидерма в виде одноклеточного слоя клеток покрывает листья и молодые зеленые побеги. Наружная поверхность клеток этой ткани часто одета кутикулой или восковым налетом, особенно развитых у растений засушливых местообитаний.

Основные функции эпидермы — защитная и регуляция газообмена и испарения воды (через устьица).

Под эпидермой стеблей и корней располагается пробка. Она возникает из мертвых клеток основной паренхимы и постепенно сменяет эпидерму, вследствие чего к осени зеленый цвет побегов переходит в бурый. Клетки пробки пропитаны жироподобным веществом, непроницаемым для воды и газов. Многослойная пробка образует вокруг стебля своеобразный чехол, предохраняющий живые ткани от иссушения, резких температурных колебаний, проникновения микроорганизмов, спор грибов. На некоторых деревьях (пробковый дуб) слой пробки достигает нескольких сантиметров в толщину.

В то же время живые ткани, лежащие под пробкой, нуждаются в газообмене и удалении избытка влаги. Эту функцию выполняют разрывы в пробке, заполненные рыхло расположенными клетками — так называемые чечевички (рис. 95, Б). Их много на дыхательных корнях тропических деревьев, растущих на болотах.

Пробка вместе со слоями отмерших клеток других тканей входит в состав корки. Толстая корка предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных пожаров, резкой смены температур и т. п. Корка ежегодно нарастает за счет клеток находящегося под ней камбия. Проводящие ткани служат для распространения по всему растению веществ, всасываемых корнями, и веществ, образующихся в листьях и молодых стеблях. Различают дальний, или осевой, транспорт веществ (от листьев к корням и от корней к листьям) и ближний, или радиальный.

Проводящая система растений состоит из двух частей. Одна часть (ксилема, или древесина) обеспечива-

ет восходящий ток воды и минеральных солей, другая, располагающаяся кнаружи от древесины (флоэма), служит для проведения (нисходящий ток) продуктов фотосинтеза к местам их использования или отложения в запас (подземные органы, созревающие плоды и семена и др.) и входит в состав луба.

Дальний, или осевой, восходящий ток осуществляется по трахеидам и сосудам. *Трахеиды* — мертвые вытянутые клетки, лишенные цитоплазмы, имеющие одревесневшие стенки, в которых находятся поры — углубления, затянутые поровой мембраной. Через поровую мембрану происходит фильтрация растворов. Ток жидкости по трахеидам медленный, так как поровая мембрана препятствует движению воды. Трахеиды встречаются у всех высших растений, а у большинства хвощей, плаунов, папоротников и голосеменных служат единственными проводящими элементами ксилемы.

Из трахеид возникла более современная проводящая система — сосудистая, наибольшего развития достигшая у покрытосеменных. *Сосуды* представляют собой полые трубки, состоящие из отдельных члеников, расположенных друг над другом. В члениках имеются сквозные отверстия — перфорации, благодаря которым быстрота тока растворов многократно увеличивается. Наиболее совершенный тип членика сосуда тот, у которого поперечные стенки клеток разрушены. Оболочки сосудов пропитываются лигнином и придают стеблю дополнительную прочность.

Нисходящий ток органических веществ осуществляется по ситовидным трубкам, входящим в состав проводящей ткани — флоэмы (луба). Помимо ситовидных трубок, флоэма содержит элементы механической ткани, паренхимные клетки и др. Ситовидные трубки состоят из члеников, поперечные перегородки которых пронизаны мелкими отверстиями, образующими как бы сито. Клетки ситовидных трубок лишены ядер, но содержат живую цитоплазму, посредством выростов составляющую единое целое с цитоплазмой соседних клеток. Скорость движения по ситовидным трубкам меньше, чем скорость движения по сосудам. Ситовидные трубки функционируют 3—4 года, затем отмирают и замещаются новыми живыми клетками — производными камбия.

Элементы проводящей системы вместе с волокнами механической ткани образуют *пучки*. Сосудисто-волокнистые пучки хорошо видны в листьях в виде жилок, они

распространены в стебле, корнях, плодах и объединяют растение в единое целое.

Механические ткани обеспечивают прочность органов растения. Благодаря им растения способны сопротивляться нагрузкам на растяжение, сжатие и изгиб. Прочность и упругость клеток механических тканей достигается утолщением и одревеснением их оболочек. В молодых участках растущих органов механических тканей нет. Это объясняется тем, что живые клетки, находясь в состоянии тургора, благодаря плотным клеточным стенкам приобретают упругость.

Механические ткани наиболее развиты в стебле, где они представлены лубяными и древесинными волокнами (эволюционно древесные волокна сформировались из трахеид). В корнях механическая ткань сосредоточена в центре органа. У многих растений волокна механической ткани окружают проводящие пучки снаружи. Прочность стебля растений обеспечивается также одревесневшими стенками клеток проводящей ткани.

Основная ткань, или *паренхима*, состоит из живых, как правило, тонкостенных клеток, располагающихся между другими постоянными тканями. В зависимости от функции основная ткань подразделяется на несколько групп: ассимиляционную, запасную, водоносную и воздухоносную.

Клетки ассимиляционной ткани содержат хлоропласты, в них осуществляется фотосинтез. Они располагаются под прозрачной эпидермой. Основная масса ассимиляционной ткани сосредоточена в листьях, меньшая часть — в молодых зеленых стеблях.

В запасных тканях откладываются белки, жиры, углеводы и другие вещества. К ним относятся эндосперм и зародыши семян, клубни, луковицы и т. п. Клетки запасной ткани имеются в стеблях, корнях и корневищах. Местом хранения резервных веществ может быть и цитоплазма проводящих (живых) тканей.

Часть клеток основной ткани служит для запасания воды. Водоносная паренхима содержится в стеблях и листьях растений пустынных местообитаний (кактусы, агавы, алоэ) и солончаков. Клетки, основной функцией которых служит запасание воды, есть и у других растений (злаки). Удержанию воды в этих клетках способствуют находящиеся в них слизистые вещества.

Многие растения (особенно водные и болотные) нуждаются в дополнительном снабжении своих органов

кислородом. Этой цели служит рыхлая паренхима с развитыми межклеточными пространствами (межклетниками), в которые проникает воздух.

Во всех органах растений имеются клетки или группы клеток, которые образуют секрет — особые продукты метаболизма, используемые растением для регуляции физиологических функций или выделяемые наружу. Такие клетки (или группы клеток) объединяются под названием *выделительные (секреторные) ткани*. Сюда относятся смоляные и эфирномасляные ходы, железы, железистые волоски, нектарники, а также образования, выделяющие капельно-жидкую воду.

Капельно-жидкая вода выделяется в основном у обитателей влажных мест особыми водяными устьицами.

Секреты, образуемые выделительными тканями, выполняют разнообразные функции. Это может быть защитная функция: при ранении стебля возникающий дефект ткани восполняет смола или бальзам. Функцию, способствующую опылению, выполняют выделяющиеся в цветках ароматические и сахаристые вещества, привлекающие насекомых-опылителей. Некоторые типы секреторных клеток служат для накопления ядовитых или нерастворимых продуктов обмена веществ, исключаемых из метаболизма (например, оксалата кальция, см. рис. 53). Такие вещества удаляются из растения при опадении листьев, случивании корки и т. п.

К выделительным тканям относятся млечники, или млечные сосуды, клетки которых образуют млечный сок (латекс). Млечный сок имеет обычно молочно-белый цвет (иногда окрашен) и содержит различные биологически активные вещества, в том числе алкалоиды, жирные масла, белки и др. В млечном соке некоторых растений (гевея бразильская) содержится значительное количество каучука, в связи с чем их выращивают для промышленных целей.

ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Органом называется часть организма, имеющая свойственную лишь ему форму и строение, состоящая из нескольких тканей, занимающая определенное положение в организме и выполняющая специфическую функцию. Выделяют две группы органов растений: вегетативные (поддерживающие жизнь организма) и репродуктивные (органы размножения).

К вегетативным органам высших растений относят корень, стебель и лист. Исторически органы растений возникли позднее, чем ткани. Если ткани явились результатом приспособления растений к жизни на суше, т. е. в двух средах — воздушной и почвенной, то органы сформировались вследствие дифференциации тела растения в зависимости от выполняемой функции. Наиболее древний орган — побег (у псилофитов), выполнявший все функции вегетативных органов. Корень возник позднее и произошел от корнеподобных веточек, с помощью которых псилофиты укреплялись в почве (см. рис. 60).

Листья образовались в результате уплощения концевых отделов разветвлений побега древних растений.

Корень

Функции корня заключаются в закреплении растения в почве, поглощении из почвы воды и минеральных веществ, запасании питательных веществ, синтезе физиологически активных веществ (гормонов и др.).

Совокупность корней одного растения составляет *корневую систему* (рис. 96). В состав корневой системы входят главный корень, боковые и придаточные корни. *Главный корень* происходит от зародышевого корешка. От него, в свою очередь, отходят *боковые корни*, которые могут ветвиться. Корни могут происходить также от надземных частей растения — листьев или стебля. Такие корни называются *придаточными*. На способности растений образовывать придаточные корни основано размножение их черенками.

Известны два типа корневых систем — стержневая и мочковатая. У стержневой корневой системы, свойственной большинству двудольных растений, главный корень хорошо выражен. Если зародышевый корешок быстро отмирает, вместо него у основания побега образуются придаточные корни, приблизительно сходные по размерам. От них отходят боковые корни. Так формируется мочковатая корневая система, свойственная однодольным растениям и многим травянистым двудольным.

Корень обладает неограниченным ростом. Растет он верхушкой, где сосредоточена образовательная ткань. Верхушка корня защищена корневым чехликом. Кроме

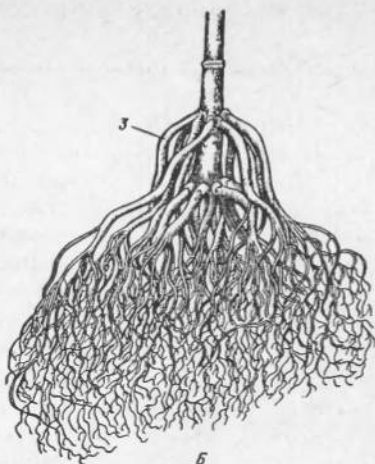
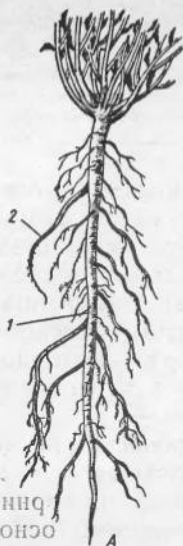


Рис. 96. Типы корневой системы: А — стержневая, Б — мочковатая:

1 — главный корень, 2 — боковые корни, 3 — придаточные корни

защитной функции корневой чехлик выполняет и другую, не менее важную — функцию определения направленности роста корня. Клетки чехлика способны реагировать на влияние силы тяжести и обуславливают положительный геотропизм корня.

На продольном разрезе растущего корня можно видеть несколько зон: зону деления клеток, зону роста, зону всасывания и зону проведения (рис. 97).

В зоне деления клетки интенсивно размножаются, тем самым обуславливая рост корня в длину. Клетки, переставшие делиться, вытягиваются вдоль оси корня и увеличиваются в размерах (зона роста или растяжения). На расстоянии 1—3 мм от кончика корня начинается зона всасывания длиной от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. В этой зоне покровные клетки корня образуют выросты — *корневые волоски*, поглощающие воду и минеральные соли. Поверхность корневого волоска покрыта слизью, которая контактирует с коллоидными растворами почвы. Этим объясняется эффективное всасывание. Корневые волоски быст-

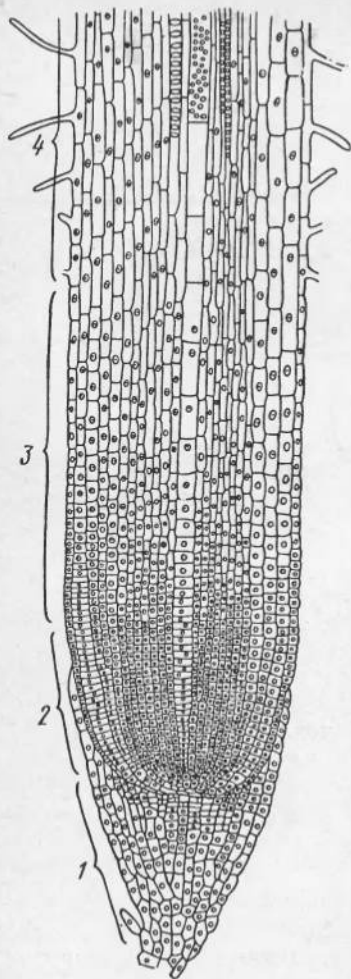


Рис. 97. Схема строения кончика корня (продольный разрез):

1 — корневой чехлик, 2 — зона деления, 3 — зона растяжения клеток, 4 — зона корневых волосков

ро отмирают, продолжительность их жизни составляет обычно 10—20 дн. Выше зоны всасывания начинается зона проведения, которая обеспечивает транспорт всасываемых веществ к другим органам растения.

В процессе приспособления растений к условиям существования корни приобрели помимо основных (удержание растения в почве и всасывание растворов) некоторые дополнительные функции. К ним относится накопление запасных питательных веществ, особенно у дву- и многолетних травянистых растений, ежегодно теряющих надземные побеги. Утолщенные в результате откладывания питательных веществ главные корни называются *корнеплодами* (свекла, брюква, репа, морковь, турнепс, петрушка). Утол-

щения придаточных корней (ятрышник, георгин) называются *корневыми клубнями*¹. У многих растений с видоизменениями стебля (корневищные, луковичные и др.) помимо обычных корней развиваются *сократительные*, или *втягивающиеся*, корни. Например, у видов крокуса (шафрана) из семейства ирисовых в период

¹ Не путать с клубнями, происходящими из побегов, как у картофеля.

цветения самое нижнее междоузлие побега преобразуется в клубень, который одевается затем измененными листьями (клубнелуковица).

У некоторых тропических древесных растений, обитающих на бедных кислородом болотистых почвах, развиваются *дыхательные корни*. Это отростки боковых корней, растущие вертикально вверх и возвышающиеся над водой или почвой. Они богаты воздухоносной тканью — аэренхимой — с крупными межклеточными пространствами, через которые атмосферный воздух поступает в подземные части корней.

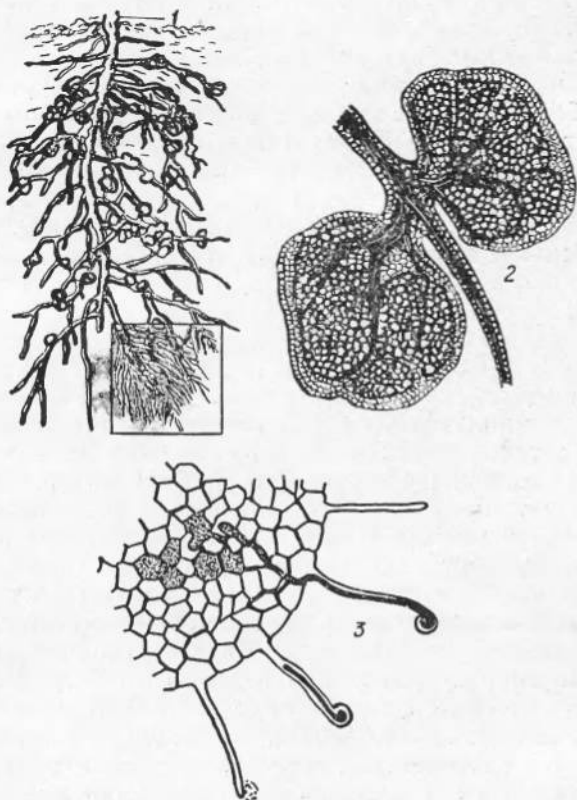


Рис. 98. Симбиотическая фиксация азота в корневых клубеньках бобовых растений:

1 — корень гороха с клубеньками, 2 — клубеньки в разрезе, 3 — внедрение бактерий через кончики корневых волосков

Корни водных растений, укореняющихся в грунте, лишены корневых волосков. У растений-паразитов (повилика, омела) корни преобразуются в сосущие органы (см. рис. 57).

У большинства видов цветковых растений молодые корни срастаются с гифами грибов, образуя *микоризу* (*грибокорень*). Растение и гриб извлекают из такого симбиоза обоюдную пользу. Некоторые виды (например, орхидные) даже не могут развиваться без заражения микоризным грибом. Другие (многие деревья, кустарники) растут и без микоризы, но при контакте с грибом развиваются значительно лучше.

В клетках корней некоторых растений (бобовые, а также березовые, лоховые, крушиновые и др.) поселяются почвенные бактерии, вызывая разрастание паренхимы и формирование так называемых клубеньков (рис. 98). Клубеньковые бактерии-нитрификаторы фиксируют атмосферный азот в виде соединений, которые могут усваиваться растением. Часть связанного азота используется растением, а часть остается в почве. Такие бобовые, как клевер и люцерна, накапливают в клубеньках азота от 150 до 300 кг/га. Посевы бобовых применяют в сельском хозяйстве для обогащения почвы азотом.

Стебель

Надземная часть растений представляет собой систему ветвящихся побегов. Побег — один из основных органов растения, состоящий из стебля, листьев и почек. Таким образом, стебель — часть побега, его функции — установление связи между корнями и листьями. Одна из главных черт, свойственных побегу, — его олиственность. Участок стебля, от которого отходит лист (или листья), называют *узлом*, а расстояние между соседними узлами — *междоузлием*. Первый (главный) побег растения образуется из зародышевого побега. Побеги второго, третьего и т. д. порядков развиваются из боковых почек, что можно наблюдать весной при распускании почек многолетних растений. *Почкой* называют зачаточный, еще не развившийся побег. Она состоит из укороченного стебля с зачаточными листьями и окружена почечными чешуями, выполняющими защитную функцию. Чешуи представляют собой видоизмененные листья.

Различают верхушечные и боковые почки. *Верхушечная почка* — это верхушка стебля, которая включает состоящий из камбиальных клеток конус нарастания. Размножение клеток конуса нарастания обеспечивает рост стебля в длину, формирование листьев и боковых почек. Следовательно, из верхушечной почки вырастает главный побег, а из боковых почек — боковые побеги (побеги второго порядка). Верхушечная почка регулирует рост боковых почек. Она выделяет гормон, который тормозит рост и развитие боковых почек. При повреждении и отмирании верхушечной почки в рост трогаются боковые, или *спящие*, почки. Таким образом, рост растения продолжается.

Помимо верхушечных и боковых почек растения способны образовывать почки на любой части стебля, на корнях и на листьях. Такие почки называют *придаточными*, они обеспечивают вегетативное размножение растений.

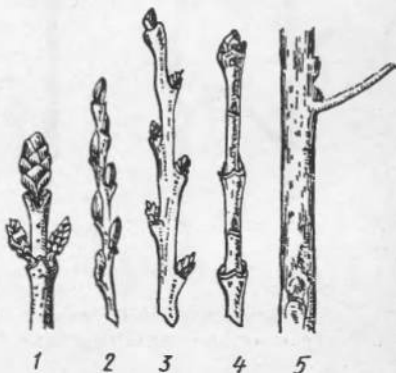
Кроме верхушечных, боковых и придаточных почек выделяют еще *цветочные почки*, из которых образуются цветки.

Расположение почек на побегах служит очень устойчивым признаком той или иной группы растений. Боковые почки возникают в пазухе листа (или его зачатка) и располагаются определенным образом (рис. 99).

Ветвление стебля. Ветвление у растений необходимо для увеличения площади соприкосновения со средой — водной, воздушной или почвенной. Оно возникло в процессе эволюции до появления органов. Различают два типа ветвления — верхушечное и боковое. Верхушечное, наиболее простое и древнее, встречается у раз-

Рис. 99. Расположение почек на побегах:

1 — верхушечное и боковое супротивное у конского каштана, 2, 3, — очередное у ивы и вяза, 4 — супротивное у клена остролистного, 5 — сериальное у аморфы



ных групп растений — от водорослей до плаунов. Оно заключается в том, что верхушка главной оси растения вильчато (или дихотомически, от греч. «дыха» — взрость) ветвится и дает начало двум осям следующего порядка (рис. 100, А, Б). Чаше встречается боковой тип ветвления, при котором от главной оси растения отходят боковые оси. Выделяют два типа бокового ветвления: *моноподиальное* и *симподиальное*. При моноподиальном ветвлении верхушечная почка активна на протяжении всей жизни растения и главная ось имеет неограниченный верхушечный рост. От главной оси отходят боковые оси второго порядка, от которых, в свою очередь, отрастают оси третьего порядка, и т. д. (рис. 100, В, Г). Моноподиальное ветвление характерно для многих голосеменных — сосны, ели, пихты, а также для части травянистых покрытосеменных. Большинству покрытосеменных свойствен симподиальный тип ветвления

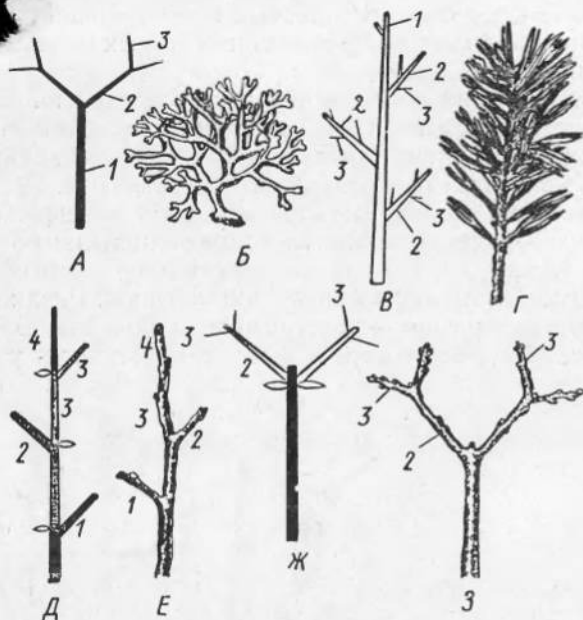


Рис. 100. Типы ветвления. Дихотомическое: А — схема; Б — водоросль диктиота. Моноподиальное: В — схема; Г — ветка сосны. Симподиальное: Д, Ж — схема, Е, З — ветви черемухи и сирени:

1—4 — оси первого и последующих порядков

(рис. 100, Д, Е). В этом случае верхушечная почка отмирает или прекращает рост, в то время как боковые побеги усиленно развиваются. В результате симподиального ветвления формируются наземная часть кустарников, у которых ветвление начинается от самой земли (сирень, малина), и крона деревьев (груша, липа и др.).

Формы побегов. Формы побегов очень разнообразны. Они различаются по направлению роста, очертаниям поперечного разреза, степени одревеснения и другим особенностям.

По направлению роста побеги делятся на прямостоячие, вьющиеся, лазающие, ползучие. *Прямостоячие* стебли имеют хорошо развитую механическую ткань. *Вьющиеся* побеги (например, лианы), поднимаясь вверх, обвивают стволы деревьев. *Лазающие* побеги цепляются за опору усиками (виноградная лоза) или придаточными корнями, отрастающими от стебля. *Ползучие* стебли стелются по земле (земляника, ежевика).

По степени одревеснения покрытосеменные растения делятся на две резко различающиеся группы: *одревесневшие* (деревья и кустарники) и *травянистые* (травы). Травянистые формы произошли от древесных путем ослабления или прекращения деятельности камбия. Травы лучше приспособлены к самым разнообразным условиям среды и встречаются в воде, на деревьях (эпифиты), в очень засушливых или холодных местобитаниях.

Строение стебля древесного растения. На поперечном разрезе стебля можно различить несколько слоев (рис. 101). Наружный слой — это *кора*. Под корой располагается плотный широкий слой *древесины*. В центре стебля находится *сердцевина*. Молодые (однолетние) стебли снаружи покрыты кожицей, которая затем замещается пробкой. В состав коры входят *лубяные волокна*, придающие стеблям гибкость и прочность, и *ситовидные трубки*, по которым от листьев к тканям стебля и корня передвигаются органические вещества.

Между корой и древесиной находится слой образовательной ткани — *камбий*. Размножение клеток камбия обеспечивает формирование проводящей системы — ситовидных трубок луба и сосудов древесины, а также рост стебля в толщину. Деление клеток камбия начинается весной и прекращается осенью. На спиле ствола отчетливо видна граница между осенними клет-

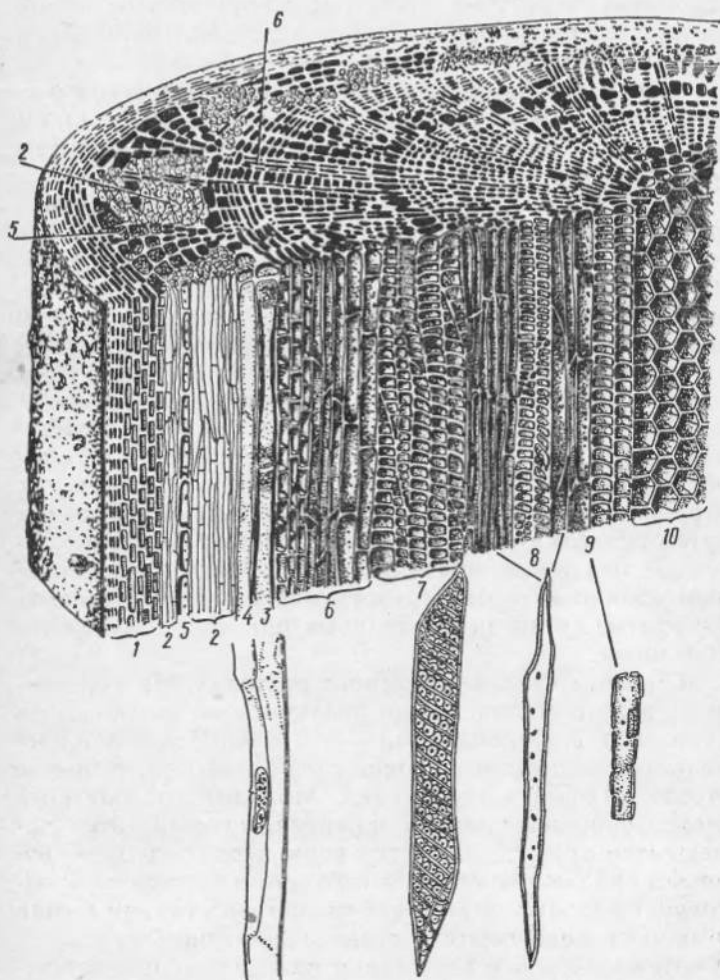


Рис. 101. Строение стебля липы. Продольный и поперечный срезы:
 1 — покровные ткани (снаружи внутрь: один слой эпидермиса, пробка, первичная кора); 2—5 — луб: 2 — лубяные волокна, 3 — ситовидные трубки, 4 — клетки-спутники (3 и 4 — вынесены вниз, где изображены более крупно), 5 — клетки лубяной паренхимы; 6 — клетки камбия; 7—9 — клетки древесины: 7 — клетки сосудов, 8 — древесинные волокна, 9 — клетки древесинной паренхимы; 10 — клетки сердцевинны

ками механической ткани древесины и крупными весенними клетками, образующими сосуды. Подсчитав число годичных колец, можно определить возраст дерева. Древесина составляет основную часть стебля. Сердцевина образована паренхимными клетками, в которых накапливаются питательные вещества.

Главное отличие стебля травянистых растений от стебля древесных и кустарниковых заключается в сильном развитии у последних механических тканей и одревеснении клеток. В стеблях трав хорошо развиты паренхимные ткани.

Кроме основных функций — *транспортной* и *опорной* — стебель часто выполняет функции запасаания питательных веществ, вегетативного размножения растений и защиты их от поедания. При этом он видоизменяется, образуя клубни, луковицы, корневища, колючки и др. *Клубни* (например, у картофеля) — это сильно измененные подземные стебли с почками. Они служат для запасаания питательных веществ и вегетативного размножения. *Корневище* (у пырея, ириса, ландыша) — это сильно измененный подземный побег, напоминающий корень. Он несет недоразвитые чешуевидные листья и почки. От узлов корневища часто отходят придаточные корни. В корневищах также откладываются в запас углеводы. *Луковица* представляет собой укороченный стебель — донце, окруженный сочными листьями, накапливающими воду и сахара.

Стеблевое происхождение имеют *колючки* у многих видов (дикая яблоня, боярышник, гледичия).

Лист

В процессе эволюции листья возникли в результате уплощения боковых веточек древних растений типа риниофитов. Превращение веточек в плоские органы резко увеличило поверхность надземной части растений, привело к интенсификации фотосинтеза и испарения воды и послужило важным шагом на пути прогрессивной эволюции растений.

Лист осуществляет три основные функции — *фотосинтез*, *газообмен* и *испарение воды* (транспирацию). Строение листа в полной мере обеспечивает выполнение этих функций. Лист включает две основные части — *листовую пластинку* и *черешок*. Листья, не имеющие че-



Рис. 102. Форма листьев: А — простые листья; Б — сложные листья:

1 — нелопастной (цельный), 2 — перистолопастной, 3 — пальчатолопастной, 4 — тройчатолопастной, 5 — перистосложный, 6 — пальчатосложный

решка, называются *сидячими*. У некоторых видов при основании черешка развиваются *прилистники*.

По форме листья бывают округлыми, ланцетовидными, стреловидными и т. д. Листья подразделяют на *простые* и *сложные*. Простой лист состоит из листовой пластинки и черешка, сложный имеет несколько листовых пластинок, расположенных на одном черешке (рис. 102). Простые листья могут быть цельными и лопастными. Цельные листья свойственны многим деревьям — березе, тополю, липе, груше, вишне и др. У лопастных листьев пластинка рассечена, в результате чего возникают лопасти (листья клена, дуба). У сложных листьев несколько листовых пластинок могут прикрепляться в одной точке (пальчатосложные листья у каштана, люпина). Различают также перистосложные листья, у которых листовые пластинки прикрепляются по всей длине черешка. Перистосложные листья бывают двух видов: парноперистые и непарноперистые. Парноперистые заканчиваются парой листовых пластинок (например, у гороха), непарноперистые — одним листком (рябина).

Листовые пластинки пронизаны *жилками* (рис. 103), которые представляют собой *проводящие пучки*. Помимо проведения растворов жилки придают листьям прочность. Жилкование может быть перистым или сетчатым (у двудольных растений), параллельным или



Рис. 103. Жилкование листьев: А — параллельное; Б, В — дуговое; Г, Д — сетчатое

дуговым (у однодольных). Край листовой пластинки может быть ровным или изрезанным.

Листья располагаются на стеблях в определенном порядке. Если они сидят на стебле по одному, чередуясь друг с другом, такое расположение называется *очередным* (береза, яблоня, роза). При *супротивном* расположении листья находятся по два друг против друга, при *мутовчатом* — прикрепляются к стеблю пучками — мутовками.

Характер расположения листьев на стебле и их неодинаковые размеры обеспечивают примерно одинаковую освещенность всех листьев.

Строение листа. Сверху и снизу лист покрыт *эпидермисом* — клетками кожицы, защищающей лист от высыхания, механических и других повреждений, от проникновения микроорганизмов в ткань листа. Между верхним и нижним эпидермисом находится хлорофиллоносная паренхима. Ее клетки различны по строению (рис. 104). Клетки, примыкающие к верхнему эпидермису, образуют *столбчатую* ткань. Они располагаются перпендикулярно поверхности листа и плотно примыкают друг к другу. У большинства растений столбчатая ткань однослойная, иногда двухслойная. Ее клетки содержат множество хлоропластов, осуществляющих фотосинтез.

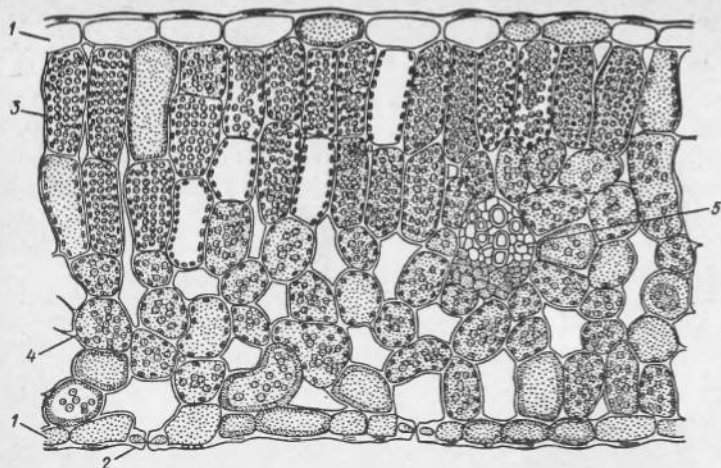


Рис. 104. Внутреннее строение листа:

1 — кожа, 2 — устьице, 3 — столбчатая паренхима, 4 — губчатая паренхима, 5 — жилка (сосудисто-волокнистый пучок)

К нижнему эпидермису примыкает *губчатая* ткань, состоящая из клеток неправильной формы с пространствами между ними — *межклетниками*. Хлоропластов в клетках губчатой ткани меньше; помимо фотосинтетической функции эта ткань осуществляет функцию газообмена.

Газообмен и испарение воды осуществляются через специальные образования — *устьица* (рис. 105). Устьице состоит из двух клеток эпидермиса, которые называются замыкающими. Между замыкающими клетками

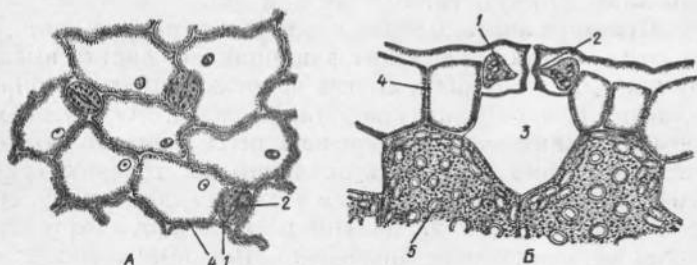


Рис. 105. Строение устьица. А — вид сверху; Б — поперечный разрез:

1 — замыкающая клетка, 2 — устьичная щель, 3 — воздушная полость, 4 — клетка кожицы, 5 — хлоропласты

имеется щель, которая открывается или закрывается в зависимости от величины тургорного давления в них. Щель ведет в воздушную полость, края которой составляют паренхимные клетки. На 1 мм² поверхности листа располагается от 40 до 300 устьиц. При этом у наземных растений устьица находятся на нижней стороне листа, у водных — на верхней. Через устьица в межклетники фотосинтезирующей паренхимы поступает СО₂ и выходят О₂ и Н₂О.

Процесс испарения воды листьями имеет большое значение в жизни растения. Испарение способствует передвижению воды и растворенных в ней веществ от корней к листьям, охлаждению растения и служит защитой от перегрева. У видов, интенсивно испаряющих воду, разница между температурой воздуха и температурой листа может достигать 15 °С. Интенсивность испарения регулируется при помощи устьиц. Освещение листа приводит к открыванию устьиц, в темноте они закрыты. Устьица закрываются также днем, в сильную жару. Происходит это следующим образом. Замыкающие клетки устьиц содержат хлоропласты. При освещении листа в них начинается фотосинтез, образуются сахара и осмотическое давление в клетках возрастает. Вследствие усиленного притока воды тургор замыкающих клеток увеличивается, их стенки растягиваются и устьичная щель раскрывается. При отсутствии фотосинтеза (в темноте) и при усиленном испарении воды в жаркий день тургор замыкающих клеток ослабевает и устьица закрываются.

В состав листа входит и *механическая* ткань, наряду с жилками обеспечивающая его упругость и эластичность. Механическая прочность листа у ряда растений увеличивается благодаря восковидному налету, покрывающему эпидермис.

Влияние экологических факторов на строение листа. Строение листьев в большой мере зависит от условий обитания растений. Например, у водных растений листья тонкие, механическая ткань и сосудисто-волокнистые пучки слабо развиты. Слабое развитие проводящих пучков обусловлено тем, что водные растения поглощают СО₂ и минеральные соли непосредственно из воды через клетки эпидермиса, а почти полное отсутствие механических тканей — тем, что листья поддерживаются водой. В тканях водных растений хорошо развиты межклетники, воздушные полости, что улучшает

газообмен и повышает их плавучесть. У плавающих листьев устьица расположены только на верхней стороне листа, у погруженных листьев устьиц нет. Особенностью водных растений является и нахождение хлоропластов в клетках эпидермиса. У наземных растений в эпидермисе хлоропластов нет, за исключением замыкающих клеток устьиц.

В засушливых местообитаниях листья могут служить для запасаания воды (алоэ), которую они очень медленно расходуют. У таких растений воды испаряется очень мало благодаря малому числу устьиц и сильному развитию кутикулы. Приспособлениями к существованию в засушливых местах служат также утолщения стенок эпидермиса и образование покровными клетками воскового налета, густое опушение листьев. У некоторых растений устьица находятся в углублениях листа, что также уменьшает испарение. Листья многих злаков в жаркое время дня свертываются в трубку. Устьица оказываются на внутренней поверхности трубки и изолируются от окружающего сухого воздуха. В полости трубки концентрация водяных паров повышается, что приводит к ослаблению транспирации.

Видоизменения листьев. В процессе приспособления к условиям окружающей среды листья помимо основных приобретают дополнительные функции. Защитную и влагосберегающую роль играет преобразование листьев в колючки у барбариса и кактуса. У гороха видоизменением листьев являются усики, с помощью которых растение цепляется за опору. У репчатого лука листья превратились в сочные чешуи, запасающие питательные вещества. Тонкие наружные чешуи играют защитную роль.

Обитание растений на почвах, бедных азотистыми веществами, привело к формированию из листьев ловчих аппаратов, служащих для захвата и переваривания насекомых (росянки, некоторые лианы).

ОРГАНЫ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Цветок

Цветок — орган семенного размножения растений. Он представляет собой видоизмененный, укороченный и ограниченный в росте побег, служащий для полового



Рис. 106. Схема строения цветка покрытосеменного растения. А — общий вид сверху; Б — продольный разрез:

1 — чашелистики, 2 — лепестки, 3 — тычинки, 4 — пестики, 5 — цветоножка, 6 — цветоложе

размножения (рис. 106). Цветок заканчивает собой стебель, главный или боковые. Часть стебля под цветком, лишенная листьев, называется *цветоножкой*. Нередко цветоножка сильно укорочена или отсутствует. Такие цветки называются *сидячими*. Цветоножка продолжается в *цветоложе*, на котором располагаются все части цветка. В центре цветка находится *пестик* — женская часть цветка. Пестик образует видоизмененные листочки — *плодолистики*. Он состоит из рыльца, столбика и завязи. *Завязь* защищает семяпочку, которая в ней находится, от неблагоприятных факторов среды. Закрытое расположение семяпочки в завязи отличает покрытосеменные растения от голосеменных, у которых семяпочки лежат открыто. Пестик окружен *тычинками*, в которых различают тычиночную нить и пыльник. Пыльник состоит из двух половинок, каждая из которых, в свою очередь, включает два микроспорангия (пыльцевых мешка). Таким образом, каждая тычинка несет четыре микроспорангия. Тычинки и пестики окружены *венчиком*, который состоит из лепестков. Вокруг лепестков, в свою очередь, расположены чашелистики. Лепестки и чашелистики образуют *околоцветник*. Чашелистики происходят от листьев и выполняют защитную функцию. Полагают, что у ряда растений лепестки произошли от тычинок, у других — от листьев, так же как и чашелистики. Функция лепестков — привлечение насекомых-опылителей.

Цветки, которые несут и тычинки и пестики, называются *обоеполыми*. Цветки, у которых имеются только тычинки или только пестики, носят название *однополых*. Разделение полов биологически целесообразно, так как опыление цветка пыльцой с другого растения увеличивает комбинативную наследственную изменчивость ор-

ганизмов. Растение, на котором образуются тычиночные (мужские) и пестичные (женские) цветки, называются *однодомными (обоеполыми)*. Если мужские цветки располагаются на одном растении, а женские — на другом, то такие растения носят название *двудомных (однополых)*. Число частей околоцветника, количество тычинок и пестиков у каждого вида, как правило, постоянно. В состав цветка входят особые железы — *нектарники*, образующие сахаристую жидкость — нектар. Его собирают насекомые-опылители, которые переносят пыльцу с одного цветка на другой. Многие растения опыляются птицами, использующими в пищу нектар (колибри, цветочницы, нектарницы и др.). Образующаяся в пыльниках пыльца обычно недолговечна. Например, у ячменя и кукурузы пыльца сохраняет жизнеспособность не более двух дней, у цитрусовых — 4—6 дн, у ржи — 12 ч.

Соцветия

Иногда растение образует лишь один цветок (тюльпан). Но обычно цветки собраны в соцветия. *Соцветие* — это группа из нескольких цветков, расположенных на одном цветочном стебле, или цветоножке. Различают несколько типов соцветий (рис. 107). Соцветие, в котором от верхушки стебля отходят короткие цветоножки, называется *простым зонтиком* (вишня, яблоня). Несколько простых зонтиков могут образовывать *сложный зонтик* (морковь, укроп, петрушка). Соцветие из цветков, располагающихся на цветоносном стебле и не имеющие цветоножек, называется *простым колосом*. Если соцветие состоит из нескольких колосков, его называют *сложным колосом* (пшеница, рожь, ячмень). Другая группа соцветий возникает из боковых цветоносных побегов. Наиболее простое соцветие этого типа — кисть с цветками на ножках, выходящих из пазух листьев (черемуха, ландыш, капуста). Отдельные цветки у этих растений расположены на боковых цветоножках, отходящих от одной общей. Из кисти в результате ветвления боковых осей возникает *метёлка* (овес, сирень). У одуванчика, подсолнечника мелкие цветки расположены на утолщенной части стебля — цветоложе и образуют *корзинку*. Существуют и другие формы соцветий. Строение одиночных цветков и соцветий имеет при-

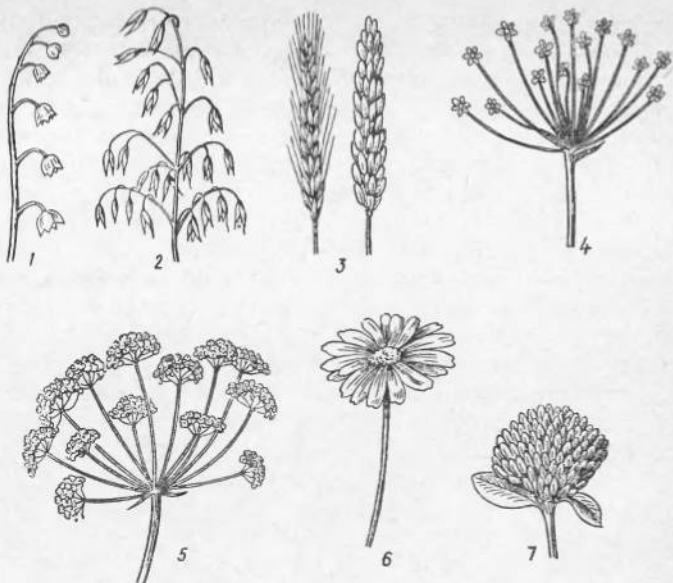


Рис. 107. Соцветия:

1 — кисть, 2 — метелка, 3 — колос, 4 — зонтик, 5 — сложный зонтик,
6 — корзинка, 7 — головка

способительный характер и обусловлено различными способами опыления растений.

Половое размножение цветковых растений

Опыление. Опылением называют перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Известны два типа опыления: самоопыление и перекрестное опыление. *Самоопыление* в пределах одного цветка всегда происходит у растений, образующих нераскрывающиеся цветки (некоторые виды фиалок, арахиса, ячменя и др.), но наблюдается и у некоторых раскрывающихся обоеполых цветков, когда на одном растении образуются и мужские и женские цветки.

Если перенос пыльцы осуществляется между цветками разных особей, то в этом случае опыление называют *перекрестным*. Этот тип опыления у цветковых растений является основным. Перекрестное опыление осуществляется разными способами: с помощью насеко-

мых, птиц, летучих мышей, а также агентов неживой природы — ветра и воды (у водных растений).

В процессе естественного отбора у растений выработались различные приспособления, облегчающие опыление. Так, у *растений, опыляемых насекомыми*, лепестки цветков ярко окрашены, хорошо заметны. Дополнительным средством привлечения опылителей служит сильный запах, исходящий цветками, особенно для тех, которые распускаются ночью. *Растения, опыляемые ветром*, имеют невзрачные цветки, околоцветник у них плохо развит или отсутствует. Ветроопыляемые растения растут большими массивами, что облегчает опыление легкой пылью, переносимой ветром на десятки и сотни метров (орешник, береза, крапива, рожь, кукуруза). У *водных растений* пыльца распространяется либо в толще воды (роголистник, болотник и др.), либо на ее поверхности (валлиснерия, элодея).

Биологическая целесообразность перекрестного опыления, увеличивающего генетическое разнообразие внутри вида, обусловила появление различных приспособлений, предотвращающих самоопыление. Наиболее эффективна двудомность (однополость) растений, при которой самоопыление исключено. Таковы ивы, тополя, осина, облепиха, конопля и многие другие. У однодомных (обоеполюх) растений, к которым относятся огурцы, тыква, кукуруза, дуб, береза и др., вероятность самоопыления (с помощью ветра или насекомых) повышается. К механизмам, предотвращающим самоопыление, относятся: самонесовместимость, когда пыльца, попадающая на рыльце пестика того же растения, не прорастает или же развитие пыльцевой трубки быстро прекращается; неодновременное созревание пыльников и пестиков; недоразвитие или дегенерация мужской либо женской части цветка, при этом цветок функционирует как однополый.

Однако самоопыление служит резервным способом опыления в тех случаях, когда из-за неблагоприятных условий перекрестное опыление не произошло.

В целом самоопыление, как вынужденное, так и постоянное, чаще наблюдается у однолетних растений, чем у многолетних. Это связано с сильными колебаниями численности однолетних растений в разные годы. Самоопыление позволяет образовать семена небольшому числу растений и сохранить таким путем популяцию.

Оплодотворение. Половое размножение у цветковых можно рассматривать как итог длительной эволюции полового процесса в направлении редукции гаплофазы в жизненном цикле растений (см. рис. 86).

Оплодотворению предшествует формирование мужского и женского гаметофитов. Мужской гаметофит образуется следующим образом. В микроспорангиях пыльников тычинок путем мейоза формируются гаплоидные микроспоры. После окончания мейоза микроспоры одеваются оболочками, в которых имеются специальные отверстия, служащие для выхода пыльцевой трубки. Развитие мужского гаметофита происходит в результате всего лишь двух митотических делений. Первое митотическое деление ядра микроспоры приводит к образованию двух клеток — вегетативной (клетка пыльцевой трубки) и генеративной. С этого момента микроспора носит название пыльцевого зерна. Следовательно, *пыльца* — это мужской гаметофит. Второе деление совершает только генеративная клетка, образуя два спермия. Таким образом, мужской гаметофит состоит из трех клеток — одной вегетативной и двух спермиев.

После попадания пыльцевого зерна на рыльце пестика оно прорастает (рис. 108). Из вегетативной клет-

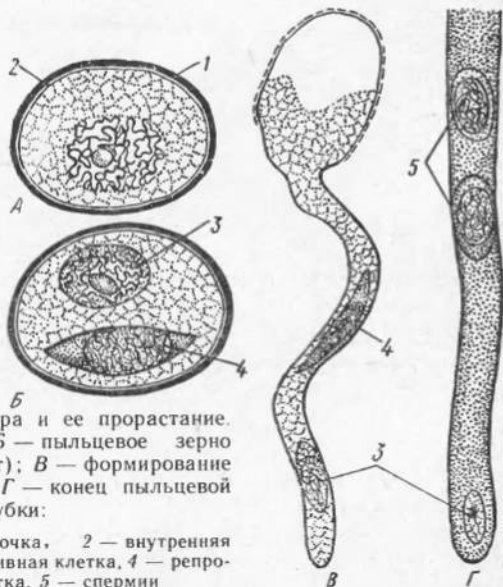


Рис. 108. Микроспора и ее прорастание. А — микроспора; Б — пыльцевое зерно (мужской гаметофит); В — формирование пыльцевой трубки; Г — конец пыльцевой трубки:

1 — наружная оболочка, 2 — внутренняя оболочка, 3 — вегетативная клетка, 4 — репродуктивная клетка, 5 — спермии

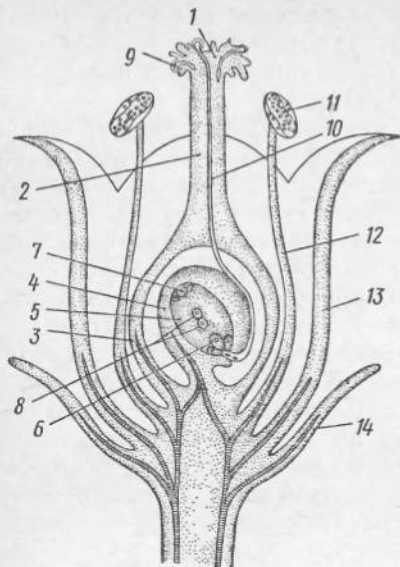


Рис. 109. Двойное оплодотворение у цветковых растений:

1 — рыльце пестика, 2 — столбик, 3 — завязь, 4 — семяпочка, 5 — зародышевый мешок (женский гаметофит), 6 — яйцеклетка (в центре) и две сопутствующие клетки, 7 — полярные ядра, 8 — два ядра перед слиянием и образованием центрального диплоидного ядра, 9 — прорастающее пыльцевое зерно, 10 — пыльцевая трубка, на конце которой видны два спермия, 11 — пыльник, 12 — тычиночная нить, 13 — венчик, 14 — чашечка

ки развивается пыльцевая трубка, которая растет по направлению к зародышевому мешку. Спермии перемещаются вслед за кончиком пыльцевой трубки.

Зародышевый мешок — это женский гаметофит. Возникает он в результате трех последовательных митотических делений одной из клеток (мегаспор), образующихся в мегаспорангии. Мегаспорангием у покрытосеменных является *семяпочка*. В результате делений мегаспоры в зрелом женском гаметофите возникает гамета — яйцеклетка, ряд дополнительных клеток и центральная клетка зародышевого мешка, которая является диплоидной (рис. 109, 8). Когда пыльцевая трубка прорастает в зародышевый мешок и туда проникают два спермия, один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку. Образуется диплоидная зигота, из которой развивается *зародыш*. Другой спермий сливается с центральным (диплоидным) ядром, в результате чего возникает триплоидная клетка. Из нее развивается питательная ткань — *эндосперм*. Такой способ оплодотворения был открыт у растений русским цитологом и эмбриологом С. Г. Навашиным и назван *двойным оплодотворением*.

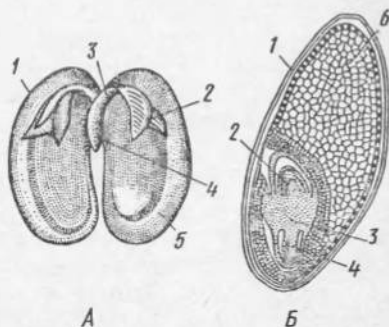
Строение семени и его состав. После оплодотворения в результате деления яйцеклетки формируется тело зародыша, которое состоит из корешка, стебелька, семядолей и почечки (рис. 110). Стебелек переходит в корешок, представляющий собой зачаток главного корня. Вверху стебелька находятся семядоли, или зародышевые листья. В семенах бобов и фасоли в семядолях откладываются запасные питательные вещества. Из центральной клетки образуется эндосперм.

Процессы, развивающиеся после двойного оплодотворения, завершаются формированием из семяпочки семени. Ткань, покрывающая зародышевый мешок снаружи, превращается в кожуру семени. Запасные вещества, накапливающиеся в семядолях и эндосперме, у растений разных видов разнообразны. Например, в пшеничных зернах много крахмала, значительно меньше белка и мало жиров. В семенах бобовых (фасоль, горох, бобы) много белков, но мало крахмала. В семенах масличных растений (масличная пальма, олива, подсолнечник, лен и др.) содержится от 25 до 80 % растительных жиров (масел). Семена разных растений сильно различаются по массе. Так, тысячи мелких семян орхидеи весят доли грамма, а семена некоторых пальм достигают массы 8—15 кг.

Проращивание семян. Семена характеризуются важной особенностью: в условиях, неблагоприятных для проращивания, они могут долгое время пребывать в состоянии покоя. Это создает запас семян в почве. С наступлением благоприятных условий — определенной температуры и влажности — семена всасывают воду и начинают проращивать.

Рис. 110. Строение семени. А — у двудольных, Б — у однодольных растений. А — семя фасоли; Б — семя (зерновка) пшеницы:

1 — кожура, 2 — почечка зародыша, 3 — стебелек, 4 — корешок, 5 — семядоля, 6 — эндосперм



У многих растений, обитающих в тропиках, и у ряда видов умеренной зоны (ива, серебристый клен) семена созревают быстро и способны прорасти сразу после попадания в почву. У большинства же растений, обитающих в областях с сезонными колебаниями температуры и влажности, семена должны пройти стадию покоя, даже находясь в благоприятных для прорастания условиях. Это свойство выработалось как приспособление к переживанию неблагоприятных для роста сезонов года. Прорастание семян сопровождается сложными биохимическими и физиологическими процессами. Многие семена *светочувствительны*: для их прорастания нужен свет. Семена других видов (например, чернушка, виды лютиковых) на свету не прорастают.

В практике сельского и лесного хозяйства используют различные способы преодоления покоя семян: выдерживают их при низкой температуре, замачивают в растворе стимуляторов роста и др.

Плод. После того как началось образование зародыша, цветок вступает в новую фазу развития, которая завершается образованием плода. Функция плода — защита и распространение семян. Разнообразие плодов очень велико. Классификация их в значительной мере искусственна и основана на следующих признаках: 1) консистенция околоплодника (сухой или сочный плод); 2) количество семян (одно или много); 3) нераскрывающийся (замкнутый) плод или раскрывающийся и др. У плодов *коробочковидных* семян много и они свободно высыпаются при растрескивании созревшего плода. К многосеменным сухим плодам относят боб, стручок, коробочку. *Боб* состоит из двух створок, внутри которых находятся семена (горох, фасоль, акация). *Стручок*, как и боб, имеет две створки, но семена располагаются не на самих створках, а на перегородках внутри плода (капуста, пастушья сумка). Плод *коробочка* образуется у льна, мака, белены, гвоздики, дурмана и др. Внутри коробочки созревают семена, которые высыпаются через дырочки (у мака), открыванием крышечки (у белены), раскрытием створок (у дурмана) и т. д. К *ореховидным* (плод односеменной, при созревании не растрескивается, семена не высеиваются) относятся *орех* с жестким деревянистым околоплодником (лещина, гречиха); *семянка* (семя не срастается с околоплодником) — подсолнечник; *крылатка* — семянка, околоплодник которой имеет крыловидный вырост,

как у вяза; *зерновка* — околоплодник сростается с семенной кожурой (пшеница, рожь).

Плоды с сочным околоплодником могут быть: *ягодovidными* — томат, картофель, яблоко, арбуз, тыква, лимон; *костяновидными* (плод с деревянистым внутриплодником, чаще односеменной) — вишня, боярышник, слива, абрикос.

КЛАССЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Отдел покрытосеменных, или цветковых, растений делится на два класса: *двудольные* и *однодольные*. Однодольные растения произошли от двудольных и поэтому между ними много общих черт.

Для двудольных характерны следующие признаки: зародыш несет две семядоли (редко больше), которые обычно прорастают надземно; листья имеют сетчатое жилкование, черешок обычно ясно выражен; в стебле хорошо различаются кора и сердцевина; корень у подавляющего числа видов стержневой (у многих травянистых мочковатый); цветки преимущественно пятичленные.

У однодольных зародыш с одной семядолей, которая прорастает, как правило, подземно; листья с параллельным и дуговым жилкованием, не расчленены на черешок и пластинку; корневая система мочковатая; цветки трехчленные; в стебле нет ясно дифференцированных коры и сердцевины. Однодольные представлены травами, иногда вторично древовидными формами (пальмы, бамбук).

Число видов у однодольных значительно меньше, чем у двудольных.

Основные семейства класса двудольных — сложноцветные, крестоцветные, бобовые, пасленовые, розоцветные; класса однодольных — злаковые, лилейные.

Из всех групп растений цветковые наиболее широко используются человеком. Почти все важнейшие культурные растения, в том числе хлебные злаки, овощи, плодовые деревья и кустарники, относятся к цветковым. Они служат сырьем для строительной промышленности (древесина), для изготовления бумаги, одежды (хлопчатник, лен), для получения различных масел. Многие растения используются в медицине (наперстянка, красавка, анис, облепиха, горичвет, ромашка аптечная, женьшень и многие другие).

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ (ЗООЛОГИЯ)

Наука о животном мире — зоология, она изучает строение, поведение, размножение, развитие животных, их происхождение и эволюцию, значение в природе и жизни человека.

Животные отличаются от растений своей подвижностью, обеспечиваемой цитоплазматическими органоидами (у одноклеточных) и развитием опорно-двигательных систем (у многоклеточных); наличием цитоскелета (у одноклеточных) и скелета — наружного или внутреннего — у многоклеточных; клетки животных лишены целлюлозных стенок; по типу питания все животные — гетеротрофы; реакция на внешние воздействия у животных также реализуется в форме движения, у большинства многоклеточных — с помощью нервной системы. В связи с этим животным присущи сложные поведенческие реакции, отсутствующие у растений. Животные освоили все среды обитания, им свойственны горизонтальные или вертикальные миграции.

Зоология делится на два больших раздела: зоологию беспозвоночных и зоологию позвоночных животных.

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Термин «беспозвоночные» введен Ж.-Б. Ламарком и объединяет всех животных, за исключением типа хордовых.

ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (ПРОСТЕЙШИЕ)

К одноклеточным относятся животные, тело которых состоит из одной клетки, по своим функциям являющейся самостоятельным организмом. Общее число видов простейших превышает 30 000. Форма их тела очень разнообразна и может быть постоянной (жгутиковые, инфузории) или изменчивой (амебы). Относительное постоянство формы тела у простейших обусловлено наличием многослойной наружной оболочки, в состав которой входят фибриллы.

Размеры этих организмов колеблются в очень широких пределах. Наиболее мелкие из них, паразитирующие в клетках крови млекопитающих, не превышают 2—4 мкм; некоторые инфузории достигают 1,5 мм в длину,

паразитическое простейшее грегарина — до 1 см; раковины морских корненожек — фораминифер, обитающих на больших глубинах, могут достигать 5—6 см в диаметре.

Органоиды движения — ложноножки, жгутики или реснички. Дышат простейшие всей поверхностью тела. Питание автотрофное или гетеротрофное.

Основные компоненты тела простейших — цитоплазма и ядро. Цитоплазма ограничена наружной цитоплазматической мембраной, которая часто имеет дополнительные структуры, увеличивающие толщину и механическую прочность клетки. В цитоплазме находятся органоиды, свойственные всем клеткам: митохондрии, рибосомы, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи. Кроме того, в цитоплазме простейших встречаются специальные органоиды: пищеварительные и сократительные вакуоли, опорные волокна и др.

У простейших есть одно или несколько ядер. Ядра могут быть одинаковыми или различными по форме и функциям. В процессе эволюции у некоторых групп простейших многократно увеличилась плоидность ядер. Полиплоидизация — один из путей прогрессивной эволюции на клеточном уровне организации.

Основная форма деления ядра простейших — митоз. Наряду с бесполом размножением путем деления наблюдается половой процесс, заключающийся или в образовании зиготы с последующим бесполом размножением путем митоза, или в форме обмена генетическим материалом при контакте двух особей.

Важная биологическая особенность простейших — способность переносить неблагоприятные условия в виде цист. При образовании цисты органоиды движения исчезают и клетка покрывается плотной оболочкой. Животные переходят в состояние покоя и при наступлении благоприятных условий возвращаются к активной жизни. Среда обитания простейших чрезвычайно разнообразна. Многие ведут свободный образ жизни, живут в море и пресных водах. Существуют виды, обитающие во влажной почве. Широкое распространение получил паразитизм. Многие виды паразитических простейших вызывают тяжелые формы заболевания человека, домашних и промысловых животных, а также растений. Известны хищные простейшие, нападающие на представителей других видов.

Широкое распространение простейших свидетельст-

ует о том, что эта группа животных находится в состоянии биологического прогресса. Процветание простейших обусловлено как приспособлениями к разнообразным условиям среды (идиоадаптациями), так и возникновением в эволюции ряда ароморфозов: увеличение числа органоидов движения (реснички у инфузорий), усложнение ядерного аппарата (увеличение числа ядер и их полиплоидизация у саркодовых и инфузорий, появление ядер с различными функциями у инфузорий). Простейшие играют важную роль в круговороте веществ в природе.

В настоящее время к подцарству одноклеточных относят пять типов, из которых будут рассмотрены только два: саркожгутиконосцы и инфузории.

ТИП САРКОЖГУТИКОНОСЦЫ

К этому типу относятся свободноживущие или паразитические простейшие, органоидами движения которых служат непостоянные выросты цитоплазмы — ложноножки или жгутики. Тип саркожгутиконосцы включает классы саркодовые (корненожки) и жгутиковые.

Класс саркодовые, или корненожки

Большинство представителей саркодовых — обитатели морей. Наряду с морскими видами имеются пресноводные, живущие в почве, и небольшое число паразитов.

Саркодовые характеризуются непостоянной формой тела, органоидами движения служат выросты тела — ложноножки. Питание гетеротрофное, дыхание осуществляется всей поверхностью тела, размножение бесполое, путем митоза. Существует также половой процесс.

Амеба. Типичный представитель саркодовых — амеба обыкновенная, обитающая в пресных водах. Размер ее достигает 0,5 мм (рис. 111). Форма тела непостоянна. Движение происходит с помощью ложноножек, тело как бы перетекает из одной части в другую. Ложноножки служат и для захвата пищи. Амеба питается бактериями, одноклеточными водорослями, мелкими простейшими и т. п. Ее тело обтекает пищевые частицы со всех сторон, и они оказываются внутри цитоплазмы. Возникает пищеварительная вакуоль, в которую из цитоплазмы проникают ферменты, осуществляющие внутрикле-

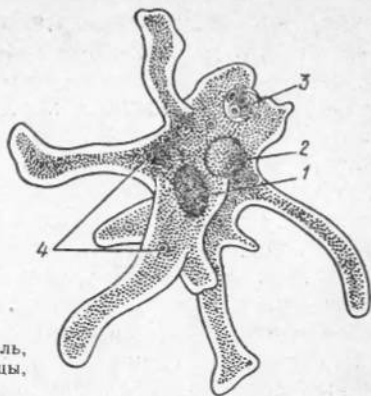


Рис. III. Амеба:

- 1 — ядро, 2 — сократительная вакуоль,
3 — заглатываемые пищевые частицы,
4 — пищеварительные вакуоли

точное пищеварение. Продукты расщепления органических веществ поступают в цитоплазму. Вакуоль с непереваренными остатками пищи перемещается к поверхности тела, и они выбрасываются наружу. Способ заглатывания оформленных частичек пищи с помощью ложноножек называется *фагоцитозом*. Растворенные вещества из окружающей среды поглощаются путем *пиноцитоза*. В теле амебы имеется также сократительная, или пульсирующая, вакуоль. Функция сократительной вакуоли — регуляция осмотического давления внутри тела простейшего. Концентрация растворенных веществ в теле амебы выше, чем в окружающей среде. Благодаря разности осмотического давления внутри и вне тела амебы вода непрерывно поступает в цитоплазму через наружную мембрану. Избыток воды выводится наружу с помощью сократительной вакуоли. Вместе с водой в окружающую среду выделяются и продукты обмена веществ. У амебы одно ядро. Размножение бесполое, осуществляется путем митоза с последующим делением тела амебы надвое.

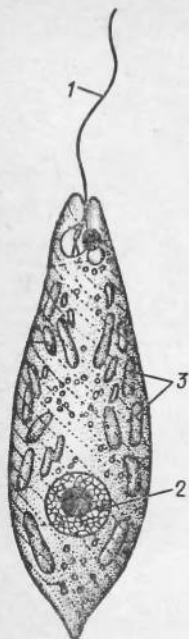
Некоторые виды амеб, паразитируя в кишечнике человека и животных, могут быть причиной заболеваний. Например, дизентерийная амеба вызывает изъязвление слизистой оболочки толстого кишечника. В неблагоприятных условиях амебы образуют цисты.

Класс жгутиковые

Органоидами движения служат жгутики, чаще всего один или два, реже больше. Жгутики расположены на передней части тела. Типичный представитель класса —

Рис. 112. Эвглена зеленая:

1 — жгутик, 2 — ядро, 3 — хлоропласты



эвглена зеленая (рис. 112). Тело большинства жгутиковых покрыто эластичной оболочкой, образующейся за счет уплотнения наружного слоя цитоплазмы и придающей им постоянную форму. Среди жгутиковых встречаются организмы, способные к фотосинтезу.

Часть животных питается продуктами распада сложных органических веществ. Такой тип питания называется *гетеротрофным*. Эвглена зеленая сочетает автотрофное (путем фотосинтеза) и гетеротрофное питание.

Бесполое размножение, характерное для большинства жгутиковых, обычно происходит путем деления надвое. Встречаются паразитические формы жгутиковых (трихомонады, лямблии, трипаномы) и симбионты, обитающие в кишечнике термитов и тараканов.

ТИП ИНFUЗОРИИ

Тип инфузории объединяет наиболее высокоорганизованных простейших. Они ведут как свободноплавающий, так и прикрепленный образ жизни, обитают как в пресных водах, так и в морях. Среди инфузорий много симбионтов (например, в рубце жвачных) и паразитических форм. Характерная особенность их строения — наличие ресничек — органоидов движения. Колебания ресничек напоминают гребные движения, при комнатной температуре они совершают до 30 взмахов в секунду. Движение ресничек согласовано благодаря сети сократительных волоконцев, расположенных в цитоплазме. Возбуждение, проходящее по волокнам, синхронизирует сокращения.

У всех инфузорий не менее двух ядер. У инфузории туфельки их два (рис. 113). Одно из них более крупное, другое меньших размеров. Маленькое ядро играет основную роль в половом процессе, большое ядро регулирует все жизненные процессы, кроме полового.

Форма тела инфузории туфельки постоянна вследст-

Рис. 113. Инфузория туфелька:

1 — реснички, 2 — пищеварительные вакуоли,
3 — малое ядро, 4 — большое ядро, 5 — сократительная вакуоль, 6 — ротовое отверстие,
7 — порошица

вне того, что она покрыта тонкой гибкой эластичной и прочной оболочкой.

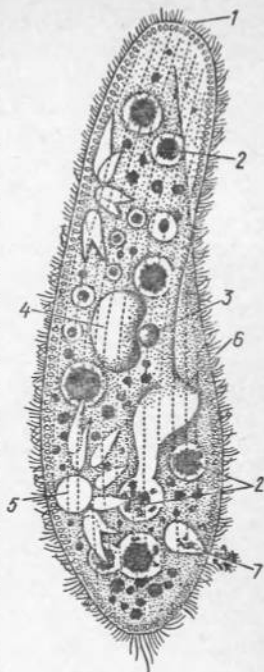
Под оболочкой располагаются многочисленные тельца, ориентированные перпендикулярно поверхности тела — трихоцисты. При механическом или химическом раздражении они выбрасываются наружу, превращаясь в тонкие длинные нити, служащие для нападения и защиты.

Пищеварительные органоиды начинаются с клеточного рта. Попаданию пищи в ротовое отверстие способствуют колебания околоротовых ресничек, которые вызывают движение воды со взвешенными в ней бактериями и другими частицами. Клеточный рот переходит в клеточную глотку. У внутреннего угла глотки образуется пузырек, в который попадают скапливающиеся на дне глотки пищевые частицы. Таким образом, образуется пищеварительная вакуоль. При достаточном количестве пищи пищеварительная вакуоль образуется примерно каждую минуту. Непереваренные остатки пищи выводятся через специальное отверстие — порошицу. Функция выделения осуществляется сократительными вакуолями.

Размножение у инфузорий бесполое и половое. Бесполое размножение происходит 1—2 раза в сутки путем поперечного деления их тела надвое, которое начинается с деления ядер.

Половой процесс у инфузорий происходит следующим образом.

Две инфузории тесно сближаются, между ними возникает цитоплазматический мостик, по которому особи обмениваются генетическим материалом. В отличие от бесполого размножения, половой процесс повышает наследственную (комбинативную) изменчивость и соот-



ветственно увеличивает приспособительные возможности организма к внешней среде.

В эволюции простейшие появились раньше других типов животных и дали начало более сложным формам организации. Среди представителей подцарства одноклеточные наиболее древними считаются саркодовые и жгутиковые, которые произошли от примитивной, не сохранившейся до наших дней группы эукариотных гетеротрофных организмов (см. с. 26). От жгутиковых берут начало инфузории. В процессе эволюции от жгутиконосцев к инфузориям увеличилось число двигательных органоидов, подвергся сложному преобразованию ядерный аппарат. Эти прогрессивные изменения могут быть отнесены к ароморфозам.

От жгутиковых простейших произошли также (через стадию колониальных форм) все многоклеточные животные.

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Многоклеточные характеризуются тем, что тело их состоит из множества клеток. Клетки этих организмов дифференцированы как по форме, так и по функциям. Они утратили самостоятельность и являются лишь частями целостного организма. Характерная особенность многоклеточных — сложный индивидуальный цикл развития, в процессе которого из оплодотворенной яйцеклетки (при партеногенезе — из неоплодотворенной) образуется взрослый организм. Среди современных многоклеточных выделяют две большие группы: *лучистые*, или *двухслойные*, и *двустороннесимметричные*, или *трехслойные*. (Отдельно стоят наиболее примитивные многоклеточные — пластинчатые и губки, которые здесь не рассматриваются.) Для лучистых характерны несколько плоскостей симметрии и радиальное расположение органов вокруг главной оси тела.

В теле лучистых существует одна главная ось симметрии, вокруг которой в радиальном порядке располагаются органы животных. От числа повторяющихся органов зависит порядок симметрии. Например, если вокруг продольной оси располагаются четыре одинаковых комплекса органов, то это четырехлучевая симметрия, если таких комплексов шесть, то это шестилучевая симметрия, и т. д. Через тело лучистого животного можно провести несколько плоскостей симметрии (2, 4, 6, 8

и т. д.), т. е. плоскостей, которыми тело делится на части, зеркально отображающие одна другую. В процессе онтогенеза у них образуются лишь два отчетливо выраженных пласта клеток: эктодерма и энтодерма, тогда как третий зародышевый листок находится в зачаточном состоянии и представлен студенистым веществом — мезоглеей. К лучистым относится тип кишечнополостные. Двустороннесимметричные обладают одной плоскостью симметрии, по обе стороны которой располагаются различные органы. Помимо эктодермы и энтодермы у этих животных всегда есть третий зародышевый листок (мезодерма), за счет которого развивается значительная часть внутренних органов.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

К типу кишечнополостных относятся низшие многоклеточные животные (более 9000 видов), характеризующиеся радиальной симметрией и двухслойным строением тела. Кишечнополостные ведут исключительно водный образ жизни, обитают в основном в морях, где достигают больших глубин. Среди них есть свободноплавающие и прикрепленные ко дну формы. Тело цилиндрической формы (у гидры) или уплощено в направлении главной оси (медузы). Ротовое отверстие, окруженное щупальцами, ведет в слепозамкнутую пищеварительную полость, нередко образующую разветвленные каналы. Непереваренные остатки пищи удаляются через ротовое отверстие. Наряду с полостным сохраняется внутриклеточное переваривание пищевых частиц энтодермой. Стенка тела образована двумя пластами клеток: эктодермой, выполняющей покровную и двигательную функции, и энтодермой, клетки которой снабжены жгутиками и выполняют пищеварительную функцию. Эктодерма и энтодерма разделены бесструктурной мезоглеей. Характерная черта кишечнополостных — наличие стрекательных клеток в эктодерме. У других типов животных стрекательные клетки не встречаются.

У кишечнополостных впервые появляется нервная система, состоящая из разбросанных нервных клеток, соединенных отростками и образующих нервную сеть. Нервная система такого строения называется *диффузной*. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Размножение половое и бесполое. Зрелые половые про-

дукты (гаметы) выводятся в воду. Оплодотворение наружное. Многие кишечнополостные раздельнополы, но встречаются и гермафродиты. Живут кишечнополостные в виде отдельных особей или образуют колонии.

Тип кишечнополостные включает классы: 1) гидроидные, 2) сцифоидные медузы, 3) коралловые полипы.

Класс гидроидные

Типичный представитель класса — гидра (рис. 114). Гидра по образу жизни — хищник, питается мелкими животными, преимущественно рачками. Обитает в пресноводных водоемах. Она имеет удлинённое тело, способное сжиматься или сильно растягиваться. На переднем конце помещается рот, окруженный щупальцами. Противоположный конец — «подошва», которой гидра прикрепляется к стеблям и листьям растений.

Тело гидры состоит из двух слоев клеток — эктодермы и энтодермы. В эктодерме находятся нервные, стрекательные, эпителиально-мышечные и железистые клетки. Нервные клетки воспринимают раздражение, которое передается на сократительные волокна эпителиально-мышечных клеток. Совокупность разбросанных нервных клеток образует сетевидное сплетение. Их больше около рта и на подошве. Нервная система примитивного диффузного типа. Стрекательные клетки могут быть разных типов, при прикосновении из них выбрасывается нить. Внутри некоторых нитей находится канал, наполненный жидкостью, обладающей ядовитыми свойствами (рис. 115). При попадании в тело жертвы эта жидкость убивает или парализует ее, а нить служит для удержания добычи. Другие нити только опутывают жертву или приклеиваются к ней. Стрекательные клетки используются только один раз. Железистые клетки концентрируются на подошве и щупальцах, помогая гидре прикрепиться к субстрату.

Основная функция энтодермы — переваривание пищи. В энтодерме находятся также железистые клетки, эпителиально-мышечные и нервные, но в меньшем количестве, чем в эктодерме.

Гидра размножается двумя способами — бесполом и половым. Бесполое размножение происходит путем почкования. При почковании на теле гидры образуются вздутия — почки, представляющие собой выпячивание наружу эктодермы и энтодермы. Почка увеличивается,

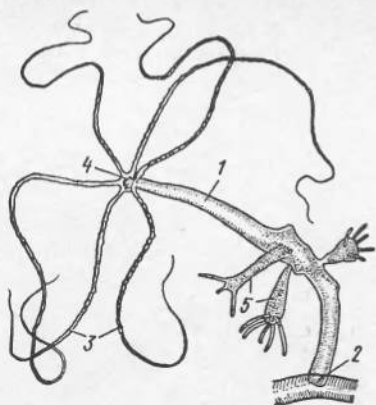


Рис. 114. Гидра:

1 — тело, 2 — подошва, 3 — щупальца,
4 — рот, 5 — почка



Рис. 115. Стрекательные клетки. А — в покое, Б — с выброшенной стрекательной нитью

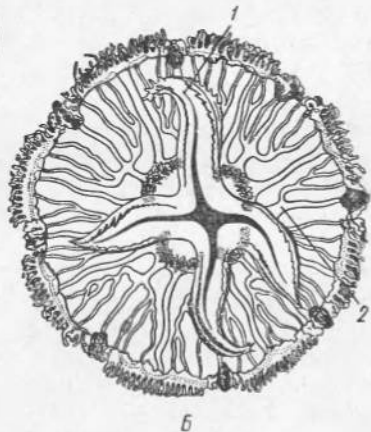
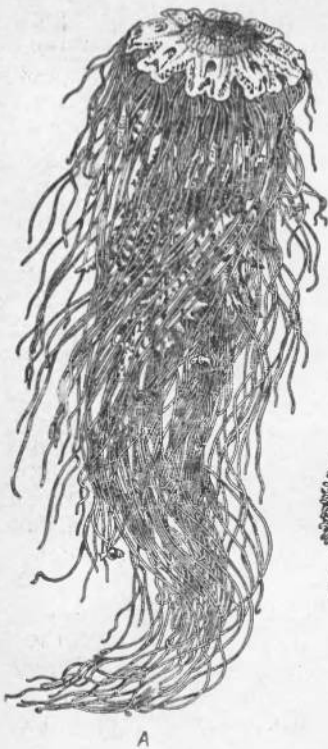
на конце ее образуются щупальца, ротовое отверстие. Вскоре молодая гидра отделяется от материнской особи. Половое размножение обычно наступает осенью, при недостаточном питании и понижении температуры. Половые железы — гонады — образуются в виде бугорков в эктодерме. Оплодотворение наружное. После завершения дробления зародыш одевается оболочками и перезимовывает. Взрослые гидры с наступлением холодов погибают.

Класс сцифоидные медузы

Сцифоидные медузы встречаются во всех морях. Диаметр их колеблется от нескольких сантиметров до 2 м. Тело имеет форму колокола или зонтика и состоит из эктодермы, энтодермы и студенистой мезоглеи и содержит 98 % воды. По краям зонтика находится нервное кольцо, на щупальцах, имеющих у крупных медуз длину до 20—30 м, — большое количество стрекательных клеток. Организация сцифомедуз по сравнению с гидроидными сложнее и заключается в более совершенном строении пищеварительной полости (наличие желудка и системы разветвленных каналов), в лучшем развитии нервной системы (наличие нервного кольца

Рис. 116. Сцифоидные медузы:

1 — ротовая лопасть, 2 — каналы пищеварительной полости



по краю зонтика), появлении светочувствительных глазков и органов равновесия (рис. 116). Движение сцифоидных медуз осуществляется путем сокращения зонтика, которое обеспечивают мускульные волокна.

У большинства сцифоидных медуз при размножении наблюдается смена двух поколений — бесполого (полип) и полового (медузы). При бесполом размножении полипа образуются медузы, а при половом размножении медуз — личинки, из которых развиваются полипы. Существование сцифоидных медуз в форме полипа кратковременно.

Класс коралловые полипы

Коралловые полипы — самая большая группа кишечнополостных, которая насчитывает свыше 6 тыс. видов. Они ведут исключительно прикрепленный образ

жизни. Большинство из них колониальны. Кораллы представлены только полипоидными формами. Они живут в основном на мелководье тропического пояса и лишь немногие проникают в холодные воды и на большие глубины.

Коралловые полипы обладают всеми характерными признаками кишечнополостных. У них рот, окруженный щупальцами, ведет в глотку, пищеварительная полость разделена на большое количество камер, чем достигается увеличение ее поверхности. Щупальца захватывают мелких рыб, червей, ракообразных. Нервная система диффузного типа, нервных клеток больше у ротового отверстия. Коралловые полипы размножаются как бесполым, так и половым путем. Бесполое размножение происходит либо путем почкования, либо путем продольного деления полипа. Коралловые полипы или раздельнополы, или гермафродиты. Оплодотворение яиц осуществляется в пищеварительной полости, куда сперматозоиды заносятся током воды. Личинка формируется там же, а затем выносятся через рот в окружающую воду и оседает на дно.

Характерная особенность коралловых полипов — наличие защитных образований — твердого известкового скелета или скелета, состоящего из рогоподобного вещества. В эктодерме и в энтодерме есть мышечные волокна, позволяющие полипу изменять форму тела.

Известковые скелеты колониальных форм коралловых полипов образуют рифы и океанические острова.

Предками современных кишечнополостных были примитивные многоклеточные, сходные по строению с фагоцителлой И. И. Мечникова.

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ

Тип плоские черви включает три основных класса: ресничные (представитель — молочная планария), сосальщики (печеночный сосальщик) и класс ленточные черви (бычий цепень). Два последних класса представлены только паразитическими формами.

Плоские черви встречаются почти во всех средах обитания: морских и пресных водах, влажной почве, многие перешли к паразитическому образу жизни.

По своей организации животные этого типа стоят выше кишечнополостных. У плоских червей возникает третий зародышевый листок — мезодерма. Появление

мезодермы и ее производных — мышечной системы, паренхимы — имело исключительно важное значение для прогрессивной эволюции многоклеточных животных. Мускулатура позволяет активно передвигаться в поисках пищи. Тело у плоских червей двусторонне-симметричное, т. е. у него можно различить правую и левую, брюшную и спинную стороны. Благодаря брюшной стороне тело имеет возможность перемещаться по твердой поверхности. На головном конце тела стали концентрироваться нервные клетки и органы чувств, что улучшило ориентацию животного в пространстве. Таким образом, появление мезодермы и двусторонней симметрии предопределило возможность выхода многоклеточных животных на сушу. Для плоских червей характерен *кожно-мускульный мешок*. Внутри него имеется рыхлая ткань — паренхима, которая заполняет пространство между внутренними органами. Паренхима выполняет опорную роль и служит местом отложения резервных веществ, в частности гликогена.

По сравнению с кишечнополостными существенно изменилось строение нервной системы. *Нервная система* плоских червей представлена нервными узлами в головной части и отходящими от них двумя нервными стволами. У них есть органы зрения, отсутствующие у паразитических видов, а также органы химического чувства.

Кишечник устроен примитивно: он состоит из передней кишки, часто называемой глоткой, и средней кишки, которая заканчивается слепом.

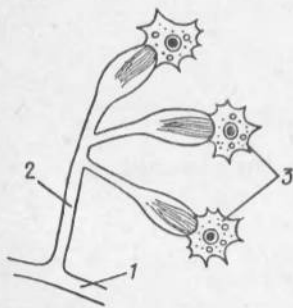


Рис. 117. Схема строения выделительной системы плоских червей:

1, 2 — выделительные каналы,
3 — звездчатые (мерцательные) клетки

У плоских червей впервые появились *органы выделения* — протонефридии, которые регулируют осмотическое давление, выводят из тела избыток воды, а также растворимые продукты обмена. Протонефридии представляют собой клетки грушевидной формы, часто со звездчатыми отростками, разбросанными в паренхиме (рис. 117). Продукты обмена всасываются поверхностью клеток и поступают в их полость. В полости клеток находится пучок ресничек, колебательные движения ко-

торых прогоняют жидкость в выделительные каналы — отростки клеток. Канальцы, отходящие от клеток, объединяются в более крупные протоки, открывающиеся одним или несколькими отверстиями наружу.

Половая система плоских червей устроена очень сложно. В ее состав входят не только половые железы, но и половые протоки и желточники, обеспечивающие яйца питательным материалом и т. д. За редким исключением, все плоские черви — гермафродиты. Характерная особенность паразитических червей (сосальщиков и ленточных) — сложный цикл развития.

Увеличение плодовитости и появление механизмов приспособления к паразитическому образу жизни у сосальщиков и ленточных червей привело к биологическому прогрессу этой группы животных.

Класс ресничные черви

Типичный представитель — **молочная планария**. Планарии — хищники, питаются мелкими рачками, нападают даже на улиток и личинок некоторых насекомых.

Стенка тела червя состоит из кожно-мускульного мешка. Поверхность покрыта однослойным ресничным мерцательным эпителием. Под эпителием расположены три слоя мышечных волокон: кольцевой, косой и продольный. Перемещение происходит благодаря движению ресничек и сокращению мускулатуры. Хорошо развитым мышечным органом ресничных червей является глотка.

Полость тела отсутствует, пространство между внутренними органами заполнено паренхимой.

Нервная система у ресничных червей состоит из головного нервного узла и отходящих от него нервных стволов, из которых наибольшего развития достигают два боковых. Органы чувств представлены осязательными клетками, которыми богата вся кожа, одной или несколькими парами светочувствительных глазков, а у некоторых — органами равновесия —статоцистами. У планарий хорошо развиты органы химического чувства. Обнаружив добычу, планария направляется к ней, выдвигает глотку и сильными сосательными движениями рвет тело жертвы.

Пищеварительная система состоит из передней и средней кишки и начинается ртом, расположенным на брюшной стороне в середине или в задней части тела.

Пища попадает в глотку, которая имеет вид трубки с мышечными стенками. Средняя кишка состоит из трех ветвей, заканчивающихся слепо. Непереваренные остатки выбрасываются через рот. Наряду с внеклеточным большую роль играет внутриклеточное переваривание. *Выделительная система* представлена протонефридиями. Подавляющее число ресничных *гермафродиты*.

Как и кишечнополостные, ресничные произошли от фагоцителлообразных предков.

Класс сосальщики

Все сосальщики — паразиты. Некоторые обитают на покровах тела — *эктопаразиты*, другая группа паразитирует во внутренних органах — *эндопаразиты*. Большая часть их живет в пищеварительном тракте животных, а также в печени и поджелудочной железе. Черви, поселяющиеся в пищеварительном тракте, имеют листовидную форму. Некоторые сосальщики приспособились к жизни в органах дыхания (в легких, трахее, легочных мешках птиц), выделения (почках, мочеточниках), в кровеносных сосудах. Черви, обитающие в кровеносных сосудах, имеют удлинненную округлую форму. Присоски особенно сильно развиты у тех видов, которые поселяются в кишечнике.

Тело сосальщика покрыто плотной оболочкой, которая выполняет защитную функцию. Под поверхностной оболочкой располагаются слои кольцевых, косых и продольных мышц.

Нервная система состоит из парного мозгового узла и отходящих от него трех пар нервных стволов, связанных перемычками, из которых лучше развиты боковые стволы. Нервная система у сосальщиков по сравнению со свободноживущими ресничными упрощена. Органы зрения редуцированы.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, расположенным в центре ротовой присоски, которое ведет в мускулистую глотку, представляющую собой мощный сосущий аппарат. За глоткой следуют пищевод и слепо заканчивающийся кишечник (рис. 118). *Дыхание* анаэробное. *Выделительная система* представлена протонефридиями. Почти все сосальщики *гермафродиты*. Громадная плодовитость этих червей — важнейшее приспособление к паразитическому образу жизни. Они производят огромное количество яиц и способны

Рис. 118. Строение линцетовидного сосальщика:

1 — ротовая присоска, 2 — глотка, 3 — пищевод, 4 — ветви кишечника, 5 — брюшная присоска, 6 — семенники, 7 — яичник, 8 — матка

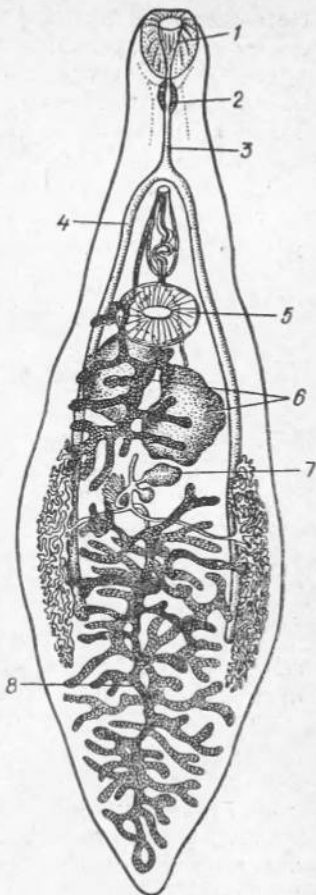
размножаться также в личиночной стадии, при этом каждая личинка, развивающаяся из яйца, превращается во множество новых зародышей. Для многих паразитических червей характерен сложный цикл развития.

Печеночный сосальщик обитает в желчных протоках печени, желчном пузыре. Жизненный цикл его связан со сменой хозяев, окончательный хозяин — травоядные млекопитающие (крупный и мелкий рогатый скот, лошади, свиньи, кролики и др.). Реже печеночные сосальщики встречаются у человека.

Промежуточным хозяином служит моллюск — малый прудовик (рис. 119).

Яйцо печеночного сосальщика начинает развиваться, только попав в воду, где из него выходит личинка, снабженная ресничками. Затем личинка внедряется в малого прудовика. В теле моллюска паразит превращается в следующую личиночную стадию, затем он покидает моллюска и активно передвигается в воде. На этой стадии печеночный сосальщик прикрепляется к стеблям растений и покрывается толстой оболочкой. Образуется циста, долго сохраняющая жизнеспособность. Проглоченная животным циста попадает в кишечник, оболочка цисты растворяется и паразит проникает через кишечные вены в печень, где достигает половозрелого состояния.

Для взрослых сосальщиков характерны следующие



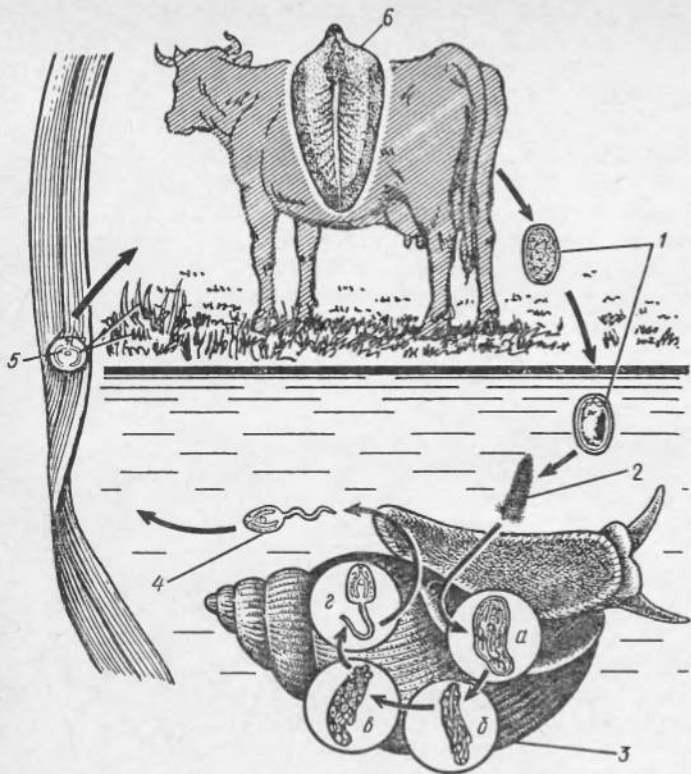


Рис. 119. Жизненный цикл печеночного сосальщика:

1 — яйцо, 2 — свободноплавающая личинка, 3 — развитие личинки в теле промежуточного хозяина — малого прудовика (а, б, в, г), 4 — новое поколение свободноплавающих личинок, 5 — инцистировавшаяся на траве личинка, б — взрослая форма в теле основного хозяина

приспособления к паразитическому образу жизни: появление оболочки, препятствующей действию пищеварительных ферментов; развитие присосок, шипиков, крючьев, которыми червь прикрепляется к стенке слизистой оболочки кишечника; большая плодовитость. Морфологическая дегенерация (упрощение организации) выражается в редукции органов чувств, органов зрения и упрощении строения нервной системы.

Сосальщики, по-видимому, произошли от ресничных червей, перешедших к паразитическому образу жизни.

Класс ленточные черви

Это паразитические черви, обитающие в кишечнике и изредка в других частях тела.

Типичный представитель класса — **бычий цепень** (рис. 120). Тело его сплющено в спинно-брюшном направлении, на переднем конце находится головка, далее шейка и тело, состоящее из члеников. *Расчленение на членики* — одна из особенностей ленточных червей. Головка снабжена присосками или присасывающими щелями и крючьями для прикрепления. По мере роста

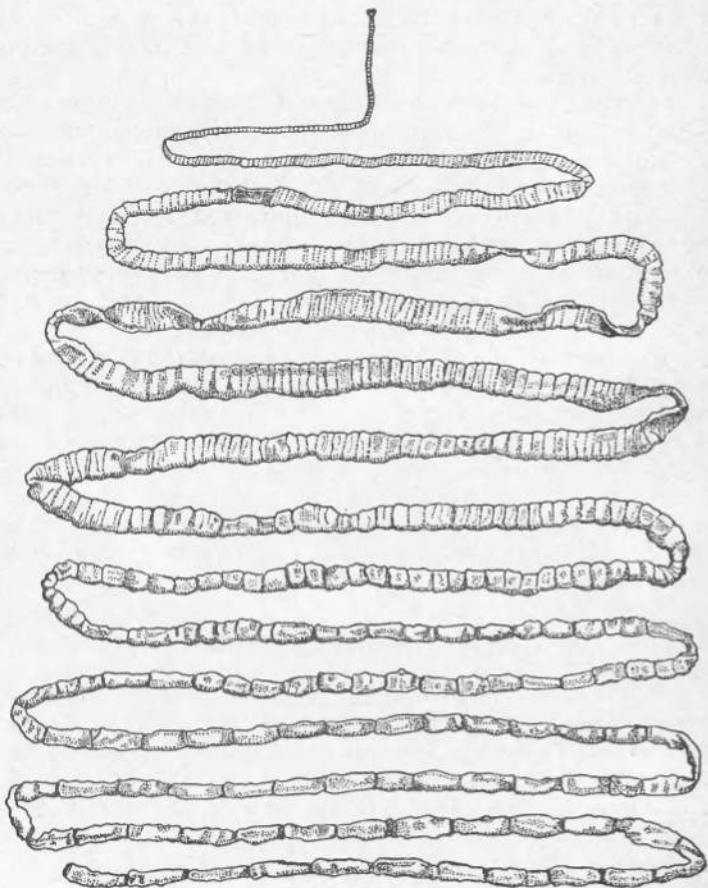


Рис. 120. Общий вид бычьего цепня

тела червя новые членики отшнуровываются от шейки, вследствие чего образовавшиеся ранее членики отодвигаются назад. Таким образом, наиболее удаленные от шейки членики — самые зрелые. В каждом членике имеется свой половой аппарат.

Тело червя покрыто кожно-мускульным мешком. На поверхности червя находится большое количество микроворсинок, по-видимому, участвующих в процессе всасывания пищи. Поверхностная оболочка выделяет также вещества, инактивирующие действие пищеварительных ферментов хозяина.

Нервная система состоит из головного нервного узла и двух боковых главных стволов, тянущихся вдоль всего тела. Имеются органы осязания. Органы зрения отсутствуют.

Органы выделения — протонефридии. Ленточные черви — почти все *гермафродиты*. Интенсивность их размножения очень велика. Окончательный хозяин — человек, промежуточный — крупный рогатый скот.

Развитие бычьего цепня происходит следующим образом. За сутки червь отделяет 5—7 члеников, в которых находится до 2 млн. яиц. Яйцо попадает с фекалиями человека в почву. В случае попадания яйца вместе с травой в пищеварительный тракт крупного рогатого скота в кишечнике из яйца выходит личинка, вооруженная острыми крючьями, которая пробуравливает стенку кишечника и с током крови проникает в мышцы. В мышцах личинка растет и превращается в финну — пузырек с ввернутой внутрь головкой и шейкой. В организм человека финна попадает с плохо проваренным мясом, где и превращается в половозрелую форму. По-видимому, все ленточные черви произошли от ресничных червей.

ТИП КРУГЛЫЕ, ИЛИ ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ, ЧЕРВИ

Центральная группа этого типа — класс круглые черви, один из самых многочисленных классов животного мира. Он включает около 500 тыс. видов. В состав класса входят представители, ведущие как свободный, так и паразитический образ жизни. Круглые черви заселяют моря, пресноводные водоемы, почву всех материков света. Они паразитируют и на растениях, и на животных, и на человеке. *Тело* круглых червей не сегментировано (рис. 121, 123). Снаружи они покрыты оболоч-

Рис. 121. Вскрытая самка аскариды:

1 — губы, 2 — глотка, 3 — кишка,
4,6 — яйцевод, 5 — матка

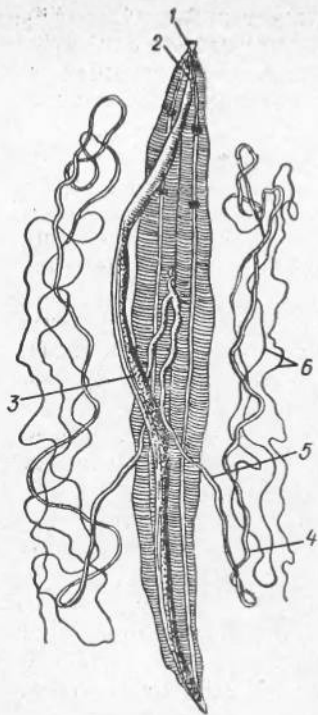
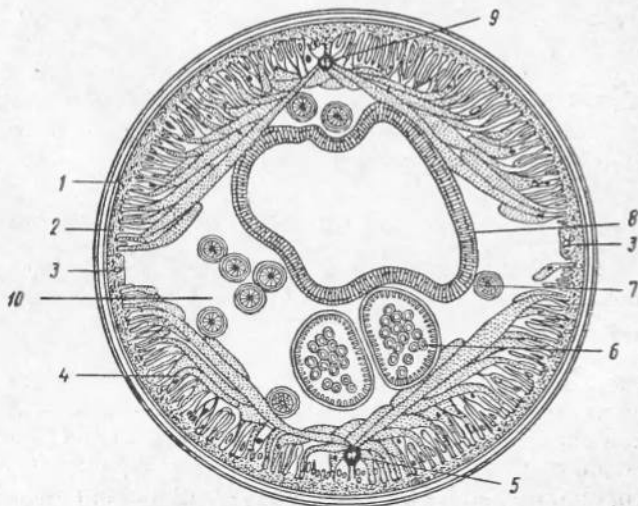


Рис. 122. Поперечный разрез через тело самки аскариды:

1 — кутикула, 2 — гиподерма,
3 — боковые выделительные каналы, 4 — мышцы, 5 — брюшной нервный ствол, 6 — матка, 7 — яичник, 8 — кишка, 9 — спинной нервный ствол, 10 — первичная полость тела



кой — кутикулой, которая выполняет защитную функцию, предохраняя тело червя от неблагоприятных воздействий. Мышцы состоят из одного слоя мышечных клеток, которые располагаются четырьмя отдельными тяжами, тянущимися вдоль всего тела.

Важнейшая особенность круглых червей — наличие *первичной полости тела*, образовавшейся путем распада паренхимы, заполнявшей эту полость у предков (рис. 122). Первичная полость тела представляет собой пространство между стенкой тела и стенками внутренних органов, заполненное жидкостью. Первичная по-

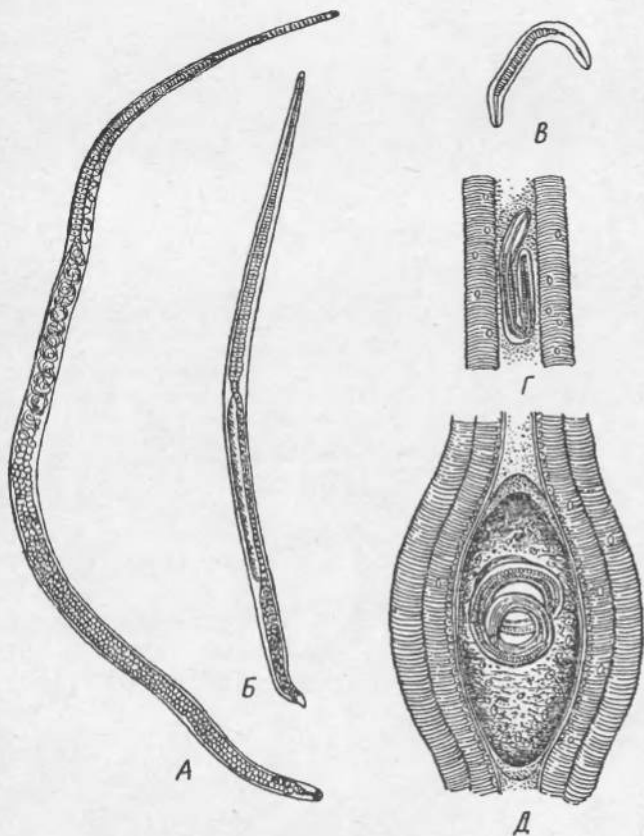


Рис. 123. Трихинелла. А — самка, Б — самец, В и Г — неинкапсулированная мышечная трихинелла, Д — инкапсулированная мышечная трихинелла

лость тела соответствует бластоцелю зародыша и выполняет ряд важных функций: опорную (давление жидкости создает напряжение стенки тела и придает телу определенную форму), транспортную (благодаря циркуляции полостной жидкости всасываемые в кишечнике питательные вещества распределяются по всем органам) и защитную (полостная жидкость содержит ядовитые и раздражающие вещества).

Нервная система состоит из окологлоточного кольца, от которого отходят нервные стволы — спинной, брюшной и два боковых. Стволы соединены друг с другом перемычками. Органы чувств развиты очень слабо: имеются органы осязания и органы химического чувства — бугорки, расположенные преимущественно вокруг рта.

Пищеварительная система представлена передней, средней и задней кишкой. Ротовой отдел снабжен режущими пластинками, крючьями, стилетами и т. д., которые разрушают целостность ткани (растительной или животной). Переваривание пищи может происходить как во внешней среде, в капле жидкости, содержащей ферменты, так и в кишечнике червя. Из ротовой полости пища попадает в пищевод и кишечник, который заканчивается анальным отверстием. Таким образом, впервые в эволюции пища проходит от ротового до анального отверстия. *Это послужило существенной предпосылкой для последовательной обработки пищи ферментами, что может рассматриваться как крупный ароморфоз.*

Выделительная система представлена видоизмененными протонефридиями. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

Круглые черви — преимущественно *раздельнополые животные*, гермафродиты встречаются среди них редко. Мужской половой аппарат имеет трубчатое строение и состоит из семенника, за которым следует семяпровод, переходящий в семяизвергательный канал, открывающийся в заднюю кишку. Женский половой аппарат начинается правым и левым яичниками, далее идут правый и левый яйцеводы, правая и левая матка. Обе матки соединяются в общее влагалище, открывающееся наружу на брюшной стороне.

Аскарида человеческая паразитирует в кишечнике человека. Оплодотворенное яйцо начинает развиваться в матке червя. Попадая с фекалиями в окружающую среду, яйца при доступе кислорода и достаточно высокой температуре развиваются, и под оболочкой яйца

образуется личинка. С загрязненной водой, овощами, фруктами яйца попадают в кишечник человека, где из них выходят личинки, которые внедряются в стенки кишечника и проникают в кровь. Ток крови переносит их в легкие. В лёгких личинки пробуравливают стенки капилляров и альвеол, проникая в просвет альвеол. Далее они проходят в бронхи, трахею, ротовую полость и вторично заглатываются. В кишечнике образуется взрослая аскарида. Аскариды отравляют организм токсическими продуктами обмена, а также воздействуют механически: при большом количестве могут вызвать непроходимость кишечника.

Класс круглых червей отличают многие *признаки биологического прогресса*: они характеризуются повсеместным распространением, у них появился ряд аморфозов — первичная полость тела, задняя кишка. Указанные особенности, а также прогрессивное развитие нервной системы (выражающееся в большей ее централизации), четкая половая дифференциация привели к расцвету этой группы животных.

Круглые черви произошли от ресничных червей.

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ

В состав типа входят классы многощетинковые черви, малощетинковые черви и пиявки. К представителям первого класса относятся пескожил, нереида, к малощетинковым — дождевой червь, к пиявкам — медицинская пиявка. Многощетинковые — в основном морские животные, малощетинковые в подавляющем большинстве живут в почве и на дне пресноводных водоемов, где часто зарываются в илистый грунт. Большинство пиявок — обитатели пресноводных водоемов.

Тело кольчатых червей подразделяется на голову, туловище и анальную лопасть. Название «кольчатые» черви получили вследствие членения тела на повторяющиеся сегменты, причем наружная сегментация совпадает с расположением поперечных перегородок внутри тела. Параподии, узлы нервной системы, органы выделения, в некоторых случаях половые железы, иногда выросты кишечника повторяются в каждом сегменте. Такое строение больше характерно для многощетинковых.

Тело кольчатых червей покрыто оболочкой — кутикулой, которая выделяется эпителием. Под ней находятся мышцы, состоящие из двух слоев: кольцевого и про-

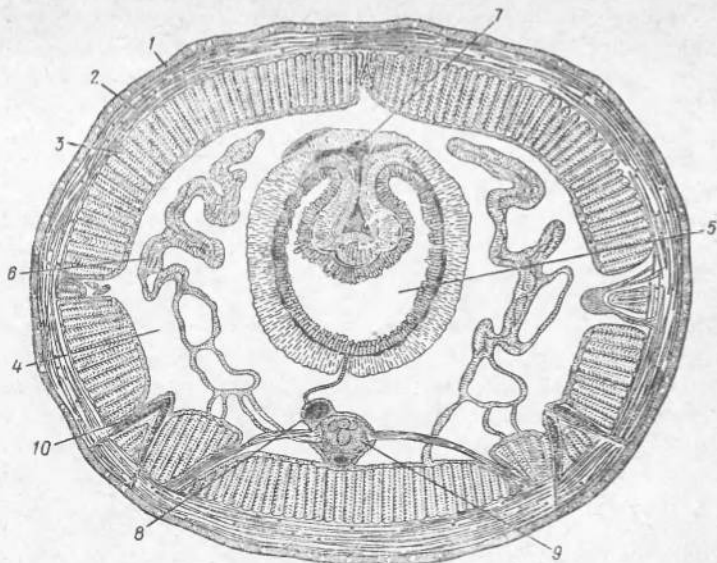


Рис. 124. Схема поперечного разреза дождевого червя:

1 — кожа, 2 — слой кольцевой мускулатуры, 3 — слой продольной мускулатуры, 4 — полость тела, 5 — полость кишки, 6 — орган выделения — метанефридий, 7 — спинной сосуд, 8 — брюшной сосуд, 9 — брюшная нервная цепочка, 10 — щетинка

дольного. Когда сокращаются волокна продольных мышц, тело укорачивается, а при сокращении кольцевого слоя — уменьшается в диаметре.

Строение дождевого червя представлено на рис. 124.

У большинства многощетинковых по бокам каждого сегмента находятся органы движения — параподии. Параподии — подвижные выросты тела, состоящие из спинной и брюшной ветвей (рис. 125). Они представляют



Рис. 125. Параподия — орган движения нереиды:

1 — спинная ветвь параподии, 2 — брюшная ветвь параподии

собой примитивные конечности, которые эволюционировали и преобразовались в сложно устроенные конечности членистоногих. У дождевого червя параподиев нет, имеются только щетинки, увеличивающие трение при движении в почве.

Строение *нервной системы* кольчатых червей сложнее, чем у круглых. Вокруг глотки расположено нервное кольцо, состоящее из надглоточного и подглоточного узлов. На брюшной стороне находятся два нервных ствола, имеющих в каждом сегменте утолщение — нервные узлы, которые соединяются между собой перемычками.

Голова кольчатых червей снабжена органами чувств. У многих хорошо развиты глаза. Имеются органы обоняния, химического чувства, органы равновесия. Для многих многощетинковых характерны органы свечения.

Характерная особенность кольчатых червей — наличие вторичной полости тела. Она отличается от первичной полости тем, что стенки ее выстланы особым эпителием, отделяющим полостную жидкость от всех окружающих тканей и органов. У некоторых кольчатых червей, например дождевого червя, полостная жидкость может поступать из одного сегмента в другой. Жидкость, наполняющая полость, находится в постоянном движении, благодаря чему могут переноситься питательные вещества, кислород, диоксид углерода, выделения желез внутренней секреции. Полостная жидкость не сжимается и служит гидравлическим «скелетом». В полость тела поступают продукты обмена веществ и половые клетки.

Впервые в эволюции у кольчатых червей появляется *кровеносная система*. Она замкнутая и состоит из брюшного и спинного сосудов, на переднем и заднем концах тела соединяющихся между собой. В передней части тела кольцевой сосуд соединяет спинной и брюшной сосуды. Кровь движется по сосудам благодаря ритмическим сокращениям спинного и передних кольцевых сосудов. По брюшному сосуду кровь движется спереди назад, а по спинному — в обратном направлении. Часто у кольчатых червей кровь красная, по составу сходная с кровью позвоночных, или имеет зеленый цвет в зависимости от типа дыхательных пигментов.

Кровь некоторых многощетинковых червей не содержит дыхательных пигментов, но их отсутствие компенсируется хорошей циркуляцией полостной жидкости. *Дыхание* осуществляется всей поверхностью тела. У не-

которых видов появились органы дыхания — жабры, представляющие собой выросты стенки тела на спинной ветви параподий.

Пищеварительная система кольчатых червей более сложно устроена, чем у круглых червей. Многие кольчатые черви — хищники, обитающие в морских и пресных водоемах. Их глотка снабжена хватательными придатками, острыми шипами или челюстями. Захваченная пища поступает в переднюю кишку, к которой относятся глотка и пищевод. В состав передней кишки входят также зоб и мышечный желудок. Из желудка пищевые массы попадают в среднюю кишку. У ряда видов кишечник имеет вид прямой трубки, у других он изогнут петлями. Средняя кишка переходит в заднюю, заканчивающуюся анальным отверстием.

Выделительная система представлена метанефридиями. Они начинаются в полости тела воронкой. От воронки идет проток, который прободает перегородку между сегментами червя, входит в соседний сегмент и открывается наружу выделительной порой в боковой стенке тела. В каждом сегменте червя пара метанефридиев — правый и левый. Как воронки, так и проток снабжены ресничками, вызывающими движение полостной жидкости.

Среди кольчатых червей есть *раздельнополые* и *гермафродиты*. Так, дождевые черви гермафродиты, но оплодотворение у них перекрестное. При копуляции две особи соединяются пояском, образованным секретом желез, и сперма одной вводится в семяприемник другой особи, после чего они расходятся.

У некоторых видов многощетинковых появились своеобразные приспособления к размножению в воде. Так как выделение половых клеток в воду ведет к тому, что встреча сперматозоидов и яйцеклеток предопределена случайностью, то возникновение приспособлений, увеличивающих вероятность встречи между яйцом и сперматозоидом, повышает жизнеспособность вида. У водных червей наиболее простое приспособление заключается в одновременном выбросе гамет. Так, при наступлении половой зрелости популяции стоит одной особи выделить в воду свои половые продукты, как соседние особи другого пола тотчас выпускают свои и, таким образом, процент оплодотворения резко увеличивается. Одновременный выброс гамет у разных особей свойствен водным многощетинковым червям. Для некоторых

многощетинковых характерно массовое всплытие к поверхности моря в определенные периоды сезона.

У большинства малощетинковых червей хорошо развита способность к регенерации, причем у форм, размножающихся бесполым путем, она выражена более резко.

ТИП МОЛЛЮСКИ

Моллюски, или мягкотелые, — главным образом водные, реже наземные животные. *Тело* их не сегментировано, состоит из головы, туловища и ноги. *Органом движения* служит нога — мускулистый вырост брюшной стенки тела. Основание туловища у моллюсков окружено большой кожной складкой — *мантией*. Между мантией и телом находится мантийная полость, в которой лежат жабры, некоторые органы чувств и куда открывается отверстие задней кишки, протоки почек и половых желез. На спинной стороне, как правило, расположена выделяемая мантией *защитная раковина* — цельная, реже двустворчатая или состоящая из нескольких пластинок. Наружный слой раковины образован органическим рогоподобным веществом, внутренний — тончайшими пластинками извести. У некоторых групп моллюсков раковина погружена под кожу (слизни) или исчезает совсем (паразитические формы). *Нервная система* состоит из окологлоточного кольца и отходящих от него двух пар нервных узлов, соединенных друг с другом. Моллюски имеют органы химического чувства и равновесия. У многих представителей типа есть глаза.

Органы дыхания у большинства видов представлены жабрами, у наземных представителей и форм, вторично перешедших к водному образу жизни, — легкими. Моллюски сохранили остатки вторичной полости тела в виде полости околосердечной сумки и полости, окружающей половые железы. Для *кровеносной системы* характерно сердце, состоящее из желудочка и одного или двух предсердий. Она не замкнута, и часть своего пути кровь проходит по полостям между внутренними органами.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. В глотке обычно имеется орган для измельчения пищи — терка с расположенными на ней роговыми зубчиками. В среднюю кишку открываются протоки пищеварительной железы — *печени*. *Органы выделения* представлены почками.

Моллюски преимущественно *раздельнополые животные*. У гермафродитных форм оплодотворение перекрестное.

Моллюски произошли от кольчатых червей. Основные классы типа моллюсков — брюхоногие, двустворчатые, головоногие.

Класс брюхоногие

Брюхоногие, или улитки, обитают в морях, часть их приспособилась к жизни на суше или в пресных водах. Голова хорошо развита, на ней расположены одна-две пары щупалец и одна пара глаз. Тело продолговатое, на спинной стороне выпуклое. У большинства представителей имеется раковина. Характерная черта всех брюхоногих — асимметричность строения. Нога имеет широкую подошву, при помощи сокращений мускулатуры ноги животное медленно и плавно ползет по поверхности.

Один из представителей класса — **большой прудовик**, встречающийся в пресноводных водоемах. Он покрыт спирально закрученной *раковиной* (рис. 126). *Нервная система* большого прудовика представлена нервными узлами, сконцентрированными в окологлоточное кольцо. Органами осязания служат чувствительные клетки, рассеянные в коже, и щупальца, у основания которых находятся глаза. По бокам тела располагаются органы равновесия — пузырьки, внутри которых имеются мелкие известковые тельца и клетки с чувствительными волосками, воспринимающими раздражение при изменении положения известковых телец в пузырьке.

Дыхание у прудовика легочное. Воздух через легочное отверстие поступает в особый карман мантии — легкое, стенки которого пронизаны кровеносными сосудами. Здесь происходит газообмен. Точно так же дышат наземные улитки (рис. 127).

Сердце состоит из предсердия и желудочка. *Кровеносная система* незамкнутая: кровь из сердца поступает в кровеносные сосуды, а затем изливается в пространство между органами. Отсюда кровь возвращается к органам дыхания и, окислившись, попадает в сердце. Кровь чаще всего бесцветна. Иногда в ней содержится вещество, близкое к гемоглобину. *Пищеварительная система* состоит из ротовой полости, глотки, содержащей мускулистый язык (терку), пищевода, желудочка и кишечника. В глотку открываются протоки слюнных желез, в же-

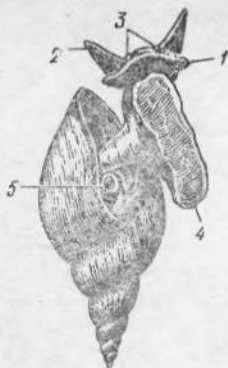


Рис. 126. Прудовик:

1 — ротовая лопасть,
2 — щупальца, 3 — гла-
за, 4 — нога, 5 — дыха-
тельное отверстие

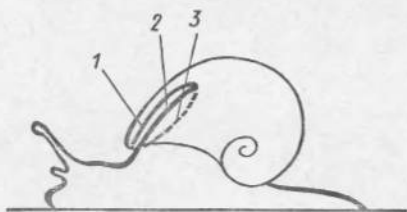


Рис. 127. Схема дыхательных движений легкого у виноградной улитки:

1 — верхняя стенка легочной полости, 2 —
положение нижней стенки легочной полости
при выходе, 3 — положение нижней стенки
легочной полости при вдохе

лудок впадают протоки печени. *Выделительная система* представлена почкой. Прудовики, как и другие легочные моллюски, *гермафродиты*. Половая железа вырабатывает и яйцеклетки, и сперматозониды. Оплодотворение перекрестное. Развитие прямое: из яичевой оболочки выходит почти полностью сформированная особь.

Среди морских брюхоногих моллюсков встречаются паразитические формы. Они поселяются главным образом на коже и в полости тела у иглокожих. Паразитизм вызвал у этих моллюсков упрощение строения вплоть до утраты раковины, мантии, ноги, кровеносной и пищеварительной систем.

Брюхоногие моллюски имеют хозяйственное значение. В ряде европейских стран употребляют в пищу виноградную улитку, которую специально разводят для этой цели. Некоторые наземные представители подкласса легочных моллюсков (слизни) наносят вред сельскохозяйственным культурам — посевам озимых, картофелю, свекле, табаку, огородным растениям. Ряд видов брюхоногих моллюсков служит промежуточными хозяевами для сосальщиков (например, малый прудовик).

Класс двустворчатые

Наибольшее количество видов этого класса обитает в морях и океанах, меньшая часть — в пресноводных

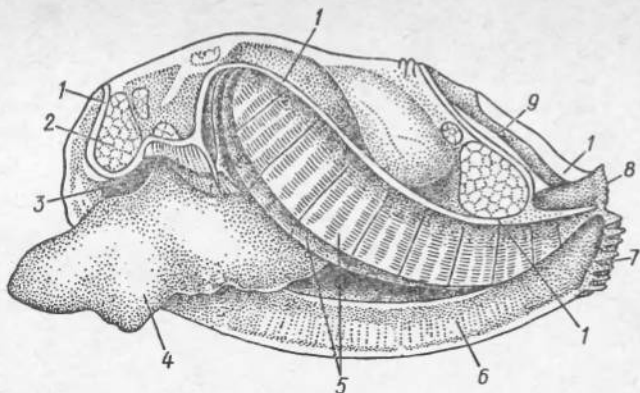


Рис. 128. Схема строения беззубки (раковина и мантия удалены):

1 — линия, по которой обрезана мантия, 2 — мускул-замыкатель, 3 — рот, 4 — нога, 5 — жабры, 6 — правая часть мантии, 7 — вводной сифон, 8 — выводной сифон, 9 — задняя кишка

водоемах. На суше двустворчатые моллюски не встречаются. Типичный представитель класса — **беззубка** (рис. 128). Тело моллюска двусторонне-симметричное, покрыто раковиной, состоящей из двух створок, соединенных между собой эластичной связкой и замыкательными мышцами. Благодаря сокращению мышц створки захлопываются. Когда мышцы расслаблены, створки остаются полуоткрытыми вследствие натяжения связок. Раковина моллюска образуется в результате секреции клеток мантии. Голова редуцирована, и тело состоит из туловища и ноги. Нога сильно сплюснута с боков и служит не только для ползания, но и для рытья песка или ила. Скорость передвижения беззубки — 20—30 см/ч.

Нервная система состоит из трех пар нервных узлов, которые связаны между собой нервными волокнами. Органы чувств у двустворчатых моллюсков развиты довольно слабо. Щупальца и глаза на переднем конце тела отсутствуют. Иногда глаза расположены по краю мантии или по краям сифонов. Имеются органы равновесия, осязания и химического чувства. *Кровеносная система* состоит из сердца, расположенного на спинной стороне тела, и отходящих от него сосудов, из которых кровь изливается в щели между внутренними органами. *Дыхание* осуществляется с помощью жабр, находящихся в мантийной полости. Питается малоподвижная без-

зубка пассивно. Мантия ее, срастаясь на заднем конце тела, образует два сифона: нижний, жаберный, и верхний, клоакальный. Через жаберный сифон вода поступает в мантийную полость и омывает жабры, чем обеспечивается дыхание. С водой приносятся различные простейшие, мелкие рачки, одноклеточные водоросли, остатки отмерших растений. Отфильтрованные пищевые частицы попадают в *пищеварительную систему* через ротовое отверстие в пищевод, затем в желудок и кишечник, где подвергаются действию ферментов. У беззубки хорошо развита печень, протоки которой впадают в желудок.

Органы выделения представлены почкой.

Беззубки *раздельнополы*. Яйца откладываются в жабры. После оплодотворения из них развиваются личинки, которые выталкиваются моллюском через выводной сифон. Личинки прикрепляются к жабрам или плавникам рыб, где растут, питаясь за счет хозяина. Через несколько недель сформировавшийся молодой моллюск покидает тело хозяина и падает на дно. Таким образом, развитие беззубки связано с временным паразитизмом.

Двустворчатые моллюски имеют значение как источник перламутра и жемчуга. Устриц издавна употребляют в пищу. К съедобным моллюскам относятся также дальневосточный гребешок и мидия. Вредный представитель класса двустворчатых моллюсков — корабельный червь. Он разрушает деревянные днища судов, сваи пристаней и т. д.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Тип членистоногие богаче представителями, чем все остальные типы животных: он включает более 1,5 млн. видов. Благодаря ряду крупных ароморфозов представители типа смогли занять одну из высших ступеней в эволюционном развитии беспозвоночных, заселить воду, почву, воздушную среду.

Тело членистоногих сегментировано. Сегменты (членики) разных участков тела неодинаковы по строению. Группы сходных сегментов выделяются в отделы, их чаще всего три: голова, грудь, брюшко. Сегменты и отделы тела могут сливаться друг с другом. Снаружи членистоногие покрыты хитиновой оболочкой, образующей наружный скелет.

Конечности членистые, имеют две ветви — спинную и брюшную, подвижно соединяются с туловищем при

помощи суставов. Конечности могут выполнять самые разнообразные функции: захвата и измельчения пищи, движения, дыхания. *Мускулатура* представлена отдельными пучками поперечно-полосатых мышц. *Пищеварительная система* состоит из передней, средней и задней кишки. Имеются пищеварительные железы. *Кровеносная система* незамкнутая, сердце располагается на спинной стороне тела. *Органы дыхания* — жабры (преобразованные конечности или выросты стенки конечностей), легкие или трахеи. *Нервная система* состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Часто наблюдается слияние нервных узлов и вследствие этого уменьшение их числа по сравнению с числом сегментов тела. *Выделительная система* представлена видоизмененными метанефридиями или мальпигиевыми сосудами.

Членистоногие, как правило, *раздельнополы* и размножаются только половым путем.

Членистоногие произошли от древних многощетинковых кольчатых червей и унаследовали от предков много сходных черт строения: сегментацию тела, двуветвистые конечности, соответствующие параподиям кольчатых червей, кровеносную систему, остатки вторичной полости тела. Возникновение типа членистоногих было обусловлено развитием *ряда ароморфозов*: *наружного скелета*, служащего местом прикрепления пучков *поперечно-полосатой мускулатуры*, дифференцированной на отдельные пучки, *сложных конечностей*, *сердца*, *концентрации нервных элементов*. Усложнение нервной системы привело к развитию у высших членистоногих сложных форм поведения.

Класс ракообразные

К классу ракообразные относятся речные раки, омары, лангусты, крабы, креветки и множество других видов. Подавляющее большинство ракообразных — обитатели морей; озер, рек. Небольшое число видов, например мокрицы, приспособились к жизни на суше. Морские формы распространены до глубины 5000 м. Размеры ракообразных колеблются от 1—2 мм до 3 м.

Тело ракообразных покрыто хитиновым панцирем и состоит из головы, груди и брюшка; часто наблюдается слияние головы и груди, например, у речного рака. Хитиновый панцирь ракообразных хорошо защищает живот-

ных, он пропитан известью, что придает большую твердость скелету (рис. 129).

Конечности головы представлены пятью парами головных придатков. Первая и вторая пары конечностей выполняют осязательную функцию, третья пара представляет собой верхние челюсти, четвертая и пятая пары — нижние челюсти. Число грудных конечностей варьирует. У речного рака первые три пары грудных конечностей превращены в ногочелюсти. Основная их функция заключается в удержании пищи и перемещении ее ко рту. Вторая и третья пары грудных конечностей несут жабры, а их движение вызывает ток воды через жаберную полость. Пятая — восьмая пары конечностей — ходильные ноги. Брюшные ноги у рака являются совокупительным аппаратом. Таким образом, конечности ракообразных выполняют функции передвижения, дыхания, захвата пищи и размножения (рис. 130).

Нервная система состоит из парного надглоточного ганглия (головного мозга), подглоточного ганглия и брюшной нервной цепочки с парным узлом в каждом сегменте. Органы чувств представлены усиками, кото-

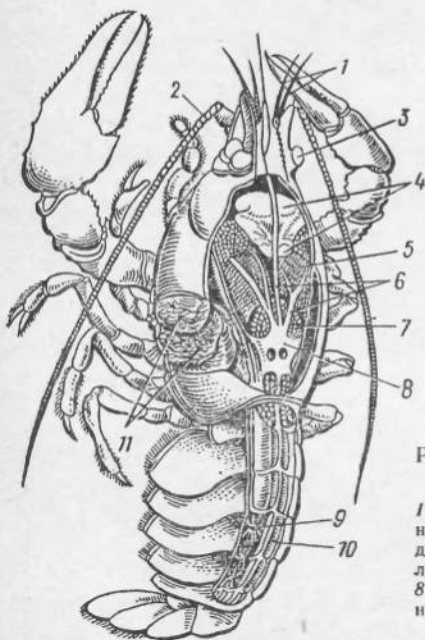


Рис. 129. Вскрытая самка речного рака:

1 — короткие усики, 2 — длинные усики, 3 — глаз, 4 — желудок, 5 — пищеварительная железа, 6 — артерии, 7 — яичник, 8 — сердце, 9 — брюшная нервная цепочка, 10 — задняя кишка, 11 — жабры

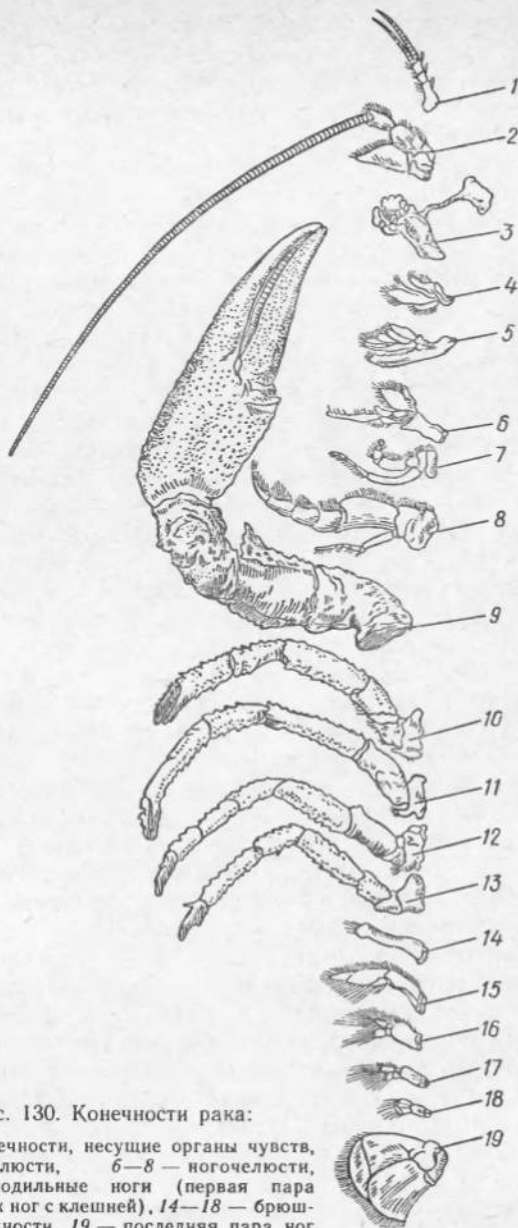


Рис. 130. Конечности рака:

1,2 — конечности, несущие органы чувств, 3—5 — челюсти, 6—8 — ногочелюсти, 9—13 — ходильные ноги (первая пара ходильных ног с клешней), 14—18 — брюшные конечности, 19 — последняя пара ног брюшка, входящая в состав хвостового плавника рака

рые служат органами обоняния, осязания и химического чувства. Орган зрения — фасеточные глаза, сидящие на подвижных стебельках. Есть орган равновесия.

Дыхание осуществляется с помощью жабр. Движение воды в жаберных полостях обусловлено быстрыми колебательными движениями нижней челюсти и первой парой ногочелюстей. У ракообразных, перешедших к наземному существованию, есть особые приспособления, обеспечивающие дыхание атмосферным воздухом. У сухопутных крабов — это измененные жаберные полости, у мокриц — конечности, пронизанные системой воздухоносных трубочек. У многих мелких ракообразных дыхание совершается через поверхность тела.

Кровеносная система незамкнутая, состоит из сердца и сети сосудов. Сердце находится на спинной стороне тела и имеет несколько отверстий с клапанами.

Пищеварительная система хорошо развита. Пища попадает в рот, затем в пищевод и желудок, который состоит из двух отделов. В первом пища перерабатывается механически, а второй работает как цедильный аппарат, пропускающий только хорошо обработанную пищу. Крупные частицы пищи вследствие особого строения желудка проходят прямо в заднюю кишку, минуя среднюю. Большая часть переваренной пищи и желудка попадает в кишечник. Значительную роль в переваривании играет пищеварительная железа, совмещающая функции печени и поджелудочной железы.

Органы выделения представлены «зелеными» железами — видоизмененными метанефридиями. У речного рака они расположены в головной части тела и открываются у основания антенн. Почти все ракообразные раздельнополы. У речного рака развитие прямое, у некоторых других видов — с метаморфозом. Среди ракообразных широко распространен паразитизм. Представители отряда веслоногих паразитируют на жабрах рыб, причиняя им серьезный вред. Отряд карпоедов состоит только из паразитических видов и вызывает иногда массовую гибель рыбы в прудовых хозяйствах. Паразитический образ жизни оказывает глубокое влияние на строение ракообразных. У них редуцируются органы чувств, пищеварительная система, конечности вплоть до полного исчезновения. Некоторые паразиты изменяются настолько, что их принадлежность к ракообразным можно установить только изучая эмбриональное развитие.

Ракообразные имеют немаловажное хозяйственное значение. Ветвистоусые (дафнии), веслоногие (циклопы) раки, бокоплавы служат пищей многим видам животных, в том числе рыбам. Их специально разводят в прудовых хозяйствах для вскармливания мальков. Крупные ракообразные из отряда десятиногих раков (речной рак, лангусты, омары, креветки) — объект промысла.

Медицинское значение ракообразных заключается в том, что некоторые из них являются промежуточными хозяевами червей — паразитов человека. Так, в теле циклопа поселяется личинка ленточного червя — широкого лентеца.

Класс паукообразные

В состав класса входит ряд отрядов, в том числе отряд пауков и отряд клещей. Представителями паукообразных являются скорпионы, сенокосцы, паук-крестовик, тарантулы, клещи и др.

Паукообразные обитают на суше. Подавляющее большинство их — хищники, питающиеся насекомыми, крупные формы могут нападать на мелких ящериц и птенцов (паук-птицеед), есть и паразитические формы — клещи, а также растительноядные.

Тело паукообразных состоит из головогруды и брюшка (рис. 131). Для захвата пищи служит первая пара конечностей головогруды, оканчивающихся клешней, крючком или стилетом. Обычно они короткие, клешневидные. Позади них расположена вторая пара конечностей, которые могут превращаться в ходильные ноги или

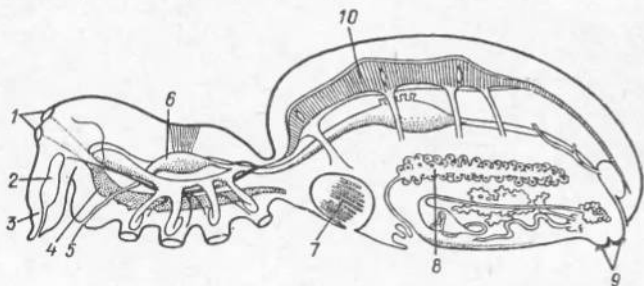


Рис. 131. Схема строения паука:

1 — глаза, 2 — ядовитая железа, 3 — конечности ротового аппарата, 4 — мозг, 5 — рот, 6 — сосательный желудок, 7 — легкое, 8 — половая железа, 9 — паутинные бородавки, 10 — сердце

в мощные клещи (скорпионы). У многих пауков вблизи заостренного конца коготков открывается проток ядовитой железы. Яд, впрыскиваемый в жертву, умерщвляет добычу. Конечности членистые, концевой членик служит для осязания, хеморецепции, захвата пищи. Брюшные конечности у паукообразных отсутствуют, они преобразовались в ряд органов — паутинные бородавки, половые придатки, легкие. К производным кожного эпителия относятся различные железы: ядовитые, паутинные, пахучие.

Нервная система представлена надглоточным узлом (головной мозг). Количество брюшных нервных узлов зависит от расчлененности тела. У паукообразных имеется несколько пар простых глаз. Они расположены в головной части тела и воспринимают лишь изменения освещенности и движение окружающих предметов. Слабое зрение компенсируется хорошо развитыми органами осязания. Имеются также органы химического чувства. У ряда паукообразных развиты органы чувств, определяющие влажность воздуха.

Пищеварительная система хорошо дифференцирована. Паукообразные питаются только разжиженной пищей. С помощью конечностей паук разминает добычу и впрыскивает в нее пищеварительный сок. Добыча поступает в снабженную сильными мышцами глотку, которая всасывает жидкую пищу, и далее в кишечник, где она расщепляется и всасывается. Имеются пищеварительные железы — слюнные и печень. Паукообразные способны поглощать большое количество пищи и долго голодать. Вместимость кишечника увеличивается благодаря слепым выростам.

Основные органы выделения у паукообразных — мальпигиевы сосуды, впадающие в заднюю кишку.

Органы дыхания у паукообразных представлены легкими или трахеями.

У паукообразных имеется пульсирующий спинной сосуд — *сердце* с несколькими парами отверстий, снабженных клапанами. От сердца отходят *сосуды*, по которым кровь попадает в пространство между органами, а затем в легкие, где происходит газообмен; по легочным венам кровь возвращается в сердце. Кровь у паукообразных, как правило, бесцветна. У клещей кровеносная система наименее развита. Степень развития кровеносной системы зависит от строения легких или трахей и от размеров животного.

Паукообразные — *раздельнополые животные*. В связи с выходом на сушу наружное оплодотворение сменяется наружно-внутренним. Размножение паукообразных интенсивное, некоторые самки клещей откладывают до 30 тыс. яиц. Кладки происходят несколько раз в год.

Выход паукообразных на сушу связан с появлением многих приспособлений к наземному образу жизни. Жабрное дыхание сменилось легочным, и в ряде случаев возникло трахейное дыхание. Усовершенствовалась выделительная система. Сократилось число сегментов тела. Происходит дальнейшая концентрация нервной системы.

Для пауков характерно развитие паутинных желез. Паутина используется для построения гнезд, защиты, спаривания, устройства яйцевых коконов, для расселения. Она способствует также созданию в гнезде микроклимата, необходимого паукам, благодаря ее натяжению паук ощущает жертву. Паутиный аппарат располагается на брюшке, где обычно находятся три пары паутинных бородавок, и имеет сложное строение. Так, у паука-крестовика насчитывается 500—1000 паутинных желез, протоки которых открываются на паутинных бородавках. Паутина выделяется железами разных типов. На образование паутинной рамы идут более сухие и толстые нити. Липкие нити состоят из секрета других желез.

Пауками питаются многие мелкие млекопитающие, птицы, ящерицы, лягушки, из насекомых — медведки, некоторые хищные жуки, мухи, осы. Но главные враги пауков — осы из семейства помпилов. Сначала осы парализуют пауков укусом жала и перетаскивают их в свою норку. Яйца откладываются в тело паука, и развивающиеся личинки питаются его тканями, которые представляют собой как бы «живые консервы».

Класс насекомые

Насекомые — самый разнообразный, многочисленный и высокоорганизованный класс членистоногих. Число видов, входящих в него, превышает 750 тыс. Класс включает 30 отрядов. Насекомые приспособились практически ко всем условиям жизни.

Тело насекомых состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. В головной части находятся ротовой аппарат, органы чувств — зрения, обоняния, осязания.

На груди, состоящей из трех сегментов, расположены три пары конечностей. В брюшке сосредоточены средняя и задняя кишка, жировое тело, выделительная система, половые органы, дыхательный аппарат.

Одна из характерных черт насекомых — наличие *летательного аппарата*. Крылья представляют собой складки стенки тела и пронизаны жилками, внутри которых проходят трахеи и нервы.

При смене образа жизни, например при переходе к паразитизму (вши, блохи) или изменении экологической ниши, наблюдается редукция крыльев. Помимо функции полета крылья выполняют защитную функцию, например у жуков передние крылья видоизменены в надкрылья. У некоторых форм насекомых (мухи) развивается одна передняя пара крыльев, задняя же редуцирована.

Конечности насекомых состоят не более чем из пяти члеников. Они приспособлены для хождения, бега, хватания, прыгания, плавания, размножения и т. д. Наиболее древние функции конечностей — хождение и бегание. Остальные функции связаны с идиоадаптациями — приспособлениями животных к различным условиям обитания. Мышечная система представлена отдельными пучками поперечно-полосатых волокон.

Тело и конечности животных имеют *хитинизированный покров* — кутикулу, который является наружным скелетом. Кутикула многих насекомых снабжена большим количеством волосков, выполняющих функцию осязания. Окраска насекомых очень разнообразна. Она может быть покровительственной или предупреждающей. На поверхность тела насекомого открываются протоки многих желез. Пахучие выделения помогают особям одного вида находить друг друга или отпугивать врагов.

Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Головной мозг насекомых имеет сложное строение и состоит из переднего, среднего и заднего отделов. Передний отдел связан с развитием зрительного аппарата, в его состав входят «грибовидные тела», одна из функций которых — формирование условных рефлексов. Наибольшего развития они достигают у общественных насекомых. Нервные узлы как брюшка, так и груди могут сливаться.

У насекомых наблюдаются сложные формы поведения. Пчелы, термиты, муравьи могут передавать полученную информацию посредством танцев, движений.

Осы и пчелы после первого вылета запоминают место гнезда и ближайшие ориентиры. У общественных насекомых в гнезде существует разделение труда.

Органы чувств насекомых чрезвычайно многообразны и способствуют тончайшим приспособлениям к разнообразным условиям среды. Насекомые различают цвета, форму предмета. Цветовое зрение у насекомых отличается от цветовой гаммы, воспринимаемой человеком. Так, пчелы и муравьи воспринимают ультрафиолетовые лучи, большинство насекомых плохо различает красный цвет. Насекомые лучше видят движущиеся предметы, чем неподвижные.

Помимо органов зрения у насекомых есть рецепторы, реагирующие на изменение температуры.

У насекомых доказано существование слуха. Так, некоторые бабочки могут воспринимать колебания до 175 тыс. Гц. Очень хорошо развиты у насекомых органы обоняния и вкуса.

Органы дыхания представлены трахеями, которые начинаются отверстиями — дыхальцами, через которые воздух поступает в трахеи по их разветвлениям — в отдельные клетки (рис. 132). Отверстия дыхалец расположены на боковых поверхностях груди и брюшка. Открывание и закрывание дыхалец регулируется специальным замыкательным аппаратом. Вентиляции трахей способствует сокращение брюшка. Живущие в воде насекомые — водяные жуки и клопы — периодически поднимаются на поверхность воды для запасания воздуха. Воздух захватывается волосками конечностей. Личинки многих водных насекомых дышат растворенным в воде кислородом. У личинки стрекозы, обитающей в водоемах, дыхание происходит благодаря циркуляции воды в задней кишке.

Кровеносная система незамкнутая. Строение крове-

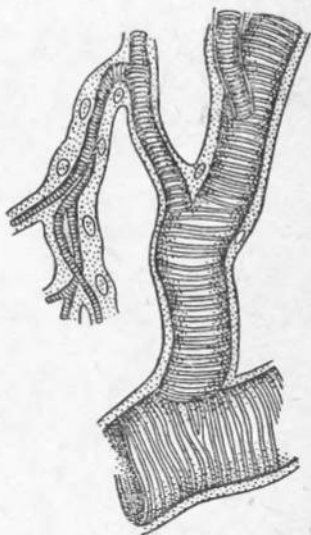


Рис. 132. Строение трахей насекомых

носной системы очень упрощено вследствие развития трахейной системы, кровь почти не принимает участия в обмене газов, а выполняет транспортную функцию и разносит гормоны и питательные вещества к тканям тела. *Сердце* представляет собой сокращающийся спинной сосуд, состоящий из нескольких камер, разделенных клапанами, которые пропускают кровь лишь в одном направлении (рис. 133).

Громадное разнообразие освоенных насекомыми источников пищи привело к многообразию строения *ротового аппарата*. Эволюционно самый древний — грызущий аппарат. В результате идиоадаптаций он преобразовался в колющий (двукрылые), сосущий (чешуекрылые), колюще-сосущий (клопы), лижущий (мухи), грызуще-сосущий (пчелы, шмели) (рис. 134). С передней кишкой связаны слюнные железы. Их секрет смачивает и частично растворяет твердую пищу. У пчел секрет слюнных желез при смешивании с нектаром пре-

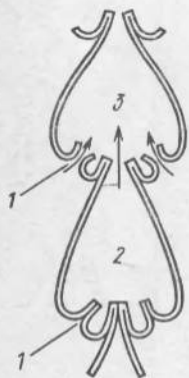
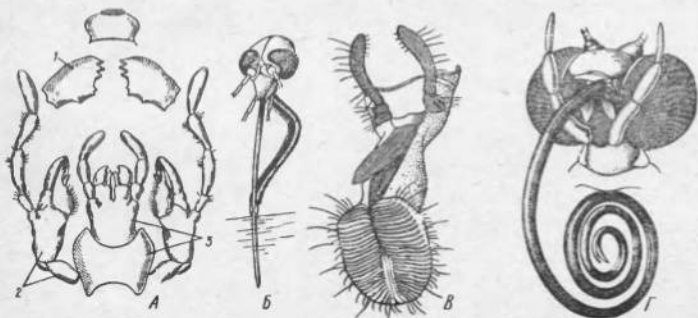


Рис. 133. Схема работы сердца насекомого:

1 — отверстия, 2 — камера сердца в состоянии сокращения, 3 — камера сердца в состоянии расслабления

Рис. 134. Ротовые органы насекомых. А — грызущий ротовой аппарат таракана; Б — колющий ротовой аппарат комара; В — лижущий ротовой аппарат мухи; Г — сосущий ротовой аппарат бабочки:

1 — верхняя челюсть, 2 — нижняя челюсть, 3 — нижняя губа



вращается в мед. У гусениц слюнные железы превратились в прядильные. Они выделяют тонкую нить — шелковинку. Рабочие пчелы секретом глоточных желез вскармливают личинок будущей пчелиной матки.

Пищеварительная система имеет сложное строение. Из ротовой полости пища попадает в мускулистую глотку, которая у многих насекомых способна засасывать пищу. Глотка ведет в пищевод, который может сильно расширяться и образовывать зоб (рабочие пчелы). За зобом обычно следует мускулистый жевательный желудок. Из передней кишки пища попадает в среднюю кишку, где происходит переваривание и всасывание, и далее в заднюю кишку, заканчивающуюся анальным отверстием. В задней кишке всасывается излишек воды (рис. 135).

Выделительная система представлена тонкими трубчатыми слепыми выростами кишечника — мальпигиевыми сосудами. Продукты обмена всасываются стенками мальпигиевых сосудов из полости тела и выделяются в заднюю кишку. У водных насекомых мальпигиевы сосуды регулируют осмотическое давление. Кроме этих сосудов выделительную функцию у насекомых выполняет жировое тело. В нем накапливаются также питательные вещества, которые используются в период метаморфоза.

Размножение у насекомых половое. У бабочек, жуков, двукрылых оплодотворение внутреннее (самец вводит сперматофор в половые пути самки с помощью совокупительного органа). Развитие насекомого происходит с полным и неполным превраще-

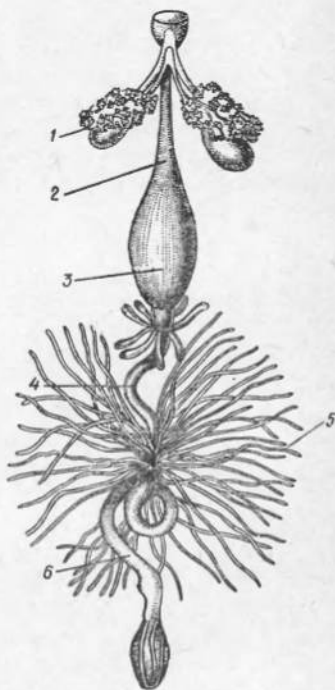


Рис. 135. Пищеварительная система черного таракана:

1 — слюнные железы, 2 — пищевод, 3 — зоб, 4 — средняя кишка, 5 — мальпигиевы сосуды, 6 — задняя кишка

нием. При *развитии с полным превращением* из яиц выходят личинки, резко отличающиеся по строению и образу жизни от взрослого насекомого. Полное превращение отличается от неполного сменой четырех фаз: яйца, личинки, куколки и имаго (взрослое половозрелое насекомое). Две фазы развития — личиночная и взрослая — имеют разное приспособительное значение. Личиночная стадия составляет наиболее длительный период жизни насекомого, во время которого накапливаются питательные вещества. Крылатая (взрослая) фаза обеспечивает размножение и расселение. *Развитие с метаморфозом* характерно для пауков, блох, пчел, ос, муравьев и др.

Личинки с неполным превращением по строению в основном похожи на взрослое насекомое (саранча, кузнечики, тараканы и др.), различие заключается главным образом в недоразвитии половых желез.

Роль насекомых очень велика в почвообразовании, особенно в разрушении листового опада. Важное значение имеют насекомые в опылении цветковых растений. Некоторые растения не способны размножаться без насекомых-опылителей. У одних растений цветки опыляются разными насекомыми, у других — только определенными видами. Связано это в первую очередь с различиями в строении цветка. Например, клевер среднерусская пчела из-за недостаточной длины хоботка опылять не может, к этому способна лишь длиннохоботковая кавказская пчела или шмель. Многие культурные растения не могут опыляться домашней пчелой, а только дикой. Цветки, которые раскрываются ночью, опыляются ночными бабочками. Большинство цветковых растений (около 80%) связано с жизнью насекомых.

Человек использует в хозяйстве пчел, тутового шелкопряда, лаковых червецов, выделяющих вещества, обладающие исключительными изоляционными свойствами, а также краску — кармин. Вред, причиняемый некоторыми насекомыми культурным растениям, очень велик. Насекомые объедают листья, многие приспособились к жизни в древесине, лубе, плодах, орехах, желудях, в головках клевера, в соломинках злаков, в стеблях травяных растений.

Насекомые-вредители могут быть многоядными и специализированными. Так, сахарный долгоносик повреждает сахарную свеклу, филлоксеру — виноградную лозу и др. Все вредители культурных растений постепен-

но перешли на них с дикорастущих видов. Причинами распространения вредителей могут быть естественные миграции насекомых, а иногда завоз их из других стран. Так, около 100 лет назад колорадский жук перешел с дикого картофеля на культурный в одном из штатов Америки. Затем он распространился по территории всей Америки. Во время первой мировой войны он был завезен во Францию и быстро там размножился. За период с 1922 по 1941 г. он достиг границ Германии. После второй мировой войны распространился в Чехословакии, Югославии, Польше, СССР.

Многие насекомые являются хищниками или паразитами других насекомых. Это свойство используется для разработки биологических методов борьбы с вредителями. Случайно завезенный в СССР вредитель сельского хозяйства — кровяная тля — не нашла в нашей стране естественных врагов, и расселение паразита этой тли во многих районах дало отличный результат.

Для борьбы с вредителями используются и химические вещества. Химические препараты эффективны в очень малых дозах, но они действуют и на полезных насекомых-опылителей, паразитов вредителей, а также на многих насекомых-почвообразователей. Поэтому ученые высказываются за ограничение применения ядов.

Мероприятия по борьбе с вредителями должны быть направлены на создание условий, препятствующих массовому размножению вредителей (выведение устойчивых сортов, соблюдение агротехники), а не на уничтожение уже появившихся. Химическая борьба должна быть одним из элементов всей совокупности мероприятий и ее следует использовать на небольших территориях в начале вспышки размножения.

Длительное применение химических методов борьбы с вредителями ведет к приспособлению паразитирующих насекомых к химическим веществам и снижению чувствительности к ним.

ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

ТИП ХОРДОВЫЕ

К типу хордовые относятся около 40 тыс. видов, обитающих в морях, пресных водоемах, на суше и в воздухе. Тип включает три подтипа: оболочники; бесчерепные, или головохордовые; черепные, или позвоночные. Обо-

лочки сильно изменены вследствие прикрепленного образа жизни (см. с. 153). Бесчерепные представлены небольшим числом форм (около 20 видов). Наиболее многочисленны и разнообразны по строению и среде обитания позвоночные животные.

Представители всех трех подтипов объединяются следующими основными признаками:

1. В отличие от беспозвоночных животных у них имеется внутренний осевой скелет — спинная струна, или хорда. У бесчерепных она сохраняется всю жизнь, у позвоночных замещается хрящевым или костным позвоночником.

2. Центральная нервная система имеет вид трубки, расположенной на спинной стороне тела над хордой. Полость нервной трубки называется невроцелем. У большинства хордовых передний отдел нервной трубки разрастается, образуя головной мозг. Невроцель в этом случае носит название желудочков головного мозга.

3. Пищеварительная трубка расположена под хордой. В переднем ее отделе находятся отверстия (жаберные щели), сообщающиеся с внешней средой. Жаберные щели сохраняются либо всю жизнь (бесчерепные, из позвоночных — круглоротые, рыбы), либо только в эмбриональном периоде развития (большинство амфибий, наземные позвоночные).

4. Сердце или заменяющий его сосуд расположено на брюшной стороне тела и направляет кровь к головному концу тела.

5. Наружные покровы имеют двухслойное строение и состоят из эпидермиса и расположенной над ним соединительно-тканной дермы.

Хордовые обладают рядом признаков, характерных и для других групп животных. К ним относятся двусторонняя симметрия тела, вторичная полость тела (целом), метамерное (сегментарное) строение многих органов.

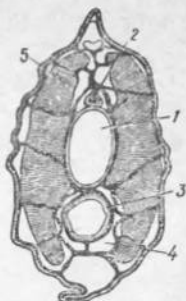
ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ

Бесчерепные — немногочисленная группа примитивных хордовых животных, у которых все основные признаки типа сохраняются на протяжении всей жизни. Обитают исключительно в морях, где ведут донный образ жизни, зарывшись в песок.

Типичный представитель бесчерепных — *ланцетник*

Рис. 136. Внутреннее строение ланцетника. Поперечный разрез тела в области кишечника:

1 — хорда, 2 — нервная трубка, 3 — кишечная трубка, 4 — полость тела, 5 — мышцы



(рис. 136). Это небольшое полупрозрачное животное длиной 5—8 см, с узким, уплощенным с боков телом. Обособленной головы нет. По спинной стороне тянется складка — спинной плавник. Огибая хвостовой отдел тела, плавник придает ему ланцетовидную форму (откуда название животного). На спинной стороне располагается осевой скелет — хорда, одетая плотной соединительнотканной оболочкой, над хордой вдоль всего тела тянется нервная трубка. Справа и слева в нижней части туловища находятся складки, образующие полость. Складки окружают жаберные щели, через которые выходит поступающая в глотку вода. Ланцетник постоянно пропускает воду через глотку с помощью движения щупалец, окружающих ротовую воронку. Таким образом, по способу питания ланцетник — типичный фильтратор. Поступающие с током воды пищевые частицы задерживаются слизью и с помощью ресничек мерцательного эпителия, выстилающего глотку, направляются в кишечник. Вода через многочисленные жаберные щели выводится наружу. Следовательно, первичная функция жаберного аппарата глотки хордовых животных — фильтрация воды для захвата пищи.

В перегородках между жаберными щелями проходят кровеносные сосуды — жаберные артерии, через стенки которых происходит газообмен между кровью и омывающей жаберные перегородки водой. Однако дыхательная функция жаберного аппарата — не главная для ланцетника. Кровь его бесцветна, не содержит дыхательных пигментов. Снабжение тела кислородом осуществляется главным образом путем диффузии через кожные покровы.

Кровеносная система замкнутая. Сердца нет. Ток крови поддерживается пульсирующей брюшной аортой.

Органы выделения представлены многочисленными парными нефридиями, напоминающими метанефридии некоторых кольчатых червей.

Ланцетники — раздельнополые животные. Гаметы

выбрасываются в воду, где происходит оплодотворение и развитие личинки.

В экологических системах значение ланцетника невелико. Как фильтратор он принимает участие в регуляции численности планктонных организмов.

Палеонтологические остатки бесчерепных не сохранились. На основании сравнительно-анатомических и эмбриологических данных считают, что их предки, существовавшие уже в начале палеозойской эры, были свободноплавающими двусторонне-симметричными животными. Затем часть из них перешла к пассивному донному существованию. Другие сохранили свободный образ жизни и дали начало позвоночным животным.

ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ, ИЛИ ЧЕРЕПНЫЕ

Позвоночные животные характеризуются значительно более высоким уровнем организации, чем оболочники и бесчерепные. Это выражается как в сложном строении тела, так и в совершенстве физиологических функций. Позвоночные ведут активный образ жизни, перемещаясь в широких пределах в поисках пищи, спасаясь от врагов, выбирая места для размножения и разыскивая особей другого пола. Позвоночные проявляют сложные формы индивидуального и коллективного поведения.

Активный образ жизни и высокая приспособленность к самым разнообразным условиям внешней среды определяются рядом ароморфозов, в результате которых возник подтип. К ним относятся:

- образование головного мозга и подразделение его на пять отделов;

- формирование осевого скелета в виде прочного позвоночного столба;

- возникновение черепа, служащего средством механической защиты для головного мозга и органов чувств, защитой же спинному мозгу служат дуги позвонков;

- развитие в переднем отделе кишечной трубки подвижных частей скелета — челюстного аппарата, обеспечивающего схватывание, удержание добычи, а у высших позвоночных и измельчение ее;

- развитие сердца, обеспечивающего быстрый кровоток;

- возникновение парных конечностей, обусловив-

ших возможность быстрого и направленного перемещения в пространстве;

— высокий уровень дифференцирования всех органов и систем.

Помимо указанных свойств позвоночных характеризуют следующие общие черты организации. *Тело* делится на голову, туловище и хвост. Наружный покров — *кожа* — двухслойна. Она состоит из многослойного эпидермиса, образующего многочисленные железы и разнообразные придатки (чешуя, перья, волосы, когти), и соединительно-тканной дермы, обладающей большой прочностью.

Мускулатура представлена поперечно-полосатыми мышцами. У низших позвоночных, как и у ланцетника, она имеет сегментированный характер. У высших в связи с разнообразием движений и усложнением скелета мышцы распадаются на отдельные пучки.

Скелет хрящевой или костный. Различают осевой скелет (позвоночный столб и мозговой череп), висцеральный скелет (жаберные дуги и их производные — челюсти и др.), скелет конечностей и их поясов. Пояса конечностей всегда расположены внутри тела животного, свободные конечности бывают двух типов: плавник и пятипалая конечность наземных позвоночных. Между ними существует принципиальное различие. В плавнике скелет представлен несколькими рядами хрящей или костей, которые перемещаются относительно пояса как единый рычаг. Скелет конечности наземных животных состоит из ряда рычагов, способных перемещаться не только совместно относительно пояса конечности, но и по отношению друг к другу. Это обеспечивает гораздо большее разнообразие движений.

Пищеварительная система представлена трубкой, начинающейся ротовым и заканчивающейся анальным отверстием. Пищеварительный тракт подразделяется на следующие отделы: ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкую и толстую кишку. Пищеварительные железы — печень, поджелудочная железа — развиваются в эмбриональном периоде, как и кишка, из энтодермы.

Дыхательная система представлена жабрами (у круглоротых и рыб) и легкими у всех остальных классов позвоночных.

Кровеносная система замкнутая. Сердце имеет разное число камер в зависимости от уровня организации.

У низших позвоночных имеется один круг кровообращения, через сердце проходит и направляется к жабрам венозная кровь.

Начиная с амфибий, появляется второй — легочный — круг кровообращения.

Полное разделение артериального и венозного кровотока у птиц и млекопитающих — крупный ароморфоз в филогенезе позвоночных, послуживший морфологической основой теплокровности животных этих классов и уменьшению их зависимости от неблагоприятных абиотических факторов внешней среды.

Выделительная система представлена парными органами — почками. Позвоночные животные раздельнополы (гермафродитизм как исключение встречается у немногих видов низших позвоночных). Самые ранние представители позвоночных обнаружены в силурийских отложениях. Палеонтологические находки дают основание полагать, что первичные черепные животные в своей эволюции разделились на две ветви. Первая включила бесчелюстных, часть которых приспособилась к донному образу жизни и питанию детритом. Как защитное приспособление у них развивается костный панцирь, покрывающий тело. Другая ветвь этих животных стала полупаразитами и, таким образом, оказалась предком современных круглоротых.

Вторая — основная — ветвь эволюции первичных челюстных привела к формированию челюстей как органа активного нападения и защиты. Челюстноротые дали рыб и впоследствии всех высокоорганизованных позвоночных. В настоящее время подтип включает семь классов, которые делятся на две большие группы: позвоночные без зародышевых оболочек (анамнии) и позвоночные с зародышевыми оболочками (амниоты). Первую группу составляют классы круглоротых, хрящевых рыб, костных рыб, амфибий. Поскольку зародыши у этих классов развиваются в воде, их называют первичноводными животными.

Во вторую группу входят классы пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Их зародыши развиваются на суше, поэтому они носят название первичноназемных животных. Зародыши окружены водной оболочкой (амнионом), откуда название группы. Некоторые представители амниот вернулись в водную среду (киты). Это вторичноводные животные.

Современные круглоротые включают два отряда — миноги и миксины. Миксины распространены исключительно в морях и океанах, встречаются на глубинах от 20 до 350 м, редко больше. Имеют длину тела от 50 см до 1 м. Ведут исключительно паразитический образ жизни, въедаясь в тело жертвы, иногда проникая глубоко внутрь. Питаются рыбой.

Миноги распространены как в морских, так и в пресных водах. Морские миноги для нереста заходят в реку.

Длина тела у разных видов от 30 до 100 см. Присасываясь к рыбам, питаются их кровью и мясом. Некоторые виды поедают икру рыб.

Круглоротые — самая примитивная группа позвоночных. Они не имеют челюстей и парных конечностей. Ротовой отдел представлен присасывательной воронкой, на дне которой находится ротовое отверстие. На стенках присасывательной воронки и на языке расположены многочисленные роговые зубы. Тело удлинённое, кожа голая, с многочисленными слизистыми железами. Осевой скелет представлен в основном хордой, окруженной толстой соединительно-тканной оболочкой. Оболочка окружает и лежащую над хордой нервную трубку. В соединительно-тканной оболочке находится ряд парных хрящей, представляющих собой зачатки верхних дуг позвонков (напомним, что позвонки — хрящевые и костные — в филогенезе развиваются именно из соединительно-тканной оболочки, окружающей хорду, и вытесняют ее).

Мозговой череп представлен только хрящевой пластинкой, подстилающей головной мозг. Висцеральный (жаберный) скелет состоит из нерасчлененных жаберных дуг. У круглоротых имеется *сердце*, состоящее из предсердия и желудочка. Венозная кровь из желудочка поступает в жабры, где окисляется и по выносящим жаберным артериям попадает в спинную аорту, откуда распространяется по всему телу.

Нервная система состоит из головного и спинного мозга. Головной мозг имеет небольшие размеры, но, как у всех позвоночных, состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего мозга, мозжечка и продолговатого мозга. *Органы чувств* развиты слабо. У миксин глаза дегенерируют в связи с паразитическим образом жизни.

На примитивность организации круглоротых указывает и строение *органов размножения*. Половая железа непарная и не имеет выводных протоков. Половые продукты через разрыв стенки гонады попадают в полость тела и через мочевыводящие пути выбрасываются наружу.

Развитие у миксин прямое; у миног образуется личинка, строением и образом жизни очень сходная с ланцетником. Личиночный период развития достигает нескольких лет. Некоторые виды миног имеют промысловое значение.

Классы хрящевые и костные рыбы

Рыбы — водные позвоночные животные. Это процветающая группа животных, распространенная в морских и пресных водах и насчитывающая более 20 тыс. видов.

К хрящевым рыбам относятся главным образом акулы и скаты. Распространены в морях и океанах, преимущественно в тропических широтах.

Размеры тела у разных видов составляют от 20 см до 15—20 м. Форма тела веретеновидная, обтекаемая у хороших пловцов (акулы) и уплощенная у донных форм (скаты).

Для этой группы низших позвоночных характерны следующие примитивные черты. Кожа покрыта так называемой плакоидной чешуей, образованной дентином и покрытой снаружи эмалью. Плакоидная чешуя заходит также в ротовую полость и покрывает челюсти, выполняя здесь функцию зубов. (В основном так же устроены зубы млекопитающих, т. е. эти образования у хрящевых рыб и млекопитающих гомологичны.)

Скелет хрящевой. Позвоночник состоит из двух отделов: туловищного и хвостового. Внутри тел позвонков сохраняется хорда. Мозговой череп полностью сформирован, сверху головной мозг закрывает крыша мозговой коробки. Висцеральный череп состоит из челюстной дуги (челюстей), образованной двумя парами хрящей, и жаберных дуг, которых обычно бывает пять и которые тоже расчленены на четыре отдельных хрящика. Это обстоятельство — членистость жаберных дуг — предопределило их подвижность и возможность развития из них челюстей у примитивных позвоночных (см. с. 163) на ранних этапах эволюции подтипа. Жаберные щели (обычно пять, у немногих видов до семи) открываются с

одной стороны в глотку, с другой — непосредственно наружу. Жаберных крышек нет. Нет также плавательного пузыря, почему акулы должны находиться в постоянном движении.

Наряду с примитивными качествами хрящевые рыбы обладают и рядом прогрессивных черт. В частности, у них относительно большой головной мозг, хорошо развиты органы обоняния, яйцеклетки содержат много желтка, некоторые виды живородящи. Кое-где акулы имеют промысловое значение.

подавляющее большинство рыб относится к классу костных и имеет костный или костно-хрящевой скелет.

Класс включает четыре подкласса: хрящекостные (осетровые), лучеперые (сельди, лососи, карпы, угри, щуки, колюшки, окуни, камбалы и др.), двоякодышащие (протоптерус), кистеперые (латимерия).

Костные рыбы распространены в самых разнообразных водоемах. Разнообразие условий жизни обуславливает и многообразие видов этого класса. Форма тела рыб может быть торпедовидной (скумбрия, кефаль, тунец), стреловидной (щука), сплюсненной с боков (камбала), шаровидной (кузовки) и пр.

Двигаются рыбы благодаря движениям хвостового плавника. Парные конечности (грудные и брюшные плавники) выполняют функции рулей глубины. Некоторые морские и пресноводные виды способны выпрыгивать из воды и совершать планирующий полет в воздухе на расстояние до 200—400 м (летучие рыбы).

Основные черты строения рыб показаны на рис. 137 на примере костистой рыбы — представителя наиболее многочисленной группы рыб.

Наружные покровы рыб образованы многослойным плоским эпителием (эпидермисом) и соединительнотканной дермой. В эпителии находятся многочисленные одноклеточные железы, образующие слизь. Слизь покрывает тело рыбы и способствует уменьшению трения при плавании. У большинства видов в коже имеются защитные образования — костные чешуи. В коже располагаются также пигментные клетки, обуславливающие их окраску, наличие пятен или полос. Благодаря пигментным клеткам некоторые рыбы могут изменять окраску тела в зависимости от окружающего фона (например, камбалы, см. рис. 51).

Скелет состоит из позвоночника, мозгового черепа, висцерального скелета и конечностей (парных плавни-

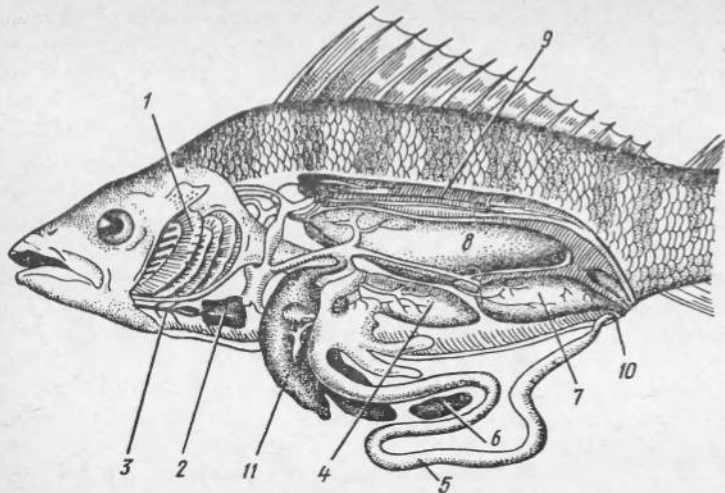


Рис. 137. Строение рыбы:

1 — жабры, 2 — сердце, 3 — брюшная аорта, 4 — желудок, 5 — кишка, 6 — селезенка, 7 — половая железа, 8 — плавательный пузырь, 9 — почки, 10 — анальное отверстие, 11 — печень

ков и их поясов). В позвоночнике выделяют туловищный и хвостовой отделы. С поперечными отростками тел позвонков сочленяются ребра. Костные лучи плавников присоединяются к костям поясов конечностей.

Центральная нервная система включает головной и спинной мозг. Головной мозг состоит из пяти отделов, из которых наибольших размеров достигает средний мозг и мозжечок. Спинной мозг находится в канале, образованном верхними дугами позвонков.

Большое значение в жизни рыб имеют *органы чувств*, позволяющие им ориентироваться в пространстве.

Органы зрения — глаза — имеют круглый хрусталик и утолщенную роговицу, что позволяет животным различать предметы на небольшом расстоянии — 10—15 м.

Значительно большее значение имеют органы обоняния и вкуса, т. е. органы химического чувства. Значение этих органов для ориентации в пространстве и выборе направления демонстрируется, в частности, тем, что вкусовые почки располагаются не только в слизистой оболочке, выстилающей ротовую полость, но и в различных участках кожи. Чрезвычайно высокая чувствитель-

ность органов химического чувства позволяет рыбам совершать миграции к местам нереста на расстояния в тысячи километров (угри, лососи). Для рыб характерны *органы боковой линии*. Они представляют собой возникающие из эктодермы группы чувствующих клеток, снабженные ресничками и расположенные на дне желобков или в каналах, сообщающихся с наружной средой отверстиями. Каналы органов боковой линии тянутся вдоль тела и воспринимают колебания воды, скорость и направление течений, наличие предметов, находящихся на пути движения рыбы. Точность такой ориентировки очень велика: ослепленные рыбы плавают с обычной скоростью, не натываясь на препятствия, и успешно схватывают плавающую добычу. Рыбы могут также воспринимать колебания напряженности магнитных и электрических полей, звуковые колебания. Орган слуха и равновесия состоит из внутреннего уха, состоящего из трех полукружных каналов (орган равновесия), и малого мешочка, воспринимающего звуковые колебания. Рыбы сами способны издавать звуки, имеющие значение сигналов при разыскивании корма, во время размножения и пр. Звуки эти очень распространены и представляют собой скрип, щелчки, трели, стоны, возникающие при трении зубов, сочленений между костями, при изменении объема плавательного пузыря.

Пищеварительная система рыб начинается ротовой полостью, содержащей многочисленные недифференцированные (т. е. одинаковой формы) зубы. Зубы расположены не только на челюстях, но и на других костях, ограничивающих ротовую полость (нёбных и др.). Служат они только для захвата и удержания добычи. Рыбы заглатывают пищу без предварительной химической обработки, слюнных желез у них нет. Из ротовой полости по пищеводу пища поступает в желудок, где частично расщепляется с помощью желудочного сока, содержащего соляную кислоту и пепсин. Окончательная переработка пищи осуществляется в кишечнике. В процессах пищеварения принимают участие секреты, выделяемые печенью и поджелудочной железой. В переваривании пищи, особенно у растительноядных видов, большую роль играют также ферменты, выделяемые обитающими в кишечнике симбиотическими простейшими и бактериями. Пища рыб очень разнообразна. Многие из них (а в молодом возрасте все) питаются планктоном. К растительноядным относятся белые амуры и толстолобы.

Большинство рыб кормится смешанной пищей. Рацион таких рыб состоит главным образом из беспозвоночных, обитающих в толще воды или в грунте. Донные рыбы раскапывают грунт и добывают из него червей, личинок насекомых, моллюсков. Карп способен добывать пищу, проникая в грунт до 15 см, лещ — до 5 см. Активные хищники (жерех, судак) настигают жертву, преследуя ее в открытой воде, другие (щуки, сомы) подкарауливают добычу и хватают ее путем короткого броска.

К специальным приспособлениям для охоты относятся электрический орган у некоторых угрей, оглушающих добычу разрядом с напряжением до 300 В, мечевидный орган у пилы-рыбы.

Плавательный пузырь — производное пищеварительной трубки. Он возникает в эмбриональном периоде развития как вырост на спинной стороне кишки. У некоторых рыб связь плавательного пузыря с пищеводом сохраняется всю жизнь. Изменение объема газов в пузыре ведет к изменению плотности тела рыбы, что позволяет им находиться на той или иной глубине без мышечных усилий. Плавательного пузыря нет только у хороших пловцов (скумбриевые) или у донных видов.

Дыхание у рыб осуществляется через жабры. В переднем отделе пищеварительной трубки имеются жаберные отверстия. Благодаря движениям рта и жаберных крышек вода проходит через жаберные отверстия и омывает жаберные лепестки, расположенные на жаберных дугах. В основании жаберных лепестков проходит приносящая жаберная артерия, доставляющая венозную кровь от сердца. Эта артерия в каждом лепестке распадается на капилляры, в которые проникает растворенный в воде кислород и связывается с дыхательными пигментами крови. Одновременно из крови удаляется CO_2 .

Из капилляров окисленная кровь поступает в выносящие жаберные артерии, которые сливаются в спинную аорту. По спинной аорте и отходящим от нее артериям насыщенная кислородом кровь распределяется по органам и тканям рыбы.

Таким образом, в процессе эволюции произошла смена функций жаберного аппарата водных позвоночных: из органа, служившего для захвата пищевых частиц путем фильтрации воды через жаберные щели, он стал органом дыхания.

Следует отметить, что кислород поступает в тело рыб

и другими путями. Рыбы часто заглатывают воздух, кислород которого всасывается слизистой оболочкой кишечника. У многих видов важное значение имеет кожное дыхание. В водоемах с постоянно низкой концентрацией кислорода в воде у обитающих там рыб (вьюны, угри) от 10 до 30 % потребностей в кислороде удовлетворяется за счет кожного дыхания.

С органами дыхания тесно связана *кровеносная система*. Она состоит из двухкамерного сердца (одно предсердие и один желудочек), отходящей от желудочка брюшной аорты, от которой, в свою очередь, берут начало четыре парные приносящие жаберные артерии. Как уже указывалось, эти артерии распадаются на жаберную капиллярную сеть, где кровь обогащается кислородом. Выносящие жаберные артерии впадают в корни спинной аорты, которые дают начало наружным и внутренним сонным артериям, а затем сливаются в спинную аорту. Пройдя по тканям и отдав кислород, кровь по венам собирается в предсердии, а оттуда поступает в желудочек. Следовательно, у рыб один круг кровообращения. Ткани тела снабжаются максимально окисленной артериальной кровью. Через сердце протекает венозная кровь.

Органами выделения у рыб служат почки — парные лентовидные тела, лежащие справа и слева от позвоночника. У большинства рыб конечным продуктом распада белков является аммиак. Аммиак ядовит и для выведения его из организма требуется большое количество воды. У пресноводных рыб вследствие низкого осмотического давления в окружающей среде вода непрерывно поступает в тело рыбы через наружные покровы и выводится через почки. Вся вода организма обменивается за 3—5 ч. Морские рыбы пьют воду. Вместе с водой в организм поступает много солей, которые выделяются почками и жабрами. Через жаберные лепестки у рыб удаляется также часть аммиака.

Размножаются рыбы только половым путем. Большинство рыб раздельнополы.

Оплодотворение наружное. У немногих гермафродитных видов половые железы (гонады) попеременно функционируют то как семенники, то как яичники. Самооплодотворение в силу этого невозможно. Только у морского окуня разные части гонады одновременно образуют сперматозоиды и яйцеклетки.

Рыбы характеризуются большой плодовитостью,

особенно виды, откладывающие плавающую икру. Так, треска и камбала выметывают несколько миллионов икринок. Высокая плодовитость обусловлена тем, что при осеменении икры вне тела матери вероятность оплодотворения резко снижается и гибнет большая часть икры и мальков. До половозрелого состояния доживают обычно 1—3 % личинок, а иногда десятые и сотые доли процента. Плодовитость снижается у видов, проявляющих заботу о потомстве. Например, многие лососевые откладывают икру в специально сооружаемые ямы и засыпают их галькой. В этих случаях снижается и плодовитость: кета выметывает 2—5 тыс. икринок, горбуша — 1—2 тыс. Колюшки, которые строят гнездо из растений и охраняют его, откладывают всего около 100 икринок. Некоторые тропические рыбы вынашивают икру в ротовой полости или в желудке (сами они в этот период не питаются). У очень немногих видов наблюдается живорождение (морские окуни и некоторые другие). Число потомков в этих случаях невелико.

Некоторые виды (лососи, речной угорь и др.) размножаются один раз в течение жизни и после нереста погибают. Большинство видов нерестятся ежегодно на протяжении жизни.

На разных этапах жизненного цикла рыбам необходимы разные условия среды. В поисках корма, мест для зимовки или нереста рыбы совершают значительные миграции. Морские рыбы часто переплывают из открытого моря к берегам или, наоборот, от прибрежных зон в открытое море. К ним относятся сельди, треска, пикша и др. Рыбы, переходящие для нереста из морей в реки или из рек в моря, называются *проходными*. Из морей в реки для размножения мигрируют многие лососевые, осетровые, некоторые сельди и карповые. Реже встречаются виды, кормящиеся в реках и уходящие на нерест в море. Такие перемещения свойственны угрям.

Нерестовые миграции отражают эволюцию видов проходных рыб.

Рыбы сумели приспособиться к самым разнообразным условиям среды. Они обитают в пресных, в том числе пересыхающих, водоемах, в морях у поверхности воды и на глубинах до 10 тыс. м. Рыбы живут при температуре от -2 до $+50^{\circ}\text{C}$, в широком диапазоне солености и содержания кислорода.

В разных странах мира удельный вес рыбы в общем потреблении белка составляет от 17 до 83 %. Основную

часть рыбы добывают в морях. В рационе человека значительное место занимает и пресноводная рыба, к которой относятся многие ценные виды. Поэтому большое внимание уделяется искусственному разведению рыб, особенно проходных (кета и др.). Искусственное оплодотворение икры и содержание развивающихся эмбрионов в специальных аппаратах позволяют резко сократить гибель икры и молоди рыб. Мальков, перешедших на внешние источники питания, выпускают в реку, по которой они скатываются в море для нагула. Широко применяются и другие приемы с целью улучшить условия размножения рыб: содержание искусственных нерестилищ, регулирование уровня воды в реках, разведение рыбы в прудах (каarp). Помимо использования рыб в пищевых целях, их разведение и акклиматизацию применяют и в других целях. Расселение растительноядных рыб (белого амура и толстолобика) в водохранилищах и оросительных каналах помогает бороться с зарастанием водоемов. В республиках Закавказья, в Средней Азии акклиматизирована гамбузия, снизившая число личинок комаров в водоемах в 20 раз.

В последние десятилетия резко сократилась численность промысловых рыб — камбалы, сельди, трески и др. Это связано как с интенсивным ловом, так и с загрязнением рек, озер и вод Мирового океана нефтью, солями тяжелых металлов, пестицидами, применяемыми в сельском хозяйстве для борьбы с вредителями и смываемыми в больших количествах в моря.

Костные рыбы появляются в девоне. В это время (и позже — в карбоне) распространены двоякодышащие и кистеперые рыбы, давшие начало земноводным. Одновременно возникли и господствовали до середины мезозоя формы, близкие к современным осетровым. Костистые рыбы, наиболее распространенные сейчас и включающие до 90 % современных видов, возникли в начале мезозойской эры. Это наиболее молодая группа. Первые позвоночные — предки рыб — обитали исключительно в пресных водах, но быстро заселили моря и в конце девона морские формы составляли более 70 % от общего числа видов.

Класс земноводные, или амфибии

Земноводные — первые наземные позвоночные, еще сохранившие связь с водной средой. В зависимости от

стадии жизненного цикла они обитают то в воде, то на суше. В течение жизни они, как правило, претерпевают метаморфоз, превращаясь из личинок, ведущих водный образ жизни (см. рис. 36), во взрослые формы, обитающие большей частью вне воды. Общее число видов современных амфибий составляет примерно 2,5 тыс. Они объединяются в три отряда: хвостатые, безногие и бесхвостые. Распространены земноводные преимущественно в районах с высокой влажностью и положительной среднегодовой температурой окружающей среды. Обычные места их обитания — берега пресных водоемов и сырые почвы тропиков и субтропиков. В тропических лесах многие виды перешли к древесному образу жизни. В то же время некоторые виды приспособились к засушливым условиям среды и встречаются в пустынях.

Размеры тела амфибий сравнительно невелики: от 5 см у жерлянок до 40 см у некоторых безногих. Крупные формы встречаются редко (исполинская саламандра достигает 160 см в длину). Наружные покровы амфибий состоят из двух слоев — эпидермиса и дермы. В коже находятся многочисленные железы, вырабатывающие слизь, которая покрывает все тело. Слизь предохраняет кожу от высыхания и выполняет защитную функцию: у ряда видов она ядовита. Через слизь осуществляется также кожное дыхание. У всех земноводных кожа голая, лишенная каких-либо костных или роговых чешуй. Через нее из окружающей среды активно всасывается вода, в частности жабы основную часть потребляемой ими воды получают за счет всасывания росы специализированными участками кожи живота.

Скелет состоит из черепа, позвоночника, костей конечностей и их поясов. Череп амфибий имеет уплощенную форму, в его затылочном отделе находятся две суставные поверхности, служащие для сочленения с шейным позвонком. Благодаря этому голова приобретает некоторую подвижность относительно туловища (вспомним, что у рыб голова прочно соединена с позвоночником и неподвижна относительно туловища). Позвоночник состоит из четырех отделов: шейного, туловищного, крестцового и хвостового. Шейный и крестцовый отделы появляются у земноводных впервые и имеют только по одному позвонку. К поперечным отросткам крестцового позвонка причленяются подвздошные кости тела. Хвостовой отдел выражен у хвостатых

амфибий, а у бесхвостых редуцирован и представлен одной косточкой, которая образуется в результате слияния закладывающихся в эмбриональном периоде развития хвостовых позвонков. Туловищные позвонки хвостатых амфибий несут короткие ребра, у бесхвостых ребра отсутствуют. Парные конечности земноводных резко отличаются от конечностей их предков — кистеперых рыб (см. рис. 61). Если плавник кистеперой рыбы с входящими в его состав костями и мышцами представляет собой цельную упругую пластинку, то конечности земноводных построены в виде системы рычагов — подвижно соединенных суставов. Усложняется строение поясов конечностей, обеспечивающих свободным конечностям прочную опору и осуществляющих их связь с позвоночником. Пояс передних конечностей включает несколько костей и образует суставную впадину для головки плеча. В связи с отсутствием или неполным развитием ребер грудной клетки у амфибий нет и плечевой пояс, имеющий вид полукольца, свободно лежит в толще мускулатуры.

Передняя конечность состоит из плеча, предплечья и кисти. У бесхвостых амфибий локтевая и лучевая кости сливаются, образуя общую кость предплечья. Кисть образована многочисленными мелкими костями и подразделяется на запястье, пясть и фаланги пальцев. Пояс задних конечностей (тазовый пояс) включает три парные кости, образующие вертлужную впадину — место прилегания головки бедра.

Задняя конечность состоит из бедра, голени и стопы. У бесхвостых обе кости голени сливаются в одну. Стопа включает предплюсну и фаланги пальцев (у лягушек большая часть костей запястья и предплюсны срастаются между собой, что является приспособлением к передвижению их прыжками).

Такая схема строения конечностей типична для всех наземных позвоночных и несколько видоизменяется только в связи с особенностями движения.

Мышечная система земноводных значительно усложняется по сравнению с однообразно расположенными мышечными сегментами рыб. Это связано с передвижением животных по твердому субстрату при помощи пятипалых конечностей. Мышечные пласты распадаются на отдельные пучки (мускулы), обеспечивающие движение отдельных костей и конечностей относительно друг друга и всей конечности относительно туло-

вища. Усложняется и специализируется мускулатура головы, участвующая в захвате и проглатывании пищи, вентиляции ротовой полости и т. д.

Анатомическая перестройка скелета и мышечной системы, связанная с выходом земноводных на сушу, обеспечивает им возможность существования в наземных условиях. Однако скорость и маневренность движений, уровень приспособленности в целом невысоки.

Внутреннее строение амфибий изображено на рис. 138.

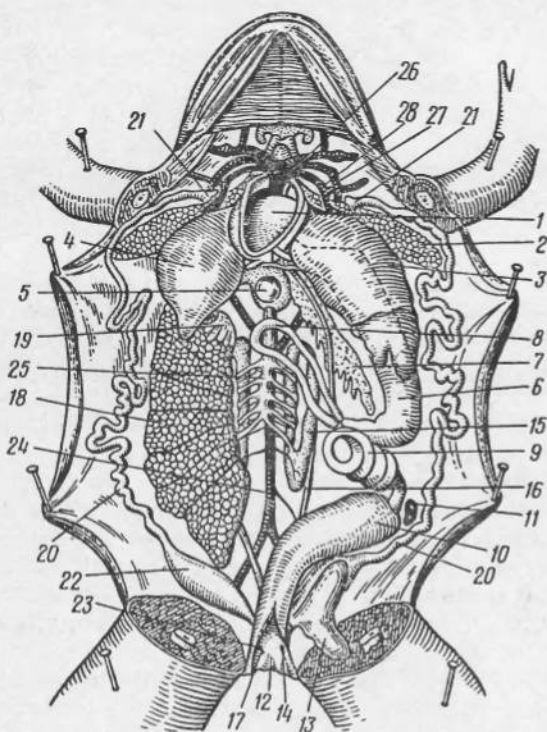


Рис. 138. Вскрытая самка лягушки:

1 — сердце, 2 — легкое, 3, 4 — печень, 5 — желчный пузырь, 6 — желудок, 7 — поджелудочная железа, 8 — двенадцатиперстная кишка, 9 — тонкая кишка, 10 — толстая кишка, 11 — селезенка, 12 — клоака, 13 — мочевой пузырь, 14 — отверстие мочевого пузыря в клоаку, 15 — почка, 16 — мочеточник, 17 — отверстие мочеточника в клоаку, 18, 19 — яичник, 20—22 — яйцевод, 23 — отверстие яйцевода в клоаку, 24 — спинная аорта, 25 — задняя полая вена, 26 — сонная артерия, 27 — дуга аорты, 28 — легочная артерия

Пищеварительная система начинается ротовой щелью, которая ведет в обширную ротоглоточную полость, переходящую в пищевод. В ротоглоточную полость открываются протоки впервые появившихся в эволюции позвоночных слюнных желез. Их секрет служит для смачивания пищевого комка и не воздействует на пищу химически. На дне ротоглоточной области расположен язык. У лягушек он прикреплен передним концом к дну рта, а свободная задняя часть обращена внутрь. Язык выделяет клейкое вещество и служит для ловли мелких животных. На челюстях и других костях, ограничивающих ротоглоточную полость, расположены мелкие конические зубы, помогающие удерживать добычу. У бесхвостых амфибий зубы сохраняются только на верхней челюсти, у жаб челюсти лишены зубов.

Пищевод впадает в желудок, от которого отходит двенадцатиперстная кишка. В печени имеется желчный пузырь, ее проток впадает в двенадцатиперстную кишку. В желчный проток изливается и секрет поджелудочной железы, которая самостоятельного сообщения с кишечником не имеет. Двенадцатиперстная кишка переходит в тонкую, впадающую в широкую прямую кишку. Прямая кишка открывается в клоаку.

Питаются земноводные различными мелкими беспозвоночными. Они могут ловить мальков рыб, а более крупные из них (озерная лягушка) — птенцов водоплавающих птиц. Тритоны уничтожают большое количество личинок комаров.

Органами дыхания у большинства амфибий служат легкие — парные тонкостенные мешки, внутренние стенки которых имеют ячеистое строение. Дыхание обеспечивается колебательными движениями дна ротоглоточной полости. Воздух засасывается через ноздри при опускании дна ротоглоточной полости, а затем при закрытых ноздрях поднятие нижней стенки этой полости проталкивает воздух в легкие. Дыхательная поверхность легких невелика: отношение поверхности легких к поверхности кожи у амфибий составляет 2:3 (для сравнения укажем, что у млекопитающих поверхность легких в 50—100 раз больше поверхности кожи). В связи с этим в жизнедеятельности амфибий важное значение имеет кожное дыхание. У разных видов земноводных через кожные капилляры поступают от 15 до 55 % потребляемого кислорода. Кожное дыхание становится единственным источником кислорода при длительном

нахождении животных в воде: во время спячки или при затаивании в водоеме во время преследования наземными хищниками. В этом случае окисленная кровь через кожную вену поступает в правое предсердие, а левое предсердие становится венозным. Некоторые виды амфибий лишены легких (безлегочные саламандры, дальневосточный тритон), и газообмен у них осуществляется полностью через кожу и слизистую оболочку ротовой полости. Через кожу у амфибий выделяется также двуокись углерода.

Кровеносная система имеет два круга кровообращения. Сердце трехкамерное, состоит из двух предсердий и одного желудочка. Насыщенная кислородом (артериальная) кровь от легких по легочным венам поступает в левое предсердие и оттуда в желудочек. Венозная кровь от органов тела собирается в вены, впадающие в правое предсердие, сюда же поступает окисленная кровь, оттекающая по кожным венам. Следовательно, в правое предсердие попадает не чисто венозная, а смешанная кровь. Когда кровь из обоих предсердий изливается в желудочек, она в нем смешивается только частично. Отходящий от желудочка сосуд дает начало трем парам артерий. При сокращении желудочка из него сначала выталкивается наименее окисленная кровь, которая поступает в легочные артерии. Следующая порция — смешанная кровь — попадает в дуги аорты. На высоте сокращения желудочка наиболее окисленная кровь из левой его половины направляется в сонные артерии, снабжающие головной мозг. Таким образом, наличие двух кругов кровообращения и одного желудочка в кровеносной системе земноводных приводит к тому, что их тело снабжается неполностью окисленной смешанной кровью. Это одна из причин невысокой активности амфибий.

Органами выделения служат парные почки, лежащие по бокам позвоночного столба. В почечных канальцах осуществляется обратное всасывание воды, что имеет большое значение для жизни на суше. Основной конечный продукт метаболизма белков у амфибий — мочевины, для выведения которой требуется меньшее количество воды, чем для аммиака.

Земноводные — раздельнополые животные. *Оплодотворение*, как правило, наружное, в воде. Внутреннее оплодотворение наблюдается у части хвостатых и безногих амфибий. Оплодотворенные яйца обычно раз-

виваются в водоемах, где родители оставляют их на произвол судьбы. В редких случаях в связи с условиями существования личинки амфибий развиваются вне воды. Например, сумчатые лягушки оплодотворенные яйца помещают в складки кожи на спине, откуда выходят уже заканчивающие превращение лягушата. Некоторые виды древесных лягушек строят гнезда из листьев растений, свисающих над водой. Выведшиеся личинки вываливаются в воду, где и заканчивают метаморфоз. Единичным видам свойственно живорождение.

В строении *нервной системы* не произошло крупных изменений по сравнению с рыбами. Головной мозг разделен на пять отделов, свойственных всем позвоночным. Поведение амфибий несложно и основано главным образом на безусловных рефlekсах. Условные рефlekсы вырабатываются медленно и быстро угасают. Слабое развитие головного мозга связано с крайне однообразными движениями амфибий.

В строении *органов чувств* возникает ряд изменений, связанных с выходом животных на сушу. Глаза приобретают подвижные веки, защищающие роговицу от высыхания. Роговица становится выпуклой, хрусталик линзовидной формы, что обеспечивает возможность различать предметы на большом расстоянии. Орган слуха приспособлен к лучшему восприятию звуковых колебаний в воздушной среде: в нем появляется среднее ухо, представляющее собой полость с косточкой, затянутой барабанной перепонкой. У всех личинок амфибий имеются органы боковой линии, которые во взрослом состоянии сохраняются только у водных форм в виде групп чувствующих клеток, разбросанных в коже.

Среда обитания амфибий резко отличается в зависимости от стадии онтогенеза. Личинки, как правило, живут в воде. Взрослые формы ведут обычно полуводный или полностью наземный образ жизни. Исключительно в воде обитают некоторые хвостатые амфибии, из бесхвостых — африканская шпорцевая лягушка. Почти все безногие — обитатели почвы, редко выходящие на поверхность. В тропических лесах есть виды, живущие на деревьях.

При всем разнообразии условий обитания земноводных, их географическое распространение ограничено рядом условий. К ним относятся: достаточно высокая температура окружающей среды, наличие водоемов, значительная влажность воздуха, определенный хими-

ческий состав воды и почвы. По этим причинам амфибии наиболее многочисленны в тропических областях. Они не выдерживают низких температур и практически не встречаются за полярным кругом. Плохо переносят земноводные и жаркий сухой климат. Только некоторые виды приспособились к жизни в пустынях благодаря ороговению эпидермиса, уменьшающему испарение воды, и способности накапливать запасы воды в мочевом пузыре.

Значение земноводных заключается в том, что они поедают многих вредных беспозвоночных (моллюсков, насекомых и их личинок), а нередко мышей и крыс — переносчиков возбудителей болезней человека. Сами амфибии служат пищей для многих птиц и млекопитающих — уток, журавлей, черного хоря, енотовидной собаки. В некоторых странах население употребляет в пищу мясо крупных лягушек и саламандр. Происхождение амфибий от кистеперых рыб было уже подробно рассмотрено (см. с. 166). Следует отметить, что приспособление рыб к жизни на суше сопровождалось крупными изменениями их организации (ароморфозами): преобразованием плавника в ходильную конечность, дифференцировкой мускулатуры, развитием органа воздушного дыхания — легких и второго круга кровообращения, разрывом прочной связи черепа с позвоночником. Усовершенствование этих новообразований привело к широкому расселению позвоночных по суше. Современные формы амфибий появились в конце юрского — начале мелового периодов мезозойской эры.

ПОЗВОНОЧНЫЕ С ЗАРОДЫШЕВЫМИ ОБОЛОЧКАМИ (АМНИОТЫ)

Пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие составляют группу высших позвоночных, ведущих наземный образ жизни. Оплодотворение у них только внутреннее. Размножение происходит на суше и только немногие живородящие виды (морские змеи, китообразные) размножаются в воде. Для всех высших позвоночных характерно образование в эмбриональном периоде развития зародышевых оболочек, в том числе водной оболочки — *амниона*. У видов, откладывающих яйца, зародышевые оболочки обеспечивают возможность развития зародыша в воздушной среде. Напомним, что низшие позвоночные, у которых зародышевые оболочки

не образуются вследствие развития зародыша в водной среде, носят название *анамний*.

По сравнению с анамниями высшие позвоночные имеют ряд прогрессивных черт. Увеличивается объем переднего мозга, где возникает зачаток серой коры больших полушарий (у рептилий), достигающий максимального развития у млекопитающих. Наличие длинного шейного отдела позвоночника увеличивает подвижность головы и улучшает ориентацию животных в пространстве. Кожа ороговевает и имеет разнообразные придатки (роговые чешуи, перья, волосы), защищающие тело от иссушения и действия других неблагоприятных факторов среды. Дыхание у высших позвоночных только легочное. Имеется грудная клетка, обеспечивающая более эффективный — всасывающий — механизм дыхания. Сердце и артериальная система изменяется в сторону все более полного разделения артериального и венозного кровотоков. Появляется новый орган выделения — тазовая почка, обладающая высокой концентрационной способностью по сравнению с почками водных животных.

Класс пресмыкающиеся, или рептилии

Современные рептилии — широко распространенный класс позвоночных животных, насчитывающий около 6000 видов. Рептилии представлены различными формами и обитают в самых разных условиях: в тропических лесах и реках, в морях, в умеренной зоне, в пустынях Средней Азии и на Крайнем Севере. Все они группируются в четыре четко выраженных отряда: клювоголовые (представлен одним видом — гаттерией), чешуйчатые (сюда относятся ящерицы, хамелеоны и змеи), крокодилы и черепахи. Вследствие того что каждый отряд отличается существенными особенностями, рассмотрим строение рептилий на примере ящерицы (рис. 139).

Тело пресмыкающихся покрыто кожей, состоящей из многослойного эпидермиса и соединительно-тканной дермы. Верхние слои эпидермиса ороговевают, образуя придатки (чешуи, щитки). Кожных желез у рептилий почти нет, вследствие чего их кожа сухая. Ороговение кожи и слабое развитие желез (выделяющих главным образом пахучие секреты) защищают тело животных от потери воды.

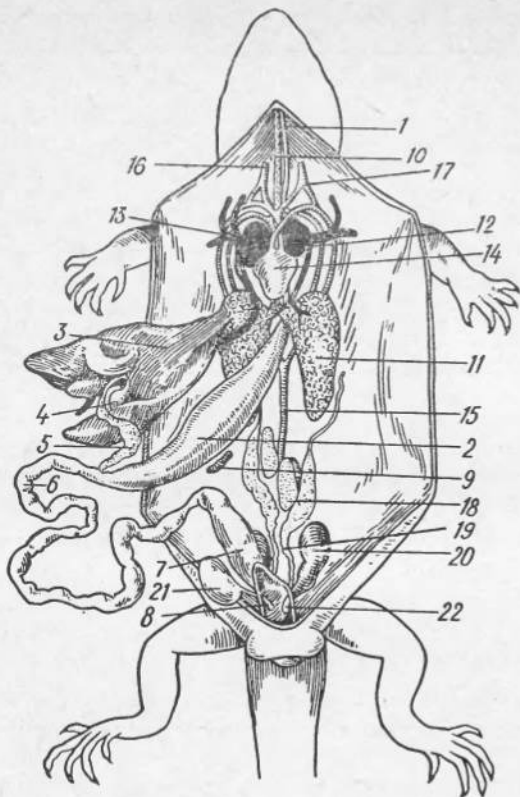


Рис. 139. Вскрытая ящерица:

1 — пищевод, 2 — желудок, 3 — печень, 4 — желчный пузырь, 5 — поджелудочная железа, 6 — двенадцатиперстная кишка, 7 — прямая кишка, 8 — клоака, 9 — селезенка, 10 — трахея, 11 — легкое, 12 — левое предсердие, 13 — правое предсердие, 14 — желудочек сердца, 15 — спинная аорта, 16, 17 — сонная артерия, 18 — семенник, 19 — семяпровод, 20 — почка, 21 — мочевой пузырь, 22 — отверстие мочеточника в клоаке

Позвоночник делится на четыре отдела: шейный, пояснично-грудной, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел у ящерицы состоит из восьми позвонков. Особенность шейного отдела позвоночника — своеобразное строение двух первых позвонков. Первый шейный позвонок имеет вид кольца, в которое заходит зубовидный отросток второго шейного позвонка. Таким образом, первый позвонок (сочленяющийся с черепом) может

свободно вращаться вокруг зубовидного отростка второго позвонка, что обеспечивает большую подвижность головы. Такое строение двух первых шейных позвонков сохраняется у всех последующих классов позвоночных. Все позвонки пояснично-грудного отдела имеют ребра. Ребра первых пяти позвонков присоединяются к груди-не, образуя грудную клетку (грудина и грудная клетка отсутствуют у змей). Крестцовый отдел состоит из двух позвонков, к поперечным отросткам которых причле-няются подвздошные кости. Парные конечности сохра-няют общую схему строения конечностей наземных поз-воночных.

Мускулатура пресмыкающихся более дифференци-рована, чем у амфибий. Развиваются жевательные мышцы, приводящие в движение челюсти, появляется шейная мускулатура. В связи с переходом рептилий на легочное дыхание образуются межреберные мышцы, приводящие в движение грудную клетку.

Пищеварительный тракт имеет хорошо обособлен-ные отделы: ротовую полость, глотку, пищевод, желу-док, тонкую, толстую кишку, которая открывается в клоаку.

На дне ротовой полости располагается подвижный мускулистый язык, способный далеко выбрасываться. У змей и многих ящериц он тонкий и часто раздвоенный на конце. На челюстях и других костях ротовой полости сидят многочисленные зубы. У некоторых змей имеются крупные ядовитые зубы (кобры, морские змеи, гадюки). Эти зубы имеют протоки, в которые поступает секрет вырабатывающих яд видоизмененных слюнных желез. В ротовую полость открываются протоки хорошо разви-тых слюнных желез. У змей челюсти и связанные с ними кости (нёбные, крыловидные, чешуйчатые) соединены подвижно, связки челюстного аппарата могут сильно растягиваться, что обеспечивает заглатывание живот-ных, значительно превышающих диаметр тела самой змеи. У растительноядных видов (сухопутные черепахи) хорошо развита слепая кишка. Большинство видов пот-ребляет живую пищу. Так, ящерицы поедают насеко-мых, червей и моллюсков. Морские черепахи и морские змеи обычно питаются крабами. Ужи истребляют много амфибий. Крокодилы и крупные змеи нападают не только на мелких животных, но и на крупных зверей.

Дыхательная система представлена мешковидными легкими, от стенок которых отходят многочисленные

перегородки, делящие полость легкого на мелкие ячейки. У змей сохраняется только одно правое легкое.

Кровеносная система рептилий развивается в направлении более полного разделения артериального и венозного кровотоков. Сердце трехкамерное, но перегородка между предсердиями всегда полная (у хвостатых амфибий перегородка между предсердиями неполная, кроме того, неполная перегородка есть в желудочке, благодаря чему кровь здесь смешивается только частично).

У крокодила сердце имеет два самостоятельных желудочка. От правой части желудочка отходит сосуд, который делится затем на левую и правую легочные артерии. От левой части желудочка (содержащей артериальную кровь) отходит правая дуга аорты, которая дает начало сонным и подключичным артериям. Таким образом, голова и пояс передних конечностей рептилий снабжаются чисто артериальной кровью. От середины желудочка отходит левая дуга аорты, которая соединяется с правой дугой, и образует спинную аорту. Следовательно, спинная аорта несет смешанную кровь.

Органы выделения представлены парными тазовыми почками. Клетки длинных канальцев нефронов тазовых почек дифференцированы по строению и функции. Благодаря этому в канальцах происходит эффективное обратное всасывание воды (до 90—95 %). Основным продуктом белкового обмена у рептилий служит мочева кислота, почти нерастворимая в воде. В связи с этим моча у рептилий кашицеобразная и выведение ее требует расхода очень малого количества воды.

Рептилии раздельнополы, *оплодотворение* всегда внутреннее. У некоторых видов наблюдается партеногенетическое развитие. Развитие прямое, что связано с накоплением большого количества желтка в яйцеклетке. Из яйца вылупляется молодое животное, сходное по строению со взрослым, с недоразвитыми только половыми железами. Большинство пресмыкающихся откладывают яйца в грунт. Обычно рептилии, отложив яйца, покидают их. В редких случаях наблюдается забота о потомстве. Так, самки питонов обвиваются вокруг яиц своим телом, не только охраняя их, но и поддерживая определенную температуру в кладке. Нередко встречается яйцеживорождение, связанное с задержкой яиц в половых путях самки. У некоторых змей (морские змеи) наблюдается истинное живорождение, при кото-

ром формируется плацента, в принципе сходная с плацентой млекопитающих.

Нервная система рептилий усложняется, головной мозг более развит. Передний мозг имеет относительно большие размеры, появляется кора больших полушарий из серого мозгового вещества. Промежуточный мозг образует теменной орган, своим строением напоминающий глаз, эффективно воспринимающий световые раздражения. Мозжечок сильно развит, что соответствует большому разнообразию движений по сравнению с амфибиями. Деятельность центральной нервной системы у рептилий в целом стоит на более высоком уровне, чем у амфибий. Однако основу их поведения составляют безусловные рефлексы. В связи с зачаточным состоянием коры головного мозга условные рефлексы вырабатываются с трудом, индивидуальное обучение играет в их жизни небольшую роль, сложные акты поведения (миграции, забота о потомстве и пр.) обусловлены действием комплексов безусловных рефлексов — инстинктов.

Высокого развития достигают *органы чувств*. Глаза снабжены веками. Имеется третье веко — мигательная перепонка, закрывающая глаз из его переднего угла. Глаз приспособлен к рассматриванию предметов, находящихся на разных расстояниях. У некоторых змей на переднем конце головы имеются ямки, способные воспринимать инфракрасное излучение, а также разницу температур между предметами с точностью до тысячных долей градуса. Орган слуха рептилий состоит из среднего и внутреннего уха. Устроен он сравнительно просто, что указывает на относительно небольшую роль его в жизни пресмыкающихся. Хорошо развито обоняние. У пресмыкающихся в ротовой полости имеется особый орган, позволяющий тонко различать запахи.

Рептилии заселяют все климатические зоны земного шара, кроме арктической и антарктической. В горы они поднимаются до высоты 5 тыс. м над уровнем моря. Возможность размножаться на суше позволила рептилиям приспособиться к обитанию не только в условиях теплого влажного климата, но и в сухих жарких пустынях. Многие виды ящериц и змей живут на сильно засоленных почвах, змеи и черепахи длительное время проводят в морской воде. Есть виды, полностью перешедшие к жизни в морях и никогда не выходящие на сушу (морские змеи). В связи с разнообразием условий жизни

рептилии выработали приспособления, позволяющие им существовать в самых разных местах обитания. Среди них есть виды наземные, водные, полуводные, живущие на деревьях. Современные рептилии отсутствуют только в воздухе. Чрезвычайно разнообразен характер передвижения рептилий. Только некоторые из них «пресмыкаются», т. е. волочат тело по земле. Крокодилы, вараны, многие ящерицы бегают высоко приподняв тело на ногах. Есть виды, способные пробегать большое расстояние на одних только задних ногах (агамы, игуаны, австралийская плащеносная ящерица). Для рептилий характерно приспособительное поведение. Многие зарываются в землю или залезают в норы других животных, спасаясь от жары, а пустынные ящерицы забираются на ветки кустарников. Готовясь к зимовке, ящерицы, змеи, черепахи зарываются в норы, часто скапливаясь там в больших количествах (гадюки).

Пресмыкающиеся обособились от стегоцефалов (класс земноводные) в конце каменноугольного периода палеозойской эры. В это время произошли сильные изменения, которые привели к возникновению более разнообразного климата, распространению растительности на обширных территориях, удаленных от водоемов, широкому расселению в связи с этим членистоногих — кормовой базы для наземных позвоночных. Первые рептилии — котилозавры — были еще очень близки к стегоцефалам. В процессе расселения котилозавров по суше и приобретения ими приспособлений к наземной среде обитания они разделились на несколько эволюционных ветвей, представители которых занимали господствующее положение в животном мире на протяжении всей мезозойской эры.

Предки ныне существующих отрядов возникли в разное время. Крокодилы появляются в конце триаса. Крокодилы современного типа существуют с мелового периода. Черепахи представляют одну из древнейших групп рептилий, произошедших непосредственно от котилозавров. Предки их известны с пермских отложений, в триасе уже появляются настоящие черепахи, сохранившие с тех времен до наших дней основные черты своей организации.

Ящерицы становятся многочисленными в меловом периоде. Змеи развились позже всех остальных рептилий. Они появились лишь в конце мелового периода. Расцвет чешуйчатых приходится уже на тре-

тичный период, когда большинство групп рептилий вымерло.

Значение рептилий в биоценозах заключается в том, что они служат регуляторами численности беспозвоночных и мелких позвоночных животных. Ящерицы и змеи активно уничтожают насекомых и мелких грызунов — вредителей сельского хозяйства. Кожа некоторых змей и крокодилов используется для изготовления различных изделий. С этой целью в Центральной и Южной Америке крокодилов разводят искусственно, мясо крупных ящериц, змей и черепах употребляют в пищу. В связи с интенсивным истреблением многие крупные рептилии находятся на грани исчезновения и требуется их охрана.

Класс птицы

Птицы — специализированный класс высших позвоночных, приспособившихся к полету. Их передние конечности превратились в крылья, что дало им возможность освоить воздушную среду, не утратив возможности передвигаться по твердому субстрату или лазать. Ряд крупных изменений в строении наряду со множеством частных приспособлений позволили птицам широко расселиться и образовать многочисленные формы. В настоящее время насчитывается более 8 тыс. видов птиц, объединяемых в 35—40 отрядов, т. е. это самый многочисленный класс среди наземных позвоночных.

Класс птиц делится на три надотряда: пингвины (около 15 видов); бескилевые птицы (африканские страусы, американские страусы, австралийские страусы, бескрылые, или киви); килегрудые (гагарообразные, поганки, аистообразные, гусеобразные, дневные хищники, куриные, кулики, голуби, кукушки, попугаи, воробьиные и др.). Некоторое представление о разнообразии птиц дают рис. 54, 55.

Тело у птиц округлое, голова небольшая. Шея, как правило, длинная и подвижная. Птицы покрыты перьями, которые придают телу обтекаемую форму. Размеры птиц очень разнообразны. Самые мелкие (колибри) имеют массу тела 1,6—2 г, лебеди, грифы достигают 14—16 кг. У нелетающих птиц масса тела больше: у пингвинов — до 40 кг, у страусов — до 80—90 кг. Вымершие эпиорнисы имели массу 300—400 кг.

Кожа птиц тонкая, сухая, почти лишенная желез. Единственная кожная железа — копчиковая, расположенная над корнем хвоста. Ее жироподобный секрет

служит для смазывания перьев. Копчиковая железа хорошо развита у водоплавающих птиц и отсутствует у птиц, обитающих в засушливых условиях (страусы, дрофы). Эпидермис образует многочисленные производные. Челюсти птиц покрыты роговым веществом (клюв), пальцы, иногда голень задних конечностей — роговыми чешуями. На пальцах имеются роговые когти. Тело покрыто перьями — преобразованными чешуями рептилий. Приспособление к полету вызвало перестройку скелета птиц. *Позвоночник* состоит из пяти отделов, но подвижность сохраняет только шея. Грудные позвонки срастаются между собой и с крестцом. Грудная клетка образована подвижными ребрами и грудиной. У большинства современных птиц грудина имеет костный киль, к которому справа и слева прикреплены мышцы, приводящие в движение крылья.

Нелетающие птицы (страусы и некоторые другие) не имеют киль. У нелетающих пингвинов киль развит сильно, так как передние конечности у них выполняют большую работу при нырянии. Поясничные позвонки полностью срастаются между собой, с подвздошными костями и с крестцовыми позвонками. Часть хвостовых позвонков также срастается с крестцом. В результате образуется так называемый сложный крестец, состоящий из большого числа позвонков и имеющий важное приспособительное значение в связи с опорой тела только на задние конечности. Череп птиц по схеме строения очень близок к черепу рептилий. Отличие заключается главным образом в том, что кости черепа очень тонкие, рано срастаются. Очень велики объем мозговой коробки и глазные впадины, что связано с развитием головного мозга и очень крупными глазными яблоками. Передние конечности и их пояс сильно изменены в связи с приспособлением к полету. Отметим только, что левая и правая ключицы срастаются между собой, что придает поясу особую упругость. Запястье и пясть преобразуются в сложную пястно-запястную кость, из пальцев сохраняются только три. Задние конечности состоят из бедра, голени, образованной сросшимися берцовыми костями, цевки и четырех пальцев. Цевка характерна только для птиц и возникает в результате срачивания нижних костей предплюсны и костей плюсны и у взрослых птиц представляет единую кость. В целом скелет птиц очень прочный, легкий, кости содержат полости, заполненные воздухом.

Мышечная система птиц более дифференцирована, чем у рептилий, и имеет ряд особенностей. Крупные мышцы, приводящие в движение конечности, располагаются на туловище, а к конечностям идут сухожилия. Основная масса мускулатуры сосредоточена на груди, где находятся мышцы, приводящие в движение крылья. Совершенство опорно-двигательного аппарата птиц позволяет им перемещаться в воздухе с большой скоростью и преодолевать огромные расстояния. Во время миграции серая ворона летит со скоростью 50 км/ч, утки — 70—100, гуси — 90—100 км/ч. С большой скоростью могут перемещаться нелетающие птицы. Например, у страусов она достигает 50 км/ч.

Интенсивная и разнообразная двигательная активность птиц сопряжена с большой затратой энергии. Строение и функционирование *пищеварительной системы* обеспечивает быстрое переваривание пищи и выведение неиспользованных остатков наружу. Функцию захвата и удержания пищевых объектов выполняют роговые чехлы, одевающие верхнюю и нижнюю челюсти. Форма клюва очень изменчива и прямо зависит от характера пищи и способов ее доставания (см. рис. 55, 56). В ротовой полости пища смачивается слюной. Длинный пищевод образует расширение — зоб, служащий для временного нахождения в нем проглоченной пищи (рис. 140). У некоторых видов (голуби, фламинго и др.) стенки зоба в период выкармливания птенцов выделяют жирное творожистое вещество, которым птицы кормят своих птенцов. Желудок состоит из двух отделов — железистого и мускульного. Толстостенный мускульный желудок выстлан плотной кутикулой. Благодаря движениям стенок желудка и проглатываемых птицами камешек пища перетирается. Перетирание пищи и высокая активность ферментов обеспечивают высокую скорость пищеварения. Например, у домового воробья зерно переваривается за 3—4 ч, жуки — за 1 ч, гусеницы — за 15 мин. Тонкая кишка относительно длинная, она в 8—12 раз превышает длину тела. Задний отдел кишечника короткий, прямая кишка отсутствует, что рассматривается как приспособление к облегчению тела. Питание птиц чрезвычайно разнообразно. Они поедают громадное количество насекомых: например, горихвостка за лето съедает до 1 млн. насекомых, королек в течение года — до 4 млн. Много вредителей леса уничтожают дятлы. Птицы потребляют также большое коли-

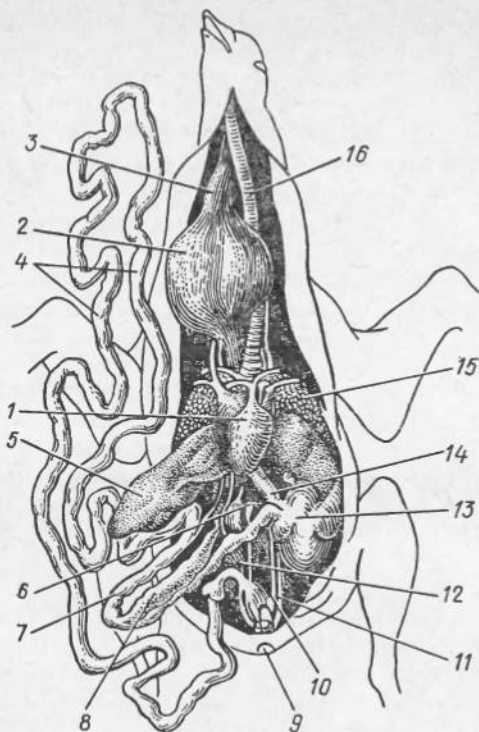


Рис. 140. Внутреннее строение птицы:

1 — сердце, 2 — zob, 3 — пищевод, 4 — тонкая кишка, 5 — печень, 6 — семенники, 7 — двенадцатиперстная кишка, 8 — поджелудочная железа, 9 — клоака, 10 — семяпровод, 11 — мочеточник, 12 — почки, 13 — мускульный желудок, 14 — железистый желудок, 15 — легкие, 16 — трахея

чество саранчи, гусениц, вредителей сельского хозяйства. Многие виды поедают семена сорных растений. Дневные хищники, а также вороны, сороки, чайки, цапли и другие активно ловят сусликов, полевок, мышей. Многие виды питаются рыбой. Прожорливость птиц объясняется большими тратами энергии во время полета. Мелкие птицы вынуждены потреблять за сутки количество пищи, составляющее 50—80% от массы их тела, крупные — 15—40 %.

Органы дыхания птиц очень своеобразны и состоят из легких и воздушных мешков. Воздушные мешки располагаются между внутренними органами, мышцами и заходят внутрь полых костей. Бронхи, войдя в легкие,

ветвятся. Некоторые из них пронизывают легкие насквозь и впадают в воздушные мешки. При вдохе часть воздуха поступает в легкие, а часть направляется в воздушные мешки. Во время выдоха воздух из воздушных мешков поступает в легкие, где происходит газообмен. Таким образом, насыщение крови кислородом осуществляется как при вдохе, так и при выдохе. Это явление получило название *двойного дыхания*. Воздушные мешки имеют и другие функции. Во время полета при усиленной работе они предохраняют организм от перегревания.

В строении *кровеносной системы* птиц произошло крупное изменение, позволившее резко повысить уровень жизнедеятельности и послужившее анатомической основой их теплокровности. Это изменение заключается в полном разделении артериального и венозного кровотоков благодаря появлению полной перегородки между левой и правой половинами желудочка и утрате одной из дуг аорты. Из левого желудочка отходит единственная дуга аорты — правая, которая снабжает тело птиц максимально насыщенной кислородом кровью. Высокому уровню жизнедеятельности птиц соответствует интенсивная работа сердца. Так, у голубя в покое частота сердцебиений равна в среднем 165 ударов в минуту, а в полете — 550.

Органы выделения — почки. Как и у пресмыкающихся, конечный продукт белкового обмена — мочева кислота. Потери воды при мочеиспускании невелики. Поэтому потребности птиц в воде ограничены. Многие виды совсем не пьют воды (большинство хищных птиц, некоторые воробьиные).

Птицы — раздельнополые яйцекладущие животные. У самцов имеются парные семенники, у самок — один (левый) яичник. *Оплодотворение внутреннее*. Яйцеклетка содержит большое количество желтка. При прохождении яйцеклетки по яйцеводу она окружается оболочками, из которых белковая содержит запасы воды и предохраняет желток от толчков, а скорлуповая защищает яйцо от механических повреждений. Кроме того, во время развития эмбриона соли кальция из скорлупы расходуются на построение скелета. Одно из проявлений *заботы о потомстве* у птиц — насиживание яиц. Птицы откладывают яйца не просто во внешнюю среду, а в специально построенные гнезда, где яйца развиваются в относительно постоянных условиях, соз-

даваемых телом родителей. Почти все птицы проявляют заботу о потомстве еще некоторое время после вылупления птенцов. Все это обуславливает высокую степень выживания потомства, и яйцекладность птиц по конечному эффекту не уступает живорождению млекопитающих.

По степени зрелости птенцов в момент вылупления различают птиц выводковых и гнездовых. У выводковых птенцы выклевываются зрячими, покрытыми пухом, способными ходить и самостоятельно склевывать корм. Сюда относятся виды, обитающие преимущественно на земле или на воде: страусовые, куриные, гусиные, дрофы. У гнездовых птенцы голые, часто слепые, беспомощные. Они долго остаются в гнезде и выкармливаются родителями (воробьиные, дятлы, стрижи, голуби, зимородки).

Для птиц характерно сложное *поведение*. Они образуют устойчивые семейные пары, в которых функции самца и самки существенно различны, собирают запасы на зиму, совершают длительные миграции. Птицы активно охраняют свои гнездовые участки, у них сложный брачный ритуал, они способны изменять свое поведение в соответствии с изменениями окружающей среды, приобретая индивидуальный опыт. Все эти черты обусловлены развитием *нервной системы* птиц. Размеры головного мозга увеличиваются. Если у рептилий масса головного мозга равна массе спинного мозга, то у птиц она всегда больше в 1,5—2,5 раза. Это зависит в первую очередь от развития полушарий переднего мозга, которые вместе со средним мозгом обеспечивают сложные формы поведения. Принципиально важно, что приобретение индивидуального опыта путем выработки условных рефлексов облегчает приспособление к меняющейся среде путем целесообразного поведения (при появлении новых кормов, новых врагов). Способность к обучению позволяет распространить приобретенный опыт среди потомства или среди стаи, в результате чего выживаемость увеличивается. Особенностью мозга птиц являются также большие размеры мозжечка, что связано со сложными движениями во время полета. Обонятельные доли у птиц невелики. Это указывает на незначительную роль обоняния в их жизнедеятельности.

Основные *органы чувств* — зрение и слух. Орган зрения — основной для ориентировки во внешней среде. Глазные яблоки очень крупные, особенно у хищных

птиц, активных в сумерки и ночью. Острота зрения очень большая, птицы способны различать цвета и оттенки. Отчетливость изображения (аккомодация) достигается изменением формы хрусталика под действием ресничной мышцы и изменением расстояния между хрусталиком и сетчаткой. Орган слуха анатомически сходен с органом слуха рептилий (состоит из внутреннего и среднего уха), но отличается более высокой чувствительностью и улавливает звуковые колебания частотой от 30 до 20 000 Гц.

Из наземных позвоночных птицы распространены наиболее широко, даже более широко, чем млекопитающие. Широкое распространение птиц обусловлено, во-первых, постоянной температурой тела, во-вторых, насиживанием яиц, при котором яйца развиваются в относительно постоянных температурных условиях, и, в-третьих, способностью к перелетам, позволяющим им заселять местности, пригодные для существования в немногие месяцы года, и перемещаться на большие расстояния в поисках корма. Можно сказать, что пределом распространения птиц служит наличие корма.

Птицы — обязательный компонент практически любого биоценоза. Вследствие своей многочисленности и разнообразия птицы выступают в роли эффективных регуляторов численности насекомых, паукообразных, мелких позвоночных. Некоторые птицы служат опылителями растений (колибри). Птицы способствуют распространению семян многих растений. Устраивая запасы семян сибирского кедра, сосны и желудей, они способствуют тем самым расселению этих растений. Такие птицы, как дрозды, свиристели, сороки, славки, рябчики и многие другие, имеют решающее значение для расселения рябины, бересклета, терна, малины, ежевики, черники, брусники и др. Семена этих растений, проходя через кишечный тракт, не теряют всхожести. Птицы распространяют семена растений на вырубках, гарях и других оголенных участках, что тоже способствует быстрому восстановлению биоценоза после разного рода стихийных бедствий.

Значение птиц для сельского хозяйства определяется тем, что они истребляют мелких грызунов. Дневные (орлы, пустельги, кобчик и др.) и ночные (совы, неясыть и др.) хищники при обилии грызунов питаются только ими. Существенно, что в силу приспособительного поведения птицы могут переключаться с обычных источни-

ков пищи на другие, если они в изобилии. Так, в годы массового размножения мышей ими питаются не только хищные птицы, но и вороны, сороки, грачи, сойки, чайки. Птицы имеют важное значение для человека как объект промысла. В нашей стране обитает примерно 150 видов охотничьих птиц. Ежегодный промысел водоплавающей и боровой дичи составляет более 30 млн. шт. Интенсивный отстрел и изменение природной обстановки в связи с хозяйственной деятельностью человека (рубка леса, осушение болот, распахивание степей и т. д.) привели к сокращению ресурсов дичи. Некоторые промысловые виды находятся на грани исчезновения, охота на них запрещена и они занесены в Красную книгу СССР. К ним относятся краснозобая казарка, горный гусь, фламинго, кречет, пеликаны, белый журавль и ряд других.

Птицы произошли в конце триасового — начале юрского периода мезозойской эры от вполне сформированных рептилий. Именно поэтому в основных чертах своего строения они очень близки к рептилиям и могут рассматриваться как прогрессивная ветвь пресмыкающихся. Предки птиц передвигались на задних ногах, имели длинный хвост, передние конечности служили им для схватывания пищи. Эволюция этой группы шла по пути приспособления первоначально к лазанью по деревьям, в связи с чем задние конечности стали единственным орудием опоры о твердый субстрат, а передние специализировались для лазания путем обхвата пальцами ветвей. Такая функция крыла сохранилась у птенцов современных тропических птиц гоацинов, которые лазают по деревьям, цепляясь за ветви хорошо развитыми подвижными и снабженными когтями первым и вторым пальцами крыла. По мере развития эта способность у них пропадает.

Дальнейшим этапом было удлинение и расширение краев чешуй и превращение их в перья, что дало им возможность перепрыгивать с ветки на ветку и совершать планирующие перелеты. Предки птиц эволюционировали на протяжении мезозойской эры и только в палеогене появляются формы, близкие к современным. Хотя в это время еще встречаются зубатые формы, но уже существовали воробьиные, стрижи, дятлы и другие современные группы. В середине кайнозойской эры видовой состав орнитофауны становится близким к современному.

Млекопитающие — теплокровные наземные позвоночные, тело которых покрыто волосяным покровом. Класс млекопитающие объединяет животных, характеризующихся живорождением и вскармливанием детенышей молоком, полным разделением артериального и венозного кровотоков, высокоразвитой способностью к терморегуляции, обеспечивающей постоянную температуру тела, сильно развитой серой корой больших полушарий головного мозга, являющейся основой чрезвычайно сложного и совершенного поведения и способности к обучению.

В настоящее время класс млекопитающих включает более 4,5 тыс. видов и делится на три подкласса. Первозвери, или клоачные, — группа примитивных млекопитающих, откладывающих яйца и распространенных в Австралии и на прилегающих островах. Челюсти превращены в клюв, одетый роговым чехлом. Имеют клоаку, как у птиц и рептилий. Многочисленные протоки млечных желез открываются на особых участках кожи — железистых полях. У взрослых яйцекладущих зубов нет, но у молодых утконосов имеются зубы, очень сходные с зубами мезозойских зверей. Первозвери имеют волосяной покров, но температура тела (22—36 °С) сравнительно низкая и непостоянная. Сумчатые (кенгуру, сумчатый волк, американский опоссум, сумчатая белка и др.) объединяют низших млекопитающих, основной признак которых — очень слабое развитие плаценты. В связи с этим детеныши рождаются слабо развитыми после короткого периода внутриутробного развития и продолжают развитие в кожистой сумке на брюхе, в полость которой открываются соски. Третий подкласс — плацентарные, или высшие звери, — самая многочисленная и высокоорганизованная группа современных млекопитающих, распространенных на всех материках и в самых различных условиях. Помимо многочисленных наземных видов есть виды летающие, полуводные, водные, заселяющие толщу почвы.

Млекопитающие чрезвычайно разнообразны по строению и размерам. Самые маленькие из них (землеройка-крошка, белозубка-малютка) весят около 2 г, самые крупные (синий кит) — более 120 т.

Строение отдельных органов и систем отражает высокую организацию млекопитающих в целом.

Кожа имеет более сложное строение, чем у других позвоночных. Шерстный покров, а у водных видов (киты, тюлени) — подкожный жир предохраняет тело от излишней потери тепла. В процессах терморегуляции принимают участие кожные кровеносные сосуды, диаметр которых может изменяться в широких пределах, и потовые железы, испарение секретов которых с поверхности кожи повышает теплоотдачу. Потовые железы развиты у млекопитающих в разной степени. Они отсутствуют у ленивцев, китообразных, слабо развиты у собак и кошек.

Помимо потовых у млекопитающих имеются сальные и пахучие железы (видоизменение потовых или сальных желез). Сальные железы образуют жироподобный секрет, который служит для смазывания волос и поверхностного слоя эпидермиса.

Выделения этих желез обеспечивают несмачиваемость шерсти водных животных. Секрет пахучих желез играет большую роль в жизни млекопитающих (наряду с мочой и другими выделениями). Пахнущие выделения служат средством внутривидового общения. С их помощью животные метят границы занятых ими участков, находят своих детенышей. Они имеют большое значение в брачном поведении. Видоизменениями потовых желез являются млечные железы.

Эпидермис образует многочисленные производные — волосы, ногти, когти, копыта, рога, чешуи. Видоизменения волос представляют собой щетина и иглы. Строение того или иного придатка эпидермиса находится в прямой зависимости от условий существования и образа жизни зверей. Так, у лазающих зверей пальцы имеют острые загнутые когти. У видов, роющих норы, когти тупые и уплощенные. У быстро бегающих крупных млекопитающих развиваются копыта, при этом у лесных видов (олени, лоси) копыта широкие и плоские.

Мышечная система млекопитающих очень дифференцирована и включает большое число разнообразно расположенных мускулов. Характерная черта класса — наличие куполообразной мышцы — диафрагмы, отграничивающей брюшную полость от грудной. Ее роль заключается в изменении объема грудной клетки в процессе дыхания. Значительное развитие получает подкожная мускулатура, приводящая в движение те или иные участки кожи. На лице она представлена мимической мускулатурой, особенно развитой у приматов.

Скелет млекопитающих состоит от осевого скелета (позвоночник, скелет головы), скелета свободных конечностей и их поясов. Позвоночник делится на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы. Для шейного отдела характерны два видоизмененных первых позвонка, обеспечивающих подвижность головы, что свойственно вообще всем амниотам (см. с. 363). Шейных позвонков всегда семь независимо от длины шеи. К передним грудным позвонкам причленяются ребра, соединенные с грудиной. Остальные грудные позвонки несут ребра, не достигающие до грудины. У летучих мышей и у зверей с хорошо развитыми для рытья передними конечностями грудина несет киль, служащий, как и у птиц, для прикрепления грудных мышц. Череп млекопитающих характеризуется относительно крупной мозговой коробкой, что связано с большими размерами головного мозга. Затылочная кость имеет два мыщелка для сочленения с первым шейным позвонком. Скелет парных конечностей сохраняет основные черты строения пятипалой конечности наземных позвоночных. Однако в связи с разнообразием условий существования детали их строения неодинаковы. Например, у быстро бегающих зверей предплюсна, плюсна, запястье и пясть располагаются отвесно, и животные эти опираются только на пальцы (собаки). У наиболее совершенных бегунов — копытных сокращается число пальцев: животные ступают либо на одинаково развитые III и IV пальцы (парнокопытные), либо на III палец (непарнокопытные). У летучих мышей II—V пальцы сильно удлинены, между ними расположена кожистая перепонка, образующая поверхность крыла. Млекопитающие могут передвигаться достаточно быстро. Заяц бежит со скоростью 55—70 км/ч, лев — 50, газель — 40—50 км/ч, африканский слон развивает скорость до 40 км/ч. Наиболее быстро бегают гепард — 105—112 км/ч.

Внутреннее строение млекопитающих показано на рис. 141.

Пищеварительная система разделена на четко выраженные отделы. Пищеварительный тракт начинается свойственной только млекопитающим предротовой полостью, образованной губами, щеками и челюстями. У ряда видов (хомяки, бурундуки, обезьяны) эта полость образует большие защечные мешки. Губы служат для сосания молока детенышами, а также захватывания пищи взрослыми животными. Губ нет у однопроходных,

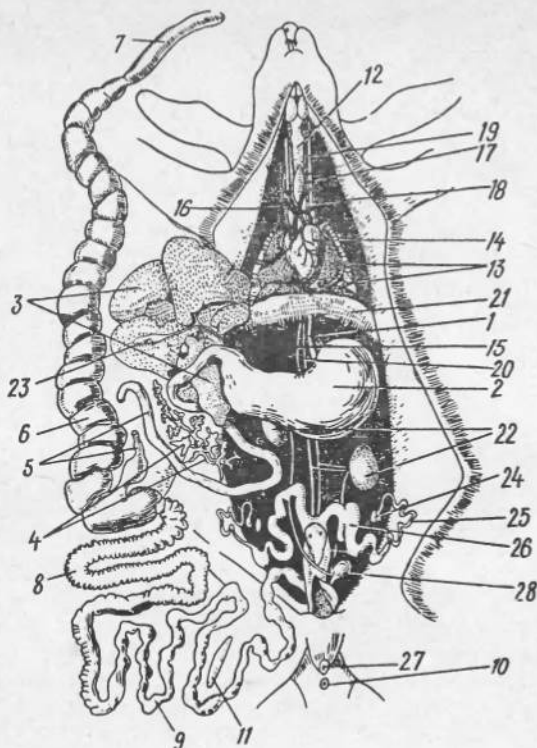


Рис. 141. Внутреннее строение кролика:

1 — пищевод, 2 — желудок, 3 — печень, 4 — поджелудочная железа, 5 — тонкая кишка (перерезана), 6 — слепая кишка, 7 — червеобразный отросток, 8 — толстая кишка, 9 — прямая кишка, 10 — анальное отверстие, 11 — селезенка, 12 — трахея, 13 — легкие, 14 — сердце, 15 — аорта, 16 — подключичная артерия, 18—20 — вены, 21 — диафрагма, 22 — почки, 23 — желчный пузырь, 24 — яичник, 25 — яйцевод, 26 — матка, 27 — мочеполовое отверстие, 28 — мочевой пузырь

китообразных. За челюстями находится ротовая полость, в которой пища подвергается измельчению и химическому воздействию. Млекопитающие имеют четыре пары слюнных желез, фермент которых — пtiалин — разлагает углеводы. Развитие слюнных желез зависит от характера питания. У китообразных они редуцированы, у жвачных, наоборот, развиты очень сильно. Например, корова выделяет в сутки около 56 л слюны. Слюна некоторых землероек (отряд насекомых

ядные) ядовита, что отражает филогенетическую связь примитивных млекопитающих с рептилиями. Один из важнейших признаков млекопитающих, возникший еще у их предков в триасе, — дифференцирование зубов на резцы, клыки, предкоренные и коренные. Зубы сидят в ячейках челюстных костей, число зубов, их форма и функция у разных групп зверей неодинаковы, но существенно то, что их дифференцированность указывает на высокую эволюционную пластичность млекопитающих и возможность их приспособления к самой разнообразной пище. Из ротовой полости по пищеводу пища попадает в желудок. Желудок обособлен от других отделов пищеварительного тракта и снабжен многочисленными железами. Внутреннее его строение у разных видов связано с характером пищи. Если пища не пережевывается или представлена грубыми растительными кормами, желудок становится многокамерным (китообразные, жвачные, сирены). Кишечник подразделяется на толстый, тонкий и прямой. Кишечник длиннее у растительноядных, чем у плотоядных. У видов, питающихся грубым растительным кормом, от границы тонкого и толстого отделов отходит длинная слепая кишка, заканчивающаяся у некоторых зверей (например, зайцев) червеобразным отростком. Хорошо развиты пищеварительные железы (печень, поджелудочная железа), протоки которых впадают в передний отдел тонкой кишки.

Органы дыхания млекопитающих представлены легкими. В отличие от легких пресмыкающихся и птиц, у которых полость легких разделена многочисленными перегородками на камеры, у млекопитающих на конечных ответвлениях бронхов — бронхиолах сидят грозди тонкостенных пузырьков — альвеол. Стенки альвеол оплетены капиллярами. Число альвеол зависит от подвижности животных. У малоподвижных ленивцев их около 6 млн., у хищных — от 300 до 500 млн. Потребление кислорода зависит от размеров животного (у крупных животных интенсивность обмена веществ ниже, чем у мелких). Так, землеройка при массе тела 3,5 г потребляет 7—10 мл O_2 на 1 г массы тела за 1 ч; заяц массой 1600 г — 0,96 мл, тюлень массой 26 кг — 0,22—0,34 мл, верблюды массой 170—330 кг — 0,03—0,04 мл O_2 . Точно так же от размеров животных зависит число дыхательных движений в минуту: у лошади оно равно 8—16, у крысы — 100—150, у мыши — около 200.

Дыхательные движения (вентиляция легких) имеют

существенное значение для теплорегуляции, особенно у видов со слабо развитыми потовыми железами. У них охлаждение воздуха при его нагревании в значительной мере достигается повышением испарения воды, пары которой выводятся вместе с выдыхаемым воздухом. Например, у собаки при повышении температуры среды количество испаряемой легкими воды может достигать $200 \text{ см}^3/\text{ч}$. У водных млекопитающих, проводящих под водой длительное время, легкие отличаются сильным развитием мышечной ткани.

Кровеносная система, как и у птиц, характеризуется полным разделением артериального и венозного кровотоков, благодаря чему по телу распространяется максимально окисленная (артериальная) кровь. Сердце четырехкамерное, из левого желудочка отходит одна (левая) дуга аорты. Проходя в тканях по капиллярам, кровь отдает O_2 , насыщается CO_2 , собирается в вены и поступает в правое предсердие. Из правого предсердия венозная кровь попадает в правый желудочек, откуда во время систолы направляется в легочный ствол. Легочный ствол вскоре делится на две легочные артерии — правую и левую, несущие кровь к легким. Из легких окисленная кровь по легочным венам поступает в левое предсердие.

Относительные размеры сердца зависят от степени двигательной активности животных. Так, у домашнего кролика размеры сердца в три раза меньше, чем у дикого зайца. Та же закономерность выявляется при сравнении этого показателя у комнатной и гончей собак. Частота сердечных сокращений уменьшается по мере возрастания массы животных (и соответственно уменьшения интенсивности метаболизма). Если у мыши число сердечных сокращений в 1 мин равно 600, то у собаки — 120, у быка — 40—45.

Общее количество крови у млекопитающих больше, чем у позвоночных нижестоящих групп, еще важнее, что у млекопитающих значительно больше эритроцитов в единице объема и больше кислородная емкость крови.

Распространение по телу млекопитающих максимально насыщенной кислородом крови и интенсивный кровоток создали предпосылки для постоянно высокого уровня обмена веществ и поддержания постоянной температуры тела (теплокровности).

Анатомической основой теплокровности послужили,

как и у птиц, утрата одной из двух дуг аорты и развитие полной перегородки между желудочками.

Выделительная система представлена парными почками и отходящими от них мочеточниками, которые впадают в мочевой пузырь. Из мочевого пузыря моча выводится через мочеиспускательный канал. Основной конечный продукт белкового обмена у млекопитающих — не мочева́я кислота, как у птиц и рептилий, а мочеви́на. Это связано с тем, что млекопитающие произошли от рептилий, не утративших еще многих черт амфибий, и в связи с развитием плаценты. Через плаценту эмбрион выводит токсические продукты белкового обмена. Такой возможности лишены зародыши яйцекладущих животных, продукты обмена веществ которых накапливаются в яйце.

Потребление воды млекопитающими зависит от их экологии. Многие виды хищников и копытных регулярно ходят на водопой. Копытные в поисках воды могут пробегать очень большие расстояния. Есть млекопитающие, потребности которых в воде удовлетворяются поедаемой ими сочной пищей. Ряд пустынных видов (в основном грызуны) совсем не пьют, хотя питаются сухими кормами. Источником водообеспечения служит у них метаболическая вода, образуемая в процессе обмена веществ¹. Не пьют воду и водные млекопитающие.

Млекопитающие — раздельнополые животные. *Оплодотворение всегда внутреннее*. Эмбрионы развиваются в полости специального отдела женских половых путей — матке.

Питание эмбрионов осуществляется с помощью плаценты — специфического для высших млекопитающих образования, возникающего в результате срастания двух зародышевых оболочек — аллантоиса (в полость которого выделяются продукты обмена веществ у яйцекладущих) и серозы. В месте срастания этих двух оболочек формируется губчатое тело — хорион, образующий ворсинки, проникающие в эпителий матки. Кровеносные сосуды детского и материнского организмов здесь сплетаются, в результате чего в теле зародыша обеспечивается газообмен, его питание и удаление продуктов распада. У разных видов беременность сильно различается по длительности. Отчасти это обусловлено размерами

¹ При расщеплении 1 кг жира образуются 1 л воды, 1 кг углеводов — 0,5 л, 1 кг белков — 0,4 л.

животных, но главное значение имеют условия существования. Короткая беременность наблюдается у животных, которые рожают детенышей в местах, защищенных от неблагоприятных климатических условий и хищников (в гнездах, норах, на деревьях и т. п.). В этих случаях новорожденные беспомощные, голые, слепые. Гораздо продолжительнее период эмбрионального развития у зверей, которые рожают детенышей на поверхности земли и у которых они вынуждены вскоре после появления на свет следовать за матерью. Таковы копытные (у оленей длительность беременности 8—9 мес, у лошадей, ослов — 10—11). Для примера сравним два близких вида. Кролики живут в норах, где рожают слепых и беспомощных детенышей после 30-дневной беременности. Зайцы гнезд не устраивают и рожают детенышей зрячих, покрытых шерсткой и способных бегать в первые дни жизни после 49—51 дня беременности. Длительная беременность и крупные размеры детенышей, позволяющих им вести самостоятельный образ жизни, свойствен ластоногим и китам. После завершения молочного вскармливания связь между родителями и потомством сохраняется довольно длительно: у волков — до одного года, у тигров — до 2—3 лет. Это обеспечивает возможность обучения — передачи индивидуального опыта родителей потомству.

Млекопитающих считают высшим классом животного мира не только вследствие сложности и совершенства строения их тела, но и благодаря богатству и разнообразию деятельности нервной системы. Млекопитающие способны к индивидуальному обучению путем образования сложных условных рефлексов, к передаче накопленного опыта потомству, к изменению поведения в зависимости от изменений условий окружающей среды, к взаимодействию с членами семьи, стада или стаи, к строгой регламентации взаимоотношений внутри этих социальных образований. Все эти особенности обусловлены сильным развитием эволюционно молодого отдела головного мозга — коры больших полушарий. Кора больших полушарий становится высшим интегрирующим звеном центральной нервной системы, перерабатывающим поступающую извне информацию и координирующим как деятельность внутренних систем организма, так и произвольные поведенческие акты.

Показателем развития полушарий переднего мозга является отношение его массы к массе всего головного

мозга у млекопитающих разных систематических групп. У примитивных ежей (отряд насекомоядных) оно равно 48 %, у волков — 70, у дельфинов — 75, у человека — 78 %. У низших млекопитающих (насекомоядные) кора головного мозга гладкая, а по мере повышения уровня организации кора образует все большее число складок — извилин. Складчатость коры отражает как увеличение ее поверхности, так и возрастание числа нейронов в сером веществе. В функциональном отношении кора делится на ряд зон, управляющих теми или иными функциями (двигательная, зрительная, слуховая и др.). Функциональные зоны коры связаны между собой проводящими путями. Следует также отметить большие размеры мозжечка и дифференцирование его на несколько отделов, что связано с очень сложным характером движения у зверей.

Среди органов чувств у млекопитающих очень сильно развиты *обонятельные органы*, играющие в их жизни огромную роль. С их помощью звери опознают врагов, отыскивают пищу, членов своей семьи и потомство. Представители многих видов чувствуют запахи за несколько сот метров и обнаруживают пищевые объекты, находящиеся под землей. Только полностью водные млекопитающие (киты) практически лишены обоняния.

В подавляющем большинстве случаев очень хорошо развит также *орган слуха*. В его состав входят два новых отдела: наружный слуховой проход и ушная раковина (отсутствуют у водных и подземных зверей). Ушная раковина существенно усиливает тонкость слуха, особенно у ночных зверей и лесных копытных. Хорошим слухом обладают хищники. В полости среднего уха у млекопитающих находится не одна слуховая косточка, как у амфибий, рептилий, птиц, а три: молоточек, наковальня, стремечко. Стремечко передает звуковые колебания от наковальни во внутреннее ухо. В составе внутреннего уха большое значение имеет кортиева орган — система тончайших волокон, натянутых в канале улитки (см. рис. 170). При восприятии звука эти волокна резонируют, чем обеспечивается тонкий слух у зверей.

Ряд животных обладает способностью к звуковой локации (эхолокации). К ним относятся дельфины, тюлени, летучие мыши. Дельфины издают звуки частотой 120—200 кГц и способны лоцировать косяки рыб с расстояния 3 км. Меньшее значение в жизни млекопитаю-

щих имеют *органы зрения*. По остроте зрения они уступают птицам. Большую остроту и большие размеры глаз имеют ночные животные и обитатели открытых ландшафтов (антилопы). У видов, живущих в толще почвы, глаза редуцированы, иногда затянuty кожистой перепонкой (слепыши, кроты). Цветовое зрение развито сравнительно слабо.

Для класса млекопитающих в целом характерна более широкая и более совершенная *приспособляемость к разным условиям жизни*. Только этот класс заселил все среды обитания — наземную, воздушную среду, океаны и толщу почвы.

В процессе приспособления к разным местообитаниям млекопитающие разделились на следующие экологические группы:

I. Наземные звери — наиболее обширная группа млекопитающих, заселившая практически всю сушу (за исключением Антарктиды). Среди них можно выделить зверей, населяющих лес и заросли кустарников, и животных — обитателей открытых пространств. К первым относятся виды, проводящие большую часть жизни на деревьях и устраивающих там гнезда (белки, некоторые куницы, ленивцы, многие обезьяны и др.). Другие ведут полудревесный — полуназемный образ жизни и лишь частично добывают пищу на деревьях. Например, соболь основную часть пищи находит на земле (мышевидные грызуны, кедровые орехи и ягоды), но еще и ловит птиц и белок. Многие виды используют лес в основном как укрытие, добывая корм на земле (бурые медведи, лоси, олени, россомахи).

Обитатели открытых пространств (копытные, тушканчики, суслики) живут в условиях отсутствия естественных убежищ и обилия растительной пищи. Сюда же относятся многие насекомоядные, хищные, приспособившиеся к жизни в степях и пустынях.

II. Подземные млекопитающие — небольшая группа специализированных видов, проводящих в почве всю жизнь или значительную часть жизни. К ним относятся кроты, слепыши, сумчатые кроты и др. Они прокладывают в земле ходы передними лапами или сильно развитыми резцами. Питаются насекомыми, их личинками, дождевыми червями.

III. Водные звери. В этой экологической группе наблюдается ряд переходов от наземных видов к полностью водным. Например, норка устраивает норы на

суше — по берегам пресных водоемов, а кормится как в воде, так и на суше (рыбой, амфибиями, водяной крысой). Больше времени проводит в воде выдра, ее рацион в основном состоит из рыбы. У нее уже появляются приспособления к водному образу жизни — укороченные конечности, перепонка между пальцами, редукция ушной раковины. В еще большей мере связаны с водой тюлени, которые вне воды только спариваются и рожают детенышей. Наконец, к полностью водным относятся китообразные.

IV. К летающим зверям относятся рукокрылые, или летучие мыши.

Млекопитающие выработали разнообразные приспособления для переживания неблагоприятных условий, вызванных сменой сезонов года. К ним относятся миграции, зимняя спячка и запасание кормов. Массовые сезонные миграции в места с обильным кормом свойственны северным оленям, зайцам-белякам, песцам (из тундры в лесотундру и лесную зону). Вместе с оленями мигрируют волки и росомахи. Осенью улетают в теплые края многие летучие мыши.

Среди млекопитающих распространена также зимняя спячка — состояние пониженной жизнедеятельности в период, когда пища становится малодоступной. Спячка бывает разной интенсивности — от поверхностной (зимний сон), свойственной медведям, енотам, барсукам, до глубокой, характеризующейся оцепенением, снижением температуры тела и уменьшением частоты дыхания (ежи, суслики, тушканчики и др.).

Запасание корма на зиму характерно для грызунов. Лесные мыши, полевки, песчанки, бобры, белки запасают зерна злаков, сухую траву, желуди, семена деревьев и т. п.

Хозяйственное значение млекопитающих исключительно велико. Дикie виды служили источником многочисленных домашних пород млекопитающих, удовлетворяющих многие потребности человека (домашняя собака, овцы, лошади, крупный рогатый скот, верблюды, свиньи и многие другие). Процесс одомашнивания диких видов продолжается и в наше время. На фермах разводят соболей, норок, песцов, лисиц, нутрий. Перечисленные виды находятся на разных стадиях одомашнивания. Большие успехи достигнуты в селекции серебристо-черных лисиц.

Помимо этого 150 видов отечественной фауны

могут служить объектами охоты с целью получения мяса или пушнины. Ради пушнины добывают около 50 видов диких зверей (белка, соболь, песец, ондатра, зайцы и др.). Копытные ежегодно отстреливаются в количестве 500—600 тыс. голов (лоси, косули, северные олени, сайгаки и др.). Для пополнения запасов ценных видов широко используется акклиматизация зверей. Из Северной Америки завезены ондатра, енот-полоскун, американская норка, серебристо-черная лисица, овцебык. Переселяются также отечественные виды на территории, подходящей по природным условиям. Например, уссурийская енотовидная собака, обитавшая только в Приморском крае, сейчас стала обычной в европейской части СССР. Восстановлена численность соболя и бобра. Редкие и исчезающие виды занесены в Красную книгу и взяты под охрану. Сохранению нашей фауны способствует создание широкой сети заповедников, где проводится работа не только по охране определенных видов, но и по акклиматизации новых.

Млекопитающие отделились от примитивных неспециализированных палеозойских рептилий, сохранивших еще многие черты земноводных. К таким признакам следует отнести, например, влажную кожу, богатую железами, и способность к кожному дыханию (хотя и в ничтожных размерах). В процессе эволюции у млекопитающих сформировался ряд крупных ароморфозов, повысивших активность их жизнедеятельности, уменьшивших зависимость от изменений внешней среды и обеспечивших благоприятные условия для развития потомства: живорождение, вскармливание детенышей молоком, развитая кора больших полушарий, обусловившая возможность приспособительного поведения, формирование четырехкамерного сердца и утрата одной из двух дуг аорты, дифференцированные зубы. От примитивных млекопитающих еще в триасе отделилась ветвь, давшая начало современному подклассу первозверей, или клоачных. Значительно позже, в юрском — меловом периодах, появились сумчатые плацентарные млекопитающие. Сумчатые были быстро вытеснены плацентарными и сохранились в небольшом числе только в Австралии и Южной Америке. Биологический расцвет млекопитающих наступил только в кайнозойскую эру после вымирания крупных рептилий.

Раздел III

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

План строения человека такой же, как у всех млекопитающих (рис. 142). В теле человека выделяют голову, шею, туловище и две пары конечностей — верхние и нижние.

Большинство показателей, характеризующих телосложение человека (рост, масса, окружность головы, грудной клетки, длина конечностей и многое другое), сильно колеблется. Это зависит от многих причин, в том числе генетических, экологических, условий питания и т. п. У человека ярко выражен половой диморфизм. Это относится как к первичным половым признакам (строение половых органов), так и ко вторичным, развивающимся под влиянием половых гормонов. Так, длина тела у мужчин составляет в среднем $174,5 \pm 6,6$ см, у женщин — $162,6 \pm 6,1$ см, масса тела — соответственно $71,7 \pm 10$ кг и $56,7 \pm 8,6$ кг. Подобные различия касаются и более частных признаков. Например, у мужчин по сравнению с женщинами относительная длина туловища меньше, а конечности длиннее. Плечи более широкие, таз более узкий, меньше развита подкожная жировая клетчатка. У мужчин больше волос на теле и расположены они иначе, чем у женщин.

Независимо от половых различий люди разделяются по форме тела. Выделяют три основных типа телосложения (или соматотипа): мезоморфный, брахиморфный и долихоморфный. К *мезоморфному типу* телосложения (от греч. «мезос» — средний) относятся люди, чьи анатомические пропорции приближаются к средним параметрам нормы (их называют также нормостениками). В массе тела велик удельный вес мышц и костей, голова кубической формы, широкие плечи и грудная клетка, мускулистые руки и ноги. Количество подкожного жира минимально.

К *брахиморфному типу* (от греч. «брахис» — широкий) относятся люди обычно невысокого роста, у которых преобладают передне-задние размеры (гиперстени-



Рис. 142. План строения человека и млекопитающего (лошади)

ки). Они отличаются круглой головой, большим животом, относительно слабыми руками и ногами. На плечах и бедрах откладывается большое количество жира. Считают, что тучность сопутствует такому типу конституции. У гиперстеников относительно крупные внутренние органы (печень, легкие, селезенка). Сердце расположено поперечно благодаря высокому стоянию диафрагмы.

Люди, относящиеся к третьему — *долихоморфному* (от греч. «долихос» — длинный) *типу*, отличаются стройностью, легкостью, относительно более длинными конечностями, слабо развитыми мышцами и тонкими костями. Подкожный жировой слой почти отсутствует. У людей этого

типа (астеников) часто худое вытянутое лицо, длинные тонкие руки и ноги, высокий лоб, узкая грудная клетка, сердце расположено почти вертикально.

Конечно, большинство людей не относится к крайним вариантам описанных типов, и в их телосложении сочетаются признаки разных типов. Это указывает как на сложность генетического контроля признаков, характеризующих телосложение, так и на значительное влияние условий среды при формировании структуры тела (например, физических нагрузок, питания и др.).

Вместе с тем прослеживается явная связь между определенным соматическим типом человека и предрасположенностью к ряду заболеваний, а также с характером поведения. Так, туберкулезом чаще болеют асте-

ники, чем люди коренастые. Инфаркт миокарда чаще поражает лиц мезоморфного телосложения. Несомненная связь между типом телосложения и физиологическими процессами, уровнем обмена веществ, однако вопрос этот мало изучен. Различия в поведении также достаточно отчетливы. Гиперстеников характеризует расслабленность в движениях, любовь к комфорту, легкость в общении и выражении чувств, тяга к людям в тяжелую минуту. Нормостеников отличает уверенность в осанке и движениях, любовь к приключениям, равнодушие к похвалам или неодобрению, агрессивность и настойчивость, тяга к действию в тяжелую минуту. Наконец, у астеников мы наблюдаем заторможенность в движениях, скованность в осанке, необщительность, скрытность, тягу к одиночеству в трудную минуту. Характерно, что выбор профессии также в значительной мере определяется соматотипом.

Не исключено, что связь между типом телосложения и темпераментом обусловлена плейотропным действием генов, контролирующих телосложение.

Независимо от конкретных механизмов таких связей очевидно, что человек — целостная система, в которой взаимодействуют и тонко регулируются морфогенетические, физиологические и метаболические процессы.

Рассмотрим подробнее строение человека, функционирование систем его тканей и органов и регуляцию их деятельности.

ПОКРОВ ТЕЛА

Снаружи тело человека одето кожей. Кожа является самостоятельным сложным органом, выполняющим важные и разнообразные функции. К ним относятся: защитная, дыхательная, терморегуляционная, выделительная, метаболическая. Кожа представляет собой также огромное рецепторное поле осязательной, болевой, температурной чувствительности, через которое осуществляется связь организма с внешней средой. В коже находится большое количество нервных окончаний, особенно на пальцах рук, ладонях, подошвах, губах, наружных половых органах. Нервные окончания, берущие начало в коже, образуют в соединительнотканной основе кожи (дерме) нервные сплетения, выходя из которых чувствительные нервные волокна — дендриты — оканчиваются в телах чувствительных ней-

ронов спинно-мозговых узлов и чувствительных узлов некоторых черепно-мозговых нервов.

Кожа состоит из *эпидермиса*, который развивается из наружного зародышевого листка — *эктодермы*, и *дермы*, имеющей мезодермальное происхождение (рис. 143). По типу строения эпидермис — это многослойный плоский ороговевающий эпителий, толщина которого больше на участках, подвергающихся повышенному механическому давлению (ладони, подошвы). Эпидермис содержит клетки, вырабатывающие пигмент меланин, от количества которого зависит цвет кожи. Меланин поглощает ультрафиолетовые лучи, тем самым защищая другие клетки от их повреждающего действия. Наружный слой эпидермиса, состоящий из мертвых клеток (чешуек), богатых белком кератином, играет защитную функцию. Он отличается плотностью, упругостью, непроницаем для воды и бактерий. Слущивающиеся роговые чешуйки замещаются новыми в процессе физиологической регенерации эпидермиса (см. также с. 75).

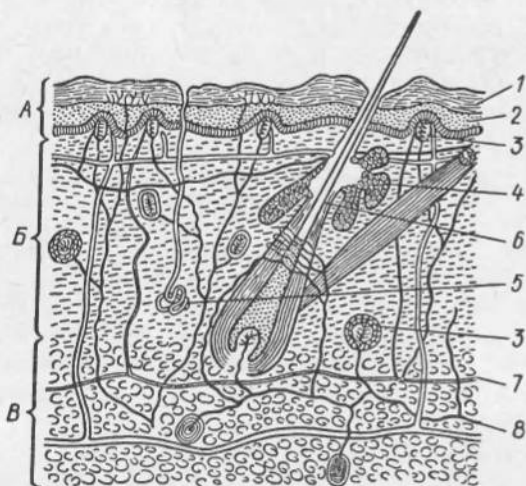


Рис. 143. Строение кожи человека. А — надкожица (эпидермис); Б — собственно кожа (дерма); В — подкожная жировая клетчатка:

1 — роговой слой эпидермиса, 2 — слой живых клеток эпидермиса, 3 — рецепторы кожи, 4 — сальные железы, 5 — потовые железы, 6 — корень волоса, 7 — кровеносный сосуд, 8 — нерв

Дерма толщиной 1—2,5 мм образована соединительной тканью, содержащей пучки прочных и эластичных волокон, обуславливающих механические свойства кожи. В дерму погружаются образованные эпителиальными клетками эпидермиса кожные железы — потовые и сальные, а также корни волос. В дерме имеются гладкомышечные клетки, связанные с волосяными луковицами. В результате их сокращения меняется положение волоса.

К производным эпидермиса относятся *ногти*.

Чрезвычайно важна функция желез кожи. *Потовые железы*, которых насчитывается 2,0—2,5 млн., за сутки выделяют около 500 мл жидкости, в том числе минеральные соли и продукты азотистого обмена. Выделительная функция кожи резко усиливается при некоторых заболеваниях почек, когда основным путем выведения мочевины и других продуктов обмена веществ становится деятельность потовых желез. Потоотделение служит фактором терморегуляции, поскольку благодаря испарению пота кожа охлаждается. Терморегулирующая функция кожи осуществляется также путем изменения просвета сосудов.

Измененной потовой железой является *молочная железа*. Эта железа недоразвита у мужчин, а у женщин в среднем достигает массы 150—200 г. У кормящих женщин масса железы возрастает до 300—400 г.

Функции кожи зависят от состояния всего организма и прежде всего от состояния нервной и эндокринной систем. При заболеваниях внутренних органов в коже появляется болевая чувствительность в зонах, строго соответствующих конкретному органу.

ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Скелет. Опорой тела служит скелет (от греч. «скелетон» — высохший, высушенный). Кости скелета защищают внутренние органы от механических повреждений, к ним прикрепляются мышцы. В состав скелета входит более 200 костей, которые составляют осевой скелет и добавочный. К осевому скелету относятся: позвоночный столб (26 костей), череп (29 костей), грудная клетка (25 костей); к добавочному: кости верхних (64) и нижних (62) конечностей. Кости скелета представляют собой рычаги, приводимые в движение мышцами.

Кости образованы костной тканью, состоящей из

клеток и плотного межклеточного вещества. Межклеточное вещество на 67 % состоит из неорганических веществ, в основном из соединений кальция и фосфора. Кость выдерживает большие нагрузки на сжатие и на излом. Это обусловлено особенностями ее строения. Различают компактное (плотное) и губчатое костное вещество (рис. 144). Компактное вещество образовано плотно прилегающими костными пластинками, формирующими сложно организованные цилиндрические структуры. Губчатое вещество состоит из перекладин (балок), образованных межклеточным веществом и расположенных дугообразно, соответственно направлениям, по которым кость испытывает давление силы тяжести и растяжение прикрепляющимися к ней мышцами. Цилиндрическое строение плотного вещества и сложная система перекладин губчатого вещества кости делают ее прочной и упругой. В трубчатых костях повышению их прочности служат и различия в структуре по направлению от центра к концам. Трубчатая кость в центре отличается большей твердостью и меньшей эластичностью, чем на концах. По направлению к суставной поверхности структура трубчатой кости меняется от компактной к губчатой. Такое изменение строения обеспечивает плавную передачу напряжения от кости через хрящ на поверхность сустава.

Снаружи кость одета *надкостницей*, которую пронизывают кровеносные сосуды, питающие кость. В надко-

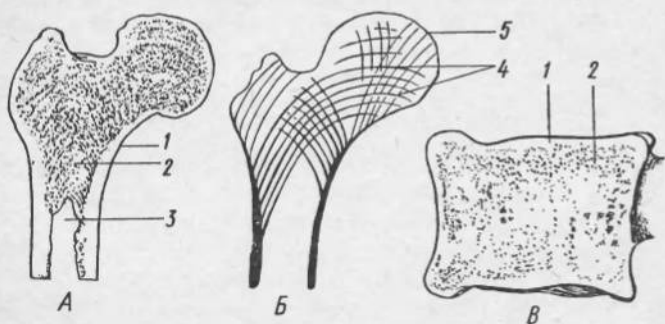


Рис. 144. Строение кости. А — продольный распил через верхний конец бедренной кости; Б — схема главных направлений, по которым располагаются перекладины в верхнем конце бедренной кости: 1 — плотное вещество, 2 — губчатое вещество, 3 — полость кости, 4 — линии сжатия, 5 — линии растяжения

стнице имеется много чувствительных нервных окончаний, сама же кость нечувствительна.

Полость трубчатых костей заполнена красным костным мозгом, который в течение жизни заменяется желтым (жировой тканью).

Кости отличаются друг от друга по форме и строению. Выделяют кости трубчатые, плоские, смешанные и воздухоносные. Среди трубчатых различают длинные (плечевая, бедренная, кости предплечья, голени) и короткие (кости пясти, плюсны, фаланги пальцев). Губчатые кости состоят из губчатого вещества, покрытого тонким слоем компактного вещества. Они имеют форму неправильного куба или многогранника и располагаются в местах, где большая нагрузка сочетается с подвижностью (например, надколенник).

Плоские кости участвуют в образовании полостей, поясов конечностей и выполняют функцию защиты (кости крыши черепа, грудина).

Смешанные кости имеют сложную форму и состоят из нескольких частей, имеющих разное происхождение. К смешанным костям относятся позвонки, кости основания черепа.

Воздухоносные кости имеют в своем теле полость, выстланную слизистой оболочкой и заполненную воздухом. Таковы, например, некоторые части черепа: лобная, клиновидная, верхняя челюсть и некоторые другие.

Форма и рельеф костей зависят от характера прикрепления к ним мышц. Если мышца прикрепляется к кости с помощью сухожилия, то в этом месте формируется бугор, отросток или гребень. Если же мышца непосредственно срастается с надкостницей, то образуется углубление.

Соединение костей. Существуют три группы соединения костей: непрерывные, полусуставы и прерывные соединения — суставы. Такое деление отражает филогенез позвоночных животных. У низших (первичноводных) позвоночных животных кости соединены в основном непрерывно. С выходом позвоночных на сушу для новых условий передвижения потребовалось развитие конечностей как системы рычагов (см. рис. 61) и подвижное соединение составляющих их костей.

Непрерывными называются соединения костей с помощью различных видов соединительной ткани. Таковы швы — соединения краев костей крыши черепа между собой тонкими прослойками соединительной ткани. Кос-

ти могут соединяться и с помощью хряща, например рукоятка грудины с ее телом.

Полусуставы также представляют собой хрящевые соединения, но в толще хряща имеется небольшая полость. К ним относятся соединения позвонков, лобковых костей.

Суставы — это прерывные соединения костей, обязательно включающие следующие элементы: суставные поверхности костей, покрытые хрящом; суставную капсулу, или сумку; суставную полость; полостную жидкость (рис. 145). Сустав обычно укреплен связками. Суставная жидкость продуцируется клетками, выстилающими внутреннюю поверхность суставной сумки. Жидкость облегчает скольжение суставных поверхностей костей и служит питательной средой для суставного хряща. Количество полостной жидкости, заполняющей узкую щель между суставными поверхностями, очень невелико.

Суставы различают по числу и форме суставных поверхностей костей и по возможному объему движений, т. е. по числу осей, вокруг которых может совершаться движение. Так, по числу поверхностей суставы подразделяют на простые (две суставные поверхности) и сложные (более двух), по форме — на плоские (межзапястные, запястно-пястные, предплюсно-плюсневые суставы), шаровидные (плечевой, тазобедренный), эллипсоидные (между затылочной костью и первым шейным позвонком) и т. д.

По характеру подвижности различают одноосные, т. е. с одной осью вращения (блоковидные, например, межфаланговые суставы пальцев), двуосные, т. е. с двумя осями (эллипсоидные) и трехосные (шаровидные) суставы. К этим последним, как указывалось, относятся плечевой и тазобедренный суставы.

Скелет головы, или череп, условно подразделяют на мозговой и лицевой. Мозговой отдел (черепная коробка) служитместилищем для мозга и защищает его от повреждений. Лицевой отдел является костной основой лица, включает начальные отделы пищевари-

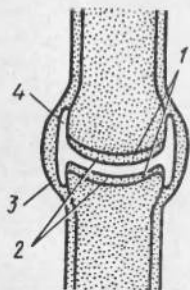


Рис. 145. Схема строения сустава:

1 — суставные поверхности костей, 2 — суставной хрящ, 3 — суставная сумка, 4 — суставная полость

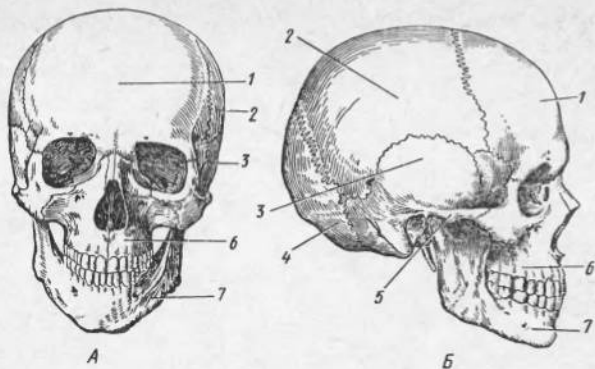


Рис. 146. Череп человека. А — вид спереди, Б — вид сбоку:

1 — лобная кость, 2 — теменная кость, 3 — височная кость, 4 — затылочная кость, 5 — скуловая кость, 6 — верхняя челюсть, 7 — нижняя челюсть

тельного тракта и дыхательных путей и образуетместилище для органов чувств (рис. 146).

Черепная коробка образована неподвижно соединенными плоскими костями. Спереди располагается большая непарная лобная кость, сверху — две теменные, с боковых сторон — височные, а сзади — непарная затылочная кость, в которой имеется так называемое большое затылочное отверстие. Через это отверстие соединяются головной и спинной мозг. На внутренней поверхности костей черепной коробки находятся ямки и возвышения. Ямки соответствуют мозговым извилинам, а возвышения между ними — бороздам коры головного мозга.

Лицевой отдел черепа состоит из верхней и нижней челюстей, нёбных, носовых, скуловых и других костей. Все эти кости, исключая нижнечелюстную, неподвижно соединены друг с другом. На нижней челюсти имеется подбородочный выступ — важная отличительная черта челюсти человека.

Скелет туловища (рис. 147) состоит из позвоночника и грудной клетки. Позвоночник включает 7 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 4—5 копчиковых позвонков. Крестцовые позвонки срастаются в крестец. Позвоночник образует изгибы, два из которых обращены выпуклостями вперед, а два — назад. Наличие изгибов отличает человека от других позвоночных и

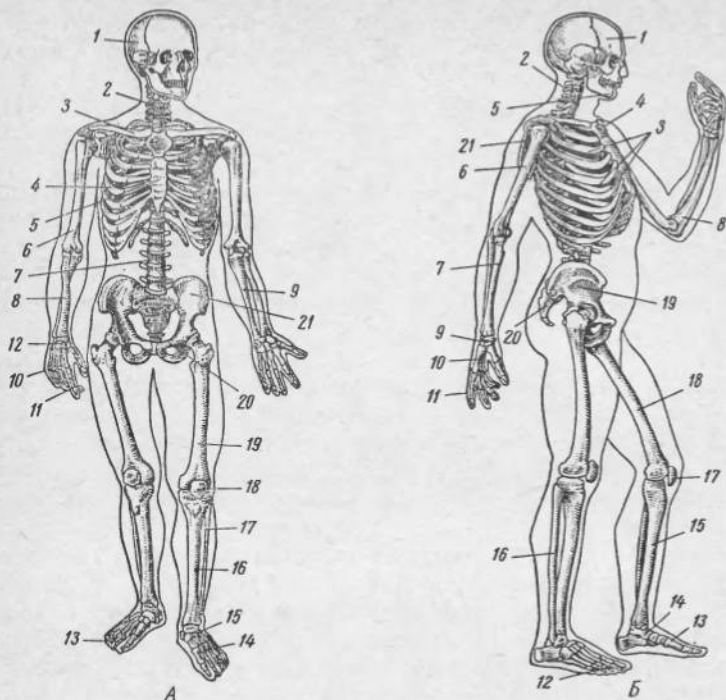


Рис. 147. Скелет человека:

А — вид спереди: 1 — череп, 2, 7 — позвоночник, 3 — ключица, 4 — грудная клетка, 5 — грудина, 6 — плечевая кость, 8 — лучевая кость, 9 — локтевая кость, 10 — пясть, 11 — фаланги пальцев руки, 12 — запястье, 13 — фаланги пальцев ноги, 14 — плюсна, 15 — предплюсна, 16 — большая берцовая кость, 17 — малая берцовая кость, 18 — коленная чашечка, 19 — бедренная кость, 20 — лобковая кость, 21 — подвздошная кость; *Б* — вид сбоку: 1 — лобная кость, 2 — позвоночник, 3 — ребра, 4 — грудина, 5 — нижняя челюсть, 6 — плечевая кость, 7 — лучевая кость, 8 — локтевая кость, 9 — запястье, 10 — пясть, 11 — фаланги пальцев руки, 12 — фаланги пальцев ноги, 13 — плюсна, 14 — предплюсна, 15 — большая берцовая кость, 16 — малая берцовая кость, 17 — коленная чашечка, 18 — бедренная кость, 19 — подвздошная кость, 20 — крестец, 21 — лопатка

связано с вертикальным положением тела и прямохождением. Их функциональная роль заключается в ослаблении различного рода ударов, сотрясений и т. п., благодаря чему они не достигают головного мозга. Каждый позвонок имеет тело и ряд отростков. Отростки, соединяясь, образуют дугу, в которой заключен спинной мозг. Между позвонками расположены упругие межпозвонковые диски. Позвоночник обладает большой подвижностью, его движения осуществляются вокруг трех осей.

Грудные позвонки, ребра и грудина образуют грудную клетку. У человека обычно имеются 12 пар плоских дугообразно изогнутых ребер. Сзади они подвижно сочленяются с грудными позвонками, а спереди (кроме двух нижних) соединяются с грудиной. Движения ребер участвуют в дыхательных движениях человека.

Пояс верхних конечностей состоит из пары лопаток и пары ключиц. Лопатки — плоские кости треугольной формы, лежащие на задней поверхности грудной клетки. Вместе с плечевой костью лопатка образует плечевой сустав. Ключица одним концом соединена с верхним концом грудины, другим — с лопатками.

Пояс нижних конечностей состоит из таза и свободных конечностей — ног. Тазовый пояс образован двумя массивными тазовыми костями, каждая из которых, в свою очередь, состоит из трех сросшихся костей — подвздошной, седалищной, лобковой. Тазовый пояс вместе с крестцом образует таз, защищающий органы брюшной полости. У женщин размеры таза больше, чем у мужчин, больше и величина нижнего отверстия, что связано с деторождением. На боковых поверхностях тазовых костей находятся впадины, в которые погружается головка бедренной кости, образуя тазобедренный сустав. Скелет нижней конечности включает бедренную кость, две кости голени (большую и малую берцовые) и стопу, состоящую из 26 мелких костей. В связи с прямохождением стопа человека приобрела сводчатую форму, обеспечивающую пружинистую походку.

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА

Мышцы человека, как и скелет, происходят из мезодермы. Различают два типа мышц — гладкие и поперечно-полосатые (скелетные). К поперечно-полосатым относится и сердечная мышца. (Особенности ее строения и функционирования рассматриваются в разделе «Система кровообращения».)

Гладкие мышцы входят в состав стенок полых внутренних органов — пищевода, желудка, кишечника, кровеносных и лимфатических сосудов, трахей и бронхов, мочевого пузыря, матки и некоторых других. Гладкие мышцы состоят из отдельных веретеновидных клеток длиной от 50 до 400 мкм и толщиной от 2 до 10 мкм.

Поперечно-полосатые мышцы, за небольшим исключением, прикрепляются к костям скелета, обеспечивают

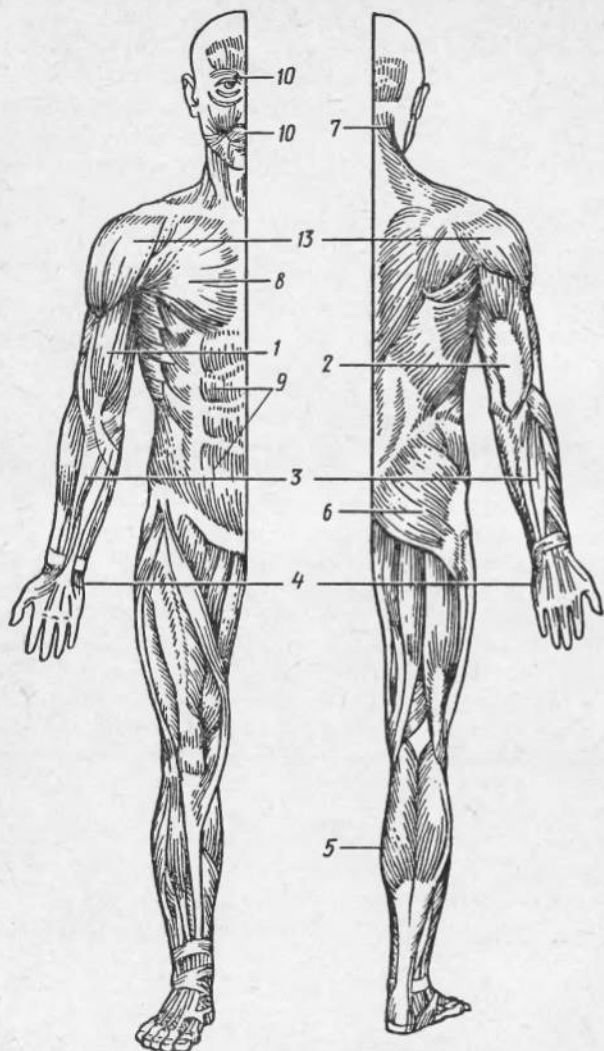


Рис. 148. Скелетные мышцы тела человека:

1 — двуглавая мышца, 2 — трехглавая мышца, 3 — мышцы предплечья, 4 — мышцы кисти, 5 — икроножная мышца, 6 — ягодичная мышца, 7 — мышцы затылка, 8 — большая грудная мышца, 9 — мышцы брюшного пресса, 10 — мимические мышцы лица

положение тела в пространстве и его движение. Вместе со скелетом мышцы придают телу форму.

Насчитывают более 400 скелетных мышц (рис. 148). Их суммарная масса составляет от 30 до 40 % общей массы тела взрослого человека. Поперечно-полосатые мышцы состоят из мышечных волокон длиной от 1 мм до нескольких сантиметров. Мышечные волокна представляют собой цилиндрические структуры с большим количеством ядер, расположенных по периферии. Характерный признак скелетных мышечных волокон — их поперечная исчерченность, т. е. регулярная сменяемость темных и светлых дисков по длине волокна (рис. 149).

Для сокращения и расслабления мышц требуется затрата энергии. В качестве источника энергии служат молекулы АТФ.

Скелетные мышцы делят на группы по месту расположения (мышцы головы, мышцы туловища, мышцы верхней и нижней конечностей). В свою очередь, каждая из этих групп делится на более мелкие, например среди мышц головы различают мимические и жевательные; среди мышц туловища — мышцы спины, мышцы живота, мышцы тазового дна. По форме мышцы бывают веретенообразные (на конечностях), лентовидные (передняя стенка живота), круговые (круговая мышца рта) и др. Большое разнообразие формы мышц обусловлено разнообразием их функций: в зависимости от мест прикрепления они выполняют роль сгибателей, разгибателей, вращателей, поднимателей, сжимателей и ряд других. В результате тело человека обладает высокой подвижностью.

Регуляция любого движения осуществляется центральной нервной системой на основе безусловных и условных рефлексов (см. с. 437). В каждом мы-



Рис. 149. Сокращение скелетной мышцы.

Вверху — расслабленная миофибрилла, внизу — сократившаяся миофибрилла. Тонкая нить — актин, толстая нить — миозин, Z — пластинка-перегородка, разделяющая миофибриллу на участки

шечном волокне имеется чувствительное нервное окончание, импульсы от которого поступают в задние рога спинного мозга или в чувствительные ядра головного мозга. Каждое мышечное волокно несет на себе двигательные нервно-мышечные концевые пластинки, или моторные (двигательные) бляшки, берущие начало в мотонейронах передних рогов спинного мозга. Чувствительные нервные окончания воспринимают информацию о тоне (напряжении) мышечных волокон, степени их сокращения и передают ее в спинной и головной мозг. Через ядра спинного мозга и черепно-мозговых нервов она поступает в кору головного мозга. Здесь в области передней центральной извилины находится зона двигательного анализатора (моторная зона). Кора осуществляет условно-рефлекторную регуляцию произвольных движений, т. е. движений, которые выработались у человека в процессе индивидуального опыта. Обучение новым формам движения возможно только при сохранности моторной зоны коры головного мозга (см. рис. 167). Движения, ставшие вследствие многократного повторения автоматическими, регулируются нижележащими, подкорковыми ядрами головного мозга. В регуляции безусловно-рефлекторных движений принимает участие мозжечок. Кора осуществляет связь с подкорковыми ядрами и мозжечком, т. е. выполняет интегрирующую функцию в регуляции движений.

СИСТЕМА ПИЩЕВАРЕНИЯ

Строение органов пищеварения. При поступлении в организм пища подвергается механической и химической обработке. Эти процессы происходят в органах пищеварения (рис. 150), которые состоят из пищевода, желудка, кишечника, желез. Расщепление пищи невозможно без ферментов, вырабатываемых пищеварительными железами.

Каждый фермент действует при определенных условиях, лучше всего при температуре 38—40 °С. Ее повышение подавляет активность, а иногда и разрушает фермент. На ферменты оказывает влияние и химическая среда: одни из них активны только в кислой среде (например, пепсин), другие — в щелочной (пتيالлин и ферменты сока поджелудочной железы).

Пищеварительный канал имеет длину около 8—10 м, и на всем протяжении он образует расширения — поло-

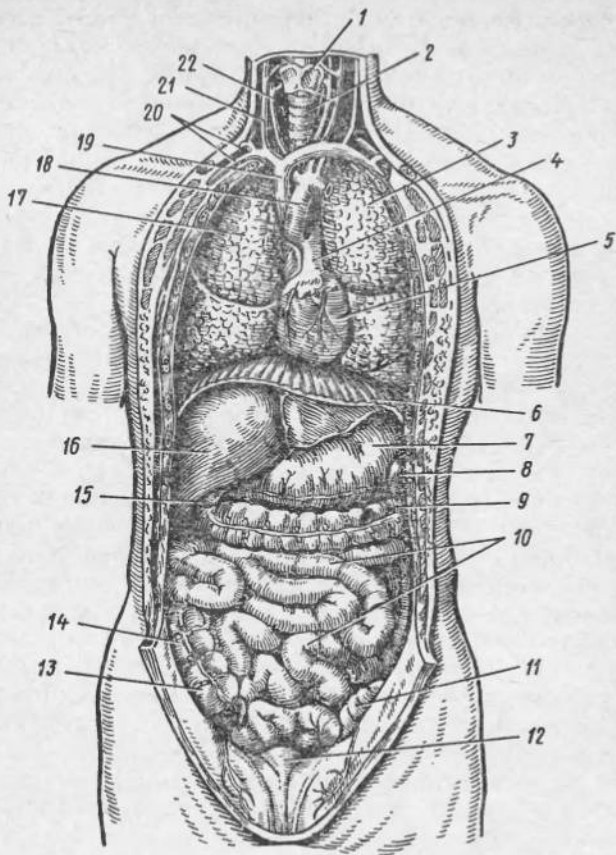


Рис. 150. Расположение внутренних органов человека:

1 — гортань, 2 — трахея, 3 — левое легкое, 4 — легочный ствол, 5 — сердце, 6 — диафрагма, 7 — желудок, 8 — селезенка, 9 — поперечная ободочная кишка, 10 — тонкая кишка, 11 — сигмовидная ободочная кишка, 12 — мочевой пузырь, 13 — слепая кишка, 14 — восходящая ободочная кишка, 15 — желчный пузырь, 16 — печень, 17 — правое легкое, 18 — восходящая аорта, 19 — верхняя полая вена, 20 — подключичная артерия и вена, 21 — внутренняя яремная вена, 22 — общая сонная артерия

сти и сужения. Стенка пищеварительного канала состоит из трех слоев: внутреннего, среднего и наружного. Внутренний представлен слизистым и подслизистым слоями. Клетки слизистого слоя — самые поверхностные, обращены в просвет канала и вырабатывают слизь,

а в расположенном под ним подслизистом слое залегают пищеварительные железы. Внутренний слой богат кровеносными и лимфатическими сосудами. Средний слой включает гладкую мускулатуру, которая, сокращаясь, передвигает пищу по пищеварительному каналу. Наружный слой состоит из соединительной ткани, образующей серозную оболочку, к которой прикрепляется брыжейка.

Пищеварительный канал подразделяют на следующие отделы: ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкий и толстый кишечник.

Ротовая полость снизу ограничена дном, образованным мышцами, спереди и снаружи — зубами и деснами, сверху — твердым и мягким нёбом. Задний отдел мягкого нёба выпячивается в виде язычка. Сзади и по бокам ротовой полости мягкое нёбо формирует складки — нёбные дужки, между которыми лежат нёбные миндалины. Миндалины есть у корня языка и в носоглотке, в совокупности они образуют лимфоидное глоточное кольцо, где частично задерживаются проникающие с пищей микробы. В полости рта находится язык, состоящий из поперечно-полосатой мышечной ткани, покрытой слизистой оболочкой. В этом органе различают корень, тело и кончик. На его поверхности расположены нитевидные, грибовидные и листовидные сосочки, в которых оканчиваются вкусовые рецепторы. Рецепторы корня языка воспринимают горький вкус, рецепторы кончика — сладкий, а рецепторы боковых поверхностей — кислый и соленый. У человека язык вместе с губами и челюстями выполняет функцию устной речи.

В ячейках челюстей находятся зубы, механически перерабатывающие пищу. У человека 32 зуба, они дифференцированы: в каждой половине челюсти имеются два резца, один клык, два малых коренных и три больших коренных. В зубе выделяют коронку, шейку и корень. Часть зуба, выступающая на поверхность челюсти, называется коронкой. Она состоит из дентина — вещества, близкого к кости, и покрыта эмалью, обладающей значительно большей плотностью, чем дентин. Суженная часть зуба, лежащая на границе между коронкой и корнем, называется шейкой. Часть зуба, находящаяся в лунке, именуется корнем. Корень, как и шейка, состоит из дентина и с поверхности покрыт веществом, напоминающим кость, — цементом. Внутри зуба имеется полость, заполненная рыхлой соединительной

тканью с нервами и кровеносными сосудами, образующими пульпу.

Слизистая оболочка рта богата железами, выделяющими слизь. В ротовую полость открываются протоки трех пар крупных слюнных желез: околоушной, подъязычных, подчелюстных и множества мелких. Слюна на 98—99% состоит из воды; из органических веществ в ней содержится белок муцин и ферменты пتيالин и мальтаза.

Ротовая полость сзади переходит в воронкообразную *глотку*, соединяющую рот с пищеводом. В глотке переkreщиваются пищеварительные и дыхательные пути. Акт глотания происходит в результате сокращения поперечно-полосатых мышц, и пища попадает в *пищевод* — мышечную трубку длиной около 25 см. Пищевод проходит через диафрагму и на уровне 11-го грудного позвонка открывается в желудок.

Желудок — это сильно расширенный отдел пищеварительного канала, расположенный в верхней части брюшной полости под диафрагмой. В нем выделяют входную и выходную части, дно, тело, а также большую и малую кривизну. Слизистая оболочка складчатая, что при заполнении пищей позволяет желудку растягиваться. В средней части желудка (в его теле) находятся железы. Они образованы тремя видами клеток, которые выделяют либо ферменты, либо соляную кислоту, либо слизь. На выходной части желудка железы, выделяющие кислоту, отсутствуют. Выходное отверстие замыкается сильной запирающей мышцей — сфинктером. Пища из желудка поступает в *тонкий кишечник* длиной 5—7 м. Его начальный отдел — двенадцатиперстная кишка, далее идут тощая и подвздошная. Двенадцатиперстная кишка (около 25 см) имеет форму подковы, в нее открываются протоки печени и поджелудочной железы.

Печень — самая крупная железа пищеварительного тракта. Она состоит из двух неравных долей и располагается в брюшной полости, справа под диафрагмой; левая доля печени прикрывает большую часть желудка. Вся венозная кровь от кишечника, желудка, селезенки и от поджелудочной железы поступает в печень через воротную вену. Здесь кровь освобождается от вредных продуктов. На нижней поверхности печени расположен *желчный пузырь* — резервуар, в котором скапливается желчь, вырабатываемая печенью.

Основную массу печени составляют эпителиальные (железистые) клетки, продуцирующие желчь. Желчь поступает в печеночный проток, который, соединяясь с протоком желчного пузыря, образует общий желчный проток, открывающийся в двенадцатиперстную кишку. Желчь вырабатывается непрерывно, но когда пищеварения не происходит, она накапливается в желчном пузыре. В момент пищеварения она поступает в двенадцатиперстную кишку. Цвет желчи желто-бурый, обусловленный пигментом билирубином, образующимся в результате распада гемоглобина. Желчь горькая на вкус, содержит 90 % воды и 10 % органических и минеральных веществ.

Кроме эпителиальных клеток в печени имеются клетки звездчатой формы, обладающие фагоцитарными свойствами. Печень участвует в процессе обмена углеводов, накапливая в своих клетках гликоген (животный крахмал), который здесь же может расщепляться до глюкозы. Печень регулирует поступление глюкозы в кровь, тем самым поддерживая концентрацию сахара на постоянном уровне. В ней синтезируются белки фибриноген и протромбин, участвующие в свертывании крови. Одновременно она обезвреживает некоторые ядовитые вещества, образующиеся в результате гниения белков и поступающие с током крови из толстого кишечника. В ней же расщепляются аминокислоты, в результате чего образуется аммиак, который превращается здесь в мочевины. Работа печени по обезвреживанию ядовитых продуктов всасывания и обмена веществ составляет ее *барьерную функцию*.

Поджелудочная железа вырабатывает поджелудочный (панкреатический) сок, который поступает в двенадцатиперстную кишку. Сок имеет щелочную реакцию и содержит несколько ферментов, участвующих в расщеплении белков, жиров и углеводов.

Тонкий отдел кишечника начинается двенадцатиперстной кишкой, которая переходит в тощую, продолжающуюся в подвздошную. Слизистая стенка тонкой кишки содержит много трубчатых желез, выделяющих кишечный сок, и покрыта тончайшими выростами — ворсинками. Их общее количество достигает 4 млн., высота ворсинок около 1 мм, совместная всасывающая поверхность примерно 200 м² (рис. 151). Поверхность ворсинки покрыта однослойным эпителием; в центре ее проходят лимфатический сосуд и артерия, распадающиеся

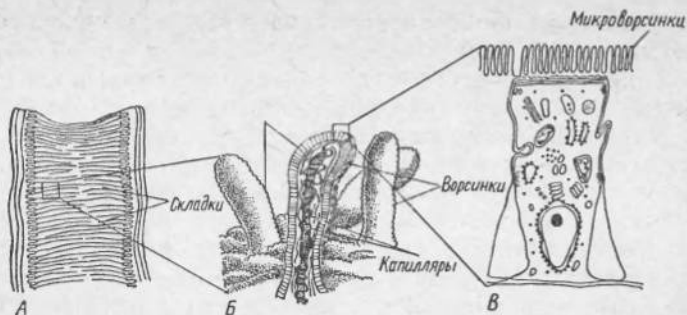


Рис. 151. Схема строения слизистой оболочки тонкого кишечника. *А* — слизистая оболочка кишечника образует множество складок; *Б* — от внутренней поверхности кишечника отходят пальцевидные выросты — ворсинки. Внутри каждой ворсинки проходят артерия, вена, капилляры и лимфатический сосуд; *В* — мембраны клеток, образующих поверхность ворсинок, формируют микроворсинки. Складки, ворсинки и микроворсинки образуют всасывающую поверхность, равную по площади теннисному корту

на капилляры. Благодаря мышечным волокнам и нервным разветвлениям ворсинка способна сокращаться. Это осуществляется рефлексорно в ответ на соприкосновение с пищевой кашицей и усиливает циркуляцию лимфы и крови в период пищеварения и всасывания. Тощая и подвздошная кишка с их ворсинками — основное место всасывания питательных веществ.

Толстая кишка имеет сравнительно небольшую длину — около 1,5—2 м и объединяет слепую (с червеобразным отростком), ободочную и прямую кишку. Слепую кишку продолжает ободочная, в которую впадает подвздошная кишка. Слизистая оболочка толстого кишечника имеет полулунные складки, но ворсинок в ней нет. Брюшина, покрывающая толстую кишку, имеет жировые кольцеобразные складки. Конечный отдел пищеварительной трубки — прямая кишка, заканчивающаяся анальным отверстием.

Переваривание пищи. В ротовой полости пища размельчается зубами и смачивается слюной. Слюна, обволакивая пищу, облегчает ее проглатывание. Фермент птиалин расщепляет крахмал до промежуточного продукта — дисахарида мальтозы, а фермент мальтаза превращает ее в простой сахар — глюкозу. Действуют они лишь в щелочной среде, но их работа продолжается также в нейтральной и слабокислой среде в желудке до

тех пор, пока пищевой комок не пропитается кислым желудочным соком.

В желудке происходит дальнейшее переваривание пищи. Желудочный сок содержит ферменты пепсин, липазу и соляную кислоту. Пепсин действует лишь в кислой среде, расщепляя белки до пептидов. Липаза желудочного сока разлагает только эмульгированный жир (жир молока).

Желудочный сок выделяется в две фазы. Первая начинается в результате раздражения пищей рецепторов ротовой полости и глотки, а также зрительных и обонятельных рецепторов (вид, запах пищи). Возникшее в рецепторах возбуждение по центrostремительным нервам поступает в пищеварительный центр, расположенный в продолговатом мозгу, а оттуда — по центробежным нервам — к слюнным железам и железам желудка. Сокоотделение в ответ на раздражение рецепторов глотки и рта является безусловным рефлексом, а сокоотделение в ответ на раздражение обонятельных и вкусовых рецепторов — условным рефлексом. Вторая фаза секреции вызывается механическими и химическими раздражениями. При этом раздражителями служат мясные, рыбные и овощные отвары, вода, соль, фруктовый сок.

Пища из желудка небольшими порциями продвигается в двенадцатиперстную кишку, куда поступает желчь, поджелудочный и кишечный соки. Скорость поступления пищи из желудка в нижележащие отделы неодинакова: жирная пища задерживается в желудке долго, молочная и содержащая углеводы переходит в кишечник быстро.

Поджелудочный сок — бесцветная жидкость щелочной реакции. Он содержит ферменты — трипсин и некоторые другие, которые расщепляют пептиды до аминокислот. Амилаза, мальтаза и лактаза действуют на углеводы, превращая их в глюкозу, лактозу и фруктозу. Липаза расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты. Продолжительность отделения поджелудочной железой сока, его количество и переваривающая сила зависят от характера пищи.

Всасывание. После механической и химической (ферментативной) переработки пищи продукты расщепления — аминокислоты, глюкоза, глицерин и жирные кислоты — всасываются в кровь и лимфу. Всасывание — сложный физиологический процесс, осуществля-

емый ворсинками тонкого отдела кишечника и идущий только в одном направлении — из кишечника в ворсинки. Через эпителий стенок кишечника не просто происходит диффузия: он активно пропускает в полость ворсинки лишь некоторые вещества, например глюкозу, аминокислоты, глицерин; нерасщепленные жирные кислоты нерастворимы и всасываться ворсинками не могут. Большую роль при всасывании жиров играет желчь: жирные кислоты, соединяясь с щелочами и желчными кислотами, омыляются и образуют растворимые соли жирных кислот (мыла), которые легко проходят через стенки ворсинок. В дальнейшем их клетки из глицерина и жирных кислот синтезируют жир, свойственный человеческому организму. Капельки этого жира в отличие от глюкозы и аминокислот, поступающих в кровеносные сосуды, всасываются лимфатическими капиллярами ворсинки и разносятся лимфой.

Незначительное всасывание некоторых веществ начинается еще в желудке (сахара, растворенные соли, алкоголь, некоторые фармацевтические препараты). Пищеварение в основном заканчивается в тонком кишечнике; железы толстого кишечника выделяют преимущественно слизь.

В толстом отделе кишечника главным образом всасывается вода (около 4 л за сутки). В этом отделе кишечника обитает огромное количество бактерий, при их участии расщепляется целлюлоза растительных клеток (клетчатка), которая проходит весь пищеварительный тракт без изменения. Бактерии синтезируют некоторые витамины из группы В и витамин К, необходимые организму человека.

СИСТЕМА КРОВООБРАЩЕНИЯ

Постоянное движение крови по сосудам обеспечивается деятельностью сердца. Кровь, отдавшая кислород органам и тканям, поступает в правую половину сердца и направляется им в легкие. В легких кровь насыщается кислородом, возвращается к сердцу, поступая в левую его половину, и вновь разносится по всему организму. Кровообращение обеспечивает ткани помимо кислорода питательными веществами, регуляторами физиологических функций — гормонами, а также выводит из организма продукты обмена веществ. Система кровообращения включает сердце, артерии, вены и капилляры.

Строение и деятельность сердца. Сердце представляет собой полый четырехкамерный мышечный орган, имеющий форму конуса, расположенный в грудной полости (средостении). Он делится на правую и левую половины сплошной перегородкой. Каждая из половин состоит из двух отделов: *предсердия* и *желудочка*, соединяющихся между собой отверстием, которое закрывается створчатым предсердно-желудочковым клапаном. В левой половине клапан состоит из двух створок, в правой — из трех. Клапаны открываются в сторону желудочков. Этому способствуют сухожильные нити, которые одним концом прикрепляются к створкам клапанов, а другим — к сосочковым мышцам, расположенным на стенках желудочков. Во время сокращения желудочков сухожильные нити не дают выворачиваться клапанам в сторону предсердия (рис. 152).

В правое предсердие кровь поступает из верхней и нижней полых вен и венечных вен самого сердца, в левое предсердие впадают четыре легочные вены. Желудочки дают начало сосудам: правый — легочному стволу, который делится на две ветви и несет венозную кровь в правое и левое легкое, т. е. в малый круг кровообращения; левый желудочек дает начало левой дуге — аорте, по которой артериальная кровь поступает в большой круг кровообращения. На границе левого желудочка и аорты, правого желудочка и легочного ствола имеются полулунные клапаны (по три створки в каждом). Они закрывают просветы аорты и легочного ствола и пропускают кровь из желудочков в сосуды, но препятствуют обратному току крови из сосудов в желудочки.

Стенка сердца включает три слоя: внутренний — *эндокард*, образованный клетками эпителия, средний — *миокард* — мышечный и наружный — *эпикард*, состоящий из соединительной ткани и покрытый серозным эпителием. Снаружи сердце покрыто соединительно-тканной оболочкой — околосердечной сумкой, или перикардом, также выстланным с внутренней стороны серозным эпителием. Между эпикардом и сердечной сумкой находится полость, заполненная жидкостью. Миокард образован особой поперечно-полосатой мышечной тканью, сокращающейся непроизвольно. Для сердечной мышцы характерна *автоматия* — способность сокращаться под действием импульсов, возникающих в самом сердце. Это связано с особыми клетками, залегающими в сердечной мышце, в которых ритмично появляются возбуждения.

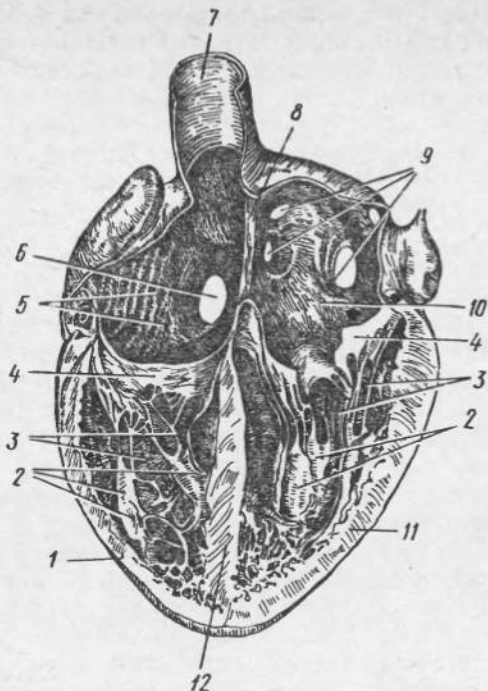


Рис. 152. Схема строения сердца (вертикальный разрез):

1 — мышечная стенка правого желудочка, 2 — сосочковые мышцы, от которых отходят сухожильные нити (3), прикрепляющиеся к клапану (4), расположенному между предсердием и желудочком, 5 — правое предсердие, 6 — отверстие нижней поллой вены; 7 — верхняя поллая вена, 8 — перегородка между предсердиями, 9 — отверстия четырех легочных вен; 10 — левое предсердие, 11 — мышечная стенка левого желудочка, 12 — перегородка между желудочками

Автоматическое сокращение сердца продолжается и при его изоляции из организма. При этом возбуждение, поступившее в одну точку, переходит на всю мышцу и все ее волокна сокращаются одновременно.

В работе сердца различают три фазы. Первая — *сокращение предсердий*, вторая — сокращение желудочков — *систола*, третья — одновременное расслабление предсердий и желудочков — *диастола*, или пауза. В последней фазе оба предсердия заполняются кровью из вен и она свободно проходит в желудочки. Поступив-

шая в желудочки кровь давит на клапаны предсердий с нижней стороны, и они закрываются. При сокращении обоих желудочков в их полостях нарастает давление крови и она поступает в аорту и легочную артерию (в большой и малый круги кровообращения). После сокращения желудочков наступает их расслабление. За паузой следует сокращение предсердий, затем желудочков и т. д.

Период от одного сокращения предсердий до другого называют *сердечным циклом*. Каждый цикл длится 0,8 с. Из этого времени на сокращение предсердий приходится 0,1 с, на сокращение желудочков — 0,3 с, а общая пауза сердца длится 0,4 с. Если частота сердечных сокращений увеличивается, время каждого цикла уменьшается. Это происходит в основном за счет укорочения общей паузы сердца. При каждом сокращении оба желудочка выбрасывают в аорту и легочную артерию одинаковое количество крови (в среднем около 70 мл), которое называется *ударным объемом крови*.

Работа сердца регулируется нервной системой в зависимости от воздействия внутренней и внешней среды: концентрации ионов калия и кальция, гормона щитовидной железы, состояния покоя или физической работы, эмоционального напряжения. К сердцу как к рабочему органу подходят два вида центробежных нервных волокон, относящихся к вегетативной нервной системе. Одна пара нервов (*симпатические волокна*) при раздражении усиливает и учащает сердечные сокращения. При раздражении другой пары нервов (*ветви блуждающего нерва*) импульсы, поступающие к сердцу, ослабляют его деятельность.

Работа сердца связана с деятельностью других органов. Если возбуждение в центральную нервную систему передается от работающих органов, то из центральной нервной системы оно передается на нервы, усиливающие функцию сердца. Так рефлекторным путем устанавливается соответствие между деятельностью различных органов и работой сердца. Сердце сокращается 60—80 раз в минуту.

Кровообращение. Движение крови по сосудам называется кровообращением. Кровь движется по кровеносным сосудам — полым трубкам различного диаметра, которые, не прерываясь, переходят в другие, образуя замкнутую кровеносную систему. Различают три вида сосудов: артерии, вены и капилляры (рис. 153).

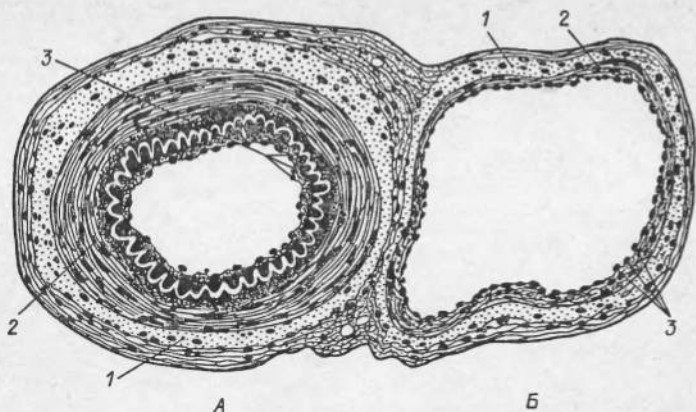


Рис. 153. Строение стенок сосудов. А — поперечный разрез артерии; Б — поперечный разрез вены:

1 — наружный соединительно-тканый слой, 2 — средний мышечный слой, 3 — внутренний слой

Артериями называются сосуды, по которым кровь течет от сердца к органам. Самый крупный из них — *аорта*. Она берет начало от левого желудочка и разветвляется на артерии. Распределяются артерии в соответствии с двусторонней симметрией тела: в каждой половине есть сонная артерия, подключичная, подвздошная, бедренная и т. д. От них отходят ветви к костям, мышцам, суставам, внутренним органам.

В органах артерии ветвятся на сосуды более мелкого диаметра. Самые мелкие из артерий называются *артериолами*, которые, в свою очередь, распадаются на *капилляры*. Стенки артерий довольно толстые и состоят из трех слоев: наружного соединительно-тканного, среднего гладкомышечного с наибольшей толщиной и внутреннего, образованного одним слоем плоских клеток. Капилляры — самые тонкие кровеносные сосуды в организме человека. Их диаметр составляет 4—20 мкм. Наиболее густая сеть капилляров в мышцах, где на 1 мм² ткани их насчитывается более 2000. Кровь по ним движется гораздо медленнее, чем в аорте. Стенки капилляров состоят только из одного слоя плоских клеток — эндотелия. Через такой тонкий слой и происходит обмен веществ между кровью и тканями.

Перемещаясь по капиллярам, артериальная кровь постепенно превращается в венозную, поступающую в

более крупные сосуды — вены, по которым кровь оттекает от органов и тканей к сердцу. Стенка *вен*, как и артерий, трехслойная, но средний слой содержит гораздо меньше мышечных и эластических волокон, чем в артериях, а внутренняя стенка образует карманоподобные клапаны, расположенные по направлению тока крови и способствующие ее продвижению к сердцу.

Распределение вен также соответствует двусторонней симметрии тела: каждая сторона имеет по одной крупной вене. От нижних конечностей венозная кровь собирается в бедренные вены, которые объединяются в более крупные подвздошные, дающие начало нижней полую вену. От головы и шеи венозная кровь оттекает по двум яремным венам, по одной с каждой стороны, а от верхних конечностей — по подключичным венам; последние, сливаясь с яремными венами, образуют безымянную вену на каждой стороне, которые соединяются в верхнюю полую вену.

Кровь от кишечника и желудка оттекает к печени, образуя систему воротной вены, и в составе печеночной вены поступает в нижнюю полую вену.

Все артерии, вены и капилляры в организме человека объединяются в два круга кровообращения: большой и малый.

Большой круг кровообращения начинается в левом желудочке и оканчивается в правом предсердии. Из левого желудочка отходит аорта, которая направляется вверх и влево, образуя дугу, а затем — вниз вдоль позвоночника. От дуги аорты ответвляются артерии меньшего диаметра, которые направляются в соответствующие отделы. От луковичи аорты отходят также венечные артерии, питающие сердце. Часть аорты, находящаяся в грудной клетке, называется грудной аортой, а часть ее, расположенная в брюшной полости, — брюшной. От брюшной аорты сосуды отходят к внутренним органам. В поясничном отделе брюшная аорта разветвляется на подвздошные артерии, которые разделяются на более мелкие артерии нижних конечностей.

Малый круг кровообращения начинается в правом желудочке и оканчивается в левом предсердии. Из правого желудочка выходит легочный ствол, несущий венозную кровь в легкие. Здесь легочные артерии распадаются на сосуды более мелкого диаметра, переходящие в капилляры. Кровь, насыщенная кислородом, оттекает по четырем легочным венам в левое предсердие.

Кровь движется по сосудам благодаря ритмичной работе сердца. Во время сокращения желудочков кровь под давлением нагнетается в аорту и легочный ствол. Здесь развивается самое высокое давление — 150 мм рт. ст. По мере продвижения крови по артериям давление снижается до 120 мм рт. ст., а в капиллярах — до 22 мм. Самое низкое давление в венах; в крупных венах оно ниже атмосферного.

Кровь из желудочков выбрасывается порциями, а непрерывность ее течения обеспечивается эластичностью стенок артерий. В момент сокращения желудочков сердца стенки артерий растягиваются, а затем в силу эластической упругости возвращаются в исходное состояние еще до очередного поступления крови из желудочков. Благодаря этому кровь продвигается вперед. Ритмические колебания диаметра артериальных сосудов, вызываемые работой сердца, называются *пульсом*. Он легко прощупывается в местах, где артерии лежат на кости (лучевая, тыльная артерия стопы). Считая пульс, можно определить частоту сердечных сокращений и их силу. У взрослого здорового человека в состоянии покоя частота пульса равна 60—70 ударам в минуту. При различных заболеваниях сердца возможна аритмия — перебои пульса.

С наибольшей скоростью кровь течет в аорте — около 0,5 м/с. В дальнейшем скорость движения падает и в артериях достигает 0,25 м/с, а в капиллярах — приблизительно 0,5 мм/с. Медленное течение крови в капиллярах и большая протяженность последних благоприятствуют обмену веществ (общая длина капилляров в организме человека достигает 100 тыс. км, а общая поверхность всех капилляров тела — 6300 м^2). Большая разница в скорости течения крови в аорте, капиллярах и венах обусловлена неодинаковой шириной общего сечения кровяного русла в его различных участках. Самый узкий такой участок — аорта, а суммарный просвет капилляров в 600—800 раз превышает просвет аорты. Этим объясняется замедление тока крови в капиллярах.

Движение крови по сосудам регулируется нервно-гуморальными факторами. Импульсы, посылаемые по нервным окончаниям, могут вызывать или сужение, или расширение просвета сосудов. К гладкой мускулатуре стенок сосудов подходят два вида сосудодвигательных нервов: сосудорасширяющие и сосудосуживающие.

Импульсы, идущие по этим нервным волокнам, возникают в сосудодвигательном центре продолговатого мозга.

При обычном состоянии организма стенки артерий несколько напряжены и их просвет сужен. Из сосудодвигательного центра по сосудодвигательным нервам непрерывно поступают импульсы, которые и обуславливают постоянный тонус. Нервные окончания в стенках сосудов реагируют на изменения давления и химического состава крови, вызывая в них возбуждение. Это возбуждение поступает в центральную нервную систему, результатом чего служит рефлекторное изменение деятельности сердечно-сосудистой системы. Таким образом, увеличение и уменьшение диаметров сосудов происходит рефлекторным путем, но тот же эффект может возникнуть и под влиянием гуморальных факторов — химических веществ, которые находятся в крови и поступают сюда с пищей и из различных внутренних органов. Среди них имеют значение сосудорасширяющие и сосудосуживающие. Например, гормон гипофиза — вазопрессин, гормон щитовидной железы — тироксин, гормон надпочечников — адреналин суживают сосуды, усиливают все функции сердца, а гистамин, образующийся в стенках пищеварительного тракта и в любом работающем органе, действует противоположно: расширяет капилляры, не действуя на остальные сосуды (рис. 154). Значительный эффект на работу сердца оказывает изменение содержания в крови калия и кальция. Повышение содержания кальция увеличивает

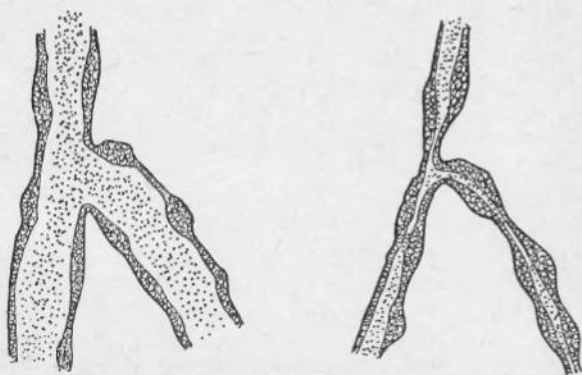


Рис. 154. Капилляры в расширенном (слева) и суженном (справа) состоянии

частоту и силу сокращений, повышает возбудимость и проводимость сердца. Калий вызывает прямо противоположное действие.

Расширение и сужение сосудов в различных органах существенно влияет на перераспределение крови в организме. В работающий орган, где сосуды расширены, направляется крови больше, в неработающий орган — меньше. Депонирующими органами служат селезенка, печень, подкожная жировая клетчатка. В случае кровопотери кровь из этих органов поступает в общий кровоток, что позволяет поддерживать кровяное давление.

Лимфообращение. Движение лимфы по сосудам называется лимфообращением. Лимфатическая система способствует дополнительному оттоку жидкости из органов. Стенки лимфатических сосудов тонкие и, подобно венам, имеют клапаны. Движение лимфы очень медленное (0,3 мм/мин) и происходит благодаря сокращению мышц тела и стенок лимфатических сосудов. Она движется лишь в одном направлении — от органов к сердцу. Лимфатические капилляры (рис. 155) переходят в более крупные сосуды, которые собираются в правый и левый грудные протоки, впадающие в крупные

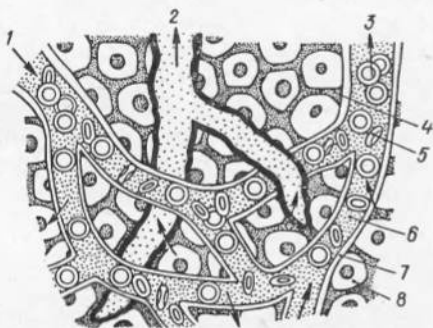


Рис. 155. Схема взаимоотношений между кровеносными и лимфатическими капиллярами и клетками ткани. Кровеносные капилляры открыты с обоих концов, лимфатические капилляры кончаются слепо. Стрелки показывают направление тока жидкостей:

1 — артериола, 2 — лимфатический капилляр, 3 — венула, 4 — межклеточная (тканевая) жидкость, 5 — эритроцит, 6 — плазма крови, 7 — капилляр, 8 — тканевая клетка

вены. По ходу лимфатических сосудов располагаются лимфатические узлы: в паху, в подколенной и подмышечной впадинах, под нижней челюстью. В состав лимфатических узлов входят клетки, обладающие фагоцитарной активностью. Клетки лимфатических узлов участвуют в образовании антител и лимфоцитов. Важное значение в выработке иммунитета имеют миндалины (лимфоидные скопления в области зева) и лимфатические узлы пищеварительного канала.

СИСТЕМА ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ

Строение органов дыхания. Дыханием называется процесс газообмена между организмом и окружающей средой. Важнейший механизм газообмена у животных и человека — диффузия. При диффузии молекулы перемещаются из области их высокой концентрации в область низкой концентрации за счет их собственной кинетической энергии. Однако перемещаться путем диффузии молекулы могут лишь на малые расстояния (до 1 мм). При переносе веществ на большие расстояния в организме животных используются различные системы вентиляции и транспорта газов. Перенос кислорода из окружающей среды к клеткам, где он вступает в химические реакции, включает ряд стадий: 1) вентиляцию легких (доставка кислорода в альвеолы); 2) диффузию кислорода из альвеол в кровь легочных капилляров; 3) перенос его кровью к капиллярам тканей; 4) диффузию из капилляров в окружающие ткани. Первая и вторая стадии называются *легочным* (внешним) *дыханием*, а четвертая — *тканевым дыханием*.

Обмен газов между кровью и воздухом осуществляется дыхательной системой, включающей воздухоносные пути и легкие (рис. 156). Воздухоносные пути начинаются *носовой полостью*, далее следуют гортань, трахея, бронхи. Воздух через наружные отверстия (ноздри) поступает в полость носа, которая разделена костно-хрящевой перегородкой на две половины. Через внутренние отверстия полость носа сообщается с *носоглоткой*. Внутренняя поверхность полости носа покрыта слизистой оболочкой, верхний слой которой образован ресничным эпителием. Слизь вместе с осевшими на ней пылевыми частицами удаляется движением ресничек. В верхней части носовой полости находятся окончания обонятельного нерва, воспринимающие различные за-

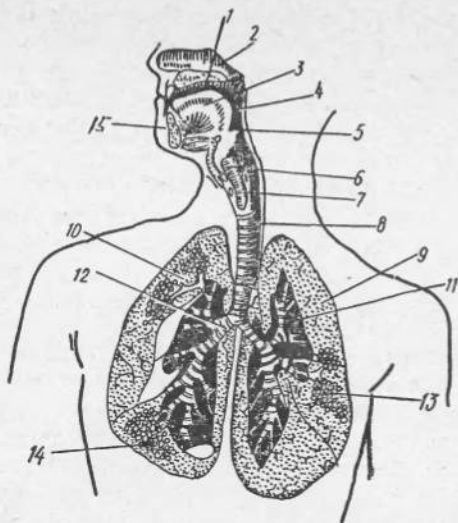


Рис. 156. Строение органов дыхания:

1 — ротовая полость, 2 — носовая полость, 3 — язык, 4 — глотка, 5 — надгортанник, 6 — гортань, 7 — пищевод, 8 — трахея, 9, 10 — легкие, 11, 12 — бронхи, 13, 14 — альвеолы, 15 — нижняя челюсть

пахи. Из носоглотки и глотки воздух поступает в *гортань*, которая состоит из нескольких хрящей, укрепленных связками (щитовидный, перстневидный, два черпаловидных и надгортанник), и подъязычной кости. От отростков черпаловидных хрящей и внутренней поверхности щитовидного хряща протягиваются голосовые связки, между которыми находится голосовая щель. Колебания голосовых связок, вызванные движениями голосовых мышц во время выдоха, создают звук. В воспроизведении членораздельной речи кроме голосовых связок принимают участие также язык, губы, щеки, мягкое нёбо, надгортанник.

На уровне 6—7-го шейного позвонков гортань переходит в дыхательное горло — *трахею*. Она состоит из хрящевых полуколец, которые препятствуют спадению ее стенок. Эти полукольца сзади объединены между собой соединительно-тканной перепонкой с переплетающимися гладкими мышечными волокнами. Нижний конец трахеи делится на два *бронха*, которые затем многократно ветвятся, образуя в легких бронхиальное

дерево. Самые тонкие веточки называются *бронхиолами*. Бронхиолы переходят в альвеолярные ходы, на стенках которых находятся многочисленные тонкостенные выпячивания — *альвеолы*, оплетенные густой сетью капилляров. Между стенками альвеол и капилляров происходит газообмен. Изнутри альвеолы выстланы слоем белков, фосфолипидов и гликопротеидов, который называется *сурфактантом*. Его основная функция — поддержание поверхностного натяжения стенки альвеолы, ее способности к растягиванию при входе и противодействие спадению при выходе. Сурфактант обладает также бактерицидными свойствами.

Легкие занимают почти весь объем грудной полости и представляют собой упругие губчатые органы. В центральной части легкого располагаются ворота, куда входят бронх, легочная артерия, нервы, а выходят легочные вены. Правое легкое делится бороздами на три доли, левое — на две. Снаружи легкие покрыты плеврой, которая состоит из двух листков: внутреннего, покрывающего легкое, и наружного, выстилающего внутреннюю полость грудной клетки. Между этими листками находится замкнутая *плевральная полость* с небольшим количеством жидкости. Жидкость уменьшает трение листков при дыхательных движениях легких.

Вентиляция легких. Количество воздуха, поступающего в легкие при каждом спокойном вдохе и выходящего при спокойном выдохе, называется *дыхательным объемом*. У взрослого человека он равен 500 см^3 . Легочная вентиляция — это количество воздуха, проходящего за одну минуту через легкие, или произведение дыхательного объема на число дыхательных движений ($14\text{—}15$ в 1 мин). В покое у взрослого человека она составляет около 7 л воздуха в минуту. При глубоком вдохе человек может вдохнуть еще 1500 см^3 воздуха (*дополнительный воздух*), а после обычного выдоха он способен выдохнуть 1500 см^3 *резервного воздуха*. Сумма объемов дыхательного, резервного и дополнительного воздуха составляет жизненную емкость, т. е. количество воздуха, которое человек может выдохнуть после самого глубокого вдоха. В среднем у взрослого человека она равна $3000\text{—}4500\text{ см}^3$. Жизненная емкость легких возрастает у спортсменов, особенно у пловцов и гребцов, и может достигать 8 л. С возрастом жизненная емкость легких уменьшается вследствие снижения эластичности легких и подвижности грудной клетки. Легкие не спадаются

даже при максимальном выдохе, так как в них остается еще около 1500 см^3 воздуха, который называется *остаточным*.

Газообмен в легких и тканях. Вдыхаемый атмосферный воздух содержит около 79 % азота, 21 % кислорода и 0,03 % диоксида углерода. В основе газообмена в легких лежит разность концентрации газов: концентрация кислорода в поступившем в альвеолы воздухе выше, чем в легочных капиллярах (его парциальное давление в альвеолах составляет 100 мм рт. ст., а в капиллярах — 40 мм). Поэтому кислород из альвеол диффундирует через стенки кровеносных капилляров в кровь, насыщает ее и проникает в эритроциты, где вступает в непрочное соединение с гемоглобином, образуя оксигемоглобин. При взаимодействии гемоглобина с кислородом концентрация свободного кислорода в плазме понижается, что способствует диффузии новых порций кислорода из альвеол и полному насыщению гемоглобина кислородом (рис. 157).

Теоретически 1 г гемоглобина может связать 1,39 мл O_2 . Однако часть гемоглобина находится в неактивном состоянии и реально связывается 1,34 мл O_2 . Поскольку в 1 л крови содержится в среднем 150 г гемоглобина (158 г у мужчин и 140 г у женщин), то в указанном объеме находится 0,2 л O_2 . Эта величина называется кислородной емкостью крови. При уменьшении парциального давления O_2 во вдыхаемом воздухе и снижении концентрации его в плазме крови количество оксигенированного гемоглобина падает.

Насыщенная кислородом кровь по капиллярам поступает в органы и ткани. Газообмен в тканях происходит по тому же принципу, что и в легких: кислород из тканевых капилляров, где его концентрация высокая, переходит в тканевую жидкость с более низкой концентрацией кислорода. Из тканевой жидкости он проникает в клетки и сразу же вступает в реакции окисления, поэтому в клетках свободного кислорода практически нет. По тем же законам диоксид углерода из клеток через тканевую жидкость поступает в капилляры. Выделяющийся CO_2 способствует диссоциации оксигемоглобина и сам вступает в соединение с гемоглобином, образуя карбоксигемоглобин. В оттекающей от органов венозной крови CO_2 находится как в связанном, так и в растворенном состоянии в виде угольной кислоты, которая в капиллярах легких легко распадается на H_2O и CO_2 .

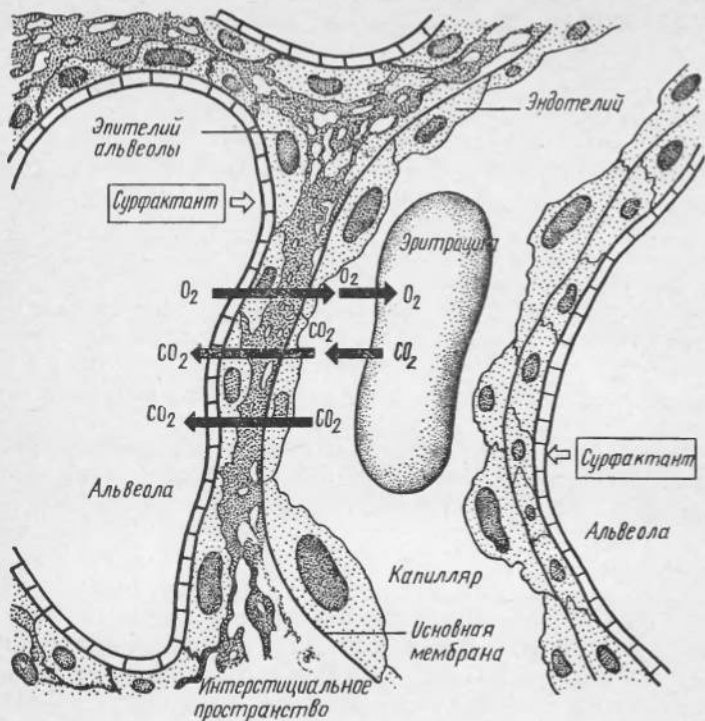


Рис. 157. Обмен газов между кровью и альвеолярным воздухом

Углекислотная кислота может также вступать в соединения с солями плазмы, образуя бикарбонаты. В легких, куда поступает венозная кровь, кислород снова насыщает кровь, а CO_2 из зоны высокой концентрации (легочных капилляров) переходит в зону низкой концентрации (альвеолы).

Для нормального газообмена воздух в легких должен постоянно сменяться, что достигается ритмическими актами вдоха и выдоха, за счет движений межреберных мышц и диафрагмы.

Нервная и гуморальная регуляция дыхания. После вдоха всегда следует выдох, после выдоха — вдох. Такая последовательность обусловлена регулирующей функцией центральной нервной системы. В продолговатом мозге расположены дыхательные центры — центр вдоха и центр выдоха. При выдохе во время спадения

легких раздражаются рецепторы, находящиеся в альвеолах. Возникшее здесь возбуждение по блуждающему нерву передается в центр вдоха, который приходит в возбуждение и посылает нервные импульсы в спинной мозг, а оттуда по центробежным нервам импульсы поступают к наружным межреберным мышцам и диафрагме. Сокращаясь, они вызывают расширение грудной клетки, и происходит вдох. Следовательно, *вдох* — это рефлекс на раздражение, вызванное выдохом. Теперь центр вдоха не получает раздражений и не посылает возбуждение в дыхательные мышцы. Происходит их расслабление, грудная клетка спадается и наступает *выдох* — рефлекс на раздражение, вызванное вдохом. Во время вдоха при растяжении легких раздражаются другие рецепторы альвеол, от них возбуждение поступает в центр выдоха, а оттуда по блуждающему нерву — к межреберным мышцам, сокращение которых еще больше уменьшает объем грудной клетки.

Деятельность дыхательных центров регулируется и гуморальными факторами. В частности, повышение концентрации CO_2 в крови, притекающей к головному мозгу, возбуждает дыхательные центры, что вызывает увеличение глубины и частоты дыхания. Этот механизм действует и при первом вдохе новорожденного.

В момент отделения плаценты в крови ребенка резко нарастает концентрация CO_2 , а это возбуждает дыхательный центр и он посылает импульсы к наружным межреберным мышцам и диафрагме, сокращение которых вызывает вдох.

В регуляции дыхания принимают участие и оказывают влияние на его параметры величины рН и концентрации O_2 , действующие на хеморецепторы. Хеморецепторы находятся в нервных ганглиях стенок сосудов, в частности, в стенке дуги аорты. Импульсы от этих ганглиев поступают в дыхательные центры по волокнам блуждающего нерва.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

В процессе диссимиляции, или катаболизма, в организме образуются продукты распада, которые не могут быть использованы организмом и подлежат выведению: вода, соли, мочевины, мочевины, мочевая кислота и др. Основная роль в их выведении принадлежит специализированным органам выделения — почкам (рис. 158).

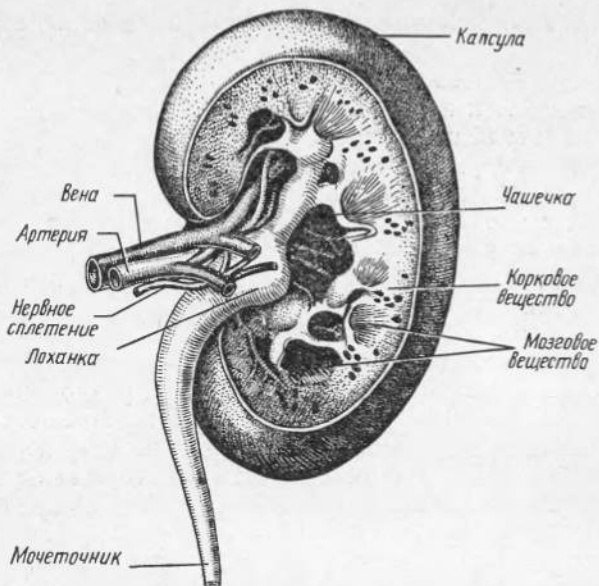


Рис. 158. Схема строения почки человека

Строение почек. Почки — парные органы, расположенные в брюшной полости с обеих сторон позвоночника. Они имеют бобовидную форму, вогнутый край их обращен к позвоночнику, в нем проходят кровеносные и лимфатические сосуды, нервы и мочеточник. Почка покрыта капсулой из соединительной ткани. На разрезе почки выделяют два слоя: наружный темно-красный — корковый, где расположены почечные тельца — *нефроны*, и внутренний, более светлый — мозговой, в котором проходят почечные канальцы, впадающие в находящуюся в центре почки почечную лоханку. Из нее берет начало мочеточник, впадающий в мочевой пузырь.

Нефрон — структурная и функциональная единица почки (рис. 159). В его состав входит капсула *Боумена-Шумлянского*, состоящая из однослойного эпителия и образующая двухслойную чашу. В эту чашу погружен *мальпигиев клубочек*, состоящий из капиллярных петель. Между стенками капсулы находится полость, от которой в корковом слое начинается извитой мочевой каналец первого порядка. Выпрямляясь, он переходит в мозговой слой. Здесь каналец образует петлю *Генле* и

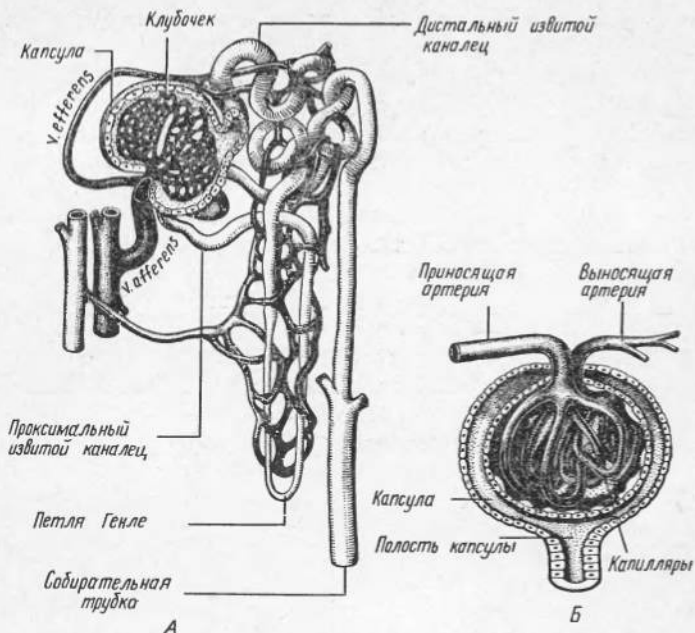


Рис. 159. Схема строения нефрона: А — нефрон; Б — мальпигиев клубочек

вновь возвращается в корковое вещество, продолжаясь в извитой каналец второго порядка. В дальнейшем он выпрямляется и впадает в собирательную трубочку. Трубочки сливаются друг с другом и открываются общими протоками в почечную лоханку. Длина одного нефрона около 30—35 мм. В каждой почке их насчитывается примерно 1—1,2 млн. Общая длина всех канальцев — 70—100 км, а их поверхность составляет 6 м².

Почки густо пронизаны кровеносными сосудами. Вступая в почку, почечная артерия ветвится на мелкие сосуды, которые заканчиваются артериолами, входящими в капсулу нефрона. Приносящая артериола в полости капсулы распадается на капилляры, образуя мальпигиев клубочек. Затем капилляры клубочка вновь сливаются в артериолу, которая выходит из капсулы. Эта артериола называется выносящим сосудом, по нему кровь оттекает от клубочка. После выхода из капсулы артериола вторично разветвляется на капиллярную сеть, густо оплетающую извитые канальцы первого и второго по-

рядка. Далее капилляры сливаются в вены, которые, соединяясь, образуют почечную вену, впадающую в нижнюю полую вену. Следовательно, в почке артерии дважды распадаются на сеть капилляров, несущих артериальную кровь: на капилляры, образующие мальпигиев клубочек в капсуле, и капилляры извитых канальцев.

Функция почек. Почки очищают плазму крови от продуктов обмена веществ. Кроме того, через почки выводятся вещества, необходимые для жизнедеятельности организма, — вода, ионы натрия, кальция, фосфаты — в том случае, когда их концентрация в крови превышает нормальную. Таким образом, *функция почек заключается в избирательном удалении различных веществ с целью поддержания относительного постоянства химического состава плазмы крови и внеклеточной жидкости.*

Процесс образования мочи включает две фазы. В капсуле мальпигиевых клубочков фильтруются вещества, приносимые кровью, через стенки капилляров в полость капсулы. Фильтрация происходит в результате разности давлений крови в капиллярах и капсуле. Высокое кровяное давление в капиллярах создается тем, что диаметр приносящего сосуда больше, чем выносящего. Это обеспечивает фильтрацию растворенных в плазме веществ в капсулу: неорганических солей, мочевины, мочевой кислоты, глюкозы, аминокислот. Жидкость, поступающая в просвет капсулы, называется *первичной мочой*. По составу она близка плазме крови, но отличается от нее отсутствием белков. В сутки через почки проходит до 1500—1700 л крови и образуется 150—170 л первичной мочи. Из организма же выводится всего лишь около 1—1,5 л так называемой *вторичной*, или *конечной*, мочи, образующейся во второй фазе мочеобразования. Во время второй фазы в почечных канальцах идет процесс обратного всасывания воды и некоторых составных частей — сахара, аминокислот, в ней меньше концентрации хлористого натрия, чем в крови, а концентрация мочевины увеличена почти в 60—70 раз, т. е. до 2 % (в плазме ее 0,03 %). Из почек моча выводится через мочеточники — трубки длиной до 30 см и шириной 3—6 мм, соединяющие почечную лоханку с мочевым пузырем. Мочевой пузырь лежит в полости таза и представляет собой резервуар емкостью до 750 мл.

Функции почек регулируются импульсами парасимпатического (блуждающего) и симпатического нервов.

Первый расширяет кровеносные сосуды, второй — сужает. Это отражается на скорости образования первичной мочи, обратного всасывания воды и натрия из вторичной мочи. Всасывание воды из первичной мочи усиливается антидиуретическим гормоном гипофиза, а гормон надпочечников адреналин вызывает уменьшение образования мочи, так как суживает почечные сосуды. Обратное всасывание солей натрия и калия в канальцах нефронов регулируется гормоном коры надпочечников альдостероном.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Половая система человека осуществляет репродуктивную функцию. Главная ее часть — половые железы: у мужчин — яички, или семенники, у женщин — яичники.

Мужская половая система. Она подразделяется на внутренние и наружные половые органы. К внутренним мужским половым органам относятся: *половые железы* — яички, покрытые плотной соединительно-тканной оболочкой и содержащие канальцы общей длиной до 300—400 м, в которых в течение всей жизни образуются сперматозоиды; *придатки яичка*, где накапливаются зрелые сперматозоиды; *семенные пузырьки*, *предстательная* и *куперова железы*, образующие секреты, создающие определенную химическую среду для сперматозоидов. Сперматозоиды вместе с секретом придаточных желез представляют собой *сперму*. Наружные половые органы включают *мошонку*, в которой находятся яички и их придатки, и *половой член*, или пенис, служащий для введения спермы в половые пути женщины (рис. 160). Мошонка представляет собой выпячивание стенки тела, куда спускаются яички накануне или вскоре после рождения.

Внутренние половые органы выполняют эндокринные функции. В канальцах семенников помимо сперматогенного эпителия находятся так называемые поддерживающие и интерстициальные клетки, одна из функций которых — образование мужского полового гормона — *тестостерона*. Предстательная железа секретирует гормоны, регулирующие обмен веществ в клетках — *простагландины*.

Женская половая система. Она также делится на внутренние и наружные половые органы. Внутренние

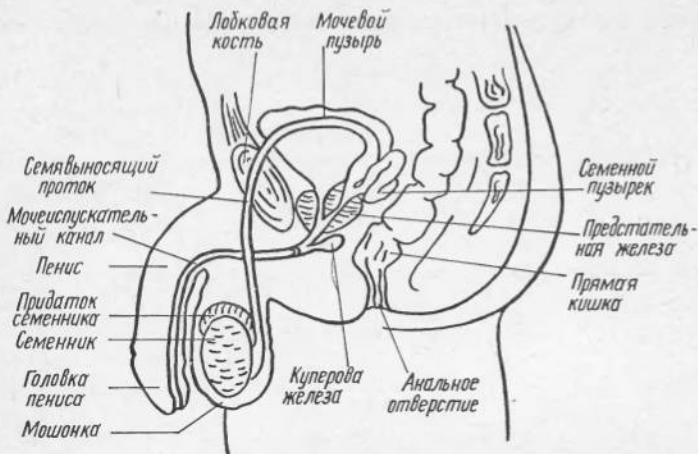


Рис. 160. Мужская половая система

половые органы включают половые железы — яичники, маточные трубы, матку и влагалище, расположенные в малом тазу. Наружные состоят из больших и малых половых губ и клитора — небольшого по размерам органа, по строению сходного с пенисом (рис. 161).

Яичники, подобно семенникам у мужчин, выполняют две функции: образование половых клеток (яйцеклеток)

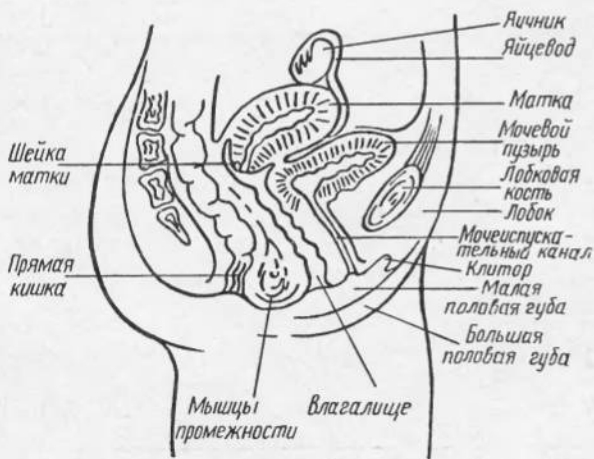


Рис. 161. Женская половая система

и выработка женских половых гормонов, поступающих в кровь.

Яичники содержат овоциты I порядка, окруженные слоем эпителиальных клеток. Такие образования называются *фолликулами*. У новорожденной девочки к моменту рождения в обоих яичниках содержится от 800 тыс. до 1 млн. фолликулов. Большая часть их погибает и ко времени наступления половой зрелости сохраняются лишь 400—500 фолликулов. По мере созревания овоцит претерпевает два мейотических деления, стенка фолликула лопается и зрелая яйцеклетка выходит в брюшную полость. Оттуда она с током жидкости попадает в маточную трубу. Отверстие маточной трубы окружено бахромой, отростки которой, а также слизистая оболочка трубы покрыты ресничным эпителием. Благодаря движению ресничек эпителия и перистальтическим движениям стенок трубы яйцеклетка засасывается в трубу и продвигается в сторону матки.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА

Яйцеклетка оплодотворяется в трубе. Здесь же начинает развиваться зародыш и осуществляются первые деления дробления зиготы. Спустя несколько дней зародыш спускается в полость матки, где и прикрепляется к ее стенке.

Матка представляет собой полый мышечный орган с эластичными стенками. Ее функция — обеспечить развитие зародыша и вытолкнуть его наружу во время родов. Полость матки выстлана эпителием, который, разрастаясь, вместе с внезародышевой частью эмбриона образует *детское место*, или *плаценту*. Через плаценту зародыш снабжается необходимыми питательными веществами и кислородом, поскольку кровеносные сосуды матки и эмбриона здесь объединяются.

К концу третьей недели развития зародыш вступает в стадию органогенеза, во время которой формируются основные системы органов: нервная, пищеварительная, кровеносная. В этот период зародыш крайне чувствителен к разного рода неблагоприятным воздействиям — лекарственным препаратам, алкоголю, никотину, инфекциям. Например, заболевание краснухой между 4—12-й неделями беременности может привести к нарушению формирования сердца у зародыша, органов зрения, слуха и др. В последующие сроки беременности проис-

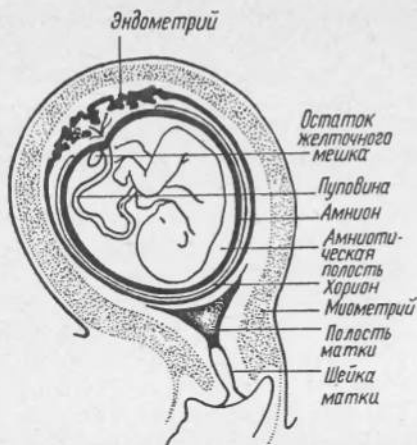


Рис. 162. Эмбриональное развитие человека.

Плод в матке незадолго до родов

ходят рост и дальнейшая дифференцировка органов и тканей.

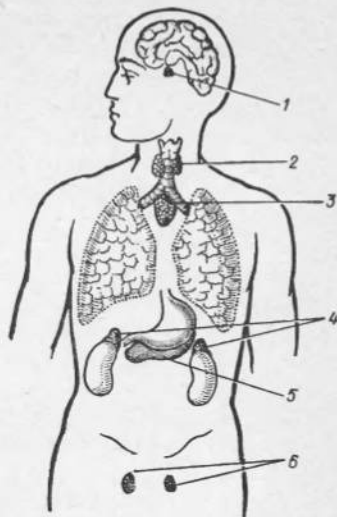
Зародыш окружен оболочками (рис. 162) и соединен с телом матери пуповиной, в которой проходят кровеносные сосуды. Роды происходят примерно через 270 дней после оплодотворения яйцеклетки. Этот сложный процесс регулируется рядом гормонов. Главную роль играет усиление секреции гормонов корой надпочечников плода, что повышает чувствительность матки к другим гормонам, вызывающим ее сокращение.

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Высокодифференцированные клетки, ткани и органы человека нуждаются в координации их деятельности, без чего организм не может существовать как единое целое. Такая координация осуществляется, в частности, железами внутренней секреции с помощью вырабатываемых ими биологически активных веществ — *гормонов*. Свое название железы внутренней секреции получили из-за неимения выводных протоков, поэтому образуемые ими гормоны выделяются непосредственно в кровь. К железам внутренней секреции относятся гипофиз, надпочечники, щитовидная, поджелудочная железы, парашитовидные, половые железы и некоторые другие

Рис. 163. Схема расположения важнейших желез внутренней секреции:

1 — гипофиз (нижний мозговой придаток), 2 — щитовидная железа, 3 — вилочковая железа, 4 — надпочечники, 5 — поджелудочная железа, 6 — половые железы



(рис. 163). Они объединяются в эндокринную систему организма. По химическому строению гормоны делятся на три большие группы: белки и пептиды; производные аминокислот; жироподобные вещества — стероиды. К *белковым гормонам* относятся инсулин, гормоны передней доли гипофиза. *Производные аминокислот* — гормон щитовидной железы — тироксин и гормон мозгового вещества надпочечников — адреналин.

Гормоны половых желез и коры надпочечников — производные стероидов.

Гормоны действуют в чрезвычайно малых концентрациях. Их особенность — специфическое влияние на строго определенный тип обменных процессов или на определенную группу клеток. Гормоны могут изменять интенсивность обмена веществ, влияют на рост и дифференцировку тканей, определяют наступление полового созревания. Влияние гормонов на клетки осуществляется разными путями. Некоторые из них действуют на клетки, связываясь с белками-рецепторами на их поверхности и изменяя активность находящихся в мембране ферментов. Другие проникают в ядро и активируют определенные гены. Синтез информационной РНК и следующий за этим синтез ферментов изменяют интенсивность или направленность обменных процессов.

Гипофиз. Значение гипофиза в жизнедеятельности организма очень велико, так как он контролирует функции многих желез внутренней секреции. Гипофиз состоит из трех долей: передней, средней и задней.

Передняя продуцирует гонадотропные (гонады — половые железы, «тропос» — место) гормоны, стимулирующие деятельность мужских и женских половых же-

лез, адренокортикотропный гормон, регулирующий деятельность коры надпочечников и выработку ею гормонов. Эта доля гипофиза выделяет также тиреотропный гормон, необходимый для функционирования щитовидной железы.

В развитии организма большую роль играет соматотропный гормон, или гормон роста. При недостаточном его образовании в детском возрасте процессы роста замедляются и человек остается карликом. В случае избыточного поступления в кровь гормона роста в период полового созревания развивается гигантизм. Избыточное выделение этого гормона у взрослых после завершения роста организма ведет к заболеванию, сопровождающемуся увеличением в размерах костей лица, кистей, ступней, разрастанием надбровных дуг.

Задняя доля гипофиза вырабатывает гормон, контролирующий обратное всасывание воды из почечных канальцев, средняя доля гипофиза регулирует кожную пигментацию.

Щитовидная железа. Располагается на передней стороне шеи, поверх щитовидного хряща. В ней образуется гормон тироксин. В состав этого гормона входит йод, который щитовидная железа извлекает из крови.

Тироксин участвует в регуляции энергетического обмена, синтеза белка, роста и развития. При увеличении выделения этого гормона повышается температура тела, человек худеет, несмотря на то что потребляет большое количество пищи. У него повышается артериальное давление, появляются мышечная дрожь, слабость, усиливается нервная возбудимость. Это заболевание лечат хирургическим путем — удаляют часть железы или применяют препараты, подавляющие синтез тироксина. При недостаточной деятельности щитовидной железы возникает микседема — заболевание, которое характеризуется понижением обмена веществ, падением температуры тела, замедлением пульса, вялостью движений. Масса тела увеличивается, кожа становится сухой, отеочной. Причиной этого заболевания может быть или недостаточная активность самой железы, или недостаток в пище йода. В последнем случае йодная недостаточность компенсируется путем увеличения самой железы, вследствие чего развивается зоб. Если недостаточность функции железы проявляется в детском возрасте, то развивается болезнь — кретинизм. Дети, страдающие этим заболеванием, слабоумны, у них задерживает-

ся физическое развитие. В щитовидной железе есть клетки, образующие еще один гормон — кальцитонин, регулирующий обмен кальция и фосфора.

Паращитовидные железы располагаются на задней поверхности щитовидной железы. Они вырабатывают гормон, регулирующий концентрацию кальция в крови и тканях. Падение содержания кальция в крови приводит к усилению секреции паращитовидных желез, что способствует выделению в кровь кальция из костей. Этот гормон обуславливает всасывание кальция в кишечнике, высвобождение его из костей и обратное всасывание из первичной мочи в почечных канальцах. Удаление или поражение паращитовидных желез ведет к спазмам мышц, судорогам. Объясняется это снижением концентрации кальция в крови.

Поджелудочная железа содержит островки эндокринной ткани, которые секретируют гормон инсулин, регулирующий уровень глюкозы в крови. Повышение секреции инсулина ведет к увеличению потребления глюкозы клетками тканей и отложению в печени и мышцах гликогена, снижению концентрации глюкозы в крови. Недостаточность эндокринной функции поджелудочной железы нарушает использование глюкозы тканями, повышает ее уровень в крови и ведет к развитию диабета. Углеводный обмен восстанавливается при введении в организм инсулина. Поджелудочная железа вырабатывает также гормон глюкагон, который действует прямо противоположно инсулину. Он необходим для расщепления гликогена до глюкозы. Секреция этого гормона приводит к повышению уровня глюкозы в крови.

Надпочечники. Эти железы находятся в брюшной полости вблизи верхнего полюса почек и состоят из двух слоев — мозгового и коркового.

Мозговое вещество образует гормоны адреналин и норадреналин. Они повышают артериальное давление, учащают ритм сердечных сокращений, увеличивают содержание глюкозы в крови, уменьшают количество гликогена в печени и ускоряют свертывание крови. Секреция адреналина усиливается при напряженной мышечной или умственной работе, эмоциональном напряжении.

Кора надпочечников вырабатывает несколько гормонов. В их числе есть альдостерон, регулирующий обмен Na^+ , K^+ , а также секрецию канальцами почки H^+ . Другие гормоны коры надпочечников — кортикостерон и кортизон — оказывают влияние на углеводный и бел-

ковый обмен. Они имеют также противовоспалительное действие, в связи с чем их синтетические производные широко применяются в медицине. Развитие и функцию коры надпочечников регулирует адренокортикотропный гормон гипофиза.

Вилочковая железа. Вилочковая железа, или тимус, располагается за грудиной, в верхнем отделе средостения. В тимусе образуются лимфоциты, осуществляющие реакции клеточного иммунитета и регулирующие функцию других лимфоцитов, вырабатывающих антитела. В нем вырабатываются также гормоны (тимозины), модулирующие иммунные и ростовые процессы.

Регуляция деятельности желез внутренней секреции. Физиологические процессы в организме характеризуются ритмичностью, т. е. закономерной повторяемостью через определенные промежутки времени.

У млекопитающих и человека наблюдаются половые циклы, сезонные колебания физиологической активности щитовидной железы, надпочечников, половых желез, суточные изменения двигательной активности, температуры тела, частоты сердцебиения, обмена веществ и т. д. В сложной инстинктивной деятельности животных большую роль играет нервно-гуморальная регуляция. От нее зависят добыча пищи, размножение, запасание корма, спасение от врагов и т. д.

Выделение гормонов железами внутренней секреции регулируется нервно-рефлекторными и гуморальными механизмами. Центральная железа внутренней секреции — гипофиз, которая контролирует деятельность желез внутренней секреции, в свою очередь, находится под контролем промежуточного мозга. В промежуточном мозге находятся ядра, управляющие обменом веществ и состоянием внутренней среды организма. Взаимодействие гипофиза с железами внутренней секреции осуществляется по принципу обратной связи. Так, усиленное выделение щитовидной железой тироксина тормозит выработку тиреотропного гормона гипофиза, который регулирует секрецию тироксина. Вследствие этого количество тироксина в крови падает. Уменьшение количества тироксина в крови ведет к прямо противоположному эффекту. Точно так же адренокортикотропный гормон гипофиза регулирует выработку гормонов корой надпочечников.

В ряде случаев два или несколько гормонов оказывают на функцию клетки или органа совокупное дейст-

вие. Выше упоминалось, что в эндокринной части поджелудочной железы помимо инсулина образуется гормон, активирующий распад гликогена, — глюкагон. Таким же действием обладает адреналин. С другой стороны, гормоны могут влиять на какой-либо физиологический процесс прямо противоположно друг другу. Так, если инсулин снижает уровень сахара в крови, то адреналин повышает этот уровень. Биологические эффекты некоторых гормонов, в частности кортикостероидных, заключаются в том, что они создают условия для проявления действия другого гормона.

Помимо приведенных примеров влияния на обменные процессы и жизнедеятельность организма гормоны обладают многими другими свойствами. Следует помнить, что одна и та же клетка подвергается действию многих гормонов. Поэтому конечный биологический результат будет зависеть не от одного, а от многих гормональных влияний. Таким образом, эндокринная регуляция жизнедеятельности организма является комплексной и строго сбалансированной. Изменения физиологических и биохимических реакций под действием гормонов способствуют приспособлению животных к постоянно меняющимся условиям внешней среды.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Высшей интегрирующей и координирующей системой в организме человека является нервная система. Помимо обеспечения согласованной деятельности внутренних органов она осуществляет связь организма с внешней средой.

Нервная система состоит из нервных клеток, или *нейронов*. Их насчитывается 25 млрд. в головном мозге и 25 млн. на периферии. Различают центральную нервную систему (головной и спинной мозг) и периферическую, представленную отходящими от головного и спинного мозга нервами и нервными клетками, лежащими вне головного и спинного мозга. По функции вся нервная система подразделяется на соматическую и вегетативную (или автономную). *Соматическая нервная система* осуществляет преимущественно связь организма с внешней средой: восприятие раздражений, регуляцию движений поперечно-полосатой мускулатуры и др., *вегетативная* — регулирует обмен веществ и работу внутренних органов: биение сердца, тонус сосудов, пери-

стальтические сокращения кишечника, секрецию различных желез и т. п. Обе они функционируют в тесном взаимодействии, однако вегетативная нервная система обладает некоторой самостоятельностью (автономностью), управляя произвольными функциями.

На разрезе мозга видно, что он состоит из серого и белого вещества. *Серое вещество* представляет собой скопление нейронов. В спинном мозге оно находится в центре, окружая спинно-мозговой канал. В головном мозге, наоборот, серое вещество расположено по его поверхности, образуя *кору* и отдельные скопления, получившие название *ядер*, которые сосредоточены в белом веществе. *Белое вещество* находится под серым и составлено *нервными волокнами*, покрытыми оболочками. Нервные волокна, соединяясь, слагают нервные пучки, а несколько таких пучков образуют отдельные нервы. Нервы, по которым возбуждение передается из центральной нервной системы к органам, называются *центрорбежными* или *двигательными*, а нервы, проводящие возбуждение с периферии в центральную нервную систему, называются *центростремительными* или *чувствительными*.

Головной и спинной мозг одеты тремя оболочками: твердой, паутинной и сосудистой. *Твердая* — наружная, соединительно-тканная, выстилает внутреннюю полость черепа и позвоночного канала. *Паутинная* расположена под твердой — это тонкая оболочка с небольшим количеством нервов и сосудов. *Сосудистая* оболочка сращена с мозгом, заходит в борозды и содержит много кровеносных сосудов. Между сосудистой и паутинной оболочками образуются полости, заполненные жидкостью.

В ответ на раздражение нервная ткань приходит в состояние *возбуждения* — процесс, вызывающий или усиливающий деятельность органа. Свойство нервной ткани передавать возбуждение называется *проводимостью*. Скорость проведения возбуждения колеблется от 0,5 до 100 м/с и зависит от типа нервного волокна. С максимальной скоростью возбуждение передается по чувствительным волокнам, берущим начало в мышцах, и по двигательным волокнам скелетных мышц. Чувствительные волокна, проводящие ощущения прикосновения и давления (от кожи), обладают меньшей проводимостью: скорость импульса составляет 50 м/с. По волокнам, передающим сигнал боли, возбуждение идет со

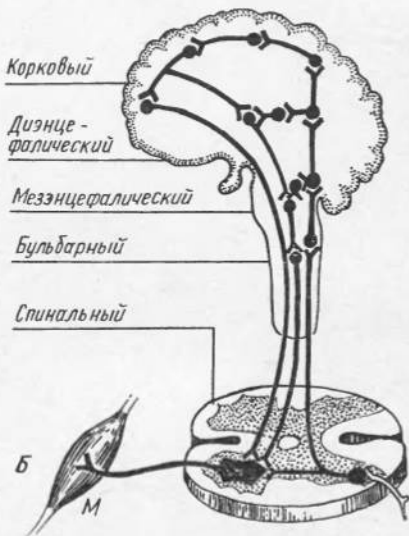
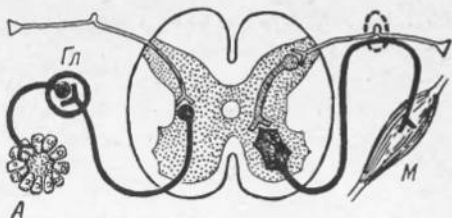


Рис. 164. Рефлекторная дуга. А — дуга вегетативного (левая часть рисунка) и соматического (правая часть) рефлексов; Б — уровни «многоэтажной» рефлекторной дуги.

Обозначения: Гл — симпатический ганглий, М — мышца

скоростью 1 м/с. Возбуждение проводится по нервным волокнам изолированно и не переходит с одного волокна на другое, чему препятствуют оболочки, покрывающие нервные волокна. В основе возбуждения лежит изменение концентрации анионов и катионов по обе стороны мембраны нервной клетки (и ее отростков).

Деятельность нервной системы носит рефлекторный характер. Ответная реакция на раздражение, осуществляемая нервной системой, называется *рефлексом*. Путь, по которому нервное возбуждение воспринимается и передается к рабочему органу, называется *рефлекторной дугой*. Она состоит из пяти отделов: 1) рецепторов, воспринимающих раздражение; 2) чувствительного (центроостремительного) нерва, передающего возбуждение к центру; 3) нервного центра, где возбуждение переключается с чувствительных нейронов на двигательные;

4) двигательного (центробежного) нерва, несущего возбуждение от центральной нервной системы к рабочему органу; 5) рабочего органа, реагирующего на полученное раздражение (рис. 164).

Процесс торможения противоположен возбуждению: он прекращает деятельность, ослабляет или препятствует ее возникновению. Возбуждение в одних центрах нервной системы сопровождается торможением в

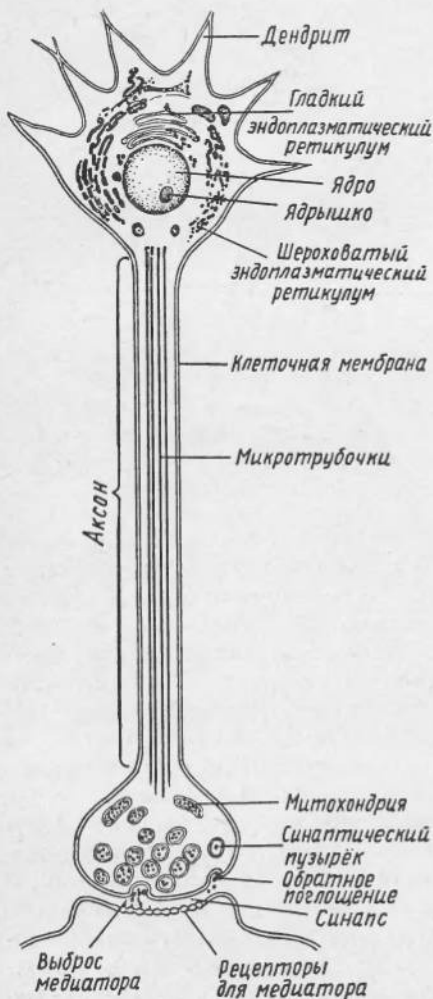


Рис. 165. Синапс между окончанием двигательного нервного волокна (аксона) и воспринимающей клеткой

других: нервные импульсы, поступающие в центральную нервную систему, могут задерживать те или иные рефлексы. Оба процесса — возбуждение и торможение — взаимосвязаны, что обеспечивает согласованную деятельность органов и всего организма в целом. Например, во время ходьбы чередуется сокращение мышц сгибателей и разгибателей: при возбуждении центра сгибания импульсы следуют к мышцам-сгибателям, одновременно с этим центр разгибания тормозится и не посылает импульсы к мышцам-разгибателям, вследствие чего последние расслабляются, и наоборот. Для выполнения своих функций — восприятия информации, переработки ее и передачи двигательного импульса на исполнительный орган — отростки нервных клеток образуют с нейронами и другими клетками особые соединения — *синапсы* (рис. 165). При поступлении сигнала к окончанию аксона там освобождается химическое вещество, которое вызывает возбуждение или торможение в соседней клетке. Такие вещества называются *медиаторами*, к ним относятся, например, ацетилхолин, норадреналин и др.

Спинной мозг

Строение спинного мозга. Спинной мозг находится в позвоночном канале и имеет вид белого тяжа. В центре его проходит спинно-мозговой канал, вокруг которого сосредоточено серое вещество — скопление нервных клеток, образующих контур бабочки. Серое вещество окружено белым веществом — скоплением пучков отростков нервных клеток.

В сером веществе различают передние, задние и боковые рога. В *передних рогах* залегают *двигательные нейроны*, в *задних* — *вставочные*, которые осуществляют связь между чувствительными и двигательными нейронами. Чувствительные нейроны лежат вне тяжа, в спинно-мозговых узлах по ходу чувствительных нервов. От двигательных нейронов передних рогов отходят длинные отростки — *аксоны*, образующие передние корешки и продолжающиеся далее в двигательные нервные волокна. К задним рогам подходят аксоны чувствительных нейронов, формирующие задние корешки, которые поступают в спинной мозг и передают туда возбуждение с периферии. Здесь возбуждение переключается на вставочный нейрон, а от него — на короткие

отростки двигательного нейрона, с которого затем по аксону оно сообщается рабочему органу.

В межпозвонковых отверстиях двигательные и чувствительные корешки соединяются, образуя смешанные нервы, которые затем распадаются на передние и задние ветви. Каждая из них состоит из чувствительных и двигательных волокон. Таким образом, на уровне каждого позвонка от спинного мозга в обе стороны отходит всего 31 пара спинно-мозговых нервов смешанного типа. Белое вещество спинного мозга образует проводящие пути, которые тянутся вдоль спинного мозга, соединяя как отдельные его сегменты друг с другом, так и спинной мозг с головным. Одни проводящие пути называются восходящими или чувствительными, передающими возбуждение в головной мозг, другие — нисходящими или двигательными, проводящими импульсы от головного мозга к определенным сегментам спинного мозга.

Функции спинного мозга. Спинной мозг выполняет две функции — *рефлекторную* и *проводниковую*.

Каждый рефлекс осуществляется через посредство строго определенного участка центральной нервной системы — нервного центра. *Нервным центром* называют совокупность нервных клеток, расположенных в одном из отделов мозга и регулирующих деятельность какого-либо органа или системы. Например, центр коленного рефлекса находится в поясничном отделе спинного мозга, центр мочеиспускания — в крестцовом, а центр расширения зрачка — в верхнем грудном сегменте спинного мозга. Жизненно важный двигательный центр диафрагмы локализован в III—IV шейных сегментах. Другие центры — дыхательный, сосудодвигательный — расположены в продолговатом мозге. В дальнейшем будут рассмотрены еще некоторые нервные центры, контролирующие те или иные стороны жизнедеятельности организма. Нервный центр состоит из вставочных нейронов. В нем перерабатывается информация, которая поступает с соответствующих рецепторов, и формируются импульсы, передающиеся на исполнительные органы — сердце, сосуды, скелетные мышцы, железы и т. д. В результате их функциональное состояние изменяется. Для регуляции рефлекса, его точности необходимо участие и высших отделов центральной нервной системы, включая кору головного мозга.

Нервные центры спинного мозга непосредственно связаны с рецепторами и исполнительными органами

тела. Двигательные нейроны спинного мозга обеспечивают сокращение мышц туловища и конечностей, а также дыхательных мышц — диафрагмы и межреберных. Помимо двигательных центров скелетной мускулатуры в спинном мозге находится ряд вегетативных центров.

Еще одна функция спинного мозга — проводниковая. Пучки нервных волокон, образующих белое вещество, соединяют различные отделы спинного мозга между собой и головной мозг со спинным. Различают восходящие пути, несущие импульсы к головному мозгу, и нисходящие, несущие импульсы от головного мозга к спинному. По первым возбуждение, возникающее в рецепторах кожи, мышц, внутренних органов, проводится по спинно-мозговым нервам в задние корешки спинного мозга, воспринимается чувствительными нейронами спинно-мозговых узлов и отсюда направляется либо в задние рога спинного мозга, либо в составе белого вещества достигает ствола, а затем коры больших полушарий. Нисходящие пути проводят возбуждение от головного мозга к двигательным нейронам спинного мозга. Отсюда возбуждение по спинно-мозговым нервам передается к исполнительным органам.

Деятельность спинного мозга находится под контролем головного мозга, который регулирует спинно-мозговые рефлексы.

Головной мозг

Строение головного мозга. Головной мозг расположен в мозговом отделе черепа (рис. 166). Средняя его масса 1300—1500 г (иногда до 2000 г). После рождения человека масса мозга составляет 350—390 г и рост его продолжается до 20 лет. Для сравнения укажем, что масса головного мозга orangутана и гориллы равняется всего 400—500 г. Состоит он из пяти отделов: переднего (большие полушария), промежуточного, среднего, заднего и продолговатого мозга, из которых последние четыре отдела составляют ствол головного мозга. Внутри головного мозга находятся четыре сообщающиеся между собой полости — мозговые желудочки. Они заполнены спинно-мозговой жидкостью. I и II желудочки расположены в больших полушариях, III — в промежуточном мозге, а IV — в продолговатом. У человека полушария достигают высокого развития, составляя 80% массы мозга. Филогенетически более древняя часть — ствол

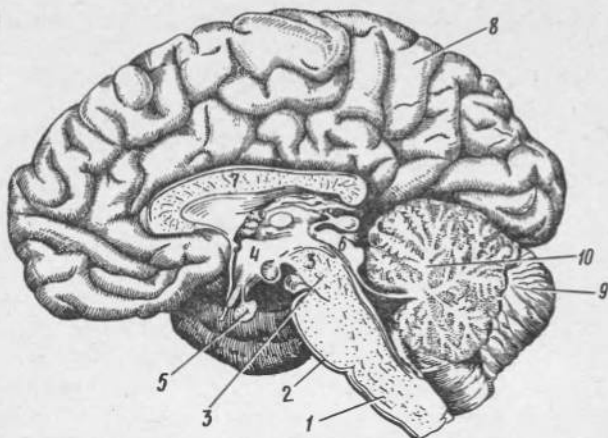


Рис. 166. Продольный разрез головного мозга:

1 — продолговатый мозг, 2 — мост, 3 — средний мозг, 4 — промежуточный мозг, 5 — гипофиз (нижний мозговой придаток), 6 — четверохолмие, 7 — мозолистое тело, 8 — правое полушарие, 9 — полушарие мозжечка, 10 — червячок

головного мозга. Он включает продолговатый мозг, мозговой (варолиев) мост, средний и промежуточный мозг. В белом веществе ствола залегают многочисленные ядра серого вещества. Ядра 12 пар черепно-мозговых нервов также находятся в стволе мозга. Стволовая часть мозга прикрыта полушариями головного мозга.

Продолговатый мозг — продолжение спинного и повторяет его строение: на передней и задней поверхностях здесь также залегают борозды. Он состоит из белого вещества — проводящих пучков, где рассеяны скопления серого вещества — ядра, от которых берут начало черепные нервы — с IX по XII пары, в их числе языкоглоточный (IX пара), блуждающий (X пара), иннервирующий органы дыхания, кровообращения, пищеварения и другие системы, подъязычный (XII пара). Вверху продолговатый мозг продолжается в утолщение — варолиев мост, а с боков от него отходят нижние ножки мозжечка. Сверху и с боков почти весь продолговатый мозг прикрыт большими полушариями и мозжечком.

В сером веществе продолговатого мозга залегают жизненно важные центры, регулирующие сердечную деятельность, дыхание, глотание, осуществляющие защитные рефлексы (чихание, кашель, рвота, слезотече-

ние), секрецию слюны, желудочного и поджелудочного сока и др. Повреждение продолговатого мозга может быть причиной смерти вследствие прекращения сердечной деятельности и дыхания.

Задний мозг включает варолиев мост и мозжечок. *Варолиев мост* снизу ограничен продолговатым мозгом, сверху переходит в ножки мозга, боковые его отделы образуют средние ножки мозжечка. В веществе варолиева моста находятся ядра с V по VIII пары черепно-мозговых нервов (тройничный, отводящий, лицевой, слуховой).

Мозжечок расположен кзади от моста и продолговатого мозга. Поверхность его состоит из серого вещества (кора). Под корой мозжечка находится белое вещество, в котором имеются скопления серого вещества — ядра. Весь мозжечок представлен двумя полушариями, средней частью — червем и тремя парами ножек, образованных нервными волокнами, с помощью которых он связан с другими отделами головного мозга. Основная функция мозжечка — безусловно-рефлекторная координация движений, определяющая их четкость, плавность и сохранение равновесия тела, а также поддержание тонуса мышц. Через спинной мозг по проводящим путям импульсы от мозжечка поступают к мышцам.

Контролирует деятельность мозжечка кора больших полушарий.

Средний мозг расположен впереди варолиева моста, он представлен четверохолмием и ножками мозга. В центре его проходит узкий канал (водопровод мозга), соединяющий III и IV желудочки. Мозговой водопровод окружен серым веществом, в котором лежат ядра III и IV пар черепно-мозговых нервов. В ножках мозга продолжаются проводящие пути от продолговатого мозга и варолиева моста к большим полушариям. Средний мозг играет важную роль в регуляции тонуса и осуществлении рефлексов, благодаря которым возможны стояние и ходьба. Чувствительные ядра среднего мозга находятся в буграх четверохолмия: в верхних заключены ядра, связанные с органами зрения, в нижних — ядра, связанные с органами слуха. При их участии осуществляются ориентировочные рефлексы на свет и звук.

Промежуточный мозг занимает в стволе самое высокое положение и лежит впереди от ножек мозга. Состоит из двух зрительных бугров, надбугорной, подбугорной области и коленчатых тел. По периферии проме-

жуточного мозга находится белое вещество, а в его толще — ядра серого вещества. Зрительные бугры — главные подкорковые центры чувствительности: сюда по восходящим путям поступают импульсы со всех рецепторов тела, а отсюда — к коре больших полушарий. В подбугорной области (*гипоталамус*) находятся центры, совокупность которых представляет собой высший подкорковый центр вегетативной нервной системы, регулирующей обмен веществ в организме, теплоотдачу, постоянство внутренней среды. В передних отделах гипоталамуса располагаются парасимпатические центры, в задних — симпатические. В ядрах коленчатых тел сосредоточены подкорковые зрительные и слуховые центры.

К коленчатым телам направляется II пара черепно-мозговых нервов — зрительные. Ствол мозга связывают с окружающей средой и с органами тела черепно-мозговые нервы. По характеру воздействия они могут быть чувствительными (I, II, VIII), двигательными (III, IV, VI, IX, XII) и смешанными (V, VII, IX, X пары).

Передний мозг состоит из сильно развитых полушарий и соединяющей их срединной части. Правое и левое полушария отделены друг от друга глубокой щелью, на дне которой лежит мозолистое тело. *Мозолистое тело* соединяет оба полушария посредством длинных отростков нейронов, образующих проводящие пути. Полости полушарий представлены боковыми желудочками (I и II). Поверхность полушарий образована *серым веществом*, или *корой головного мозга*, состоящими из нейронов и их отростков. Под корой залегает *белое вещество* — *проводящие пути*. Проводящие пути соединяют отдельные центры в пределах одного полушария либо правую и левую половины головного и спинного мозга, либо разные этажи центральной нервной системы. В белом веществе находятся также скопления нервных клеток, образующих подкорковые ядра серого вещества. Частью больших полушарий является *обонятельный мозг* с отходящей от него парой обонятельных нервов (I пара).

Общая поверхность коры полушарий составляет 2000—2500 см², ее толщина — 2,5—3 мм. Кора включает нервные клетки, расположенные шестью слоями. У трехмесячного зародыша поверхность полушарий гладкая, но кора растет быстрее, чем мозговая коробка, поэтому кора образует складки — *извилины*, ограниченные *бороздами*; в них заключено около 70 % поверхност-

ти коры. Борозды делят поверхность полушарий на доли. В каждом полушарии различают четыре доли: *лобную, теменную, височную и затылочную*. Самые глубокие борозды — центральные, отделяющие лобные доли от теменных, и боковые, которые отграничивают височные доли от остальных; теменно-затылочная борозда обособляет теменную долю от затылочной. Кпереди от центральной борозды в лобной доле находится передняя центральная извилина, позади нее — задняя центральная извилина. Нижняя поверхность полушарий и стволовая часть мозга называется *основанием мозга*.

Функции головного мозга. В кору больших полушарий головного мозга поступает информация от большого количества разнообразных высокоспециализированных рецепторов, способных улавливать самые незначительные изменения во внешней и внутренней среде.

Рецепторы, расположенные в коже, реагируют на изменения во внешней среде. В мышцах и сухожилиях находятся рецепторы, сигнализирующие в мозг о степени натяжения мышц, движениях суставов. Имеются рецепторы, реагирующие на изменения химического и газового состава крови, осмотического давления, температуры и др. В рецепторе раздражение преобразуется в нервные импульсы. По чувствительным нервным путям импульсы проводятся к соответствующим чувствительным зонам коры головного мозга, где и формируется специфическое ощущение — зрительное, обонятельное и др.

Функциональную систему, состоящую из рецептора, чувствительного проводящего пути и зоны коры, куда проецируется данный вид чувствительности, И. П. Павлов назвал *анализатором*.

Анализ и синтез полученной информации осуществляются в строго определенном участке — зоне коры больших полушарий (рис. 167). Важнейшие зоны коры — двигательная, чувствительная, зрительная, слуховая, обонятельная. *Двигательная зона* расположена в передней центральной извилине впереди центральной борозды лобной доли, *зона кожно-мышечной чувствительности* — позади центральной борозды, в задней центральной извилине теменной доли. *Зрительная зона* сосредоточена в затылочной доле, *слуховая* — в верхней височной извилине височной доли, а *обонятельная и вкусовая зоны* — в переднем отделе височной доли.

В нашем сознании деятельность анализаторов отра-

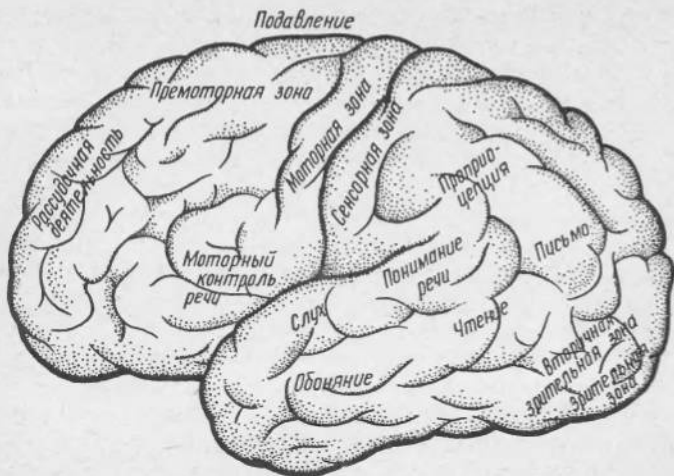


Рис. 167. Функциональные зоны коры головного мозга

жает внешний материальный мир. Это дает возможность приспосабливаться к условиям среды путем изменения поведения.

Кора выполняет две основные функции: взаимодействие организма с внешней средой (поведенческие реакции) и объединение функций организма, т. е. нервная регуляция всех органов. Деятельность коры головного мозга человека и высших животных определена И. П. Павловым как *высшая нервная деятельность*, представляющая собой условно-рефлекторную функцию коры головного мозга.

Условные рефлексы вырабатываются в течение индивидуальной жизни животных и человека. Поэтому условные рефлексы строго индивидуальны: у одних особей они могут быть, у других отсутствуют. Для возникновения таких рефлексов необходимо совпадение во времени действия условного раздражителя с действием безусловного. Лишь многократное совпадение этих двух раздражителей приводит к образованию временной связи между двумя центрами.

У человека и млекопитающих новые условные рефлексы формируются в течение всей жизни, они замыкаются в коре головного мозга и носят временный характер, так как представляют временные связи организма с условиями среды, в которых он находится.

Различные раздражители внешней среды, действующие на организм, могут вызвать в коре не только образование условных рефлексов, но и их торможение. Если торможение возникает сразу при первом же действии раздражителя, его называют безусловным.

Высшая нервная деятельность. Поведение человека связано с условно-безусловной рефлекторной деятельностью. На основе безусловных рефлексов начиная со второго месяца после рождения у ребенка вырабатываются условные рефлексы: по мере его развития, общения с людьми и влияния внешней среды в больших полушариях головного мозга постоянно возникают временные связи между различными их центрами. Главное отличие высшей нервной деятельности человека — мышление и речь, которые появились в результате трудовой общественной деятельности. Благодаря слову возникают обобщенные понятия и представления, способность к логическому мышлению. Как раздражитель слово вызывает у человека большое количество условных рефлексов. На них базируются обучение, воспитание, выработка трудовых навыков, привычек.

Основываясь на развитии речевой функции у людей, И. П. Павлов создал учение о первой и второй сигнальных системах. *Первая сигнальная система* существует и у человека, и у животных. Эта система, центры которой находятся в коре головного мозга, воспринимает через рецепторы непосредственные, конкретные раздражители (сигналы) внешнего мира — предметы или явления. У человека они создают материальную основу для ощущений, представлений, восприятий, впечатлений об окружающей природе и общественной среде, и это составляет базу конкретного мышления. Но человеку свойственна вторая сигнальная система, связанная с функцией речи, со словом слышимым (речь) и видимым (письмо). Посредством слова передаются сигналы о конкретных раздражителях, и в этом случае слово служит принципиально новым раздражителем — сигналом сигналов.

При обобщении различных явлений человек открывает закономерные связи между ними — законы. Способность человека к обобщению составляет сущность отвлеченного мышления, которое отличает его от животных. Мышление — результат функции всей коры головного мозга.

Вторая сигнальная система возникла в результате

совместной трудовой деятельности людей, при которой речь стала средством общения между ними. На этой основе возникло и развивалось дальше словесное человеческое мышление. Головной мозг человека представляет собой центр мышления и связанный с мышлением центр речи.

Вегетативная нервная система

Вегетативная нервная система контролирует функционирование гладкой мускулатуры, сердца, других внутренних органов и желез. Тем самым она отвечает за нервную регуляцию постоянства внутренней среды организма. Вегетативная нервная система называется автономной потому, что не находится под непосредственным контролем сознания в отличие от произвольной, сознательно управляемой соматической системы, обеспечивающей связи организма с окружающей средой.

Вегетативная нервная система функционально делится на два отдела — симпатический и парасимпатический.

Симпатическая нервная система начинается нейронами, лежащими в боковых рогах грудных и поясничных сегментов спинного мозга. Отростки этих клеток покидают спинной мозг в составе его передних корешков и оканчиваются в нервных узлах, находящихся по обе стороны позвоночника. Эти нервные узлы соединены нервными волокнами и образуют симпатические стволы, или симпатические нервные цепочки. Отростки расположенных здесь нервных клеток или в виде самостоятельных нервов, или в составе спинно-мозговых нервов направляются к внутренним органам и составляющим их тканям.

Парасимпатическая нервная система начинается нейронами, лежащими в стволе мозга и в поясничном отделе спинного мозга. Их отростки идут к внутренним органам в составе черепно-мозговых и тазовых нервов и оканчиваются в нервных узлах, находящихся вблизи внутренних органов или в самих органах. Важная особенность вегетативной нервной системы — ее способность реагировать на изменение концентрации химических веществ в жидкостях организма. Некоторые из рецепторов вегетативной нервной системы способны воспринимать давление в просвете органа (например, в артериях) или степень наполнения органа (например,

в мочевом пузыре). Другие рецепторы воспринимают изменение концентрации водородных ионов (рН) и электролитный состав внутренних органов и т. д. Благодаря этому она играет большую роль в поддержании постоянства внутренней среды организма.

По своему влиянию на физиологические функции симпатический и парасимпатический отделы вегетативной нервной системы антагонисты. Так, преобладающее влияние симпатических нервов приводит к увеличению частоты сердечных сокращений и ударного объема сердца, снижению двигательной активности кишечника, расслаблению желчного пузыря и бронхов, сокращению сфинктеров желудочно-кишечного тракта. Стимуляция парасимпатических волокон оказывает противоположный эффект: частота и сила сокращений сердца уменьшаются, перистальтика кишечника усиливается, желчный пузырь и бронхи сокращаются, а сфинктеры желудочно-кишечного тракта расслабляются.

Нередко оба отдела вегетативной нервной системы в ответ на раздражение действуют совместно. Например, при повышении артериального давления возбуждаются барорецепторы, локализованные в дуге аорты. В результате частота и сила сокращений сердца снижаются. Это происходит как вследствие повышения активности парасимпатических нервных волокон, так и одновременного снижения активности симпатических волокон.

Существуют также органы, снабжаемые только симпатическими или только парасимпатическими нервами.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Ощущение вкуса возникает в результате раздражения рецепторов языка специфическими веществами. В слизистой оболочке мягкого нёба и языка находятся вкусовые почки, или луковички. Каждая вкусовая луковичка состоит из 30—80 чувствительных клеток. Вкусовые луковички на языке входят в состав грибовидных сосочков. Поверхность языка проявляет неодинаковую чувствительность к различным вкусовым раздражителям. Сладкое лучше воспринимается кончиком языка и слабее у его основания, горькое — у основания, к соленому более чувствителен кончик языка, кислое лучше ощущается боковой поверхностью языка.

Ощущение вкуса возникает лишь в том случае, когда

вещество, входящее в контакт с вкусовой почкой, растворимо в воде. Вещества, не растворимые в воде, безвкусны.

В процессе эволюции вкус формировался как механизм, определяющий выбор пищи. Например, положительная реакция на сахар характерна для животных, питающихся растительной и смешанной пищей, плотоядные к сахару безразличны.

Органы обоняния находятся в эпителии верхней части полости носа. Частицы, вошедшие через ноздри, достигают этих органов путем диффузии через слизь, покрывающую чувствительные клетки. Обонятельные клетки располагаются поодиночке, от них отходят волоски, выступающие в слой слизи.

У животных различают пищевую, половую, охранительную, ориентировочную функции обоняния. У птиц, а из млекопитающих — у приматов обонятельный анализатор развит плохо.

Зрение

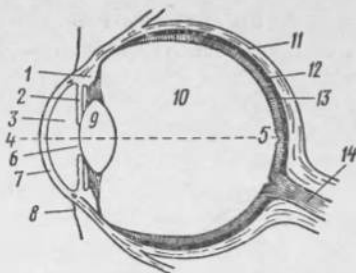
Функция зрения и строение глаза. Основная функция зрения состоит в различении яркости, цвета, формы, размеров наблюдаемых объектов. Наряду с другими анализаторами зрение играет большую роль в регуляции положения тела и в определении расстояния до объекта.

Глаз располагается в глазничной впадине лицевой части черепа. Мышцы, прикрепляющиеся к наружной поверхности глазного яблока, обеспечивают его движение. К вспомогательным защитным образованиям глаза относятся веки с ресницами и слезная железа, с помощью которых увлажняется поверхность глаза и удаляются инородные мелкие частицы.

Форму глазного яблока определяет наружная белочная оболочка глаза — *склера*, спереди переходящая в прозрачную *роговицу* (рис. 168). Под ней находится сосудистая оболочка, кровеносные сосуды которой снабжают сетчатку. Спереди сосудистая оболочка переходит в *радужную оболочку*, регулирующую размер зрачка. Самый внутренний слой — *сетчатка*, состоящая из фоторецептивных клеток — колбочек и палочек. В месте пересечения сетчатки с оптической осью глаза располагается область наилучшего видения — *желтое пятно*, сформированное колбочками. Участок сетчатки, где схо-

Рис. 168. Схема строения глаза:

1 — ресничная мышца, 2 — радужная оболочка, 3 — водянистая влага, 4—5 — оптическая ось, 6 — зрачок, 7 — роговица, 8 — конъюнктива, 9 — хрусталик, 10 — стекловидное тело, 11 — белочная оболочка, 12 — сосудистая оболочка, 13 — сетчатка, 14 — зрительный нерв



дятся отростки чувствительных нейронов, образующих *зрительный нерв*, лишен палочек и колбочек. Это место называется *слепым пятном*. Пространство между роговицей и хрусталиком заполнено жидкостью. *Хрусталик* расположен позади зрачка и прилегает к радужке. К нему подходит ресничная мышца, которая изменяет его кривизну.

Глазное яблоко наполнено стекловидным телом. Это бесцветная прозрачная масса, по консистенции напоминающая студень.

Глаз человека пропускает и преломляет лишь лучи с длиной волны от 400 до 760 мкм. Все преломляющие среды глаза, начиная с роговицы, поглощают ультрафиолетовые лучи. В глазу имеются две преломляющие среды — роговица и хрусталик. Благодаря изменению кривизны хрусталика получается четкое представление о наблюдаемых объектах.

Приспособление глаза к видению различно удаленных предметов называется *аккомодацией*. При аккомодации сокращаются мышцы, которые изменяют кривизну хрусталика. При постоянной избыточной кривизне хрусталика световые лучи преломляются перед сетчаткой и в результате возникает *близорукость*. Если же кривизна хрусталика недостаточна, то световые лучи фокусируются за сетчаткой и возникает *дальнозоркость*.

Светочувствительный аппарат глаза. Восприятие света начинается с возбуждения фоторецепторов — колбочек и палочек, которому предшествуют специфические фотохимические реакции. В колбочках и палочках находятся светочувствительные пигменты. Функция колбочек заключается в восприятии цвета. Более чувствительны к свету палочки: они могут обеспечивать зрение при слабом освещении. Полагают, что восприятие цвета колбочками связано с наличием трех их типов,

которые соответственно реагируют на синий, зеленый и красный цвета. Промежуточные цвета воспринимаются при одновременном раздражении колбочек двух типов или более.

От избыточной освещенности глаз предохраняется путем изменения диаметра зрачка. Помимо этого сетчатка сама способна компенсировать увеличение яркости: существуют колбочки и палочки, функционирующие в разных диапазонах яркостей, происходят перестройка рецепторных областей, фотохимические сдвиги и т. д.

Слух

Человеческое ухо способно воспринимать звуки частотой от 20 до 20 000 Гц. Слуховой анализатор человека наиболее чувствителен к звукам с частотой 2000—4000 Гц. Физически звуки характеризуются *частотой* (числом периодических колебаний в секунду) и *силой* (амплитудой колебаний). Физиологически этому соответствуют *высота звука* и его *громкость*. Третья важная характеристика — *звуковой спектр*, т. е. состав дополнительных периодических колебаний (обертонов), возникающих наряду с основной частотой и превышающих его. Звуковой спектр выражается *тембром* звука. Именно так различают звуки разных музыкальных инструментов и человеческого голоса.

Строение органа слуха. Орган слуха состоит из наружного, среднего и внутреннего уха (рис. 169).

К *наружному уху* относятся слуховая раковина и наружный слуховой проход. Парные слуховые проходы позволяют точнее локализовать источник звука. У человека ушные раковины имеют небольшое значение, у животных их подвижность обеспечивает лучшую ориентировку по отношению к источнику звука. Наружное ухо имеет форму воронки. Его строение существенно влияет на восприятие звуков. Слуховой проход представляет собой резонатор, собственная частота колебаний которого близка к 3000 Гц.

К *среднему уху* относятся *евстахиева труба* и три мелкие косточки — *молоточек*, *наковальня* и *стремечко*. Молоточек соединен с барабанной перепонкой, а стремечко — с мембраной овального окна, разграничивающей среднее и внутреннее ухо. Эти косточки образуют систему рычагов, которые преобразуют колебания воздуха в колебания жидкости.

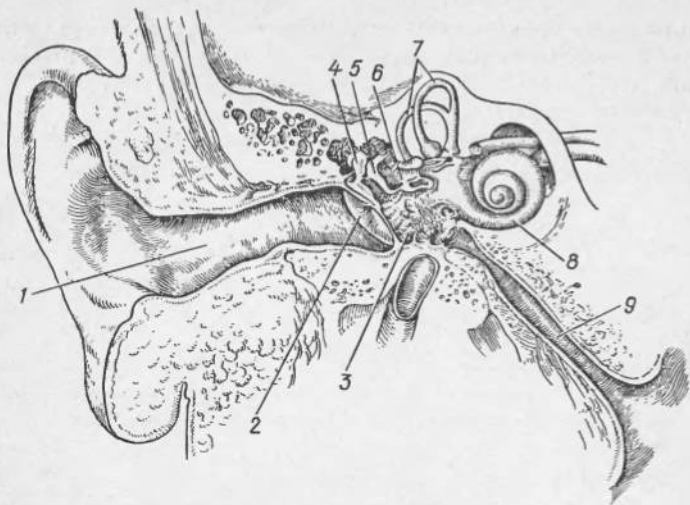


Рис. 169. Схема строения уха:

1 — наружный слуховой проход, 2 — барабанная перепонка, 3 — полость среднего уха, 4 — молоточек, 5 — наковальня, 6 — стремечко, 7 — полукружные каналы, 8 — улитка, 9 — евстахиева труба

Внутреннее ухо состоит из сложной системы сообщающихся между собой каналов и полостей, называемой лабиринтом. Часть лабиринта представлена *улиткой* — спирально закрученной трубкой, состоящей из 2,5 витков (рис. 170). На поперечном разрезе видно, что улитка состоит из трех каналов, разделенных двумя эластичными тонковолокнистыми мембранами. Внутри каналов

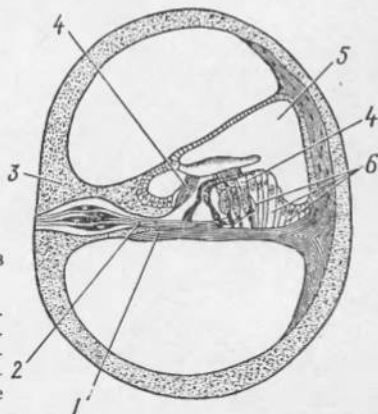


Рис. 170. Поперечный разрез через ход улитки:

1 — основная перепонка, 2 — волокна слухового нерва, 3 — стенка костного канала улитки, 4 — чувствительные клетки (рецепторы), 5 — ход улитки, 6 — поддерживающие клетки

находится жидкость. *Овальное окно* располагается у основания одного из этих каналов. У основания другого канала находится закрытое перепонкой отверстие — *круглое окно*, которое ведет в среднее ухо. На основной мембране расположены рецепторы слуха — *кортиева орган*, состоящий из рецепторных клеток с выступающими над ними волосками. Над рецепторными клетками нависает другая мембрана — покровная. Колебания мембраны овального окна передаются жидкости, находящейся в каналах. Колебания жидкости воспринимаются эластическими волокнами основной мембраны и, следовательно, рецепторными клетками. При соприкосновении этих клеток с покровной мембраной в них возникают импульсы, которые по слуховому нерву достигают подкорковых образований и далее поступают в височную область коры.

Вестибулярный аппарат

Вестибулярный аппарат регулирует положение тела в пространстве. Рецепторы вестибулярного аппарата находятся в *лабиринте* — в полукружных каналах и двух мешочках — *овальном* и *круглом*. Вестибулярные чувствительные клетки млекопитающих и человека образуют пять рецепторных областей — по одной в полукружных каналах, а также в овальном и круглом мешочках. Раздражителем рецепторов полукружных каналов является ускоренное движение, а рецепторов, находящихся в мешочках, т. е. *отолитовых органах*, — изменение головы относительно направления силы гравитации и линейное ускорение.

Полукружные каналы располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, внутри которых имеется перепончатый канал. Внутри него и между внутренней стороной костного лабиринта и наружной оболочкой перепончатого находится жидкость. Изменение положения тела в пространстве приводит к движению жидкости, что возбуждает находящиеся здесь рецепторные клетки.

Отолитовый аппарат имеет следующее строение (рис. 171). В мешочках располагаются рецепторные клетки, от которых отходят волоски; пространство между ними заполнено студнеобразной массой. Поверх нее находятся отолиты — кристаллики двууглекислого кальция. При изменении положения тела они оказывают

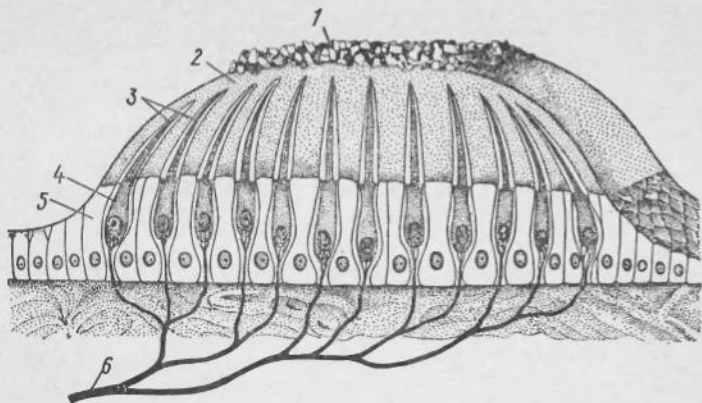


Рис. 171. Схема строения отолитового аппарата:

1 — отолиты, 2 — отолитовая мембрана, 3 — волоски рецепторных клеток, 4 — рецепторные клетки, 5 — опорные клетки, 6 — нервные клетки

давление на рецепторные клетки. В результате их механического раздражения возбуждаются рецепторы и возбуждение передается в центральную нервную систему.

Вестибулярный аппарат тесно связан с вегетативной нервной системой. Поэтому возбуждение вестибулярного аппарата в самолете, на пароходе, на качелях и т. д. сопровождается различными вегетативными рефлексам: изменением артериального давления, дыхания, секреции, деятельности пищеварительных желез и т. д.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В соответствии с целями настоящего издания учебный материал в книге распределяется неравномерно. Основное место отведено изложению общебиологических закономерностей как наиболее трудных для понимания. В остальных разделах приведены только самые необходимые сведения и понятия. Материал систематического обзора живого мира должен послужить основной цели издания — более глубокому пониманию читателем процессов развития жизни на Земле, закономерностей эволюционных преобразований и преемственности групп животных организмов, стоящих на разных уровнях организации.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абрикос 297
 Австралопитеки 170, 177
 Автоматия сердца 410—411
 Авторегуляция 15
 Агава мексиканская 272
 Агар 243
 Агроценозы 220
 Адаптация 134, 151, 153, 190
 Адреналин 427, 431
 АДФ 19, 48, 49, 53
 Азот 11, 27, 50, 173, 199, 201,
 216—218, 222, 231, 232, 278
 Акация 296
 Аккомодация 375, 451
 Акулы 197, 348
 Аллеломорфизм множественный
 104, 105, 115
 Альбиносы 104
 Альвеолы 320, 381, 418, 420
 Алюминий 11, 27, 198
 Амеба дизентерийная 301
 — обыкновенная 12, 300
 — первобытная 26, 97
 Аминокислоты 19, 20, 21, 33, 34,
 41, 43, 46, 49, 65, 228, 408
 Аммиак 19, 20, 53, 173, 216, 221,
 353, 406
 Амнион 346, 362
 Амниоты 346, 362—388
 Амфибии (см. Земноводные) 88,
 89, 91, 95, 166, 167, 173, 175,
 183, 212, 342, 346, 355, 367
 — личинки 93, 156, 361
 Анабиоз 191, 192, 196, 241
 Анаболизм 42
 Анализаторы 445
 Анис 297
 Антибиоз 201
 Антибиотики 6, 134, 201, 236
 Антилопы 148, 183, 386
 Антитела 37, 418
 Аорта 347, 352, 360, 366, 373,
 382, 414
 Аппарат вестибулярный 454—
 455
 Аппарат (комплекс) Гольджи 57,
 61, 63, 69, 299
 Арахис 236, 291
 Арбуз 297
 Ареал вида 95, 139
 — популяции 140
 Ароморфозы 153—154, 174
 — круглых червей 319, 320
 — млекопитающих 169, 194, 388
 — плоских червей 309, 310
 — позвоночных 163, 164, 344—
 345, 346, 362
 — пресмыкающихся 167, 363
 — простейших 300, 304
 — птиц 169, 194
 — членистоногих 329
 Артемия 198
 Артерии 409, 413
 — жаберные 343, 352, 353
 Архозавры 169
 Аскарида 66, 202, 319—320
 Ассимиляция 12, 42
 Асцидия 93, 95

АТФ 16, 19, 46, 48, 49, 53, 62, 401
Аутосомы 118, 120

Бабочки 145, 148, 173, 339
— генетическое определение пола 119
— рецепторы вкуса 150
Бактерии 5, 9, 24, 26, 27, 44, 50, 51, 53—55, 71, 76, 158, 162, 188, 198, 201, 225, 226—230, 351, 409
— гнилостные 216
— клубеньковые 278
— маслянокислые 229
— метанообразующие 229
— молочнокислые 229
— нитрифицирующие 53, 216, 230, 278
— паразиты 228
— почвенные 209, 278
— размножение 230
— серные пурпурные 25, 226
— фототрофные 51, 227, 229
— хемотрофные 52, 53, 217, 229
Бактериофаг 76, 78, 79
Барбарис 171, 288
Барсук 387
Беззубка 204, 327
Белена 296
Белка 172, 377, 386, 387
Белки 10, 12, 18, 33—38, 44, 46, 49, 61, 68, 69, 77, 78, 84, 85, 89, 116, 192, 208, 353
— в составе хромосом 65, 68
— структура вторичная 34
— — первичная 34
— — третичная 35
— функции 36—37, 188
Береза 123, 170, 182, 190, 278, 284, 292
Беспозвоочные 183, 298—341
Бесчелюстные 346
Бесчерепные 341, 342—344

Бизоны 182, 219
Биогеоценоз 11, 206—212
Биологическая продуктивность 209
Биологические ритмы 16
Биомасса 182, 208, 209, 212, 213, 240, 241, 252, 262
Биосинтез 7, 18, 41, 42, 46, 53, 186, 228
Биосфера 10, 11, 215, 222, 237
— первичная продукция 209
Биоценоз 15, 143, 152, 208, 212, 218, 237, 369, 375
Бластомеры 86, 87, 88, 89, 122
Бластула 87—89, 91
Близнецы 122
Блохи 202, 336, 340
Бобовые 6, 131, 201, 222, 278, 295
Бобр 182, 387
Болезнь Дауна 121
Борьба за существование 98, 131, 137—138, 152, 177, 178
Ботаника 5, 8, 224, 237
Боярышник 283, 297
Брожение 50, 228—229
Броненосцы 150
Брюхоногие 325—326
Буферность клетки 32
Быки 183, 382

Вакуоли 231, 299
— пиноцитозные 58, 59, 63, 78
— фагоцитозные 58, 59, 63
— в растительных клетках 69, 70
Вакуоль пищеварительная 299, 301, 303
— сократительная 32, 72, 299, 301, 303
Вены 409, 414
Верблюд 196
Вид, изменяемость 128
— конкуренция 201—202
— механизмы изоляции 139
— приспособление 138, 152

- приспособленность 136, 146
- Виды организмов 6, 10, 11, 13—15, 66, 79, 80, 95, 131, 135—140, 151, 152, 171, 181, 183, 199, 207
- эндемичные 185
- Вирусы 54, 76—79
- Витамин D 186
- Витамины 70, 134, 186, 228, 409
- Включения 57, 227
- Вода 11, 12, 20, 22, 25, 30, 31, 46, 70, 173, 188, 189, 194—197, 214, 221, 353
- Водная оболочка молекул 22
- Водород 11, 19, 25, 27, 50, 52, 53, 215, 229
- цианистый 20
- Водоросли 26, 27, 79, 161, 162, 183, 188, 195, 205, 239, 240—247
- бентосные 240
- бурые 240, 242, 243—245, 248
- диатомовые 241, 268
- зеленые 158, 242, 245—248, 252
- колониальные 240, 241, 245
- красные 239, 242, 243
- многоклеточные 240, 242, 243, 245
- одноклеточные 237, 240, 241, 245
- планктонные 240
- почвенные 240, 241
- синезеленые 25, 54, 158, 159, 198, 225, 230—232, 248, 261
- Волк 172, 212, 214, 384
- сумчатый 172, 377
- Волны численности 143
- Вольвокс 245
- Воробы 154, 369, 371
- Ворона 139, 371, 372, 376
- Вредители культурных растений 340—341, 371
- Вши 66, 202, 336
- Вьюрки 136
- Гадюки 365, 368
- Газообмен 198, 251, 270, 283, 325, 360, 383, 418, 421—422
- Гамета 105—108, 110, 112, 114, 119, 124, 141, 236, 238, 242, 262, 323, 343
- Гаметофит 238, 245, 251—253, 258, 259, 261, 262, 264, 266, 293
- Гастрола 90
- Гастроуляция 85, 88—91
- Гаттерия 145, 363
- Гвоздика 170
- Гевея бразильская 273
- Гемоглобин 12, 35, 90, 421
- мутантная форма 124, 142
- Гемофилия 119, 120, 122, 124
- Ген 6, 13, 63, 76, 80, 99
- проявление 99, 125—128
- Генетический код 21, 43—44
- Гены аллельные 100, 102, 108, 114, 115, 120, 124
- взаимодействие 100, 114—118, 120, 141
- группы сцепления 113
- дифференциальная активность 90
- доминантные 103, 104, 114—116, 133
- летальные 148
- рекомбинация 109, 114, 118, 124
- рецессивные 103, 104, 114, 115, 120
- сцепленное наследование 112—114, 119—120
- Генотип 42, 80, 99, 100, 103, 105, 114, 115, 120, 122, 123, 128, 131, 137, 141, 145
- Генофонд 105, 130, 132, 137, 139, 142, 145, 148, 171, 207
- Гепард 379
- Гермафродиты 306, 309, 311, 312, 316, 323, 325, 326, 346
- Гетерозиготность 103, 106, 110, 142

Гетерозис 133
Гибридизация 102, 130, 132, 133
Гибринологический метод изучения наследственности (см. Законы Менделя и Методы генетических исследований) 101
Гибриды 102, 103, 105, 110, 133, 139
Гидра 80, 305, 306—307
Гинкго 145, 263
Гипофиз 416, 427, 430, 431—432
Гликоген 37, 38, 57, 225, 227, 232, 310, 406
Гликолиз 49
Глицерин 38, 49, 190, 229, 408
Глюкоза 16, 18, 37, 46, 49, 101, 408
Головастик 93, 95
Головоногие 325
Голотурии 204
Голуби 66, 130, 369, 371
Гомозиготность
Гомология зародышевых листков 90
— органов 91
Гормоны 6, 33, 93, 187, 274, 279, 430
— растений 279
— половые 125, 389, 427, 428
— — влияние на фенотип 125—126, 389
Горох 102, 107, 112, 113, 115, 123, 171, 284, 288, 295
Грачи 376
Гребешок дальневосточный 328
Гречиха 131, 134
Грибы 5, 27, 51, 134, 195, 199, 201, 205, 208, 225, 232—237, 248, 278
— дрожжевые 49, 80, 233, 235, 237
— паразиты 234—235
— плесневые 234, 236
— размножение 235—236
— хищные 234, 235
— шляпочные 233, 234
Гриффы 369

Грудная клетка 167, 176, 363, 365, 370, 399
Группы крови 141, 174
Грызуны 149, 151, 171, 184, 196, 212, 369, 375, 383, 386
Губки 160, 162, 163, 304
Гусеницы 95, 146, 149, 194, 204, 209, 339, 371
Гусеобразные 369
Гуси 371

Давление артериальное 415
— осмотическое 31, 70, 195—198, 301, 339, 353, 445
Дальтонизм 120
Дафнии 333
Двустворчатые 326—328
Дельфины 200, 385
Деревья 190, 193, 202, 252, 256, 263, 268, 281
— тропические 187
Диафрагма 378, 405, 441
Дивергенция 96, 131, 170—171, 201
Дикобраз 150
Динозавры 167, 169
Дискретность живого 15, 79, 134
Диссимиляция 12, 423
Диссоциация 30
— воды 52
— оксигемоглобина 421
ДНК 12, 13, 18, 24, 39, 44, 63, 74, 76—78, 81, 83, 99, 101, 123, 134, 226, 230
— в составе органоидов клетки 62, 70
— редупликация 71, 72, 78
— синтез 71, 88
Долгоносик амбарный 194
— сахарный 340
Доминирование 102, 107
— неполное 103
Древесина 263, 264, 270, 281, 297
Дриопитеки 176, 177

Дробление зиготы 86—88
Дробянки 54, 225—232
Дрозофила 66, 104, 113, 119, 127
Дрофы 370
Дыхание 50, 189, 312, 322, 325,
327, 332, 352, 363, 418
— внешнее 418, 420
— двойное у птиц 169, 373
— тканевое 418, 421
Дятлы 371

Еж 16, 150, 151, 387
Ель 218, 263, 266, 280
Енот 388
Ехидна 170

Жаберные щели в глотке 93, 95,
98, 135, 163, 174, 342, 343, 348
Жабры 90, 97, 98, 153, 173, 198,
323, 324, 329, 332, 345, 352
Жабы 356, 359
Жвачные 50, 230, 380, 381
Жгутиковые 26, 160, 198, 298,
301—302

Железа
— ароматическая 150
— вилочковая 434
— копчиковая 369
— поджелудочная 6, 90, 312, 351,
359, 381, 402, 406, 430, 433
— предстательная 427
— щитовидная 93, 412, 416, 430,
432

Железо 11, 53, 54, 196, 198
Железы внутренней секреции
322, 430
— млечные 174, 377, 378, 393
— надпочечные 416, 430, 433—
434
— паразитовидные 430, 433
— паутинные 334, 335
— пахучие 334, 336, 378
— пищеварительные 90, 329, 332,
381, 404

— половые 307, 310, 324, 326, 430
— потовые 378, 393
— сальные 378, 393
— слезные 166, 450
— слизистые 349, 356
— слюнные 338, 339, 359, 365,
380, 408
— ядовитые 334, 365
Желток 83, 84, 86, 89, 125, 167,
349, 366, 373
Живорождение 349, 354, 361, 366,
374, 377
Животные беспозвоночные 183,
240, 298—341, 352, 362
— дневные 369, 375
— домашние 6, 129, 130, 136,
387

— ночные 375, 385, 386
— плотоядные 208, 212, 381
— позвоночные 32, 172, 174, 212,
219, 240, 341, 342, 344—388
— травоядные 207, 212, 313, 381
Жидкость межклеточная 78, 417
— спинномозговая 436
Жираны 183
Жиры 33, 38, 41, 46, 57, 61, 69, 84,
183, 196, 208, 227
Жук колорадский 341
— майский 201
Жуки 148, 149, 207, 219, 335, 337,
339, 371

Завязь 266, 289
Зайцы 183, 193, 224, 379, 382, 384
Закон биогенетический 95, 97—99
— гомологических рядов наслед-
ственной изменчивости 131
— зародышевого сходства 95
— чистоты гамет 105—107
Законы Менделя 102—110
Зебры 148
Земноводные (см. Амфибии) 143,
166, 183, 355—362, 368
— безногие 356, 361

Зерновые 6

- Зигота 13, 75, 79, 84, 85, 87, 97, 106, 108, 118, 124, 236, 238, 245, 256, 258, 260, 294, 299
- дробление 95—96, 88, 122
- Злаки 182, 192, 252, 272, 297
- Змеи 99, 148, 150, 151, 191, 212, 214, 363, 365, 367
- морские 362, 365—367
- Зооспора 242, 245
- Зубы 90, 97, 99, 150, 174, 347, 348, 351, 359, 365, 377, 381, 404

Ива 218, 292, 296

- карликовая 190
- Иглокожие 163, 204, 326
- Идиоадаптации 154, 165, 169, 203, 300, 336
- Изменчивость 122, 137
- генотипическая 122, 181
- комбинативная 123, 141, 289
- модификационная 122, 128, 138
- наследственная 6, 13, 99, 100, 122—125, 131, 138, 140, 159
- ненаследственная 122, 128
- фенотипическая 125—128
- эмбриональная 97
- Изоляция 140, 143, 144, 185
- Иод 242, 245

Инбридинг 143

Индукция эмбриональная 92

Инстинкт 367

Инсулин 6, 16, 90, 431, 433

Инфузории 80, 201, 298, 300, 302—304

Ихтиозавры 173

Кактусы 171, 192, 196, 272, 288

Калий 32, 196, 222, 412

Кальций 32, 149, 196, 373, 412, 433

Камбала 146, 154, 349, 354

Камбий 53, 264, 269, 281

Канарейки 154

Капилляры кровеносные 352, 409, 413, 421, 425

— лимфатические 409, 417

Капуста 131, 290, 296

Кариотип 66, 124, 139

— человека 66, 118, 120

Карповые 182, 349, 352, 355

Картофель 131, 171, 283, 297, 341

Каталитическая активность 21

— функция белков 24, 36

— света 19, 20

Каучук натуральный 273

Квакши 183

Квартиранство 204

Кедр 263, 375

Кератин 12, 41, 90, 392

Кета 354

Киль 370, 379

Кипарис 263, 266

Кислород 11, 25, 26, 27, 49, 50, 52, 151, 153, 159, 165, 199, 215, 319, 322, 352, 409, 421

Кислота азотистая 216

— азотная 216

— масляная 229

— молочная 19, 49, 50, 229, 230

— мочева 173, 266, 373, 423

— муравьиная 19, 20, 50

— серная 196

— синильная 19

— соляная 351

— угольная 421, 422

— уксусная 19, 41, 50, 229, 230

— фосфорная 39, 40, 48, 49

Кислоты нуклеиновые 10, 18, 33, 35, 38—41, 63, 76, 85

Китообразные 171, 362, 378, 380, 386

Киты 38, 173, 194, 200, 346, 378, 384, 385

— беззубые 97

— синие 377

- Кишечник 75, 91, 198, 301, 310, 319, 351, 352, 371, 381, 404, 405
- Кишечнополостные 161, 162, 305—309, 310
- Кишка задняя 169, 319, 323, 324, 336, 337, 339
- передняя 310, 319, 323, 324, 338
- средняя 90, 310, 312, 319, 323, 324, 336, 339
- Клевер 134, 201, 278, 340
- Клен 182, 209, 284, 296
- Клетка 10, 12, 15, 24, 28—76, 78, 79, 115, 189
- бактериальная 8, 50, 54—55, 78, 79, 226—227
- деление 16, 55, 63, 73—75, 82, 86, 89
- жизненный цикл 70—75
- отличия растительной клетки от животной 69—70
- химический состав 28—41
- цитоплазма 57—63
- ядро 45, 57, 63—69, 73, 75
- Клетки, дифференцировка 89—91, 304
- мышечные 70
- нервные 70, 435
- половые 61, 65, 79, 81, 83—85, 99, 106, 107, 124, 160, 323
- — высших растений 69
- — деление редукционное 82, 293
- — женские 119
- — мужские 61, 119
- прокариотические 54—55, 227
- — развитие 81—85
- рецепторные 404, 449
- соматические 65, 79, 81, 85, 99, 124, 160
- стрекательные 305—307
- специализация
- фоторецептивные 450
- эукариотические 26, 56—75
- Клеточная мембрана 28, 36, 38, 46, 54, 57, 69, 74, 227
- Клеточная оболочка 70, 252, 299
- стенка 69, 74, 226, 227, 232, 237, 252
- теория 75—76, 135
- Клеточный центр 63
- Клещи 183, 202, 203, 209, 333
- Клоака 359, 365, 377
- Клопы 337, 338
- Клубеньки 201, 278
- Клювоголовые 363
- Ключица 174, 176, 399
- Коацерваты 22, 23
- Кобра 365
- Код генетический 21, 43—44, 71
- Кожа 10, 75, 90, 91, 345, 348, 356, 369, 370
- ороговение 167, 362, 363
- человека 391—393
- Кожное дыхание 353, 359
- Колибри 154, 369, 375
- пищевая специализация 154
- Колючка верблюжья
- Комары 202
- Комплементарность 20, 40, 46
- принцип 41
- Конвергенция 170, 171—173
- Конъюгация хромосом 81
- Копытные 170, 171, 184, 196, 207, 212, 379, 383, 388
- Кора головного мозга 169, 174, 367, 377, 384, 402, 436, 444
- у растений 191, 263, 281
- Кораллы 163, 243, 308—309
- Корень 14, 53, 174, 196, 198, 200, 209, 238, 251, 255, 259, 269, 274—278
- Корневище 171, 257, 258, 272, 283
- Корневые волоски 275
- Корнеплоды 276
- Корни воздушные 200, 277
- придаточные 257, 259, 274
- сократительные 276, 277
- функции 274

- Корка 270
 Корова 380
 — морская 219
 Котилозавры 167, 368
 Кошка 12, 150, 378
 Крабы 149, 198, 204, 329, 332
 Крапива 149, 292
 Крахмал 12, 37, 38, 69, 227, 266, 295
 Кроветки 214, 329, 333
 Кровообращение 412—417
 Кровь 322, 325, 334, 338, 343, 352, 360, 366, 373, 382, 413, 415
 — свертывание 406
 Крокодилы 150, 169, 363, 365, 366, 368
 Кролики 224, 382, 384
 — окраска шерсти 104, 115, 127
 Кроссинговер 82, 114, 123
 Крот 172, 173, 182, 212, 386
 — сумчатый 172
 Круглоротые 342, 345, 346—348
 Крыса 151, 362, 381
 — водяная 387
 Кряква 195
 Кукуруза 116, 131, 292
 Кукушка 204, 369
 Куриные 369, 374
 Куры 119, 125, 127, 132
 — яйценоскость 129
 — эмбриональное развитие 86—92
 Кустарники 190, 202, 263, 268, 281
 Кутикула 251, 264, 270, 288, 318, 320, 336

 Лангусты 329, 333
 Ланцетник 84, 86, 97, 342—344
 — эмбриональное развитие 86—92
 Ластоногие 172, 194, 384
 Ласточки 152
 Латекс 273
 Лебеди 369
 Лев, окраска тела 148
 Легкие 90, 93, 151, 153, 164, 312, 320, 324, 325, 334, 345, 365, 372, 381, 420
 Лейкоциты 72
 Лен 236, 295
 Ленивцы 378, 381, 386
 Лес 170, 177, 182, 184, 193, 199, 206, 209, 212, 253, 255, 261
 Лещина 209
 Лианы 261, 281, 288
 Лизосома 57, 59, 63
 Лимфа 417—418
 Лимфоциты 418
 Линия боковая 93, 95, 351, 361
 Липиды 18, 35, 38, 57, 63
 Липонды 38
 Лиса 212, 214
 — серебристо-черная 388
 Лист 14, 31, 128, 174, 190, 192, 251, 257, 259, 268, 278, 283—288
 Лиственница 263, 264, 266
 Листки зародышевые 89, 90
 Личинки 84, 93, 95
 Лишайники 182, 183, 191, 195, 205, 239, 247—251
 Лосось 198, 349, 351, 354
 Лось 212, 378, 386
 Лошадь 139, 381, 384
 Луб 271, 281
 Лук гусиный 195
 — репчатый 171, 288
 Лютик водяной 195
 Люцерна 278
 Лучи инфракрасные 188, 367
 — ионизирующие 71
 — красные 186
 — рентгеновские 134
 — синие 186
 — ультрафиолетовые 25, 71, 128, 134, 186, 392
 Лягушка 137, 139, 140, 191, 335, 357, 362
 — эмбриональное развитие 86—92

- Магний** 11, 196, 243
Мак 137, 296
Мальпигиевы сосуды 329, 334, 339
Малярия 142
Мамоны 219
Мантйная полость 204, 324
Мантия 324, 325, 327, 328
Марганец 196, 198
Медведка 173, 335
Медведь 16, 386
Медузы 195, 204, 305, 307—308
Мезодерма 89—91, 305, 309, 392, 399
Мейоз 81—85, 107, 108, 119, 121, 124, 253, 293
 — биологическая роль 84
 — нарушения 121, 139
 — отличия от митоза 83
Метаболизм 76, 273
Метаморфоз 93, 95, 339, 356
Метан 20, 229
Метанефридии 323, 329, 332, 343
Методы генетических исследований 101, 110, 120—122
Методы селекции 132—134
Мидия 328
Микориза 206, 234, 278
Микроорганизмы 6, 7, 50, 76, 137, 159, 201, 208, 218
 — как объект селекции 6, 134
Микроэволюция 140—144
Микроэлементы 198
Миксины 163, 347
Мимикрия 148, 150
Миноги 163, 347
Митоз 65, 66, 68, 71—75, 79, 81, 83, 122, 246, 258, 293, 299, 300
 — биологическое значение 75
Митотический цикл 71, 88
Митотическое деление 71, 75, 87
Митохондрии 12, 15, 26, 51, 57, 61, 62, 69, 299
Мицелий 233, 234
Млекопитающие 44, 56, 71, 88, 93, 97, 98, 131, 153, 170, 171, 173, 174, 182, 184, 214, 346, 362, 377—388
 — однопроходные 170, 379
 — плацентарные 170, 172, 176, 183, 184
 — происхождение 167, 169, 176, 383
 — сумчатые 170, 172, 183, 184, 388
Можжевельник 190, 263
Мозг головной 174—177, 350
 — костный 395
 — позвоночных 344, 347, 361, 370, 374, 379, 384—385
 — человека 175, 180, 436, 441—448
 — спинной 344, 347, 350, 402, 436, 439—441
Мозжечок 367, 374, 443
Мокрицы 329, 332
Моллюски 32, 143, 149, 163, 204, 209, 219, 240, 313, 324—328, 352, 362
Молочай 196
Моховидные 239, 251, 252—255
Моча вторичная 426
 — первичная 426
Мочевина 101, 173, 225, 233, 360, 383, 406, 423
Мул 139
Муравьеды 154
Муравьи 85, 219, 340
Мускулатура гладкая 153, 399, 404
 — поперечнополосатая 153, 329, 336, 345, 399
Мутагенез искусственный 134
Мутации 80, 97, 99, 100, 104, 117, 123—125, 127, 131, 134, 159, 207
 — генеративные 124
 — генные 123, 124
 — доминантные 123, 125

- индуцированные 134
- летальные 124, 141
- полулетальные 124
- рецессивные 123, 125, 141
- свойства 125
- спонтанные 131
- хромосомные 121, 124
- частота 140, 142
- Муха домашняя 66
- капустная корневая 188
- Мухи 148, 203, 335, 336, 338
- Мухоловка венерина 150
- Мхи 79, 182, 191, 195, 205, 218, 238, 252
- Мыши 117, 182, 212, 214, 362, 372, 376, 381
- летучие 173, 176, 291, 379, 385, 386

Надкостница 394

- Насекомоядные 170, 171, 176, 380, 385, 386
- Насекомые 77, 95, 128, 148, 150, 165, 170, 183, 190, 191, 207, 209, 335—341, 352
- бескрылые 141, 146
- опылители 145, 167, 273, 289, 340
- Наследственность 6, 13, 99
- Натрий 27, 32, 196
- Нахлебничество 204
- Нефрон 366, 424
- Ногохвостки 183, 190
- Норма реакции 128, 132
- Носороги 179, 183
- Нуклеотиды 20, 39—41, 44, 65, 85, 100, 101

- Обезьяны 174, 176, 177, 379, 386
- Области аридные 195
- биогеографические 182—184
- гумидные 195
- Облепиха 292

- Обмен веществ 10, 11, 17, 41—51, 63, 188, 189, 194, 196
- — анаэробный 24, 228
- — аэробный 25
- — бактерий 228—230
- — между ядром и цитоплазмой 64
- — пластический 12, 42
- — энергетический 12, 46, 49—51, 228—230
- Общая дегенерация 158
- Овес 131, 290
- Овогенез 83—85
- Овца 66, 77, 131, 196
- Одомашнивание диких животных 129
- Озоновый экран 20
- Окраска тела покровительственная 146—148, 154
- — предостерегающая 148
- — расчленяющая 148
- Окунь 66, 349, 353
- Оледенение Земли 170
- Олени 179, 212, 378, 384, 386
- Олень северный 140, 249
- Ольха 218
- Омары 329, 333
- Омела 278
- Ондатра 140, 388
- Онтогенез 13, 85, 93, 97, 99, 174, 198, 305
- Оплодотворение 105, 108, 118, 242, 258, 260, 262, 263, 265, 306, 309, 335, 339, 353, 354, 360, 362, 366, 373, 383
- двойное у цветковых растений 167, 174, 266, 293—294
- перекрестное 256, 323, 325
- Опыление 162, 167, 174, 265, 273, 290, 291—292
- Орган 10, 15, 75, 89, 153
- Органеллы клетки 12, 15, 54, 57
- Организмы автотрофные 51, 53, 208, 229, 238, 299
- гаплоидные 159, 242, 246

- гетерозиготные 103, 111, 114
- гетеротрофные 24, 51, 158, 208, 228, 229, 232, 238, 299
- гомозиготные 102, 110, 132
- гомойотермные 189, 193, 194
- диплоидные 105
- колониальные 159, 160
- многоклеточные 17, 27, 49, 61, 70, 95, 159, 160, 251, 298, 304—388
- — происхождение 160
- одноклеточные 17, 31, 61, 159, 223, 226, 298—304
- пойкилотермные 188—193
- Органоиды (см. Органеллы) 54, 57, 69, 79, 159, 299
- Органы
- аналогичные 173
- боковой линии 351
- — — головастиков 93
- вкуса 337, 449—450
- выделения 197, 310, 312, 316, 320, 324, 328, 334, 343, 353, 360, 363, 366, 373, 423—427
- гомологичные 90, 171
- дыхания 312, 323, 324, 329, 334, 337, 352, 359, 372, 381
- — человека 418—420
- зрения 310, 337, 350, 374, 386, 450—452
- обоняния 322, 337, 385, 450
- осевые 86, 90
- осязания 316, 325, 327, 334
- отолитовые 454
- равновесия 311, 322, 324, 325, 327, 332, 351, 454—455
- слуха 351, 361, 367, 374, 385, 452—454
- термоллокации 150, 367
- химического чувства 150, 310, 322, 324, 327, 334, 350, 351
- чувств 90, 311, 322, 324, 330, 337, 350, 361, 367, 449—455
- Орхидные 295
- Осетровые 137, 349, 354

- Осина 292
- Осмос 31, 69
- Острица 202
- Осы 85, 148, 150, 204, 340
- роющие 219, 335
- Отбор естественный 13, 97, 98, 124, 128, 137—138, 142, 144—146, 148, 150, 152, 153, 158, 159, 163, 171, 178, 201, 203, 207, 292
- — движущий 145—146
- — стабилизирующий 145, 181
- искусственный 132, 136
- — бессознательный 136
- — индивидуальный 132, 133
- — массовый 132
- — методический 136
- предбиологический 21—23
- Папоротники 79, 162, 167, 205, 252, 263, 271
- Папоротникообразные 162, 240, 251, 258—261
- Паразитизм 76, 153, 158, 202—203, 326, 332
- временный 202
- гнездовой 204
- — приспособления 158, 203, 314
- Паразиты 137, 146, 202, 207, 228, 312
- Параподии 320, 321, 323
- Паренхима животных 310, 311
- растений 270, 272, 273, 283
- — воздухоносная 273
- — запасающая 272
- Партеногенез 85, 304, 366
- Паук-крестовик 333, 335
- птицеяд 333
- Пауки 209, 219, 333, 340
- Паукообразные 333—335
- Пеликаны 154
- Пеннета решетка 108
- Пепсин 351, 402

- Пептиды 24
 Первозвери, или клоачные 377, 388
 Песец 193, 387, 388
 Пестициды 221, 355
 Печень 125, 312, 324, 328, 351, 359, 381, 405—406
 Пигменты 25, 123, 146, 227, 230, 349
 — в коже человека 116, 128, 392
 — дыхательные 322, 352
 — растений 50, 70, 187, 243, 244
 Пингвины 154, 183, 194, 369, 370
 Пиноцитоз 58, 59, 301
 Пирамида экологическая 212, 240
 Питание автотрофное 51, 226, 299, 302
 — гетеротрофное 51, 298, 299, 302
 — фототрофное 51, 227, 229
 — хемотрофное 52, 229
 Пихта 263, 280
 Пищеварение 49, 407—409
 Пиявка медицинская 320
 Пиявки 203, 320
 Плазмодий малярийный 66, 202
 Планария 311
 Планктон 351
 Пластиды 12, 69, 70, 243
 — лейкопласты 69
 — хлоропласты 69, 244
 — хромопласты 70
 Плауновидные 240, 251, 255—257
 Плауны 79, 162, 167, 255, 271
 Плацента 174, 367, 383, 429
 Плацентарные 170, 172, 174, 377, 388
 Плезиозавры 168, 172
 Плод 70, 187, 272, 296—297
 Побег 171, 191, 200, 238, 256, 258, 274, 278, 281
 Повилика 278
 Позвоночник 97, 166, 174, 175, 342, 348, 350, 356, 363, 364—365, 370, 379, 397—398
 Позвоночные 95, 97, 173, 183, 341, 342
 — бесчелюстные 163, 346
 — высшие 362—363, 369
 — выход на сушу 151, 165—167
 — появление конечностей 164
 — появление челюстей 153, 163
 Пол, генетическое определение 118—120
 — гетерогаметный 119
 — гомогаметный 119
 Поле геомагнитное 185
 Полинуклеотиды 20, 21
 Полипептиды 20, 34
 Полиплоидия 124, 125, 299
 Полисахариды 10, 18, 33, 41, 49, 50, 55, 61, 63, 241, 244
 Полевки 140, 212, 372
 Полость тела вторичная 322
 — — первичная 87, 318
 Полупроницаемость 58
 Попугаи 154, 183, 369
 Популяции, изоляция 140, 143, 185
 — организмов 6, 11, 132, 134
 — — генетические процессы 142—143
 — плотность 206, 208
 — — приобретение приспособлений 151, 152, 154
 Породы домашних животных 129—130, 132, 136
 Почка (см. Органы выделения) 167, 198, 324, 346, 353, 424—427
 Почка у растений 191, 278
 — боковая 279
 — верхушечная 269, 279
 — придаточная 279
 — цветочная 279
 Почкование 78, 80, 307
 Преадаптация 151
 Пресмыкающиеся 93, 184, 189, 192, 346, 362, 363—369
 — генетическое определение пола 119

- Признак 13, 71, 80, 95, 98—101, 105, 108, 114, 125, 132, 136, 150, 152
- Признаки доминантные 102, 105, 107
- количественные 116
- рецессивные 102, 105
- закономерности наследования 102—120
- комбинирование в процессе селекции 132—133
- проявление у однояйцевых близнецов 122
- Приматы 170, 174, 175, 184, 378
- Приспособление 13, 17, 136, 138, 146, 150, 152—154, 189—200
- Приспособленность организмов 146—152, 158, 386
- Пробка 270
- Прогресс биологический 152—158, 300, 311, 320
- морфофизиологический 153—154
- Продуценты 208, 212, 237
- Прокариоты 25, 45, 53, 55, 225, 230, 248
- Проницаемость 58
- Простейшие 8, 9, 14, 26, 27, 32, 56, 72, 79, 124, 209, 241, 298—304, 351
- паразитические 298, 302
- Протонефридии 310, 312, 316, 319
- Процесс половой 55, 80, 118, 158, 159, 226, 236, 243, 261, 299, 303
- Прудовик большой 325
- малый 313, 326
- Псилофиты 162, 252, 274
- Птица-секретарь 151
- Птицы 98, 131, 136, 150—153, 169, 170, 173, 179, 183, 184, 191, 212, 335, 346, 362, 369—376
- бескилевые 369
- бескрылые 146, 369
- выводковые 374
- генетическое определение пола 119
- гнездовые 374
- кустарниковые 183
- насекомоядные 202
- охотничьи 376
- окраска птиц 146, 147
- приспособления к полету 169
- происхождение 169, 376
- райские 183
- хищники 369, 374
- эмбриональное развитие 84, 89, 93, 97
- Пузырь желчный 406
- плавательный 351, 352
- Пчелы 85, 148, 150, 189, 338—340
- Пшеница 131, 132, 290, 297
- Пшеница, окраска зерен 116
- Пыльца 140
- Пяденицы 209
- Развитие 13, 123, 189, 193, 348
- индивидуальное 13, 85—99, 304
- прямое 93, 332, 366
- с метаморфозом 93, 332, 339—340
- эмбриональное 63, 70, 75, 84, 85—92, 97, 174, 175, 332, 352, 362, 384, 429—430
- Раздражимость 14, 32
- Размножение 12, 13, 79, 987 138, 139, 152, 167, 187, 202, 207, 323, 362
- бесполое 79—80, 124, 236, 242, 246, 266, 300, 301, 306, 308
- вегетативное 80, 207, 219, 244, 250, 253, 256, 279, 283
- половое 79, 80—85, 123, 143, 162, 174, 242, 246, 253, 266, 288, 307, 308, 329, 339, 353
- Рак речной 173, 182, 329, 333
- Раковина 324, 327

- Ракообразные 85, 240, 247, 309, 329—333
- Ракоскорпионы 163
- Растворы гипертонические 31
 - гипотонические 31
 - изоосмотические 31
 - изотонические 31
- Растения водные 287, 292
 - голосеменные 162, 167, 240, 251, 262—266, 271, 280
 - двудомные 253, 290
 - многолетние 219, 252, 255, 268, 292
 - насекомоядные 150
 - однодомные 253, 264, 290
 - однолетние 219, 268, 292
 - паразиты 238, 278
 - первые наземные 162, 252
 - светолюбивые 186
 - семенные 261—297
 - споровые 79, 163, 251—261
 - теневыносливые 186
 - тенелюбивые 186
 - хвойные 252, 264
 - хищные 238
 - цветковые, или покрытосеменные 167, 195, 237, 240, 251, 262, 263, 266—297
 - — двудольные 274, 284, 297
 - — однодольные 285, 297
 - — паразиты 146, 158, 203
 - — происхождение 167
 - — эпифиты 205
- Растительные сообщества 182, 184, 187, 218, 253, 268
- Расы человека 181
- Ребра 357, 365, 370, 379, 399
- Регресс биологический 152
- Регуляция артериального давления 415—416
 - водно-солевого обмена 426—427
 - движения 401—402
 - деятельность пищеварительной системы 408
 - — сердца 412
 - — сердечно-сосудистой системы 415—416
 - — эндокринной системы 434—435
 - дыхания 422—423
- Редупликация 18, 71, 78
- Редуценты 208
- Рекапитуляции 175
- Репродукция 12, 13, 14
- Рептилии (см. Пресмыкающиеся) 89, 98, 143, 167, 173, 212, 214, 363—369, 374, 376
 - морские 172
- Реснички 57, 73, 302, 310, 313, 323, 343, 351, 429
- Рефлекс 14, 148, 437, 442
- Рефлексы безусловные 361, 367, 401, 447
 - условные 169, 336, 361, 367, 374, 384, 401, 446, 447
- Рефлекторная дуга 437
- Рецепторы 78, 337, 408, 423, 445
 - кожные 391
 - слуха 454
- Рибосомы 15, 45, 46, 55, 57, 60, 69, 299
- Ризоиды 243, 244, 253, 258
- Риниофиты 252, 255, 258, 259, 283
- Ритмичность 16
- РНК 18, 21—24, 40, 70, 74, 76—78, 88
 - информационная 40, 44, 45, 61, 76, 78, 90, 431
 - рибосомальная 40, 60, 69
 - транспортная 41, 46
- Рожь 131, 134, 290, 292, 297
- Рост 13, 72, 93, 187, 200, 201, 233, 274, 432
- Росянка 150, 288
- Рукокрылые 171, 176, 183
- Рыбы 95, 98, 153, 173, 195, 199, 214, 309, 328, 342, 345, 348—355
 - двоякодышащие 165

- донные 146, 352
- кистеперые 151, 164—166, 214
- костные 164, 346, 349
- летучие 349
- лучеперые 164, 349
- промысловые 221, 349, 355
- проходные 354
- растительоядные 351, 355
- хрящевые 164, 197, 346, 348

Сазан 66

Саксаул 196

Саламандра исполинская 356

Саламандры 182, 360, 362

Сальвиния 207, 259, 261

Сапротрофы 228, 234

Саранча 148, 192, 340, 371

Саркодовые 300—301

Сахара 116, 228, 229, 283

Свекла 276

— сахарная 37, 116, 134, 340

Сверхпаразитизм 203

Свинья 77

Связи водородные 39, 40

— двойные 29

— ковалентные 27, 29, 39

— одинарные 29

Связь пептидная 20, 34, 46

Селекция 128—134

Сельдь 137, 349, 354

Семга 198

Семя 140, 162, 195, 200, 219, 238, 262, 265, 272, 295—296

Семяпочка 262, 266, 289, 294, 295

Сера 25, 35, 53, 54, 199, 217, 227, 231

Сердце 153, 169, 174, 324, 325, 332, 334, 342, 344, 347, 352, 363, 366, 373, 382

— двухкамерное 93, 175, 347, 353

— трехкамерное 360, 366

— человека 97, 410—412

Сероводород 24, 217, 221, 231

Симбиоз 26, 201, 204—206, 218, 248, 261

Симметрия тела двусторонняя 304—305, 342

— лучевая 304—305

Синапс 439

Сингамия 80

Синтез аминокислот 19, 20

— белков 15, 18, 24, 42, 55, 60

— гликогена 60

— матричный 12

— нуклеиновых кислот 41, 42, 71

Система выделительная кольчатых червей 323

— — круглых червей 319

— — млекопитающих 383

— — моллюсков 326

— — плоских червей 312

— — позвоночных 346

— — человека 423—427

— — членистоногих 329, 339

— — дыхательная 345, 365, 366, 418—423

— корневая 192, 195, 201, 274, 297

— кровеносная бесчерепных 343

— — земноводных 360

— — кольчатых червей 322

— — млекопитающих 382

— — моллюсков 324, 325, 327

— — насекомых 337—338

— — паукообразных 334

— — позвоночных 345—346

— — пресмыкающихся 366

— — птиц 373

— — ракообразных 332

— — рыб 353

— — человека 409—417

— — членистоногих 329

— лимфатическая 417—418

— мышечная 310, 357, 370—371, 378

— — человека 399—402

— нервная вегетативная 435, 444, 448—449

— — соматическая 435

— — земноводных 361

- — кишечнополостных 305
- — кольчатых червей 320, 322
- — круглых червей 319
- — млекопитающих 384—385
- — моллюсков 324, 325, 327
- — насекомых 336
- — паукообразных 334
- — плоских червей 310—312, 316
- — позвоночных 347
- — пресмыкающихся 367
- — птиц 374
- — ракообразных 330
- — рыб 350
- — хордовых 90
- — человека 200, 401, 435—455
- — членистоногих 329
- пищеварительная земноводных 359
- — кольчатых червей 323
- — круглых червей 319
- — млекопитающих 379—381
- — моллюсков 324, 325, 328
- — плоских червей 310—312
- — позвоночных 345, 365, 371
- — рыб 351
- — человека 402—409
- — членистоногих 329, 332, 337, 339
- половая кольчатых червей 323
- — круглых червей 319
- — ленточных червей 158
- — плоских червей 311
- — человека 427—430
- проводящая у растений 174, 251, 268, 271
- экологическая 10, 208
- эндокринная 15, 125, 160, 430—435
- Скаты 146, 154, 197, 348
- Скелет внутренний земноводных 356—357
- — млекопитающих 379
- — пресмыкающихся 364—365
- — позвоночных 163, 166, 344, 345, 347
- — птиц 370
- — рыб 348, 349
- — хордовых 342
- — человека 393—399
- наружный 328
- Скорпион 333, 334
- Скрещивание 101, 118, 120, 132, 139
- Скрещивание анализирующее 110—111, 113, 114
- близкородственное 133, 143
- дигибридное 107, 108
- межвидовое 133
- моногибридное 102
- полигибридное 107
- Скумбрия 349
- Слизни 324, 326
- Слоны 183, 379
- Собаки 12, 66, 130, 131, 183, 378, 379, 382
- Соболь 152, 386
- Сова 150, 214, 375
- Соловей 152
- Сом 352
- Соматотип 389
- Сорока 372, 375, 376
- Сорт растений 6
- Сосальщики 202, 309, 311, 312—314
- Сорт культурных растений 6, 125, 129, 130, 132, 136
- Сосна 170, 263, 264—265, 280
- сибирская 264
- Соцветия 290—291
- Сперматогенез 81, 83, 119
- Сперматозонды 80, 81—83, 84, 85, 119, 139, 242, 253, 258, 260, 262, 309, 323, 353, 427
- Спермии 262, 264, 293, 294
- Спирогира 268
- Спирт 50, 53, 190
- метиловый 20
- этиловый 20, 49, 229, 230

- Спора 13, 55, 79, 230, 231, 234, 238, 250, 253, 256, 258, 259
 Спорангий 253, 256, 258, 259
 Спорообразование 79, 242, 253
 — у бактерий 55, 230
 Спорофит 238, 245, 251—253, 256, 258, 261, 262
 Стебель 14, 31, 174, 196, 251, 252, 259, 263, 268, 272, 276, 278—283
 — ветвление 279—281
 Стегоцефалы 166—167, 184, 214, 368
 Страусы 154, 183, 369—371
 Стрекозы 95, 337
 Стрелолист 127, 128
 Судак 352
 Сульфаты 196, 217
 Сульфиды 53, 217
 Сумчатые 377
 Сурфактант 420
 Суслик 16, 372
 Суставы 166, 357, 396

 Табак 76
 Тайга 182
 Таксис 14
 Тараканы 66, 302, 340
 Термиты 302
 Тигр уссурийский 148, 152, 384
 Тироксин 431
 Тихоходки 183
 Ткани растений 268—273
 — — выделительные 273
 — — запасающие 272
 — — воздухоносные 255, 272, 277
 — — механические 271, 272, 283, 287
 — — образовательные 269, 274
 — — основные 268, 272
 — — покровные 251, 269—270
 — — проводящие 259, 270—271
 Ткань 10, 75
 — костная 32, 393
 — мышечная 382
 — соединительная 10, 117, 391, 404
 Тли 85, 209
 Торф 255
 Травы 186, 190, 209, 218, 219, 268, 280, 281
 Транскрипция 18, 44
 Трансляция 45
 Трахен членистоногих 334, 337
 Трахеиды 251, 263, 271
 Трахея человека 320, 419
 Треска 354
 Тритоны 191, 200, 359, 360
 Трихинелла 202
 Трихограмма 207
 Трихоцисты 303
 Тропизм 14
 Тростник 37, 195
 — сахарный 130
 Трубка кишечная (пищеварительная) 135, 163, 342, 352
 — нервная 86, 91—93, 95, 97, 174, 342, 347
 Тундра 182, 184, 209, 249, 252
 Тунец 349
 Тургор 31, 70
 Тушканчики 386
 Тыква 292, 297
 — окраска плодов 116
 Тюлени 38, 194, 378, 385
 Тюльпан 195

 Углеводы 12, 25, 33, 35, 36—38, 46, 69, 77, 84, 190, 206, 208
 — моносахариды 37, 41, 69
 — полисахариды 37
 Углерод 11, 27, 29, 50, 215
 Углерода диоксид 12, 20, 25, 46, 199, 215, 220, 322, 360, 421
 — оксид 220, 229
 Угри 198, 349, 351—354
 Ужи 365
 Улитки 149, 325
 — виноградные 140, 326

Улотриксовые 245, 247
Ульвовые 247
Устрицы 328
Устьяца 195, 196, 251, 264, 270,
273, 286—288
Утконос 170

Фагоцителла 160, 309
Фагоцитоз 58, 59, 93, 160, 227, 301
Фасоль 131, 295
Фауна 8, 182
Фенотип 101, 103, 108, 111, 114,
127, 132, 159
Ферменты 15, 25, 32, 41, 45, 57, 59,
60, 63, 71, 116, 120, 187, 198
Ферменты пищеварительные 49,
316, 371, 380, 402, 407, 408
Филогенез 13, 14, 97—99, 164,
198, 347
Флора 8, 182
Фораминиферы 9, 299
Фосфор 35, 217, 222, 227
Фотолиз 52
Фотопериод 186, 187
Фотопериодизм 187, 188
Фотосинтез 7, 25, 50, 52, 53, 69,
158, 186, 196, 205, 209, 227, 231,
248, 251, 252, 272, 283, 287, 302
— у бактерий 25, 53, 227, 229, 230
Фототаксис 14

Хамелеон 146, 363
Хвойные 162, 169, 182, 184, 263
Хвощевидные 240, 251, 257—258
Хвощи 162, 167, 258, 271
Хемосинтез 53, 230
Хемотаксис 14
Хитин 41, 225, 232, 328, 329, 336
Хищники 137, 143, 146, 148, 150,
166, 177, 179, 187, 207, 212, 323,
352, 372, 383
Хищничество 203

Хищные 170, 171, 184, 381, 386
Хламидомонада 268
Хлопчатник 131, 236
Хлорелла 237, 247
Хлоропласты 26, 52, 53, 272, 287
Хлорофилл 24, 52, 53, 69, 192, 245
Холестерин 38
Хомяки 379
Хорда 91, 93, 95, 97, 342, 343, 347
Хордовые 93, 95, 174, 341—388
Хроматиды 68, 74, 81, 83
Хроматин 65
Хромосомы 65, 66, 68, 69, 73—75,
81, 99, 112, 113, 121, 123, 139
— бактерий 54, 71, 230
— гомологичные 66, 81, 82, 99,
100, 106—108, 112—114, 118,
121, 124
— половые 119
— человека 66, 68, 113, 118, 119
— эукариот 71
Хромосомный набор 66, 84, 121
— — гаплоидный 66, 81—84, 99,
113, 119, 124
— — диплоидный 66, 75, 84, 88,
99, 106, 118, 124
— — человека 118—119
Хрусталик глаза 92, 350, 361
— — человека 117, 451

Цапли 372
Цветовое зрение 337, 375, 386
Цветок 31, 53, 70, 128, 145, 167,
187, 266, 268, 288—291
Целлюлоза 12, 37, 50, 225, 230,
237, 409
Центр клеточный 57, 63
— нервный 440
Центриоли 63, 71, 73, 226
Центромера 66, 74, 83
Центры многообразия и проис-
хождения культурных растений
130—131

Цепень бычий 158, 202, 309,
315—316

— свиной 158, 203

Цепи питания 212—214

Цианеи 25, 54, 158, 230

Циклоп 333

Цисты 299, 301, 313

Цитоплазма 54, 57—63, 74, 84, 85,
88, 227, 299

Чайки 154, 372, 376

Человек, генетическое определе-
ние пола 118—119

— положение в царстве живот-
ных 174—176

— происхождение 174—181

— расы 181

— хромосомы 66, 118—119

Черви 85, 153, 309, 352

— дождевые 321

— кольчатые 165, 191, 209, 320—
324, 325, 329

— круглые 191, 202, 209, 234,
316—320

— плоские 160, 202, 309—316

— — ленточные 146, 158, 203,
309, 315—316, 333

— — ресничные 309, 311—312,
314, 316, 320

Червь корабельный 328

Черепahi 150, 151, 200, 363, 365,
367

Чечевички 270

Чешуя костная 349

— плакондная 348

— роговая 98

Чистая линия 101

Членистоногие 37, 149, 153, 162,
165, 173, 328—341, 368

— происхождение 329

Шелкопряд 150, 209, 340

Шимпанзе 66, 176

Шмель 145, 338

Щука 182, 349, 353

Эвглена зеленая 302

Эвкалипт 170, 237

Эволюционная теория Дарвина
75

— Ламарка 135

Эволюция биологическая 14, 15,
24, 28, 134—181, 268

— — главные направления 153—
158

— — закономерности 170—174

— необратимость 173

— параллельная 167

— позвоночных 163—170, 175,
346, 352, 355, 359, 388

— приматов 176—177

— прогрессивная многоклеточных
310

— простейших 299

— социальная 176, 180, 181

— химическая 23, 28

Экологическая пирамида 212, 240

Экологические факторы 185

— — абиотические 137, 185—200

— — антропогенные 185

— — биотические 185, 201—206

Экологический ограничивающий
фактор 193, 213

Экология 185

Эктодерма 86, 89, 90, 160, 305—
307, 351, 392

Элодея 195, 292

Эндоплазматическая сеть 57, 60,
69, 70, 74, 299

Эндосперм 167, 264, 266, 272, 294,
295

Энтодерма 86, 89—91, 160, 305—
307

Эпидермис животных 70, 90, 342,
345, 349, 356, 363, 370, 378

— растений 253, 270, 272, 285

— человека 392

Эпителий 10, 70, 75, 90, 91, 320,
322
Эпифиты 204, 249, 252, 261
Эра архейская 158—161
— кайнозойская 169—170, 376,
388
— мезозойская 167—169, 263,
376
— палеозойская 162—167, 263,
344, 355, 368
— протерозойская 161—162
Эритроциты 31, 75, 90, 142, 382,
421
Эрозия почвы 222
Эукариоты 26, 45, 50, 159, 248
Эфемеры 188, 195

Эхинококк 202
Эхолокация 385

Ядохимикаты 221
Ядрышко 65, 68, 85
Язык 150, 347, 359, 365, 404
Яйцеживорождение 366
Яйцеклетки 80, 81, 84—86, 89, 91,
119, 122, 125, 139, 167, 203, 253
Яйцо куриное 12, 258, 262, 294,
323, 349, 353, 366, 373, 428
Ясень 66
Ячмень 131, 290
Ящерицы 148, 335, 363, 365, 367
Ящур 76

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|------------|
| Предисловие | 3 |
| Введение | 5 |
| Раздел I. Общая биология | 8 |
| Происхождение и начальные этапы развития жизни на Земле | |
| Многообразие живого мира. Основные свойства живых организмов | 8 |
| Уровни организации живой материи | 10 |
| Свойства живых систем | 11 |
| Возникновение жизни на Земле | 18 |
| Современные представления о возникновении жизни | 18 |
| Начальные этапы развития жизни | 24 |
| Учение о клетке | 28 |
| Химическая организация клетки | 28 |
| Строение и функции клетки | 54 |
| Неклеточные формы жизни — вирусы | 76 |
| Размножение и развитие организмов | 79 |
| Формы размножения организмов | 79 |
| Индивидуальное развитие организмов (онтогенез) | 85 |
| Генетика | 99 |
| Основные закономерности наследования признаков | 101 |
| Закономерности изменчивости | 122 |
| Селекция растений и животных | 128 |
| Центры многообразия и происхождения культурных растений. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова | 130 |
| Методы селекции | 132 |
| Закономерности биологической эволюции | 134 |
| Учение Ч. Дарвина о происхождении видов | 135 |
| Вид и его критерии | 138 |
| Естественный отбор и его формы | 144 |
| Развитие жизни на Земле | 158 |
| Морфологические закономерности эволюции | 170 |
| Происхождение человека | 174 |
| Организм и среда. Основы экологии | 181 |
| Экологические факторы | 185 |
| Биоценоз и его регуляция | 206 |
| Система живого мира | 223 |
| Раздел II. Систематический обзор органического мира | 226 |
| Царство дробянки | 226 |
| Подцарство бактерии | 226 |

| | |
|--|------------|
| Подцарство синезеленые водоросли | 230 |
| Царство грибы | 232 |
| Царство растения | 237 |
| Общие свойства растений | 237 |
| Низшие растения | 240 |
| Группа отделов водоросли | 240 |
| Отдел лишайники | 247 |
| Высшие растения — споровые | 251 |
| Отдел моховидные | 252 |
| Отдел плауновидные | 255 |
| Отдел хвощевидные | 257 |
| Отдел папоротниковидные | 258 |
| Высшие растения — семенные | 261 |
| Отдел голосеменные растения | 263 |
| Отдел покрытосеменные (цветковые) растения | 266 |
| Ткани высших растений | 268 |
| Органы высших растений | 273 |
| Вегетативные органы высших растений | 274 |
| Органы полового размножения цветковых растений | 288 |
| Классы цветковых растений | 297 |
| Царство животные (зоология) | 298 |
| Беспозвоночные животные | 298 |
| Подцарство одноклеточные (простейшие) | 298 |
| Тип саркожгутиконосцы | 300 |
| Тип инфузории | 302 |
| Подцарство многоклеточные | 304 |
| Тип кишечнополостные | 305 |
| Тип плоские черви | 309 |
| Тип круглые, или первичнополостные, черви | 316 |
| Тип кольчатые черви | 320 |
| Тип моллюски | 324 |
| Тип членистоногие | 328 |
| Позвоночные животные | 341 |
| Тип хордовые | 341 |
| Подтип бесчерепные | 342 |
| Подтип позвоночные, или черепные | 344 |
| Позвоночные с зародышевыми оболочками (амниоты) | 362 |
| Р а з д е л III. Анатомия и физиология человека | 389 |
| Покров тела | 391 |
| Опорно-двигательная система | 393 |
| Мышечная система | 399 |
| Система пищеварения | 402 |
| Система кровообращения | 409 |
| Система органов дыхания | 418 |
| Выделительная система | 423 |
| Половая система | 427 |
| Эмбриональное развитие человека | 429 |
| Эндокринная система | 430 |
| Нервная система | 435 |
| Органы чувств | 449 |
| Заключение | 456 |
| Алфавитный указатель | 457 |

Учебное издание

Мамонтов Сергей Григорьевич

БИОЛОГИЯ

Зав. редакцией **Т. А. Рыкова**

Редактор **Н. А. Соколова**

Мл. редакторы **В. А. Лизунова,**

Г. А. Каленова

Художник **Э. А. Марков**

Художественный редактор **Т. А. Коленкова**

Технический редактор **Л. Ф. Попова**

Корректор **В. В. Кожуткина**

ИБ 8779

Изд. № X/E—50^а. Сдано в набор 01.03.91. Подп. в печать 5.12.91. Формат 84×108¹/₃₂. Бум. тип. № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Объем 25,20 усл. печ. л. 25,62 усл. кр.-отг. 25,89 уч.-изд. л. Тираж 200 000 экз. Зак. № 1553. Цена 10 руб.

Издательство «Высшая школа», 101430, Москва,
ГСП-4, Неглинная ул., д. 29/14.

«Печатный Двор» 197110, Санкт-Петербург, П-110,
Чкаловский пр., 15

УВАЖАЕМЫЕ ЧИТАТЕЛИ!

Всесоюзные заочные подготовительные курсы (ВЗПК) ЦЗНДИСИ при Академии наук СССР проводят целенаправленную индивидуальную подготовку к поступлению в высшие учебные заведения. Основу занятий составляет самостоятельная работа учащихся по методическим пособиям, реализующим педагогически обоснованную систему подготовки. Пособия содержат: краткое изложение теоретического материала, примеры выполнения типовых заданий с необходимыми рекомендациями высококвалифицированных специалистов и индивидуально ориентированные контрольные работы.

Учащиеся ВЗПК обеспечиваются информацией об избранном учебном заведении и особенностях вступительных экзаменов.

Обучение осуществляется по: математике; физике; химии; биологии; русскому языку и литературе; истории; обществоведению; географии; английскому языку; украинскому языку; украинской литературе; казахскому языку и казахской литературе. Филиалы ВЗПК в Киеве и Алма-Ате осуществляют обучение не только на русском, но и на языке республики.

На курсы принимаются лица с любым уровнем начальной подготовки. Обучение платное. Инвалиды с детства, воспитанники детских домов, воины-интернационалисты имеют льготы. О формах оплаты и условиях зачисления можно узнать, написав в адрес удобного отделения ВЗПК. Рекомендуем выбирать отделение либо по месту жительства, либо по месту нахождения избранного вуза. Во всех остальных случаях обращайтесь в Центральное отделение ВЗПК.

Адреса отделений ВЗПК:

129110, Москва, ВЗПК;
190000, Ленинград, ЛТО ВЗПК;
252001, Киев, УРО ВЗПК;
480100, Алма-Ата, САКО ВЗПК.

Заместитель генерального
директора НПО «Перспектива»

А. Г. Эпельман



12-50

~~10 p.~~