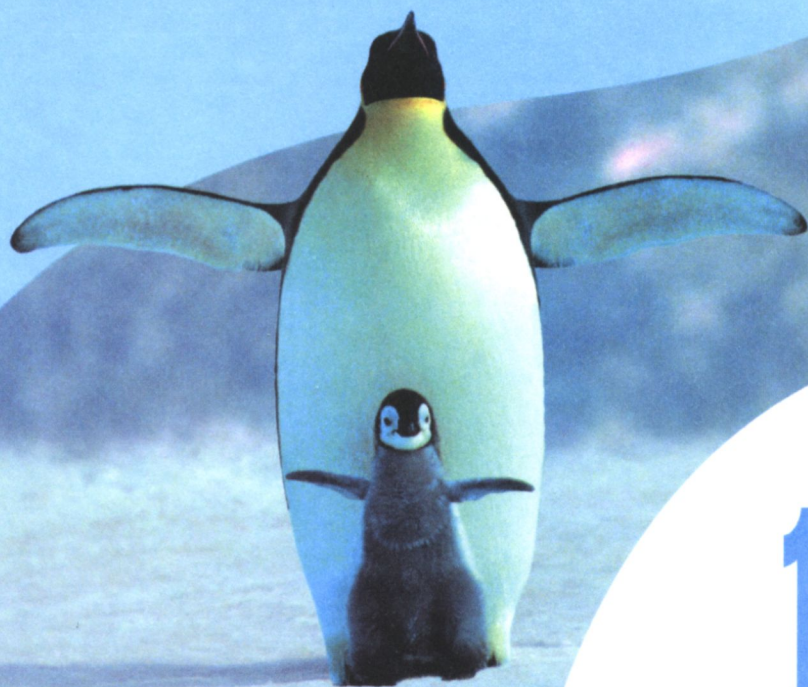


А

Российская академия наук
Российская академия образования
Издательство «Просвещение»

Академический школьный учебник

БИОЛОГИЯ



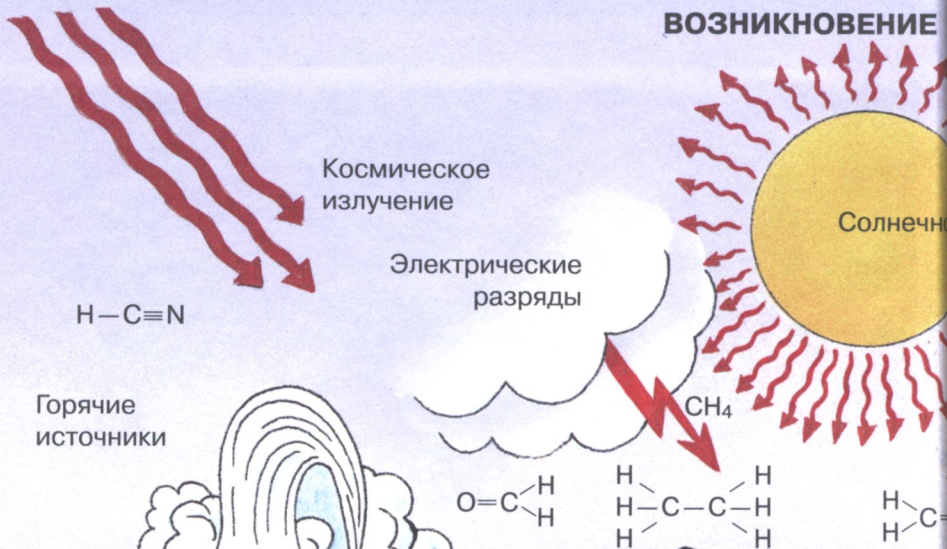
10-11



ПРОСВЕЩЕНИЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВО

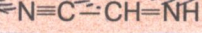
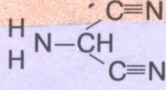
ВОЗНИКНОВЕНИЕ

АТМОСФЕРА



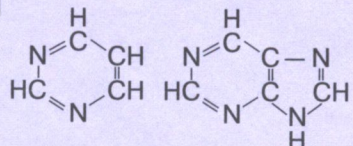
Образование простых органических молекул

Горячие источники

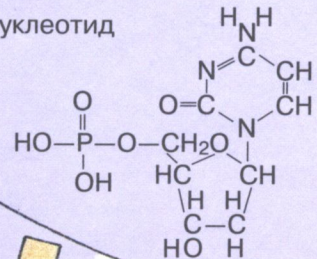


Формальдегид

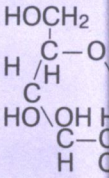
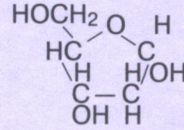
Азотистые основания



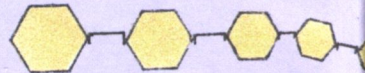
Нуклеотид



Углеводы



Полисахариды



Мембрана

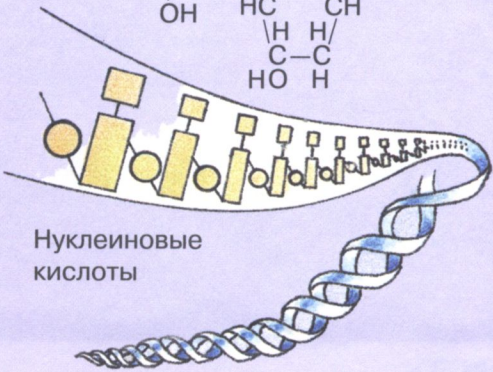


ГИДРОСФЕРА

Синтез биополимеров

Возникновение пробионтов

Нуклеиновые кислоты



Самоудвоение молекул нуклеиновых кислот

A

Российская академия наук
Российская академия образования
Издательство «Просвещение»

Академический школьный учебник

БИОЛОГИЯ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

10—11 КЛАССЫ

УЧЕБНИК ДЛЯ
ОБЩЕОБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ УЧРЕЖДЕНИЙ

Базовый уровень

Под редакцией академика **Д. К. Беляева**
и профессора **Г. М. Дымшица**

Рекомендовано Министерством
образования и науки
Российской Федерации

11-е издание

Москва
«ПРОСВЕЩЕНИЕ»
2012

УДК 373.167.1:573
ББК 28.0я72
Б63

Учебник получил положительные заключения Российской академии наук (№ 2-10106-5215/695 от 29.06.2006.) и Российской академии образования (№ 01-51/5/7д от 12.07.2006 г.).

Серия «Академический школьный учебник» основана в 2005 г.

Проект «Российская академия наук, Российская академия образования, издательство „Просвещение“ — российской школе»

Руководители проекта:
вице-президент РАН акад. **В. В. Козлов**,
президент РАО акад. **Н. Д. Никандров**,
генеральный директор издательства «Просвещение»
чл.-корр. РАО **А. М. Кондаков**

Научные редакторы серии:
акад. РАО, д-р пед. наук **А. А. Кузнецов**,
акад. РАО, д-р пед. наук **М. В. Рыжаков**, д-р экон. наук **С. В. Сидоренко**

Авторы:

Д. К. Беляев (Введение и гл. IX), **П. М. Бородин** (гл. X, XI), **Н. Н. Воронцов** (гл. XII, XIII), **Е. В. Груntenко** (гл. VI), **Г. М. Дымшиц** (гл. I, II, III, IV, V, XII), **Е. М. Низовцев** (гл. XIV), **З. С. Никоро** (гл. VII, VIII), **А. О. Рувинский** (гл. VII, VIII, X, XI), **О. В. Саблина** (гл. V, VI, VIII, XIII, XIV), **Р. И. Салганик** (гл. I, III), **А. А. Титлянова** (гл. XV, XVI, XVII), **В. К. Шумный** (гл. IX).

Авторы — сотрудники Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН и Новосибирского государственного университета.

Биология. Общая биология. 10—11 классы : учеб. для общеобразоват. учреждений : базовый уровень / [Д. К. Беляев, П. М. Бородин, Н. Н. Воронцов и др.]; под ред. Д. К. Беляева, Г. М. Дымшица; Рос. акад. наук, Рос. акад. образования, изд-во «Просвещение». — 11-е изд. — М. : Просвещение, 2012. — 304 с. : ил. — (Академический школьный учебник). — ISBN 978-5-09-028906-1.

УДК 373.167.1:573

ББК 28.0я72

ISBN 978-5-09-028906-1

© Издательство «Просвещение», 2001
© Издательство «Просвещение», с изменениями, 2008

© Художественное оформление.
Издательство «Просвещение», 2008
Все права защищены

КАК ПОЛЬЗОВАТЬСЯ УЧЕБНИКОМ

Ознакомьтесь с оглавлением учебника — вам будет понятно его построение, расположение параграфов по главам.

Изучая учебник, рассматривайте в нем рисунки, фотографии и схемы. Обращайте внимание на выделение терминов *курсивом* — это поможет лучше запомнить изучаемый материал.

На полях учебника в конце параграфов вы увидите символические знаки. Знак ● помещен рядом с вопросами, предназначенными для проверки усвоенных знаний; знак ► указывает на задания творческого характера, которые предлагают вам осмыслить изученное; знак ► обозначает задачи; знак ○ — это задания на повторение из курсов ботаники, зоологии, анатомии, физиологии и гигиены человека, а также из учебных пособий и справочных книг. Это поможет лучшему усвоению и закреплению пройденного на уроках.

Материал, помещенный на цветном фоне, предназначен для тех, кто изучает предмет 2 ч в неделю.

Внимательно рассмотрите форзацы учебника. На них будут ссылки в тексте.

Пользуясь учебником, будьте аккуратны. Не перегибайте книгу, бережно перелистывайте страницы. Этот учебник еще будет служить вашим младшим товарищам.

ВВЕДЕНИЕ

Биология — наука о живой природе и закономерностях, ею управляющих. Биология изучает все проявления жизни, строение и функции живых существ, а также их сообществ. Она выясняет происхождение, распространение и развитие живых организмов, связи их друг с другом и с неживой природой.

Живой мир необычайно разнообразен. В настоящее время обнаружено и описано примерно 500 тыс. видов растений и более 1,5 млн видов животных, более 3 тыс. видов бактерий и сотни тысяч грибов. Число еще не описанных видов оценивается по меньшей мере в 1—2 млн. Выявление и объяснение общих явлений и процессов для всего многообразия организмов — задача общей биологии.

Основные признаки живого. Каждый организм представляет собой совокупность упорядоченно взаимодействующих структур, образующих единое целое, т. е. является *системой*. Живые организмы обладают признаками, которые отсутствуют у большинства неживых систем. Однако среди этих признаков нет ни одного такого, который был бы присущ только живому. Возможный способ описать жизнь — это перечислить основные свойства живых организмов.

1. Одна из наиболее примечательных особенностей живых организмов — это их *сложность* и *высокая степень организации*. Они характеризуются упорядоченным внутренним строением и содержат множество различных сложных молекул.

2. Любая составная часть организма имеет специальное назначение и *выполняет определенные функции*. Это относится не только к органам (почки, легкие, сердце и т. д.) и клеткам, но и к внутриклеточным структурам и молекулам.

3. Живые организмы обладают способностью извлекать, преобразовывать и использовать энергию окружающей среды — либо в форме органических питательных веществ, либо в виде энергии солнечного излучения. Благодаря этой энергии и веществам, поступающим из окружающей среды, организмы поддерживают свою целостность (упорядоченность) и осуществляют различные функции, возвращают же в природу продукты распада и преобразованную энергию в виде тепла, т. е. *организмы способны к обмену веществом и энергией*.

4. Организмы способны специфически *реагировать* на изменения окружающей среды. Способность реагировать на внешнее раздражение — универсальное свойство живого.

5. Живые организмы хорошо приспособлены к среде обитания. Они прекрасно соответствуют своему образу жизни. Достаточно ознакомиться со строением крота, рыбы, паразитического червя,

чтобы представить в общих чертах, как они живут. Особенности строения, функций и поведения данного организма, отвечающие его образу жизни, называют *адаптациями* (приспособлениями).

6. Самая поразительная особенность живых организмов — способность к самовоспроизведению, т. е. *размножению*. Потомство всегда сходно с родителями. Существуют механизмы передачи информации о признаках и функциях организмов из поколения в поколение. В этом проявляется *наследственность*. Механизмы хранения и передачи наследственных свойств одинаковы для всех видов. Однако сходство родителей и потомков никогда не бывает полным: потомки, будучи похожи на родителей, всегда чем-то отличаются от них. В этом состоит явление *изменчивости*, основные законы которой также общие для всех видов. Таким образом, живым организмом свойственны размножение, наследственность и изменчивость.

7. Для живого характерна способность к историческому развитию и изменению от простого к сложному. Этот процесс называют *эволюцией*. В результате эволюции возникло все многообразие живых организмов, приспособленных к определенным условиям существования (см. форзац II).

Уровни организации жизни. Для живой природы характерны разные уровни организации ее структур, между которыми существует сложное соподчинение. Жизнь на каждом уровне изучают соответствующие разделы биологии: молекулярная биология, цитология, генетика, анатомия, физиология, эволюционное учение, экология.

Самый нижний, наиболее древний уровень жизни — это уровень *молекулярных структур*. Здесь проходит граница между живым и неживым. Выше находится *клеточный уровень* жизни. И клетка, и заключенные в ней молекулярные структуры в главных чертах строения у всех организмов сходны.

Органно-тканевый уровень характерен только для многоклеточных организмов, у которых клетки и образованные из них части организма достигли высокой степени структурной и функциональной специализации.

Следующий уровень — это уровень *целостного организма*. Как бы ни различались организмы между собой, их объединяет то, что они все состоят из клеток.

Вид, объединяющий сходные в основных чертах организмы, составляет более сложный уровень организации жизни. Здесь действуют свои законы — законы внутривидовых отношений организмов.

Наконец, еще более высоким уровнем является *уровень биоценозов*, т. е. сообществ всех видов, населяющих ту или иную территорию или акваторию. На этом уровне действуют законы межвидовых отношений.

Совокупность всего живого, населяющего Землю, составляет *биосферу*. Это *высший уровень* организации жизни.

Законы, характерные для более высоких уровней организации живого мира, не исключают действия законов, присущих более низким

уровням. *Общая биология* изучает законы, характерные для всех уровней организации жизни.

Методы изучения биологии. Для изучения живой природы биологи применяют различные методы. *Наблюдение* позволяет выявить объекты и явления. *Сравнение* дает возможность установить закономерности, общие для разных явлений в живой природе. В *эксперименте*, или *опыте*, создается ситуация, помогающая выявить те или иные свойства биологических объектов. *Исторический метод* позволяет на основе данных о современном органическом мире и его прошлом познавать процессы развития живой природы. Кроме этих основных методов, применяется много других.

При изучении биологических объектов используется самая различная техника: микроскопы, ультрацентрифуги, разнообразные химические анализаторы, компьютеры и множество других приборов, позволяющих раскрыть тайны живой материи. Свой вклад в изучение биологии вносят специалисты, казалось бы, далекие от биологии: химики, физики, математики, инженеры и многие другие.

Значение биологии. Биологические знания лежат в основе медицинских и сельскохозяйственных наук. Биология решает важнейшие практические задачи. Одна из них — производство продовольствия. Для того чтобы обеспечить питанием все увеличивающееся население нашей планеты, необходимо иметь высокопродуктивные сорта сельскохозяйственных растений и породы животных, а также совершенные методы их выращивания. Эти проблемы нельзя решить, не зная законов биологии, прежде всего законов наследственности, и не опираясь на них в агрономии и зоотехнике.

Очень важна задача разработки методов предупреждения и лечения болезней человека, особенно таких тяжелых, как сердечно-сосудистые, рак, СПИД. Решение этой задачи требует глубокого исследования жизненных процессов и механизмов, ими управляющих, как в отдельных клетках, так и в организмах и сообществах.

Важнейшая задача нашего времени, которая встала перед человечеством, — охрана природы и приумножение ее богатств. Эта задача продиктована тем, что под влиянием хозяйственной деятельности человека идет процесс загрязнения окружающей среды, вследствие чего происходит сокращение численности и даже гибель видов животных и растений. Загрязнение окружающей среды отрицательно влияет на здоровье человека.

Остановить развитие промышленности и рост городов невозможно. Но совершенно необходимо предотвратить угрозу, которую несет этот процесс природе и самому человеку, что также требует глубокого знания законов общей биологии.

Прогресс биологии в XX в., ее возросшая роль определяют и ее значительно более высокий уровень сравнительно с тем, какой она имела 40—50 лет назад. По уровню биологических исследований можно судить о материально-техническом развитии общества, так как биология становится реальной производительной силой, а также научной основой рациональных отношений между человеком и природой.

Глава I. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КЛЕТКИ

В живых организмах содержится большое количество химических элементов. Они образуют два класса соединений — органические и неорганические.

Химические соединения, основой строения которых являются атомы углерода, составляют отличительный признак живого. Эти соединения называют *органическими*. Органические соединения чрезвычайно многообразны, но только четыре класса их имеют всеобщее биологическое значение: белки, нуклеиновые кислоты, углеводы и липиды.

§ 1. Неорганические соединения

Биологически важные химические элементы. Из известных нам более 100 химических элементов в состав живых организмов входят около 80, причем только в отношении 24 известно, какие функции в клетке они выполняют. Набор этих элементов не случаен. Жизнь зародилась в водах Мирового океана, и живые организмы состоят преимущественно из тех элементов, которые образуют легко растворимые в воде соединения. Большинство таких элементов принадлежит к числу легких, их особенностью является способность вступать в прочные (ковалентные) связи и образовывать множество различных сложных молекул.

В составе клеток человеческого тела преобладают кислород (более 60%), углерод (около 20%) и водород (около 10%). На азот, кальций, фосфор, хлор, калий, серу, натрий, магний, вместе взятые, приходится около 5%. Остальные 13 элементов составляют не более 0,1%. Сходный элементный состав имеют клетки большинства животных; отличаются лишь клетки растений и микроорганизмов. Даже те элементы, которые в клетках содержатся в ничтожно малых количествах, ничем не могут быть заменены и совершенно необходимы для жизни. Так, содержание иода в клетках не превышает 0,01%. Однако при недостатке его в почве (из-за этого и в пищевых продуктах) задерживается рост и развитие детей. Содержание меди в клетках животных не превышает 0,0002%. Но при недостатке меди в почве (отсюда и в растениях) возникают массовые заболевания сельскохозяйственных животных.

Значение для клетки основных элементов приведено в конце этого параграфа.

Неорганические (минеральные) соединения. В состав живых клеток входит ряд относительно простых соединений, которые встреча-

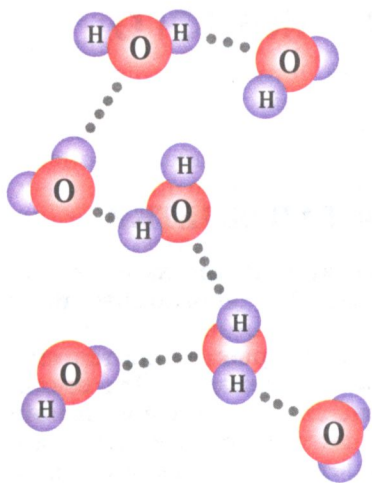


Рис. 1. Образование водородных связей в воде

ле воды один атом кислорода ковалентно связан с двумя атомами водорода (рис. 1). Молекула воды полярна (диполь). Положительные заряды сосредоточены у атомов водорода, так как кислород электроотрицательнее водорода.

Отрицательно заряженный атом кислорода одной молекулы воды притягивается к положительно заряженному атому водорода другой молекулы с образованием *водородной связи* (рис. 1).

По прочности водородная связь примерно в 15—20 раз слабее ковалентной связи. Поэтому водородная связь легко разрывается, что наблюдается, например, при испарении воды. Вследствие теплового движения молекул в воде одни водородные связи разрываются, другие образуются.

Таким образом, в жидкой воде молекулы подвижны, что немаловажно для процессов обмена веществ. Молекулы воды легко проникают через клеточные мембраны.

Из-за высокой полярности молекул вода является растворителем других полярных соединений. В воде растворяется больше веществ, чем в любой другой жидкости. Именно поэтому в водной среде клетки осуществляется множество химических реакций. Вода растворяет продукты обмена веществ и выводит их из клетки и организма в целом.

Вода обладает большой теплоемкостью, т. е. способностью поглощать теплоту при минимальном изменении собственной температуры. Благодаря этому она предохраняет клетку от резких изменений температуры. Поскольку на испарение воды расходуется много теплоты, то, испаряя воду, организмы могут защищать себя от перегрева (например, при потоотделении).

ются и в неживой природе — в минералах, природных водах. Это неорганические соединения.

Вода — одно из самых распространенных веществ на Земле. Она покрывает большую часть земной поверхности. Почти все живые существа состоят в основном из воды. У человека содержание воды в органах и тканях варьирует от 20% (в костной ткани) до 85% (в головном мозге). Около $\frac{2}{3}$ массы человека составляет вода, в организме медузы до 95% воды, даже в сухих семенах растений вода составляет 10—12%.

Вода обладает некоторыми уникальными свойствами. Свойства эти настолько важны для живых организмов, что нельзя представить жизнь без этого соединения водорода и кислорода.

Уникальные свойства воды определяются структурой ее молекул. В молеку-

Вода обладает высокой теплопроводностью. Такое свойство создает возможность равномерного распределения теплоты между тканями тела.

Вода служит растворителем для «смазочных» материалов, необходимых везде, где есть трущиеся поверхности (например, в суставах).

Вода имеет максимальную плотность при 4 °С. Поэтому лед, обладающий меньшей плотностью, легче воды и плавает на ее поверхности, что защищает водоем от промерзания.

По отношению к воде все вещества клетки разделяются на две группы: гидрофильные — «любящие воду» и гидрофобные — «боящиеся воды» (от греч. «гидро» — вода, «филео» — любить и «фобос» — боязнь).

К гидрофильным относятся вещества, хорошо растворимые в воде. Это соли, сахара, аминокислоты. Гидрофобные вещества, напротив, в воде практически нерастворимы. К ним относятся, например, жиры.

Клеточные поверхности, отделяющие клетку от внешней среды, и некоторые другие структуры состоят из водонерастворимых (гидрофобных) соединений. Благодаря этому сохраняется структурная целостность клетки. Образно клетку можно представить в виде сосуда с водой, где протекают биохимические реакции, обеспечивающие жизнь. Стенки этого сосуда нерастворимы в воде. Однако они способны избирательно пропускать водорастворимые соединения.

Помимо воды, в числе неорганических веществ клетки нужно назвать *соли*, представляющие собой ионные соединения. Они образуются катионами калия, натрия, магния и иных металлов и анионами соляной, угольной, серной, фосфорной кислот. При диссоциации таких солей в растворах появляются катионы (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} и др.) и анионы (Cl^- , HCO_3^- , HSO_4^- и др.). Концентрация ионов на внешней поверхности клетки отличается от их концентрации на внутренней поверхности. Разное число ионов калия и натрия на внутренней и внешней поверхности клетки создает разность зарядов на мембране. На внешней поверхности клеточной мембраны очень высокая концентрация ионов натрия, а на внутренней поверхности очень высокая концентрация ионов калия и низкая — натрия. Вследствие этого образуется разность потенциалов между внутренней и внешней поверхностью клеточной мембраны, что обуславливает передачу возбуждения по нерву или мышце.

Ионы кальция и магния являются активаторами многих ферментов, и при недостатке их нарушаются жизненно важные процессы в клетках. Ряд важных функций выполняют в живых организмах неорганические кислоты и их соли. Соляная кислота создает кислую среду в желудке животных и человека и в специальных органах насекомоядных растений, ускоряя переваривание белков пищи. Остатки фосфорной кислоты (H_3PO_4), присоединяясь к ряду ферментных и иных белков клетки, изменяют их физиологическую активность. Остатки серной кислоты, присоединяясь к нерастворимым в воде чу-

жеродным веществам, придают им растворимость и способствуют таким образом выведению их из клеток и организмов. Натриевые и калиевые соли азотистой и фосфорной кислот, кальциевая соль серной кислоты служат важными составными частями минерального питания растений, их вносят в почву как удобрения для подкормки растений. Более подробно значение для клетки химических элементов приведено ниже.

Биологически важные химические элементы клетки

Элемент и его символ	Значение для клетки и организма
Водород H	Входит в состав воды и органических соединений
Бор B	Входит в состав клеточных стенок растений
Углерод C	Входит в состав всех органических соединений
Азот N	Структурный компонент белков и нуклеиновых кислот
Кислород O	Входит в состав воды и биологически активных соединений
Фтор F	Входит в состав эмали зубов
Натрий Na	Главный внеклеточный положительный ион
Магний Mg	Активирует работу многих ферментов; структурный компонент хлорофилла
Фосфор P	Входит в состав костной ткани, нуклеиновых кислот
Сера S	Входит в состав белков
Хлор Cl	Преобладающий отрицательный ион в организме животных
Калий K	Преобладающий положительный ион внутри клеток
Кальций Ca	Основной компонент костей и зубов; активирует сокращение мышечных волокон и работу ряда ферментов
Марганец Mn	Необходим организмам в следовых количествах
Железо Fe	Входит в состав многих органических веществ, в том числе гемоглобина
Кобальт Co	Входит в состав одного из витаминов
Медь Cu	Необходим организмам в следовых количествах (обнаружен в составе некоторых ферментов)
Цинк Zn	Необходим организмам в следовых количествах (обнаружен в некоторых ферментах и инсулине)
Иод I	Входит в состав гормона щитовидной железы

- 1. Какова биологическая роль воды в клетке?
- 2. Какие ионы содержатся в клетке? Какова их биологическая роль?
- 3. Какую роль играют содержащиеся в клетке катионы?

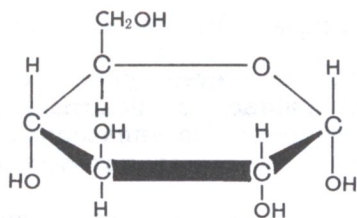
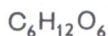


Рис. 2. Строение молекулы глюкозы

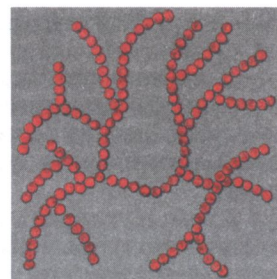


Рис. 3. Участок ветвящейся полимерной молекулы крахмала, где каждое звено — глюкоза

ных соотношениях и по-разному чередуя их, можно получить огромное число полимерных материалов с разными свойствами. Если же взять не два типа мономеров (А и В), а больше, то и число вариантов полимерных цепей значительно возрастет.

Оказалось, что сочетание и перестановка нескольких типов мономеров в длинных полимерных цепях обеспечивает построение множества вариантов и определяет различные свойства биополимеров, входящих в состав всех организмов. Этот принцип лежит в основе многообразия жизни на нашей планете.

Углеводы и их строение. В составе клеток всех живых организмов широкое распространение имеют углеводы. *Углеводами* называют органические соединения, состоящие из углерода, водорода и кислорода. В большинстве углеводов водород и кислород находятся, как правило, в тех же соотношениях, что и в воде (отсюда их название — углеводы). Общая формула таких углеводов $C_n(H_2O)_m$. Примером может служить один из самых распространенных углеводов — *глюкоза*, элементный состав которой $C_6H_{12}O_6$ (рис. 2). Глюкоза является *простым сахаром*. Несколько остатков простых сахаров соединяются между собой и образуют сложные сахара. В составе молока находится молочный сахар, который состоит из остатков молекул двух простых сахаров (дисахарид). Молочный сахар — основной источник энергии для детенышей всех млекопитающих.

Тысячи остатков молекул одинаковых сахаров, соединяясь между собой, образуют биополимеры — *полисахариды*. В составе живых организмов имеется много разнообразных полисахаридов: у растений это *крахмал* (рис. 3), у животных — *гликоген*, тоже состоящий из тысяч молекул глюкозы, но еще более ветвистый. Крахмал и гликоген играют роль как бы аккумуляторов энергии, необходимой для жизнедеятельности клеток организма. Очень богаты крахмалом картофель, зерна пшеницы, ржи, кукурузы и др.

Функции углеводов. Важнейшая функция углеводов — *энергетическая*. Углеводы служат основным источником энергии для организмов, питающихся органическими веществами. В пищеварительном тракте человека и животных полисахарид крахмал расщепляет-

ся особыми белками (ферментами) до мономерных звеньев — глюкозы. Глюкоза, всасываясь из кишечника в кровь, окисляется в клетках до углекислого газа и воды с освобождением энергии химических связей, а избыток ее запасается в клетках печени и мышц в виде гликогена. В периоды интенсивной мышечной работы или нервного напряжения (либо при голодании) в мышцах и печени животных расщепление гликогена усиливается. При этом образуется глюкоза, которая потребляется интенсивно работающими мышечными и нервными клетками.

Таким образом, биополимеры полисахариды — это вещества, в которых *запасается* используемая клетками энергия растительных и животных организмов.

В растениях в результате полимеризации глюкозы образуется не только крахмал, но и *целлюлоза*. Из целлюлозных волокон строится прочная основа клеточных стенок растений. Благодаря особому строению целлюлоза нерастворима в воде и обладает высокой прочностью. По этой причине целлюлозу используют и для изготовления тканей. Ведь хлопок почти чистая целлюлоза. В кишечнике человека и большинства животных нет ферментов, способных расщеплять связи между молекулами глюкозы, входящими в состав целлюлозы. У жвачных животных целлюлозу расщепляют ферменты бактерий, постоянно обитающих в специальном отделе желудка.

Известны также сложные полисахариды, состоящие из двух типов простых сахаров, которые регулярно чередуются в длинных цепях. Такие полисахариды выполняют структурные функции в опорных тканях животных. Они входят в состав межклеточного вещества кожи, сухожилий, хрящей, придавая им прочность и эластичность. Таким образом, важной функцией углеводных биополимеров является *структурная* функция.

Имеются полимеры сахаров, которые входят в состав клеточных мембран; они обеспечивают взаимодействие клеток одного типа, *узнавание* клетками друг друга. Если разделенные клетки печени смешать с клетками почек, то они самостоятельно разойдутся в две группы благодаря взаимодействию однотипных клеток: клетки почек соединятся в одну группу, а клетки печени — в другую. Утрата способности узнавать друг друга характерна для клеток злокачественных опухолей. Выяснение механизмов узнавания и взаимодействия клеток может иметь важное значение, в частности для разработки средств лечения рака.

Липиды. Липиды разнообразны по структуре. Всем им присуще, однако, одно общее свойство: все они неполярны. Поэтому они растворяются в таких неполярных жидкостях, как хлороформ, эфир, но практически нерастворимы в воде. К липидам относятся жиры и жироподобные вещества. В клетке при окислении жиров образуется большое количество энергии, которая расходуется на различные процессы. В этом заключается *энергетическая* функция жиров.

Жиры могут накапливаться в клетках и служить *запасным питательным веществом*. У некоторых животных (например, у китов,

ластоногих) под кожей откладывается толстый слой подкожного жира, который благодаря низкой теплопроводности защищает их от переохлаждения, т. е. выполняет *защитную* функцию.

Некоторые липиды являются гормонами и принимают участие в *регуляции* физиологических функций организма. Липиды, содержащие остаток фосфорной кислоты (фосфолипиды), служат важнейшей составной частью клеточных мембран, т. е. они выполняют *структурную* функцию.

- ▶ 1. Охарактеризуйте строение молекул углеводов в соответствии с их функциями в клетке.
- 2. Укажите функции каждого из перечисленных веществ в организме: глюкоза, целлюлоза, крахмал, гликоген.
- ▶ 3. Используя знания, полученные из § 1 и 2, ответьте на вопрос, в чем заключается единство живого и неживого.

§ 3. Биополимеры. Белки, их строение

Состав белков. Белки — обязательная составная часть всех клеток. В состав этих биополимеров входят мономеры 20 типов. Такими мономерами являются *аминокислоты*, которые получили свое название потому, что содержат и *аминогруппу* ($-\text{NH}_2$), и кислотную *карбоксильную* группу ($-\text{COOH}$). Каждая из 20 аминокислот имеет одинаковую часть, включающую обе эти группы ($-\text{CH}-\text{COOH}$), и

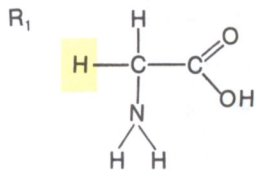


отличается от любой другой особой химической группировкой, так называемой *R-группой*, или *радикалом* (рис. 4).

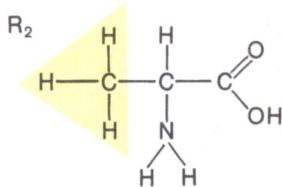
Образование линейных молекул белков происходит в результате соединения аминокислот друг с другом. Карбоксильная группа одной аминокислоты сближается с аминогруппой другой, и при отщеплении молекулы воды между аминокислотными остатками возникает прочная ковалентная связь, называемая *пептидной* (рис. 5). Соединение, состоящее из большого числа аминокислот, называется *полипептидом*. Каждый белок по своему химическому строению является полипептидом. Некоторые белки состоят из нескольких полипептидных цепей. В составе большинства белков находится в среднем 300—500 остатков аминокислот. Известно несколько очень коротких природных белков, длиной в 3—8 аминокислот, и очень длинных биополимеров, длиной более чем в 1500 аминокислот.

Строение белков. Выделяют первичную, вторичную, третичную и четвертичную структуры белков (рис. 6).

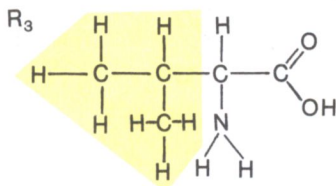
Рис. 4 (с. 15—17). Строение аминокислот — мономеров белковых молекул. ▶ Желтым цветом выделены радикалы (R). Звездочками помечены незаменимые аминокислоты, которые не синтезируются в клетках человека, а должны поступать в организм с пищей



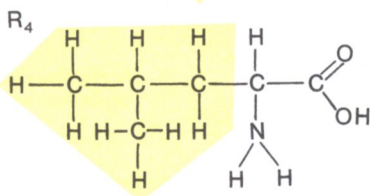
Глицин (гли)



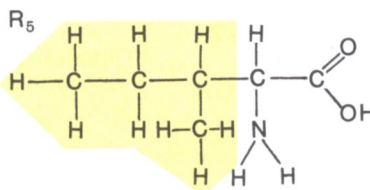
Аланин (ала)



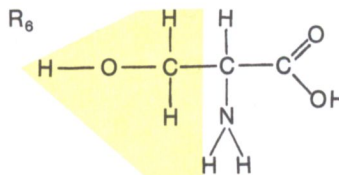
Валин (вал) *



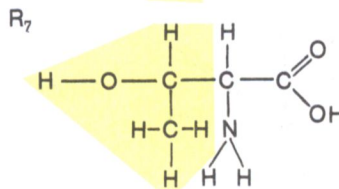
Лейцин (лей) *



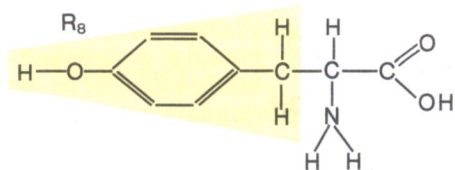
Изолейцин (илей) *



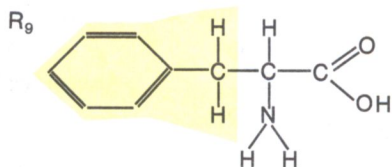
Серин (сер)



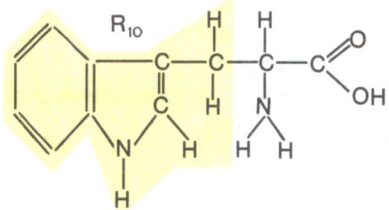
Треонин (тре) *



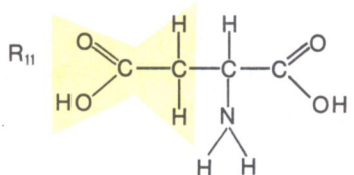
Тирозин (тир)



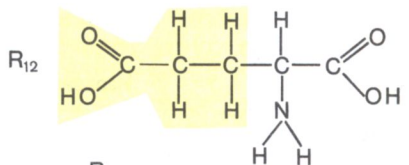
Фенилаланин *
(фен)



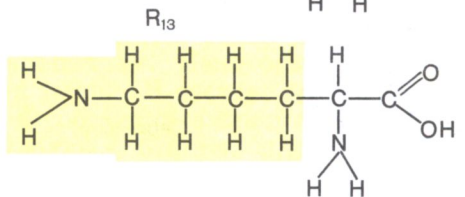
Триптофан *
(трп)



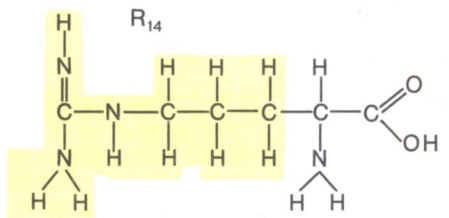
Аспарагиновая
кислота (асп)



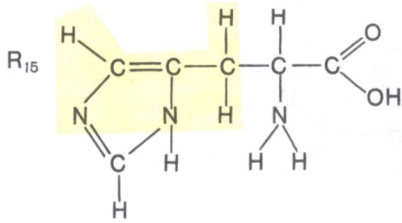
Глутаминовая
кислота (глу)



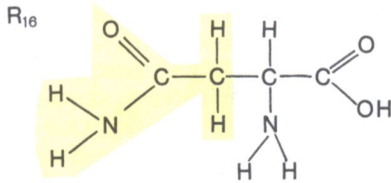
Лизин (лиз) *



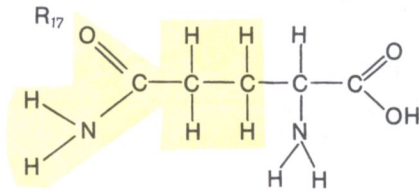
Аргинин (арг) *



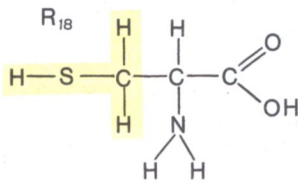
Гистидин (гис) *



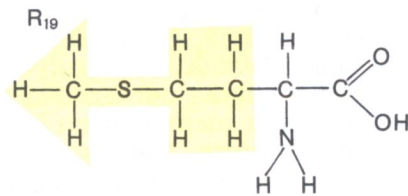
Аспарагин (асн)



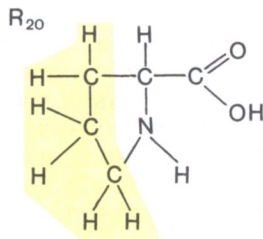
Глутамин (глен)



Цистеин (цис)



Метионин (мет) *



Пролин (про)

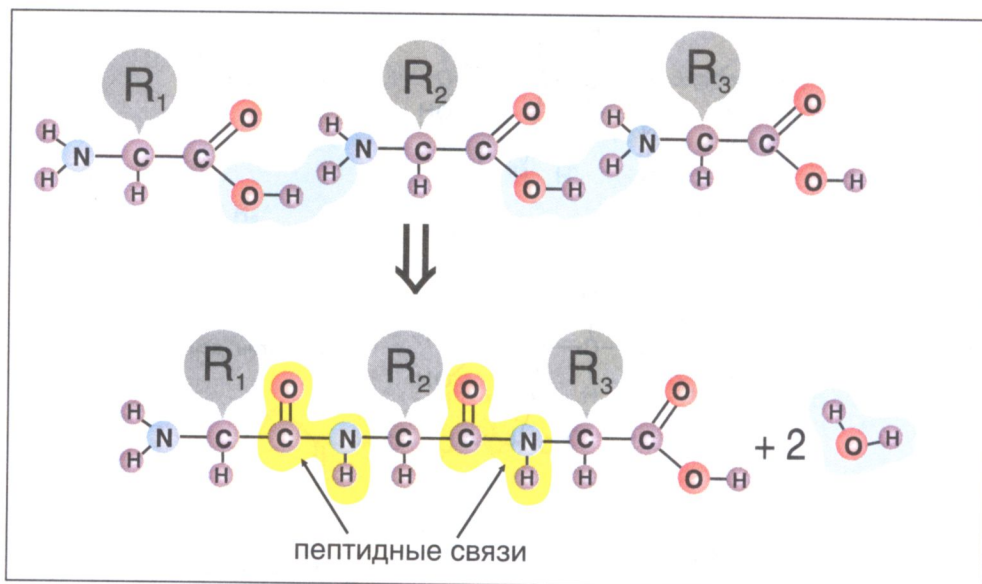


Рис. 5. Соединение аминокислот в полипептидную цепь

Первичная структура (рис. 6, I) определяется порядком чередования аминокислот в полипептидной цепи. Двадцать разных аминокислот можно уподобить 20 буквам химического алфавита, из которых составлены «слова» длиной в 300—500 букв. С помощью 20 букв можно написать безграничное множество таких длинных слов. Если считать, что замена или перестановка хотя бы одной буквы в слове придает ему новый смысл, то число комбинаций в слове длиной в 500 букв составит 20^{500} .

Известно, что замена даже одного аминокислотного звена другим в белковой молекуле изменяет ее свойства. В каждой клетке содержится несколько тысяч разных видов белковых молекул, и для каждого из них характерна строго определенная последовательность аминокислот. Именно порядок чередования аминокислот в данной белковой молекуле определяет ее особые физико-химические и биологические свойства. Исследователи умеют расшифровывать последовательность аминокислот в длинных белковых молекулах и синтезировать такие молекулы.

В живой клетке многие молекулы белков или их отдельные участки представляют собой не вытянутую нить, а спираль с одинаковыми расстояниями между витками. Такая спираль представляет собой *вторичную структуру* белковой молекулы (рис. 6, II).

Между группами N—H и C=O, расположенными на соседних витках, возникают водородные связи. Они намного слабее ковалентных, но, повторенные многократно, скрепляют регулярные витки спирали.

Спираль обычно свернута в клубок. Этот клубок образован закономерным переплетением участков белковой цепи. Положительно и отрицательно заряженные R-группы аминокислот притягиваются и сближают даже далеко отстоящие друг от друга участки белковой цепи. Сближаются и иные участки белковой молекулы, несущие, например, «водоотталкивающие» (гидрофобные) радикалы. В результате взаимодействия различных остатков аминокислот спирализованная молекула белка образует клубок — *третичную структуру* (рис. 6, III). Для каждого вида белка характерна своя форма клубка с изгибами и петлями. Третичная структура зависит от первичной структуры, т. е. от порядка расположения аминокислот в цепи.

Наконец, некоторые белки, например гемоглобин, состоят из нескольких цепей, различающихся по первичной структуре. Объединяясь вместе, они создают сложный белок, обладающий не только третичной, но и *четвертичной структурой* (рис. 6, IV).

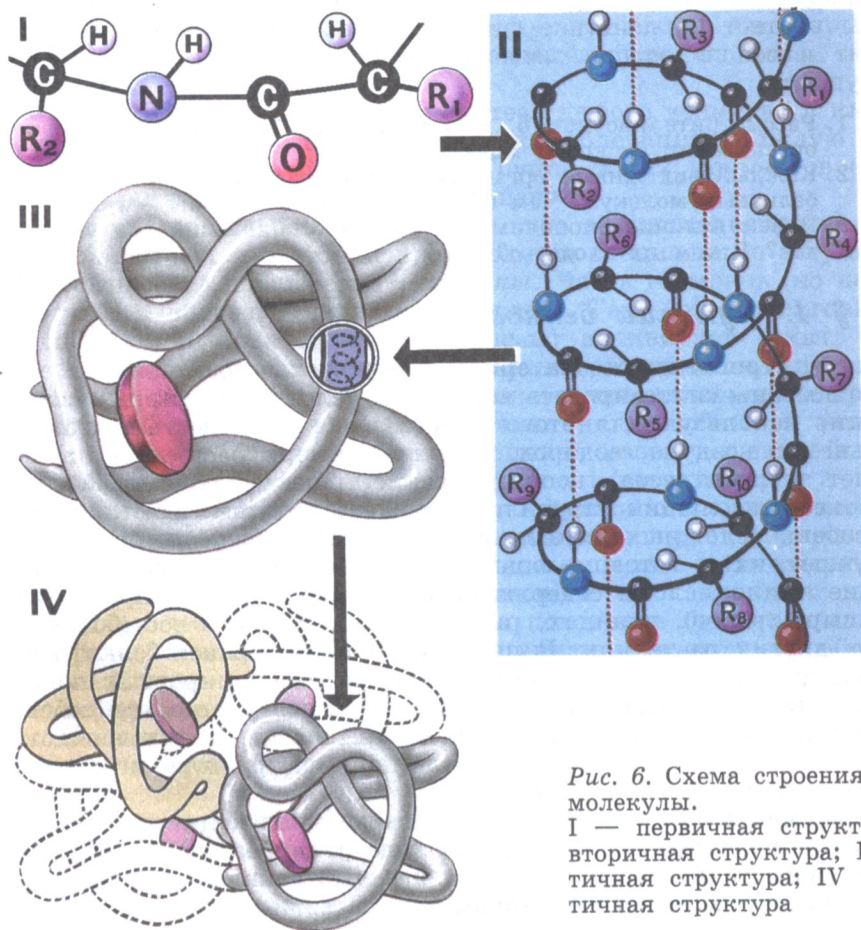


Рис. 6. Схема строения белковой молекулы.

I — первичная структура; II — вторичная структура; III — третичная структура; IV — четвертичная структура

Под действием ионизирующей радиации, высокой температуры, сильного взбалтывания, экстремальных значений рН, а также ряда органических растворителей, таких, как спирт или ацетон, белки изменяют свое естественное состояние. Нарушение природной (нативной) структуры белка называют *денатурацией*. Подавляющее большинство белков утрачивает при этом биологическую активность, хотя первичная структура их после денатурации не меняется. Дело в том, что в процессе денатурации нарушаются вторичная, третичная и четвертичная структуры, обусловленные слабыми взаимодействиями между аминокислотными остатками, а ковалентные пептидные связи не разрываются. Необратимую денатурацию можно наблюдать при нагревании жидкого и прозрачного белка куриного яйца: он становится плотным и непрозрачным. Денатурация может быть и обратимой. После устранения денатурирующего фактора многие белки способны вернуть естественную форму, т. е. *ренатурировать*.

Способность белков к обратимому изменению пространственной структуры в ответ на действие физических или химических факторов лежит в основе *раздражимости* — важнейшего свойства всех живых существ.

- 1. Рассмотрите рисунок 6. Что характерно для каждого уровня организации белковой молекулы?
- 2. Каждый вид живых организмов имеет свой уникальный набор белковых молекул. Чем объясняется многообразие белков?
- ▶ 3. В чем отличие биополимеров белков от биополимеров углеводов? В чем их сходство?

§ 4. Функции белков

Белки — строительные материалы. Некоторые бактерии и все растения способны синтезировать все аминокислоты, из которых строятся белки, используя для этого неорганические вещества: азот и углекислый газ воздуха, водород, полученный при расщеплении воды (за счет энергии света), неорганические вещества почвы. Животные в процессе эволюции утратили способность осуществлять синтез десяти особенно сложных аминокислот, называемых *незаменимыми*. Они получают их в готовом виде с растительной и животной пищей. Такие аминокислоты содержатся в белках молочных продуктов (молоко, сыр, творог), в яйцах, рыбе, мясе, а также в сое, бобах и некоторых других растениях. В пищеварительном тракте белки расщепляются до аминокислот, которые всасываются в кровь и попадают в клетки. В клетках из готовых аминокислот строятся собственные белки, характерные для данного организма. Белки являются обязательным компонентом всех клеточных структур, и в этом состоит их важная *структурная роль*.

Белки-ферменты. В каждой живой клетке происходят непрерывно тысячи биохимических реакций. В ходе этих реакций идут расщепление и окисление поступающих извне питательных веществ. Полученную вследствие окисления энергию питательных веществ и про-

дукты их расщепления клетка использует для синтеза необходимых ей разнообразных органических соединений. Быстрое протекание таких реакций обеспечивают биологические катализаторы, или ускорители реакций, — *ферменты*. Известно более тысячи разных ферментов. Все они белки.

Каждый фермент обеспечивает одну реакцию или несколько реакций одного типа. Например, жиры в пищеварительном тракте (а также внутри клеток) расщепляются специальным ферментом, который не действует на полисахариды (крахмал, гликоген) или на белки. В свою очередь, фермент, расщепляющий только крахмал или гликоген, не действует на жиры. Каждая молекула фермента способна осуществлять от нескольких тысяч до нескольких миллионов одинаковых операций в минуту. В ходе этих реакций фермент не расходуется. Он соединяется с реагирующими веществами, ускоряет их превращения и выходит из реакции неизменным.

Ферменты выполняют работу наилучшим образом только при оптимальной температуре (например, у человека и теплокровных животных при 37 °С) и определенной концентрации ионов водорода в среде.

Процесс расщепления или синтеза любого вещества в клетке, как правило, разделен на ряд химических операций. Каждую операцию выполняет отдельный фермент. Группа таких ферментов составляет своего рода биохимический конвейер.

Регуляторные белки. Известно, что в специализированных клетках животных и растений производятся специальные регуляторы физиологических процессов — *гормоны*. Часть гормонов (но не все) животных и человека являются белками. Так, белковый гормон инсулин (гормон поджелудочной железы) активизирует захват клетками молекул глюкозы и расщепление или запасание их внутри клетки. Если не хватает инсулина, то глюкоза накапливается в крови в избытке. Клетки без помощи инсулина не способны ее захватить — они голодают. Именно в этом причина развития диабета — болезни, вызываемой недостатком инсулина в организме.

Гормоны выполняют важнейшую функцию в организме, управляя активностью ферментов. Так, инсулин активизирует в клетках печени фермент, синтезирующий из глюкозы другое органическое вещество — гликоген, и ряд других ферментов.

Белки — средства защиты. На попадание бактерий или вирусов в кровь животных и человека организм реагирует выработкой специальных защитных белков — *антител*. Эти белки связываются с чужеродными для организма белками возбудителей заболеваний, чем подавляется их жизнедеятельность. На каждый чужеродный белок — *антиген* организм вырабатывает специальные «антибелки» — анти-тела.

Антитела обладают удивительным свойством: среди тысяч разнообразных белков они узнают только свой антиген и только с ним реагируют. Такой механизм сопротивления возбудителям заболеваний называют *иммунитетом*. Помимо антител, растворенных в кро-



ИЛЬЯ ИЛЬИЧ МЕЧНИКОВ (1845—1916) — русский биолог, один из основоположников сравнительной патологии, эволюционной эмбриологии. Открыл явление фагоцитоза. Создал клеточную теорию иммунитета. Лауреат Нобелевской премии.

ви, имеются антитела на поверхности специальных клеток, которые узнают и захватывают чужеродные клетки. Это клеточный иммунитет, обеспечивающий в большинстве случаев и уничтожение вновь возникающих раковых клеток.

Чтобы предупредить заболевание, людям и животным вводят ослабленные или убитые бактерии либо вирусы (вакцины), которые не вызывают болезнь, но заставляют специальные клетки организма производить антитела против этих возбудителей. Если через некоторое время болезнетворная неослабленная бактерия или вирус попадают в такой организм, они встречают прочный защитный барьер из антител. Миллионы человеческих жизней спасены вакцинацией против оспы, бешенства, полиомиелита, желтой лихорадки и других болезней.

Белки — источник энергии. Белки могут служить источником энергии для клетки. При недостатке углеводов или жиров окисляются молекулы аминокислот. Освободившаяся при этом энергия используется на поддержание процессов жизнедеятельности организма.

- ▶ 1. Охарактеризуйте строение молекул белков в связи с их функциями в клетке.
- ▶ 2. Объясните, почему реакции, катализируемые ферментами, зависят от pH и от температуры.
- ▶ 3. Объясните биологическое значение вакцинации.

§ 5. Биополимеры. Нуклеиновые кислоты

Типы нуклеиновых кислот. В клетках имеются два типа нуклеиновых кислот: *дезоксирибонуклеиновая кислота* (ДНК) и *рибонуклеиновая кислота* (РНК). Эти биополимеры состоят из мономеров, называемых *нуклеотидами*. Мономеры-нуклеотиды ДНК и РНК сходны в основных чертах строения. Каждый нуклеотид состоит из трех компонентов, соединенных прочными химическими связями.

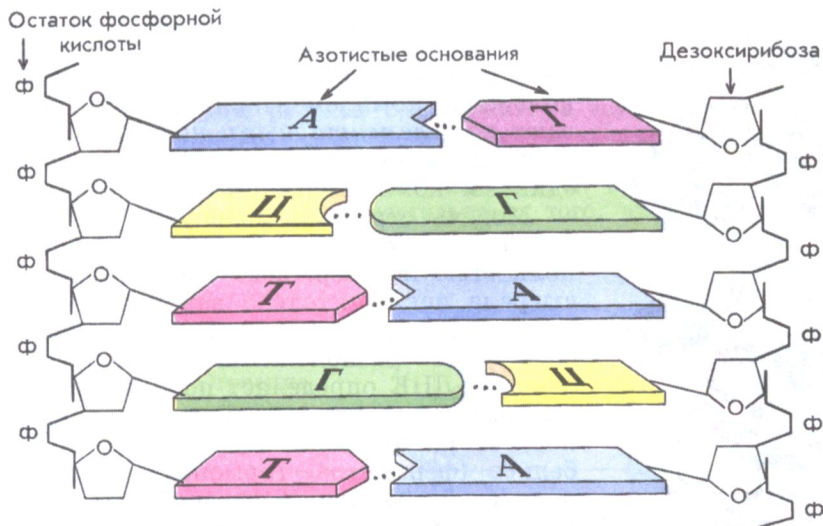


Рис. 7. Схема строения ДНК. Многоточием обозначены водородные связи

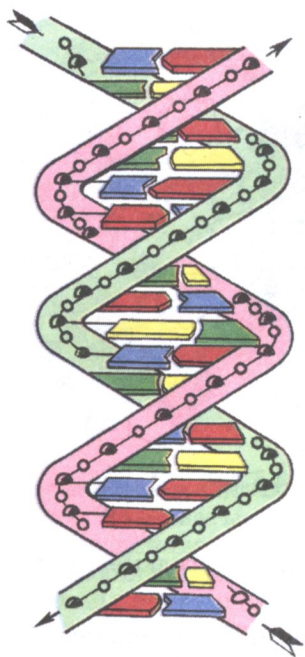
Каждый из нуклеотидов, входящих в состав РНК, содержит пятиуглеродный сахар — *рибозу*; одно из четырех органических соединений, которые называют *азотистыми основаниями*, — аденин, гуанин, цитозин, урацил (**А**, **Г**, **Ц**, **У**); остаток *фосфорной кислоты*.

Нуклеотиды, входящие в состав ДНК, содержат пятиуглеродный сахар — *дезоксирибозу*; одно из четырех *азотистых оснований*: аденин, гуанин, цитозин, тимин (**А**, **Г**, **Ц**, **Т**); остаток *фосфорной кислоты*.

В составе нуклеотидов к молекуле рибозы (или дезоксирибозы) с одной стороны присоединено азотистое основание, а с другой — остаток фосфорной кислоты. Нуклеотиды соединяются между собой в длинные цепи. Остов такой цепи образуют регулярно чередующиеся остатки сахара и фосфорной кислоты, а боковые группы этой цепи — четыре типа нерегулярно чередующихся азотистых оснований.

Молекула ДНК представляет собой структуру, состоящую из двух нитей, которые по всей длине соединены друг с другом водородными связями (рис. 7). Такую структуру, свойственную только молекулам ДНК, называют *двойной спиралью*. Особенностью структуры ДНК является то, что против азотистого основания **А** в одной цепи лежит азотистое основание **Т** в другой цепи, а против азотистого основания **Г** всегда расположено азотистое основание **Ц**. Схематически сказанное можно выразить следующим образом:

А (аденин) — **Т** (тимин)
Т (тимин) — **А** (аденин)
Г (гуанин) — **Ц** (цитозин)
Ц (цитозин) — **Г** (гуанин)



- Остаток дезоксирибозы
- Остаток фосфорной кислоты

Рис. 8. Участок двуспиральной молекулы ДНК

му, где с помощью специальных органоидов — рибосом идет синтез белка. Именно информационная РНК, которая строится комплементарно одной из нитей ДНК, определяет порядок расположения аминокислот в белковых молекулах.

В синтезе белка принимает участие и другой вид РНК — *транспортная* (тРНК), которая подносит аминокислоты к месту образования белковых молекул — рибосомам, своеобразным фабрикам по производству белков.

В состав рибосом входит третий вид РНК, так называемая *рибосомная* (рРНК), которая определяет структуру и функционирование рибосом.

Каждая молекула РНК в отличие от молекулы ДНК представлена одной нитью; вместо дезоксирибозы она содержит рибозу и вместо тимина — урацил.

Итак, нуклеиновые кислоты выполняют в клетке важнейшие биологические функции. В ДНК хранится наследственная информация о всех свойствах клетки и организма в целом. Различные ви-

Эти пары оснований называют *комплементарными* основаниями (дополняющими друг друга). Нити ДНК, в которых основания расположены комплементарно друг другу, называют *комплементарными нитями*. На рисунке 8 приведены две нити ДНК, которые соединены комплементарными участками.

Модель строения молекулы ДНК предложили Дж. Уотсон и Ф. Крик в 1953 г. Она полностью подтверждена экспериментально и сыграла исключительно важную роль в развитии молекулярной биологии и генетики.

Порядок расположения нуклеотидов в молекулах ДНК определяет порядок расположения аминокислот в линейных молекулах белков, т. е. их первичную структуру. Набор белков (ферментов, гормонов и др.) определяет свойства клетки и организма. Молекулы ДНК хранят сведения об этих свойствах и передают их поколениям потомков, т. е. являются *носителями наследственной информации*. Молекулы ДНК в основном находятся в ядрах клеток и в небольшом количестве в митохондриях и хлоропластах.

Основные виды РНК. Наследственная информация, хранящаяся в молекулах ДНК, реализуется через молекулы белков. Информация о строении белка передается в цитоплазму особыми молекулами РНК, которые называются *информационными* (иРНК). Информационная РНК переносится в цитоплазму,

ды РНК принимают участие в реализации наследственной информации через синтез белка.

- 1. Рассмотрите рисунок 7 и скажите, в чем особенность строения молекулы ДНК. Какие компоненты входят в состав нуклеотидов?
- ▶ 2. Почему постоянство содержания ДНК в разных клетках организма считается доказательством того, что ДНК представляет собой генетический материал?
- 3. Используя таблицу, дайте сравнительную характеристику ДНК и РНК.

Нуклеиновые кислоты	Строение нуклеотида	Функция в клетке	Особенность строения молекулы биополимера
ДНК	1. Остаток фосфорной кислоты 2. Дезоксирибоза 3. Азотистое основание (аденин, или гуанин, или цитозин, или тимин)	Хранитель наследственной информации	Двойная спираль
РНК	1. Остаток фосфорной кислоты 2. Рибоза 3. Азотистое основание (аденин, или гуанин, или цитозин, или урацил)	Информационная, транспортная РНК принимают участие в синтезе белка	Одинарная нить

- ▶ 4. Фрагмент одной цепи ДНК имеет следующий состав: —А—А—А—Т—Т—Ц—Ц—Г—Г—. Достройте вторую цепь.
- ▶ 5. В молекуле ДНК тиминов насчитывается 20% от общего числа азотистых оснований. Определите количество азотистых оснований аденина, гуанина и цитозина.
- ▶ 6. В чем сходство и различие между белками и нуклеиновыми кислотами?

§ 6. АТФ и другие органические соединения клетки

В любой клетке, кроме белков, жиров, полисахаридов и нуклеиновых кислот, насчитывается несколько тысяч других органических соединений. Их можно условно разделить на конечные и промежуточные продукты биосинтеза и распада.

Конечными продуктами биосинтеза называют органические соединения, которые играют самостоятельную роль в организме или служат мономерами для синтеза биополимеров. К числу конечных продуктов биосинтеза относятся аминокислоты, из которых в клетках синтезируются белки; нуклеотиды — мономеры, из которых синтезируются нуклеиновые кислоты (РНК и ДНК); глюкоза, которая служит мономером для синтеза гликогена, крахмала, целлюлозы.

Путь к синтезу каждого из конечных продуктов лежит через ряд *промежуточных соединений*. Многие вещества подвергаются в клетках ферментативному расщеплению, распаду.

Рассмотрим некоторые конечные органические соединения.

Аденозинфосфорные кислоты. Особо важную роль в биоэнергетике клетки играет адениловый нуклеотид, к которому присоединены еще два остатка фосфорной кислоты. Такое вещество называют *аденозинтрифосфорной кислотой* (АТФ). В химических связях между остатками фосфорной кислоты молекулы АТФ запасена энергия (*E*), которая освобождается при отщеплении фосфата:



В этой реакции образуется *аденозиндифосфорная кислота* (АДФ) и фосфорная кислота (фосфат, Ф).

Энергию АТФ все клетки используют для процессов биосинтеза, движения, производства тепла, передачи нервных импульсов, свечений (например, у люминесцентных бактерий), т. е. для всех процессов жизнедеятельности.

АТФ — универсальный биологический аккумулятор энергии. Световая энергия Солнца и энергия, заключенная в потребляемой пище, запасаются в молекулах АТФ.

Регуляторные и сигнальные вещества. Конечными продуктами биосинтеза являются вещества, играющие важную роль в регуляции физиологических процессов и развитии организма. К числу их относятся многие гормоны животных. Наряду с белковыми гормонами, о которых сказано в § 4, известны гормоны небелковой природы. Некоторые из них регулируют содержание ионов натрия и воды в организме животных, другие обеспечивают половое созревание и играют важную роль в воспроизведении животных. Гормоны тревоги или стресса (например, адреналин) в условиях напряжения усиливают выход глюкозы в кровь, что в конечном счете приводит к увеличению синтеза АТФ и активному использованию энергии, запасенной организмом.

Насекомые производят ряд особых пахучих веществ, которые играют роль сигналов, сообщающих о нахождении пищи, об опасности, привлекающих самок к самцам (и наоборот).

У растений имеются свои гормоны. Под действием некоторых гормонов значительно ускоряется созревание растений, увеличивается их урожайность.

Растения производят сотни разнообразных летучих и нелетучих соединений, которые привлекают насекомых, переносящих пыльцу;

отпугивают или отравляют насекомых, питающихся растениями; подавляют иногда развитие растений других видов, растущих рядом и конкурирующих за минеральные вещества в почве.

Витамины. К конечным продуктам биосинтеза принадлежат *витамины*. К ним относят жизненно важные соединения, которые организмы данного вида не способны синтезировать сами, а должны получать в готовом виде извне. Например, витамин С (аскорбиновая кислота) синтезируется в клетках большинства животных, а также в клетках растений и микроорганизмов. Клетки человека, человекообразных обезьян, морских свинок, некоторых видов летучих мышей утратили способность синтезировать аскорбиновую кислоту. Поэтому она является витамином только для человека и перечисленных животных. Витамин РР (никотиновую кислоту) животные не способны синтезировать, но его синтезируют все растения и многие бактерии.

Большинство известных витаминов в клетке становятся составными частями ферментов и участвуют в биохимических реакциях.

Суточная потребность человека в каждом витамине составляет несколько микрограммов¹. Только витамин С нужен в количестве около 100 мг в сутки.

Недостаток ряда витаминов в организме человека и животных ведет к нарушению работы ферментов и является причиной тяжелых заболеваний — *авитаминозов*. Например, недостаток витамина С является причиной тяжелого заболевания — цинги, при недостатке витамина D развивается рахит у детей.

- 1. Каково значение АТФ в клетке?
- 2. Что является конечными продуктами биосинтеза в клетке? Каково их биологическое значение?
- 3. Какую биологическую роль в организме выполняют витамины?
- вспомните из курса анатомии, физиологии и гигиены человека строение клетки.

Глава II. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ

Клетка — элементарная единица живой системы. Элементарной единицей она может быть названа потому, что в природе нет более мелких систем, которым были бы присущи все без исключения признаки (свойства) живого. Известно, что организмы бывают одноклеточными (например, бактерии, простейшие, некоторые водоросли) или многоклеточными.

Клетка обладает всеми свойствами живой системы: она осуществляет обмен веществ и энергии, растет, размножается и передает по наследству свои признаки, реагирует на внешние раздражители и способна двигаться. Она является низшей ступенью организации, обладающей всеми этими свойствами.

¹ 1 мкг (микрограмм) = 10^{-6} г (грамм).

Специфические функции в клетке распределены между *органоидами* — внутриклеточными структурами, имеющими определенную форму, такими, как клеточное ядро, митохондрии и др. У многоклеточных организмов разные клетки (например, нервные, мышечные, клетки крови у животных или клетки стебля, листьев, корня у растений) выполняют разные функции и различаются по структуре. Несмотря на многообразие форм, клетки разных типов обладают поразительным сходством в своих главных структурных особенностях.

§ 7. Клеточная теория

Первые наблюдения над клеткой. Изобретение микроскопа и его использование для биологических наблюдений позволило открыть неизвестный до тех пор мир.

Началом изучения клетки можно считать 1665 г., когда английский ученый Роберт Гук впервые увидел в микроскоп на тонком срезе пробки мелкие ячейки; он назвал их *клетками*. По мере усовершенствования микроскопов появлялись все новые сведения о клеточном строении растительных и животных организмов.

К началу XIX в. представления о клеточном строении живых организмов получили широкое распространение и признание. Однако что собой представляет клетка, как она устроена, какова ее роль в организме, как она произошла и множество других вопросов оставались без ответа.

Появление и развитие клеточной теории. Очень важное открытие в 30-х годах XIX в. сделал шотландский ученый Роберт Броун. Рассматривая в микроскоп строение листа растения, он обнаружил внутри клетки круглое плотное образование, которое назвал *ядром*. Это было замечательное открытие, поскольку оно создало основу для сопоставления всех клеток.

В 1838 г. немецкий ученый М. Шлейден первым пришел к заключению о том, что ядро является обязательным структурным элементом всех растительных клеток. Познакомившись с этим исследованием, Т. Шванн, соотечественник Шлейдена, был удивлен: точно такие же образования он обнаружил и в животных клетках, изучением которых занимался. Сопоставление большого числа растительных и животных клеток привело его к выводу: все клетки, несмотря на их огромное разнообразие, сходны — у них есть ядра.

Обобщив разрозненные факты, Т. Шванн и М. Шлейден сформулировали основное положение клеточной теории: *все растительные и животные организмы состоят из клеток, сходных по строению*.

Немецкий биолог Рудольф Вирхов в 1858 г. внес очень важное дополнение в клеточную теорию. Он доказал, что количество клеток в организме увеличивается в результате клеточного деления, т. е. *клетка происходит только от клетки*.

Клеточная теория явилась одним из великих открытий XIX в. Клеточная теория лежит в основе представлений о единстве всего живого, общности его происхождения и эволюционного развития.

Основные успехи цитологии (от греч. «цитос» — клетка) — науки о клетке (как, впрочем, и любой науки о природе) связаны с развитием методов исследования.

Благодаря дальнейшему усовершенствованию светового микроскопа и методов окраски клеток открытия следовали одно за другим. За сравнительно короткое время были выделены и описаны не только *ядро* и *цитоплазма* клеток, но и многие заключенные в них структурно-функциональные части — *органойды*.

В настоящее время клетку изучают, применяя физические и химические методы исследования и новейшие приборы. Это и электронные микроскопы (рис. 9), дающие увеличение до 1 000 000 раз, и применение специальных красителей, позволяющих избирательно выявить клеточные структуры, и др. Для того чтобы изучить химический состав клетки или ее частей, применяют метод центрифугирования. Он основан на том, что разные клеточные органойды имеют разные массу и плотность. При очень быстром вращении в ультрацентрифуге различные органойды предварительно измельченных клеток располагаются слоями: внизу оказываются более тяжелые и плотные органойды. Слои разделяют и органойды изучают отдельно.

С приходом в науку о клетке физических и химических методов исследования было выявлено удивительное единство в строении клеток разных организмов, доказана неразрывная связь между их структурой и функцией. Благодаря этому основные положения клеточной теории, сформулированные более ста лет назад, были развиты и углублены.

Основные положения клеточной теории на современном этапе развития биологии формулируются так:

1. Клетка является основной структурной и функциональной единицей жизни. Все организмы состоят из клеток, жизнь организма в целом обусловлена взаимодействием составляющих его клеток.

2. Клетки всех организмов сходны по своему химическому составу, строению и функциям.

3. Все новые клетки образуются при делении исходных клеток.

Остановимся кратко на положениях клеточной теории. Для всех клеток характерна способность к росту, размножению, дыханию, выделению, использованию и превращению энергии, они реагируют на раздражение. Таким образом, клетки обладают всей совокупностью свойств, необходимых для поддержания жизни. Отдельные их части

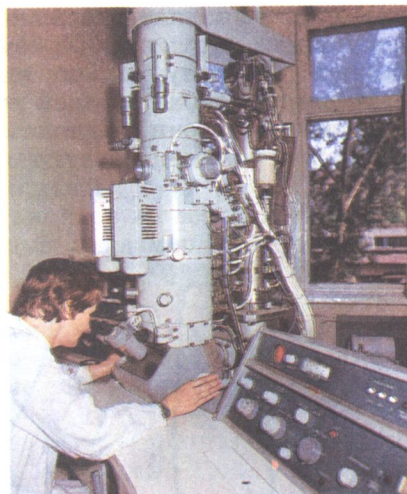


Рис. 9. Электронный микроскоп

не могут выполнять весь комплекс жизненных функций, только совокупность структур, образующих клетку, проявляет все признаки живого. Поэтому только клетка является основной структурной и функциональной единицей живых организмов. У многоклеточных организмов (растений, животных, грибов) отдельные клетки тесно и слаженно взаимодействуют друг с другом.



Рис. 10. Различные формы клеток в связи с выполняемыми функциями. 1 — клетки эпителия кишечника; 2 — бактерии (кокки, кишечная палочка, спириллы со жгутиками на концах тела); 3 — диатомовая водоросль; 4 — мышечная клетка; 5 — нервная клетка; 6 — одноклеточная водоросль ацетабулярия; 7 — клетки печени; 8 — инфузория; 9 — эритроциты человека; 10 — клетки эпидермиса лука; 11 — жгутиконосец

Клетки всех организмов имеют сходный химический состав (подробнее об этом сказано в § 1—6). Клетки животных, растений, грибов, в том числе и одноклеточных, имеют сходное строение. Все они имеют ядро и цитоплазму. В цитоплазме под световым микроскопом хорошо видны некоторые клеточные органоиды: вакуоли, хлоропласты, митохондрии — и различного рода *включения*: мелкие капли жира, гранулы крахмала, некоторые пигменты.

Строение большинства клеточных органоидов во всех клетках также очень сходно. И в то же время форма и размер клеток даже в пределах одного организма очень разнообразны, что зависит от специализации клетки и выполняемой ею функции. Они могут быть в виде многогранников, а также иметь дисковидную, шаровидную, кубическую форму. Например, клетки покровных тканей плоские и плотно прилегают друг к другу, нервные клетки вытянуты в длинные нити и т. д. (рис. 10).

Средние размеры клеток — несколько десятков микрометров, хотя бывают клетки меньших и больших размеров. Так, у человека имеются небольшие сферической формы лимфоидные клетки диаметром около 10 мкм^1 и нервные клетки, тончайшие отростки которых достигают более 1 м.

Общность химического состава и строения клетки — основной структурной и функциональной единицы живых организмов — свидетельствует о единстве происхождения всего живого на Земле.

- ▶ 1. Используя знания о клеточной теории, докажите единство происхождения жизни на Земле.
- ▶ 2. Докажите, что клетка — структурная и функциональная единица живых организмов.
- 3. Каково значение клеточной теории?
- Воспомните из курса анатомии, физиологии и гигиены человека химический состав клетки и ее жизненные свойства.

§ 8. Цитоплазма. Плазматическая мембрана. Эндоплазматическая сеть. Комплекс Гольджи и лизосомы

Цитоплазма — обязательная часть клетки, заключенная между плазматической мембраной и ядром. Цитоплазма включает различные органоиды. Пространство между ними заполнено *цитозолем* — вязким водным раствором различных солей и органических веществ, пронизанным системой белковых нитей — *цитоскелетом*. В состав цитоплазмы входят следующие органоиды: эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, пластиды, комплекс Гольджи, лизосомы, органоиды движения и др. Большинство химических и физиологических процессов клетки проходит в цитоплазме. Вновь синтезированные вещества перемещаются внутри клетки или выводятся из нее.

¹ $1 \text{ мм} = 10^3 \text{ мкм}$ (микрометр) = 10^6 нм (нанометр).

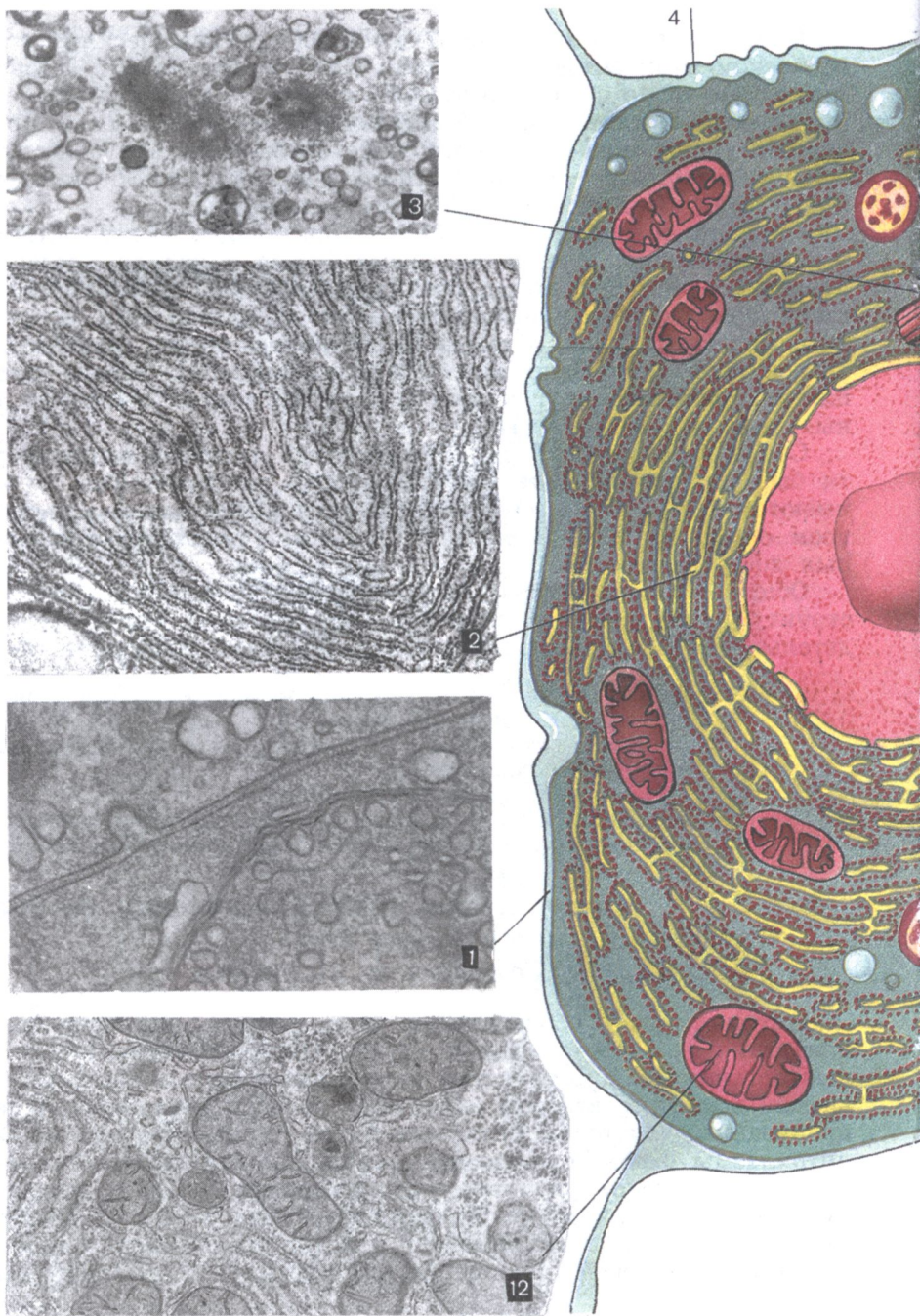
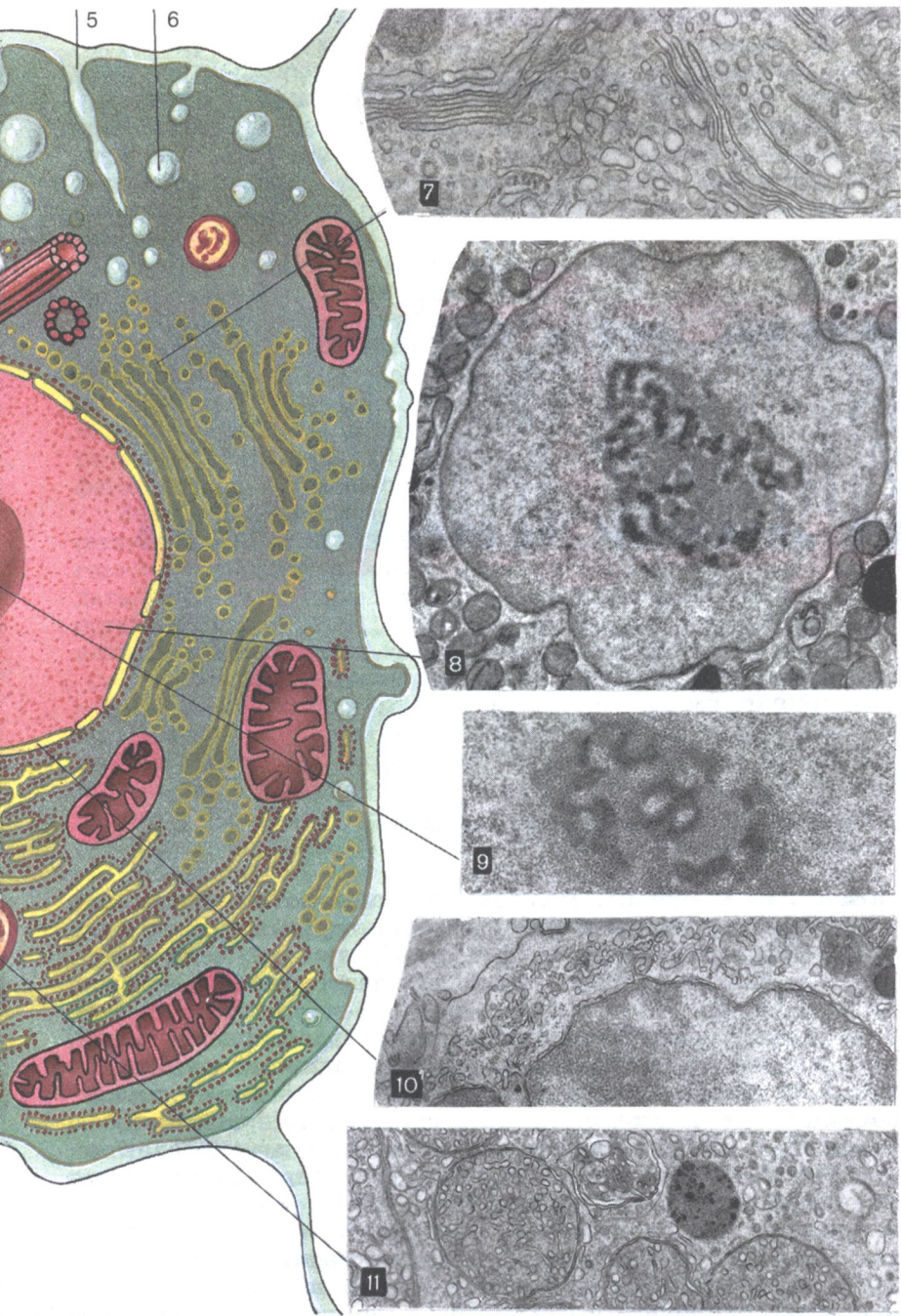


Рис. 11. Клетка под электронным микроскопом.

1 — плазматическая мембрана; 2 — эндоплазматическая сеть; 3 — центриоль; 4 — межклеточное пространство; 5 — пиноцитозный канал;



6 — пиноцитозный пузырек; 7 — комплекс Гольджи; 8 — ядро; 9 — ядрышко; 10 — ядерная оболочка; 11 — лизосома; 12 — митохондрия

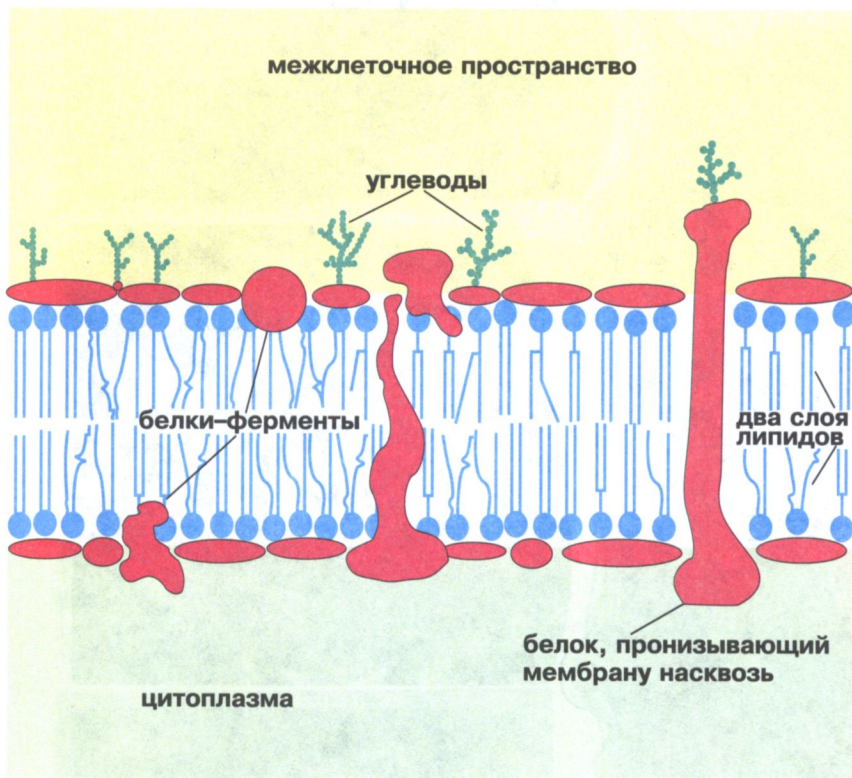


Рис. 12. Схема строения плазматической мембраны

Плазматическая мембрана. Каждая клетка животных, растений, грибов отграничена от окружающей среды или других клеток *плазматической мембраной*. Толщина этой мембраны так мала (около 10 нм), что ее можно увидеть только в электронный микроскоп (рис. 11, 1).

Наружная плазматическая мембрана осуществляет ряд функций, необходимых для жизнедеятельности клетки: защищает цитоплазму от физических и химических повреждений, делает возможным контакт и взаимодействие клеток в тканях и органах, избирательно обеспечивает транспорт в клетку питательных веществ и выведение конечных продуктов обмена. Столь сложным функциям соответствует и строение плазматической мембраны (рис. 12).

Плазматическая мембрана состоит из липидов и белков. Липиды в мембране образуют двойной слой, а белки пронизывают всю ее толщину, погружены на разную глубину в липидный слой или располагаются на внешней и внутренней поверхности мембраны (рис. 12). К некоторым белкам, находящимся на наружной поверх-

ности, прикреплены углеводы. Белки и углеводы на поверхности мембран у разных клеток неодинаковы и являются своеобразными указателями типа клеток. Например, с помощью этих указателей сперматозоиды узнают яйцеклетку. Благодаря мембранным полисахаридным «антеннам» клетки, принадлежащие к одному типу, удерживаются вместе, образуя ткани. Белковые молекулы обеспечивают избирательный транспорт сахаров, аминокислот, нуклеотидов и других веществ в клетку или из клетки.

Строение мембран всех других органоидов сходно с плазматической мембраной. Различаются они составом, соотношением липидов и белков, их расположением в структуре мембран.

Для переноса воды и различных ионов в клеточной мембране имеются поры, через которые в клетку пассивно поступают вода и некоторые ионы. Кроме того, существует активный перенос веществ в клетку с помощью специальных белков, входящих в состав плазматической мембраны. Он осуществляется также на основе процессов фагоцитоза и пиноцитоза.

Захват плазматической мембраной твердых частиц и впячивание (втягивание) их внутрь клетки называют *фагоцитозом* (от греч. «фагос» — пожирать и «цитос» — клетка). Это явление можно наблюдать, например, при захвате амёбой более мелких одноклеточных организмов или при захвате бактерий, проникших в организм животного или человека, лейкоцитами крови.

Сходным образом попадают в клетку растворимые в жидкости мелкие частицы или молекулы. Плазматическая мембрана образует впячивание в виде тонкого канальца, в который и попадает жидкость с растворенными в ней веществами. От канальца затем отпочковываются пузырьки (рис. 11, 5 и 6). Этот способ называют *пиноцитозом* (от греч. «пино» — пью и «цитос» — клетка), он наиболее универсальный, поскольку присущ клеткам растений, животных и грибов.

Лизосомы. Попадая в цитоплазму, пиноцитозные и фагоцитозные пузырьки передвигаются в ней и сливаются с *лизосомами* (от греч. «лизео» — растворяю и «сома» — тело). Эти мембранные органоиды клетки имеют овальную форму и диаметр 0,5 мкм (рис. 11, 11). В них находится набор ферментов, которые разрушают белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды. Ферменты лизосом расщепляют принесенные пиноцитозными или фагоцитозными пузырьками полимерные соединения до мономеров, усваиваемых клеткой.

Мембрана лизосом препятствует проникновению собственных ферментов в цитоплазму клетки, но если лизосома повреждается от каких-либо внешних воздействий, то разрушается вся клетка или часть ее. Лизосомы встречаются во всех клетках растений, животных и грибов.

Осуществляя переваривание различных органических частиц, лизосомы обеспечивают дополнительным «сырьем» химические и энергетические процессы в клетке. При голодании клетки лизосомы переваривают некоторые органоиды, не убивая клетку. Такое частич-

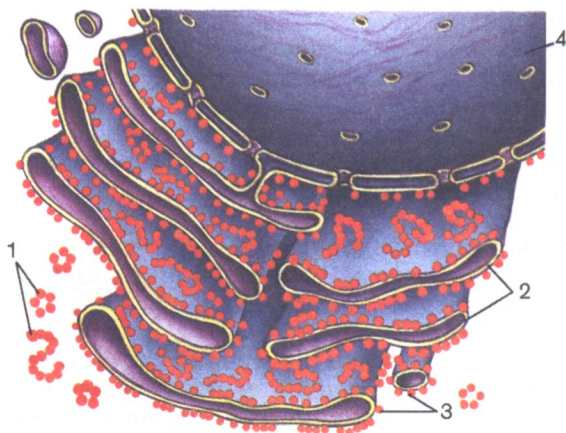


Рис. 13. Схема строения эндоплазматической сети.

1 — свободные рибосомы; 2 — полости; 3 — рибосомы, прикрепленные к мембранам; 4 — ядерная оболочка

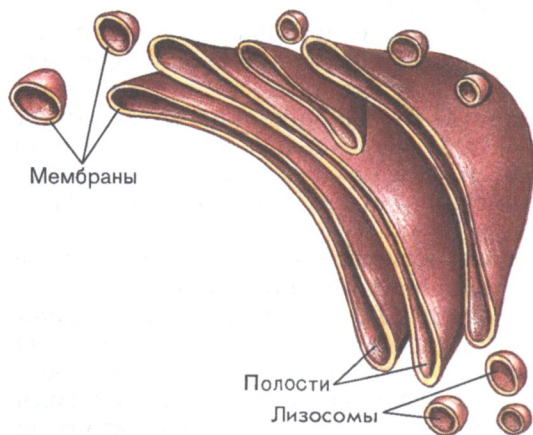


Рис. 14. Схема строения комплекса Гольджи

ются группами, на них тоже синтезируются белки, используемые самой клеткой.

Комплекс Гольджи. Поступающие в просветы полостей и канальцев эндоплазматической сети продукты биосинтеза концентрируются и транспортируются в специальный аппарат — *комплекс Гольджи* (рис. 11, 7).

ное переваривание обеспечивает клетке на какое-то время необходимый минимум питательных веществ. Иногда лизосомы переваривают целые клетки и группы клеток, что играет существенную роль в процессах развития у животных. Примером может служить утрата хвоста при превращении головастика в лягушку.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) и рибосомы. Эндоплазматическая сеть является системой синтеза и транспорта органических веществ в цитоплазме клетки и представляет собой ажурную конструкцию из соединенных полостей, канальцев и трубочек (рис. 11, 2; 13). Они ограничены мембраной, сходной по строению с плазматической.

К мембранам эндоплазматической сети прикреплено большое число *рибосом* — мельчайших органоидов клетки, имеющих вид сферы с диаметром 20 нм и состоящих из рРНК и белков. На рибосомах и происходит синтез белков. Затем вновь синтезированные белки поступают в систему полостей и канальцев, по которым перемещаются внутри клетки.

В цитоплазме клетки есть и свободные, не прикрепленные к мембранам эндоплазматической сети рибосомы. Как правило, они располага-

Этот органоид, имеющий размер 5—10 мкм, состоит из 3—8 сложенных стопкой, уплощенных, слегка изогнутых, дискообразных полостей (рис. 14). Он выполняет в клетке разнообразные функции: участвует в транспорте продуктов биосинтеза к поверхности клетки и в выведении их из клетки, в формировании лизосом и т. д.

В настоящее время сложилось представление о наличии в клетке *единой мембранной системы*. В этой системе взаимосвязаны такие органоиды клетки, как плазматическая мембрана, эндоплазматическая сеть, ядерная оболочка, комплекс Гольджи, лизосомы, вакуоли.

- 1. Как связано строение клеточной мембраны с ее функциями?
- 2. Как происходит активное поглощение веществ клеткой?
- 3. Какова связь между рибосомами и эндоплазматической сетью?
- 4. Каковы строение и функции лизосом?

§ 9. Цитоплазма.

Митохондрии, пластиды, органоиды движения, включения

Митохондрии. В цитоплазме клеток животных и растений расположены так называемые энергетические органоиды — *митохондрии* (от греч. «митос» — нить, «хондрион» — зерно). Форма митохондрий различна, они могут быть овальными, палочковидными, нитевидными со средним диаметром 1 мкм и длиной 7 мкм. Число митохондрий зависит от функциональной активности клетки и может достигать десятка тысяч в летательных мышцах насекомых.

Внутреннее строение митохондрий (рис. 11, 12; 15) изучено с помощью электронного микроскопа. На электронных микрофотографиях видно, что митохондрии снаружи ограничены внешней мембраной, которая в основном имеет то же строение, что и плазматическая мембрана. Под наружной мембраной располагается внутренняя мембрана, образующая многочисленные складки — *кристы*. Внутри митохондрии находятся РНК, ДНК и рибосомы, отличающиеся от цитоплазматических. В ее мембраны встроены специфические ферменты, с помощью которых в митохондрии происходит преобразование энергии питательных веществ в энергию АТФ, необходимую для жизнедеятельности клетки и организма в целом.

Пластиды. Это органоиды, свойственные только клеткам растений. Существуют три

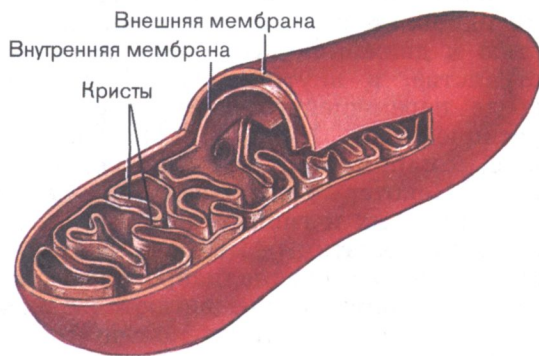


Рис. 15. Схема строения митохондрии



Рис. 16. Схема строения хлоропласта

внутренней мембраной хлоропласта. В каждом хлоропласте около 50 гран, расположенных в шахматном порядке для лучшего улавливания света. В мембранах гран находится зеленый пигмент *хлорофилл*. Благодаря хлорофиллу в хлоропластах происходит превращение энергии солнечного света в химическую энергию АТФ. Энергия АТФ используется в хлоропластах для синтеза органических соединений, в первую очередь углеводов.

Хромопласты. Пигменты красного и желтого цвета, находящиеся в хромопластах, придают различным частям растений красную и желтую окраску. Корень моркови, плоды томатов окрашены благодаря пигментам, содержащимся в хромопластах. Сочетание хромопластов, содержащих разные пигменты, создает большое разнообразие окрасок цветков и плодов растений.

Лейкопласты являются местом накопления запасного питательного вещества — крахмала. Особенно много лейкопластов в клетках клубней картофеля. На свету лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (в результате чего клубни картофеля зеленеют). Осенью хлоропласты превращаются в хромопласты и зеленые листья и плоды желтеют и краснеют.

Постоянное движение клетки. Органоиды движения. Многие клетки одноклеточных и многоклеточных организмов обладают способностью к движению. Под этим понимается и движение клетки в пространстве, и внутриклеточное движение ее органоидов. В жидкой среде перемещение клеток осуществляется движением жгутиков и ресничек (рис. 10, 2, 8, 11). Так передвигаются многие одноклеточные, например эвглена зеленая, жгутиконосец, инфузория и др. Некоторые виды бактерий также движутся с помощью жгутиков, длинных и гибких, которые быстро вращаются, обеспечивая продвижение клетки. Амебы и некоторые другие простейшие организмы, а также специализированные клетки многоклеточных (например, лимфоциты) передвигаются с помощью выростов, образующихся на поверхности клеток.

Клетка находится в постоянном движении. При фагоцитозе и пиноцитозе происходит впячивание плазматической мембраны внутрь

вида пластид: зеленые хлоропласты, цветные (но не зеленые) хромопласты и бесцветные лейкопласты.

Хлоропласт (рис. 16) по форме напоминает диск или шар диаметром 4—6 мкм с двойной мембраной — наружной и внутренней. Внутри хлоропласта имеются ДНК, рибосомы и особые мембранные структуры — *граны*, связанные между собой и с

клетки, передвигаются лизосомы, пузырьки комплекса Гольджи, митохондрии, наконец, движется сама цитоплазма.

Клеточное движение обеспечивается *цитоскелетом*, состоящим из микротрубочек, микронитей и клеточного центра. *Микротрубочки* — это длинные полые цилиндры диаметром 25 нм, стенки которых состоят из белков. Из параллельно расположенных микротрубочек состоят жгутики и реснички клеток животных и растений. Жгутики отличаются от ресничек лишь длиной. Так, сперматозоиды млекопитающих имеют по одному жгутику длиной до 100 мкм. Реснички короче жгутиков более чем в 10 раз, на одну клетку приходится несколько тысяч ресничек. *Микронити* — очень тонкие структуры, состоящие из тысяч молекул белка актина, соединенных друг с другом. В мышечных клетках они входят вместе с другими белковыми нитями — миозиновыми в комплексы, обеспечивающие сократительную функцию этих клеток.

В цитоплазме клеток всех организмов около ядра располагается *клеточный центр*, принимающий участие в делении клетки. В состав клеточного центра клеток животных и некоторых растений входит *центриоль* (рис. 11, 3). Центриоль — парное образование. Она содержит два цилиндра, состоящие из микротрубочек и расположенные перпендикулярно друг другу.

Клеточные включения. Наконец, следует сказать о многочисленных включениях в цитоплазме. Включениями называют *непостоянные структуры цитоплазмы*, которые в отличие от органоидов то возникают, то исчезают в процессе жизнедеятельности клетки. Плотные в виде гранул включения содержат запасные питательные вещества (крахмал, белки, сахара, жиры) или продукты жизнедеятельности клетки, которые по той или иной причине не могут быть сразу удалены. Способностью синтезировать и накапливать запасные питательные вещества обладают все пластиды растительных клеток.

В растительных клетках накопление запасных питательных веществ происходит и в *вакуолях* — мембранных мешках с водным раствором солей и органических соединений, которые часто занимают почти весь объем клетки, отодвигая ядро и цитоплазму к плазматической мембране.

- 1. Почему митохондрии называют «силовыми станциями» клетки?
- 2. Какие структуры клетки способствуют ее движению?
- 3. Что относится к клеточным включениям? Какова их роль в клетке?
- ▶ 4. Опишите особенности строения митохондрии и хлоропласта в связи с их функциями в клетке.

§ 10. Ядро. Прокариоты и эукариоты

Строение ядра. В отличие от некоторых низших растений и простейших, клетки которых содержат несколько ядер, высшие животные, растения и грибы состоят из клеток, в которых находится одно *ядро*. Оно имеет форму шара с диаметром от 3 до 10 мкм

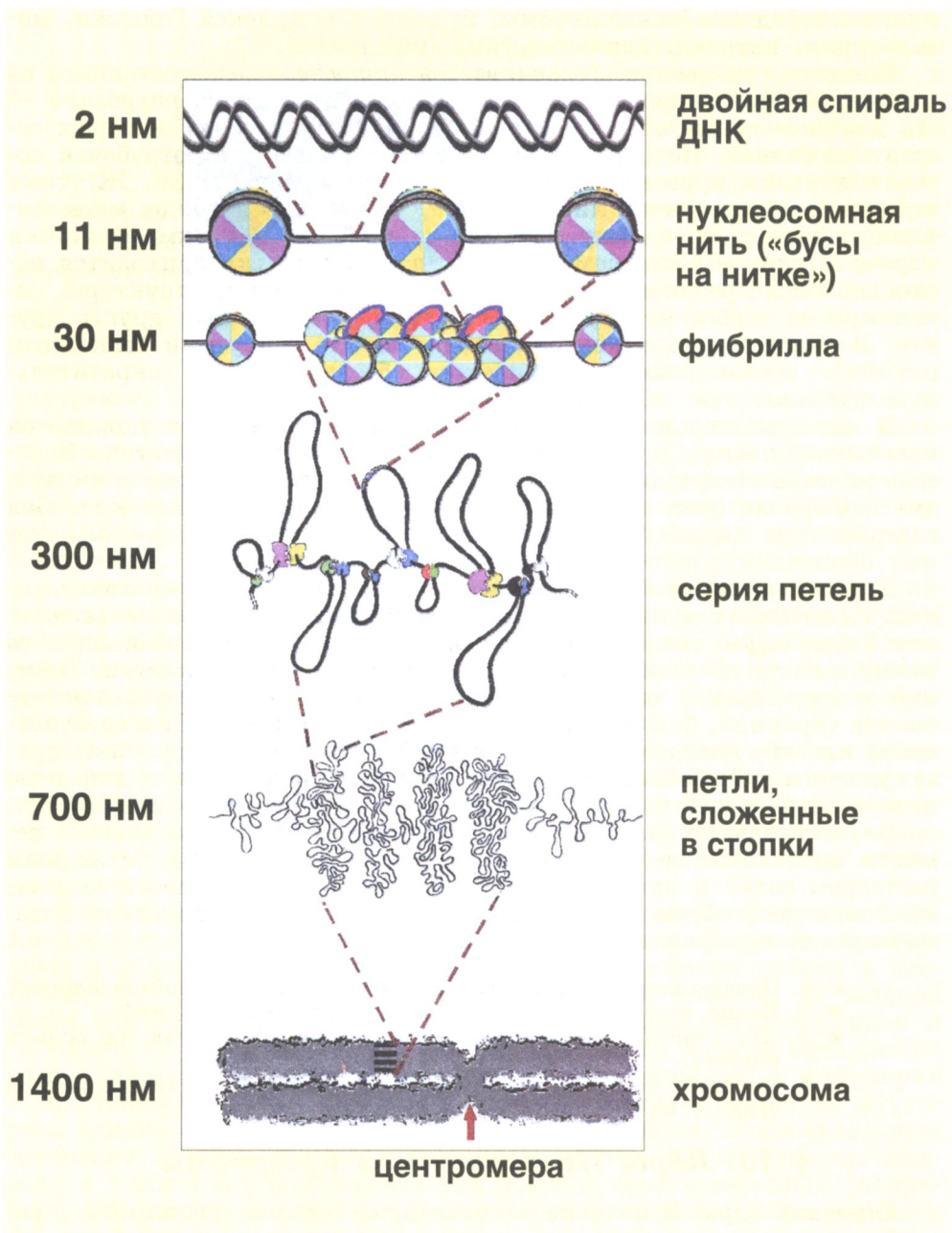


Рис. 17. Схема упаковки ДНК в хромосоме

(рис. 11, 8). Ядро окружено оболочкой, состоящей из двух мембран, каждая из которых подобна плазматической мембране. Через определенные интервалы обе мембраны сливаются друг с другом, образуя отверстия диаметром 70 нм — ядерные поры. Через них осуществляется активный обмен веществами между ядром и цитоплазмой. Размеры пор позволяют проникать из ядра в цитоплазму даже крупным молекулам РНК и частицам рибосом.

В ядре хранится наследственная информация не только о всех признаках и свойствах данной клетки, о процессах, которые должны протекать в ней (например, синтез белка), но и о признаках организма в целом. Информация записана в молекулах ДНК, которые являются основной частью *хромосом*. Кроме того, в состав хромосом входят различные белки. В период между делениями клетки хромосомы представляют собой длинные, очень тонкие нити, увидеть которые можно только в электронный микроскоп.

Средняя длина молекулы ДНК, составляющей основу каждой из 46 хромосом человека, около 5 см. Как же упакованы эти молекулы в ядре с диаметром всего около 5 мкм? Выделяют четыре уровня упаковки ДНК в хромосоме (рис. 17). На первом уровне двойная спираль ДНК диаметром 2 нм наматывается на белковый комплекс, содержащий 8 молекул *гистонов* — белков с повышенным содержанием положительно заряженных аминокислотных остатков лизина и аргинина. Образуется структура диаметром 11 нм, напоминающая бусы на нитке. Каждая «бусина» — *нуклеосома* содержит около 150 пар нуклеотидов. На втором уровне нуклеосомы сближаются с помощью гистона, отличающегося от тех, которые входят в состав нуклеосомы. Образуется *фибрилла* диаметром 30 нм. На третьем уровне упаковки формируются петли, содержащие от 20 000 до 80 000 пар нуклеотидов ДНК. В «устье» каждой петли находятся белки, которые узнают определенные нуклеотидные последовательности и при этом имеют сходство друг к другу. Типичная хромосома млекопитающих может содержать до 2500 петель. Перед делением клетки молекулы ДНК удваиваются, петли укладываются в стопки, хромосома утолщается и становится видимой в световой микроскоп. На этом четвертом уровне упаковки каждая хромосома состоит из двух идентичных *хроматид*, каждая из которых содержит по одной молекуле ДНК. Участок соединения хроматид носит название *центромеры*. В целом «укорочение» ДНК достигает 10^4 . Это соответствует тому, как если бы нитку длиной с Останкинскую башню (500 м) упаковали в спичечный коробок (5 см).

В ядрах всегда присутствует одно или несколько *ядрышек* (рис. 11, 9). Ядрышко формируется определенными участками хромосом; в нем образуются рибосомы.

Ядро благодаря наличию в нем хромосом, содержащих наследственную информацию, выполняет функции центра, управляющего всей жизнедеятельностью и развитием клетки.

Ведущая роль ядра в наследственности. Итак, в ядре клеток заключены хромосомы, которые содержат ДНК — хранилище наслед-

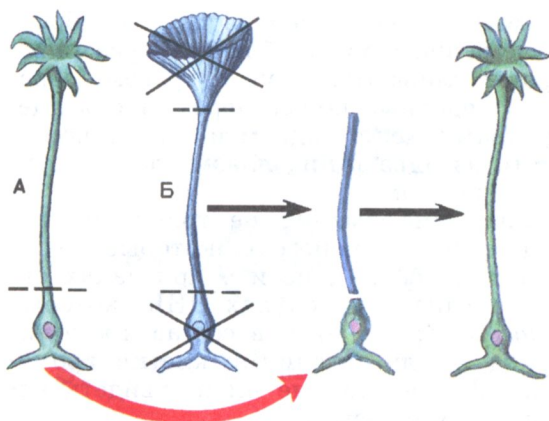


Рис. 18. Схема опыта с ацетабуларией. А и Б — разные виды ацетабуларий

ка ацетабуларии находится ядро. У ацетабуларии одного вида искусственно удалили шляпку и ядро, а к стебельку подсадили ядро, извлеченное у ацетабуларии другого вида. Что же оказалось? Через некоторое время на водоросли с подсаженным ядром образовалась шляпка, характерная для того вида, которому принадлежало пересаженное ядро (рис. 18).

Хотя ядру принадлежит ведущая роль в явлениях наследственности, из этого, однако, не следует, что только ядро ответственно за передачу всех свойств из поколения в поколение. В цитоплазме также существуют органоиды (хлоропласты и митохондрии), содержащие ДНК и способные передавать наследственную информацию.

Таким образом, именно в ядре каждой клетки содержится основная наследственная информация, необходимая для развития целого организма со всем разнообразием его свойств и признаков. Именно ядро играет центральную роль в явлениях наследственности.

Как же обстоит дело у тех организмов, клетки которых не имеют ядер?

Прокариоты и эукариоты. Все организмы, имеющие клеточное строение, делятся на две группы: *доядерные (прокариоты)* и *ядерные (эукариоты)*.

Клетки прокариот, к которым относятся бактерии, в отличие от эукариот, имеют относительно простое строение. В прокариотической клетке нет организованного ядра, в ней содержится только одна хромосома, которая не отделена от остальной части клетки мембраной, а лежит непосредственно в цитоплазме. Однако в ней также записана вся наследственная информация бактериальной клетки.

Цитоплазма прокариот по сравнению с цитоплазмой эукариотических клеток значительно беднее по составу структур. Там находятся многочисленные, более мелкие, чем в клетках эукариот, рибосо-

ственной информации. Этим определяется ведущая роль клеточного ядра в наследственности. Данное важнейшее положение современной биологии не просто вытекает из логических рассуждений, оно доказано рядом точных опытов. Приведем один из них. В Средиземном море обитает несколько видов одноклеточных зеленых водорослей — ацетабуларий. Они состоят из тонких стебельков, на верхних концах которых располагаются шляпки. По форме шляпок различают виды ацетабуларий.

В нижнем конце стебелька

мы. Функциональную роль митохондрий и хлоропластов в клетках прокариот выполняют специальные, довольно просто организованные мембранные складки.

Клетки прокариот, так же как и эукариотические клетки, покрыты плазматической мембраной, поверх которой располагается клеточная оболочка или слизистая капсула. Несмотря на относительную простоту, прокариоты являются типичными независимыми клетками.

Сравнительная характеристика прокариот и эукариот

Признаки	Прокариоты	Эукариоты
Ядерная оболочка ДНК	Нет Замкнута в кольцо (условно называется <i>бактериальная хромосома</i>)	Есть Ядерная ДНК представляет собой линейную структуру и находится в хромосомах
Хромосомы	Нет	Есть
Митоз	Нет	Есть
Мейоз	Нет	Есть
Гаметы	Нет	Есть
Митохондрии	Нет	Есть
Пластиды у автотрофов	Нет	Есть
Способ поглощения пищи	Адсорбция через клеточную мембрану	Фагоцитоз, пиноцитоз, адсорбция
Пищеварительные вакуоли	Нет	Есть
Жгутики	Есть	Есть

Сравнительная характеристика клеток эукариот. По строению различные эукариотические клетки сходны. Но наряду со сходством между клетками организмов различных царств живой природы имеются заметные отличия. Они касаются как структурных, так и биохимических особенностей.

Для растительной клетки характерно наличие различных пластид, крупной центральной вакуоли, которая иногда отодвигает ядро к периферии, а также расположенной снаружи плазматической мембраны клеточной стенки, состоящей из целлюлозы. В клетках высших растений в клеточном центре отсутствует центриоль, встречающаяся только у водорослей. Резервным питательным углеводом в клетках растений является крахмал.

В клетках представителей царства грибов клеточная стенка обычно состоит из хитина — полисахарида, из которого также построен наружный скелет членистоногих животных. Имеется центральная вакуоль, отсутствуют пластиды. Только у некоторых грибов в клеточ-

ном центре встречается центриоль. Запасным углеводом в клетках грибов является гликоген.

В клетках животных отсутствует плотная клеточная стенка, нет пластид. Нет в животной клетке и центральной вакуоли. Центриоль характерна для клеточного центра животных клеток. Резервным углеводом в клетках животных также является гликоген.

- ▶ 1. Покажите связь строения ядра с его функцией в клетке.
- 2. Как можно доказать ведущую роль ядра в клетке?
- 3. Имеются ли принципиальные различия между прокариотами и эукариотами? Поясните ответ.

Глава III. ОБЕСПЕЧЕНИЕ КЛЕТОК ЭНЕРГИЕЙ

Любой живой организм, как и отдельная клетка, является открытой системой, т. е. обменивающейся с окружающей средой веществом и энергией. Вся совокупность ферментативных реакций *обмена веществ*, протекающих в организме, называют *метаболизмом* (от греч. «метаболе» — превращение). Метаболизм состоит из взаимосвязанных реакций *ассимиляции* — синтеза высокомолекулярных соединений (белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов, липидов) и *диссимиляции* — расщепления и окисления органических веществ, идущих с превращением энергии. Ассимиляция, называемая также пластическим обменом, невозможна без энергии, выделяющейся в результате диссимиляции (энергетического обмена). Диссимиляция, в свою очередь, не идет без ферментов, образующихся в результате пластического обмена.

Любое проявление жизнедеятельности (поглощение воды и растворенных в ней неорганических соединений, синтез органических веществ, расщепление полимеров на мономеры, генерация тепла, движение и др.) нуждается в затрате энергии.

Основным источником энергии для всех живых существ, которые населяют нашу планету, служит энергия солнечного света. Однако непосредственно ее используют только клетки зеленых растений, одноклеточных водорослей, зеленых и пурпурных бактерий. Эти клетки за счет энергии солнечного света способны синтезировать органические вещества — углеводы, жиры, белки, нуклеиновые кислоты. Биосинтез, происходящий при использовании световой энергии, называют *фотосинтезом*. Организмы, способные к фотосинтезу, называют *фотоавтотрофными*.

Исходными веществами для фотосинтеза служат вода, углекислый газ атмосферы Земли, а также неорганические соли азота, фосфора, серы из водоемов и почвы. Источником азота являются также молекулы атмосферного азота (N_2), которые усваиваются бактериями, живущими в почве и в корневых клубеньках главным образом бобовых растений. Газообразный азот переходит при этом в состав молекулы аммиака — NH_3 , который впоследствии используется для синтеза аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и иных азотсо-

держащих соединений. Клубеньковые бактерии и бобовые растения нужны друг другу. Совместное взаимовыгодное существование разных видов организмов называют *симбиозом*.

К синтезу органических веществ из неорганических, кроме фотоавтотрофов, способны и некоторые бактерии (водородные, нитрифицирующие, серобактерии и др.). Они осуществляют этот синтез за счет энергии, выделяющейся при окислении неорганических веществ. Их называют *хемотрофами*. Процесс *хемосинтеза* был открыт в 1887 г. русским микробиологом С. Н. Виноградским.

Все живые существа нашей планеты, неспособные синтезировать органические вещества из неорганических соединений, называют *гетеротрофами*. Все животные и человек живут за счет запасенной растениями энергии Солнца, превращенной в энергию химических связей вновь синтезированных органических соединений.

Следует отметить, что и фотосинтезирующие и хемосинтезирующие организмы также способны получать энергию благодаря окислению органических веществ. Однако гетеротрофы получают эти вещества извне готовыми, а автотрофы синтезируют их из неорганических соединений.

Фотосинтезирующие клетки, поглощая углекислый газ из атмосферы, выделяют в нее кислород. До появления на нашей планете фотосинтезирующих клеток атмосфера Земли была лишена кислорода. С появлением фотосинтезирующих организмов постепенное наполнение атмосферы кислородом привело к возникновению клеток с энергетическим аппаратом нового типа. Это были клетки, производящие энергию за счет окисления готовых органических соединений, главным образом углеводов и жиров, при участии атмосферного кислорода в качестве окислителя. При окислении органических соединений высвобождается энергия.

В результате насыщения атмосферы кислородом возникли аэробные клетки, способные использовать кислород для получения энергии.

§ 11. Фотосинтез. Преобразование энергии света в энергию химических связей

Первые клетки, способные использовать энергию солнечного света, появились на Земле примерно 4 млрд лет тому назад в архейскую эру. Это были цианобактерии (от греч. «цианос» — синий). Их окаменелые остатки были найдены в слоях сланцев, относящихся к этому периоду в истории Земли. Потребовалось еще около 1,5 млрд лет для насыщения атмосферы Земли кислородом и возникновения аэробных клеток.

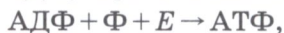
Очевидно, что роль растений и иных фотосинтезирующих организмов в развитии и поддержании жизни на нашей планете исключительно велика: они превращают энергию солнечного света в энергию химических связей органических соединений, которая далее используется всеми остальными живыми существами; они насыщают

атмосферу Земли кислородом, который служит для окисления органических веществ и извлечения таким способом запасенной в них химической энергии аэробными клетками; наконец, определенные виды растений в симбиозе с азотфиксирующими бактериями вводят газообразный азот атмосферы в состав молекул аммиака, его солей и органических азотсодержащих соединений.

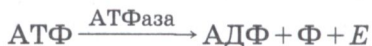
Роль зеленых растений в планетарной жизни трудно переоценить. Сохранение и расширение зеленого покрова Земли имеет решающее значение для всех живых существ, населяющих нашу планету.

Запасание энергии света в биологических «аккумуляторах». Поток солнечных лучей несет волны света разной длины. Растения с помощью световых «антенн» (это главным образом молекулы хлорофилла) поглощают волны света красной и синей частей спектра. Волны света зеленой части спектра хлорофилл пропускает не задерживая, и поэтому у растений зеленый цвет.

С помощью энергии света электрон в составе молекулы хлорофилла переносится на более высокий энергетический уровень. Далее этот высокоэнергетический электрон, как по ступенькам, перескакивает по цепи переносчиков электронов, теряя энергию. Энергия электронов при этом расходуется на «зарядку» своего рода биологических «аккумуляторов». Не углубляясь в химические особенности их строения, скажем, что один из них — аденозинтрифосфорная кислота, которую называют также аденозинтрифосфатом (сокращенно — АТФ). Как уже говорилось в § 6, в АТФ содержатся связанные между собой три остатка фосфорной кислоты, которые присоединены к аденозину. Схематически АТФ можно описать формулой: аденозин—Ф—Ф~Ф, где Ф — остаток фосфорной кислоты. В химической связи между вторым и третьим концевым фосфатом запасается энергия, которую отдает электрон (такая особая химическая связь изображена волнистой линией). Это происходит в результате того, что при передаче электроном своей энергии к аденозиндифосфату (аденозин—Ф—Ф, АДФ) присоединяется еще один фосфат:



где E — энергия электрона, которая запасается в АТФ. При расщеплении АТФ ферментом аденозинтрифосфатазой (АТФазой) концевой фосфат отщепляется и освобождается энергия:

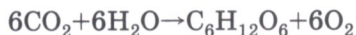


В растительной клетке энергия АТФ используется для транспорта воды и солей, для деления клеток, роста и движения (вспомните, как поворачивается вслед за Солнцем головка подсолнуха).

Энергия АТФ необходима для синтеза в растениях молекул глюкозы, крахмала, целлюлозы и иных органических соединений. Однако для синтеза в растениях органических веществ необходим еще один биологический «аккумулятор», запасующий энергию света. Этот аккумулятор имеет труднопроизносимое длинное название: никотинамидадениндинуклеотидфосфат (сокращенно — НАДФ, произносится

как «над-эф»). Это соединение существует в восстановленной высокоэнергетической форме: НАДФ·Н (произносится как «над-эф-аш»).

Потерявшая энергию окисленная форма этого соединения представляет собой НАДФ⁺ (произносится как «над-эф-плюс»). Теряя один атом водорода и один электрон, НАДФ·Н превращается в НАДФ⁺ и восстанавливает углекислый газ (при участии молекул воды) до глюкозы C₆H₁₂O₆; недостающие протоны (H⁺) берутся из водной среды. В упрощенной форме этот процесс можно записать в виде химического уравнения:



Однако при смешивании углекислого газа и воды глюкоза не образуется. Для этого нужна не только восстанавливающая сила НАДФ·Н, но и энергия АТФ и соединение, связывающее CO₂, которое используется на промежуточных этапах синтеза глюкозы, а также ряд ферментов — биологических катализаторов этого процесса.

Фотолиз воды. Каким образом в ходе фотосинтеза образуется кислород? Дело в том, что энергия света расходуется также на расщепление молекулы воды — *фотолиз*. При этом образуются протоны (H⁺), электроны (e⁻) и свободный кислород:



Электроны, образующиеся при фотолизе, восполняют потери их хлорофиллом (как говорят, заполняют «дырку», возникшую в хлорофилле). Часть электронов при участии протонов восстанавливает НАДФ⁺ до НАДФ·Н. Кислород — побочный продукт этой реакции (рис. 19). Как видно из суммарного уравнения синтеза глюкозы, при этом выделяется кислород.

Когда растения используют энергию солнечного света, кислород им не нужен. Однако в отсутствие солнечного освещения растения становятся аэробами. В ночной темноте они потребляют кислород и окисляют запасенные днем глюкозу, фруктозу, крахмал и другие соединения, уподобляясь в этом животным.

Световая и темновая фазы фотосинтеза. В процессе фотосинтеза различают световую и темновую фазы. При освещении растений энергия света преобразуется в энергию химических связей АТФ и НАДФ·Н. Энергия этих соединений легко освобождается и используется внутри клетки растения для разных целей, в первую очередь для синтеза глюкозы и иных органических соединений. Поэтому такую начальную стадию фотосинтеза называют *световой фазой*. Без освещения солнечным или искусственным светом, в спектре которого есть красные и синие лучи, синтез АТФ и НАДФ·Н в клетке растения не происходит. Однако, когда в растительной клетке уже накопились молекулы АТФ и НАДФ·Н, синтез глюкозы может происходить и в темноте, без участия света. Для этих биохимических реакций освещение не нужно, поскольку они уже обеспечены энергией света, запасенной в биологических «аккумуляторах». Эту стадию фотосинтеза называют *темновой фазой*.

Все реакции фотосинтеза происходят в хлоропластах — утолщенных овальных или круглых образованиях, расположенных в цитоплазме растительной клетки (кратко о хлоропластах уже говорилось в § 9). В каждой клетке находится 40—50 хлоропластов. Хлоропласты ограничены снаружи двойной мембраной, а внутри их размещаются тонкие плоские мешочки — *тилакоиды*, также ограниченные мембранами. В тилакоидах находятся хлорофилл, переносчики электронов и все ферменты, участвующие в световой фазе фотосинтеза, а также АДФ, АТФ, НАДФ⁺ и НАДФ·Н. Десятки тилакоидов плотно уложены в стопки, которые называют *гранами*. Во внутреннем пространстве между гранами — в строме хлоропластов — размещаются ферменты, участвующие в восстановлении CO₂ до глюкозы за счет энергии продуктов световой фазы фотосинтеза — АТФ и НАДФ·Н. Следовательно, в строме происходят реакции темновой фазы фотосинтеза, тесно связанные со световой фазой, которая развертывается в тилакоидах. Световая и темновая фазы фотосинтеза схематически изображены на рисунке 19.

Хлоропласты имеют свой собственный генетический аппарат — молекулы ДНК и автономно воспроизводятся внутри клеток. Полагают, что более 1,5 млрд лет назад они были свободными микроорганизмами, которые стали симбионтами клеток растений.

- 1. Объясните, почему мы говорим, что энергию для жизни на Земле изначально поставляет Солнце.
- 2. Объясните, почему в процессе фотосинтеза используются углекислый газ и вода, и укажите, что служит источником побочного продукта фотосинтеза, т. е. кислорода.
- ▶ 3. Как связаны между собой проблемы фотосинтеза и обеспечения продовольствием населения Земли?
- ▶ 4. Почему при фотосинтезе энергия падающего на лист солнечного света переходит в энергию, запасенную в органических соединениях, с эффективностью всего около 1%? Какова судьба остальной энергии?
- ▶ 5. Заполните таблицу.

Фотосинтез

Фазы фотосинтеза	Процессы, происходящие в этой фазе	Результаты процессов
Световая		
Темновая		

§ 12. Обеспечение клеток энергией за счет окисления органических веществ без участия кислорода

Биологическое окисление и горение. Живые организмы, неспособные использовать световую энергию, должны получать ее за счет окисления органических соединений, поступающих извне с пищей.

Почему при окислении органических веществ высвобождается энергия? Часть электронов в составе молекул органических соединений находится на высоких энергетических уровнях. Энергия высвобождается при перемещении электронов с орбит высокой энергии на низкие энергетические уровни атомов или молекул.

Для того чтобы такие переходы электронов с выделением энергии происходили в клетке, нужно соблюдение нескольких условий.

1. Необходимо, чтобы в клетке имелись органические соединения, способные отдавать высокоэнергетические электроны, т. е. нужно, чтобы в клетке были доноры электронов. Процесс отдачи электронов называют окислением. Присоединение электрона к молекуле или атому называют восстановлением. Восстанавливающееся соединение является акцептором электронов.

2. В клетке должны быть акцепторы электронов с низкими энергетическими уровнями, способные захватывать электроны. Таким сильным акцептором электронов в клетке служит кислород, который, присоединяя два электрона (e^-) и два протона (H^+), восстанавливается до воды (H_2O). Но акцепторами электронов служат и известные уже вам НАДФ⁺ и НАД⁺ (никотинамидадениндинуклеотид), когда они находятся в окисленной форме. Присоединяя электроны, они восстанавливаются до НАДФ·Н и НАД·Н.

3. В клетке должны быть переносчики электронов и устройства для запасаания энергии. Переносчиками электронов являются специальные ферменты, а «аккумуляторами» энергии — АТФ, а также НАД·Н и НАДФ·Н в такой восстановленной форме.

Органические соединения, которые окисляются в клетке и служат исходными источниками энергии, — это главным образом жиры и углеводы, поступающие с пищей или запасаемые в клетке впрок.

Биологическое окисление органических веществ похоже во многом на сжигание топлива в костре или топке. При сжигании дров молекулы целлюлозы в составе древесины окисляются, отдают свои высокоэнергетические электроны кислороду, и энергия бурно выделяется в виде тепла и вспышек света. Конечные продукты сгорания топлива — пары воды и углекислый газ (CO_2).

При биологическом окислении органические соединения сгорают, и конечными продуктами являются также вода и углекислый газ, но горение это происходит медленно, обжигающего тепла нет, и вспышек света мы при этом не наблюдаем.

Процесс биологического «горения» происходит ступенчато, и энергия электронов успевает запасаться в известных уже нам «аккумуля-

ляторах»: в АТФ, НАД·Н, НАДФ·Н. Однако часть энергии электронов все же превращается в тепловую энергию, которая не вредит клеткам, а поддерживает необходимую для жизни температуру. Полное окисление органических веществ в клетке до CO_2 и H_2O происходит только при участии кислорода. Без кислорода происходит неполное окисление органических веществ при участии таких акцепторов электронов, как молекулы НАД^+ .

Окисление без участия кислорода. Гликолиз. Поскольку одним из главных видов биологического «топлива» служат углеводы, мы рассмотрим биологическое окисление на примере того, как окисляется в клетках глюкоза и как запасается при этом энергия.

Окисление глюкозы сопровождается ее расщеплением, и поэтому такой процесс принято называть *гликолизом* (от греч. «гликис» — сладкий и «лизис» — расщепление). Гликолиз — это неполное окисление глюкозы без участия кислорода, когда акцептором электронов служит НАД^+ , тогда как полное окисление глюкозы происходит при участии кислорода.

На первом этапе гликолиза шестиуглеродная молекула глюкозы — $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ расщепляется на две трехуглеродные молекулы пировиноградной кислоты (ПВК) — $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$. При этом происходит лишь частичное окисление глюкозы с потерей четырех атомов водорода (сравните: две молекулы ПВК $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3 \times 2 = \text{C}_6\text{H}_8\text{O}_6$ и глюкозу — $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). За счет электронов и протонов водорода восстанавливаются две молекулы НАД^+ , превращаясь в два $\text{НАД}\cdot\text{H}$, а за счет энергии электронов, перенесенных с высоких энергетических уровней глюкозы на более низкий уровень молекул НАД^+ , происходит образование двух молекул АТФ из АДФ и фосфорной кислоты.

Если кислород в клетке отсутствует или его недостаточно, то две молекулы ПВК, образовавшиеся из глюкозы, восстанавливаются за счет двух $\text{НАД}\cdot\text{H}$ до молочной кислоты:



Этим завершается гликолиз. В результате бескислородного неполного окисления глюкозы образуются всего только две молекулы АТФ.

Если в клетке уже имеется или же в нее начинает поступать кислород, то ПВК не восстанавливается до молочной кислоты, а переносится в митохондрии, где подвергается при участии кислорода полному окислению до CO_2 и H_2O (как при горении). Энергетический выигрыш аэробного процесса, выраженный в молекулах АТФ, значительно выше, чем при гликолизе.

У некоторых видов микроорганизмов, живущих без доступа кислорода, имеет место только гликолиз (например, у метанобразующих бактерий, которые живут глубоко в иле болот или озер). Мы можем короткое время обходиться без кислорода, и тогда клетки получают энергию за счет гликолиза. Быстрый бег даже на короткие дистанции может вызвать у нас одышку. Это молочная кислота, которая образовалась при недостатке кислорода, возбуждает дыхатель-

ный центр и заставляет нас часто дышать, чтобы насытить кровь кислородом и окислить молочную кислоту.

- ▶ 1. Сравните горение и биологическое окисление.
- ▶ 2. Охарактеризуйте процесс гликолиза.

§ 13. Биологическое окисление при участии кислорода

Цикл Кребса. Циклический процесс окисления пировиноградной кислоты описал английский ученый Ханс Кребс. Если в клетку поступает кислород, то анаэробный процесс — гликолиз переходит в аэробный. В этом случае ПВК не восстанавливается до молочной кислоты, а переносится в митохондрии (см. § 9), где окисляется до производного уксусной кислоты. При этом одна молекула НАД⁺ восстанавливается до НАД·Н, а один атом углерода окисляется до CO₂ (рис. 20). Таким образом, из трехуглеродной молекулы ПВК — C₃H₄O₃ образуется двухуглеродная молекула активированной уксусной кислоты. Уксусная кислота — это C₂H₄O₂, а ее сложно устроенное активированное производное, которое называют ацетилкоферментом А, или сокращенно ацетил-КоА (от лат. «ацетум» — уксус), можно в упрощенном виде выразить формулой C₂H₃O—SKoA.

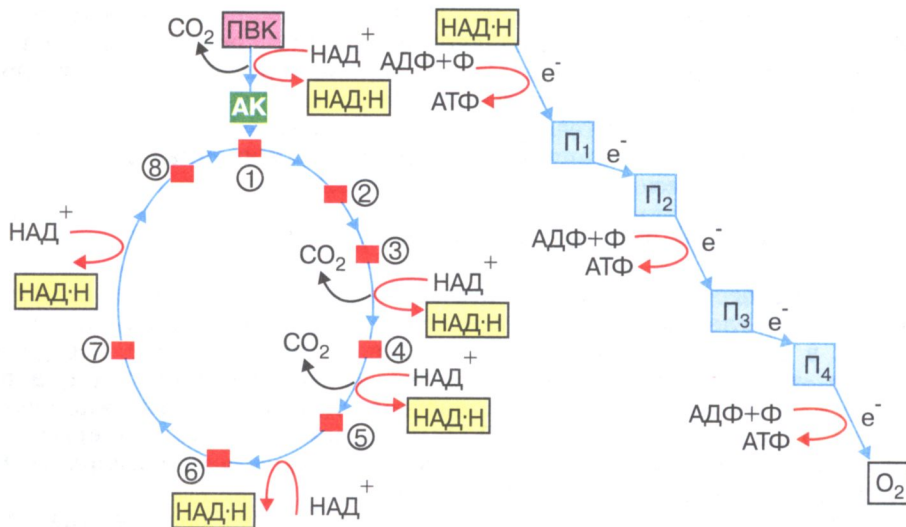


Рис. 20. Биологическое окисление с участием кислорода. Слева — цикл Кребса; справа — цепь переноса электронов. ПВК — пировиноградная кислота; АК — ацетил-КоА; красные квадраты под номерами 1—8 — органические кислоты, переносящие в цикле Кребса остаток окисляемой уксусной кислоты; П₁—П₄ — переносчики электронов в цепи

Ацетил-КоА, вступая в цикл Кребса, соединяется с органической кислотой (на рис. 20, — это 8), которая служит своего рода переносчиком остатка уксусной кислоты. Ацетил-КоА, соединяясь со своим переносчиком — 8, образует соединение 1, в составе которого начинается окисление остатка уксусной кислоты. Перемещаясь по ферментному конвейеру цикла Кребса (на рисунке 20 ферменты обозначены стрелками на кольце), остаток уксусной кислоты постепенно полностью окисляется. При этом образуются две молекулы CO_2 и, в результате восстановления НАД^+ , четыре молекулы $\text{НАД}\cdot\text{Н}$, в которых запасена энергия высокоэнергетических электронов остатка уксусной кислоты. Структуры переносчиков (они также являются органическими кислотами) и самого остатка уксусной кислоты при прохождении по циклу Кребса меняются: из соединения 1 возникают соединения 2, 3, 4, 5, 6, 7 и, наконец, 8, которое готово снова присоединить остаток уксусной кислоты (АК). Таким образом, круг замыкается.

Самый важный результат процессов, происходящих в цикле Кребса, — образование богатых энергией молекул $\text{НАД}\cdot\text{Н}$. На последнем этапе аэробного процесса, а именно в цепи переноса электронов, энергия молекул $\text{НАД}\cdot\text{Н}$ служит для синтеза универсального «аккумулятора» энергии — молекул АТФ.

Цепь переноса электронов. Окислительное фосфорилирование. На этом этапе высокоэнергетические электроны $\text{НАД}\cdot\text{Н}$ перемещаются по многоступенчатой цепи переносчиков, как по лестнице, идущей вниз. При переходе с высшей ступени на низшую электрон теряет энергию, которая используется для образования высокоэнергетической связи в АТФ.

Переносчик электронов на высшей ступени способен передать электрон более сильному акцептору электронов на низшей ступени. Переносчик-акцептор становится донором электрона, когда передает его еще более сильному акцептору. Самый сильный акцептор электрона — кислород, расположенный в конце цепи (рис. 20, *справа*).

При прохождении высокоэнергетического электрона $\text{НАД}\cdot\text{Н}$ по «ступенькам» этой цепи до кислорода за счет его энергии три молекулы АДФ фосфорилируются до трех молекул АТФ.

В результате присоединения к кислороду четырех электронов (e^-), пришедших из цепи переноса, и четырех протонов (H^+) из водной среды молекула кислорода восстанавливается до двух молекул воды:



Таким образом происходит полное окисление глюкозы до CO_2 (в цикле Кребса) и H_2O (в цепи переноса электронов), так же как если бы глюкоза сгорала в пламени костра, где ее энергия ушла бы в тепло. Однако при биологическом окислении только часть химической энергии превращается в тепловую. За счет окисления одной молекулы глюкозы образуется 38 молекул АТФ, которые используются в клетках и в организме во всех случаях, когда требуется энергия: для движения, транспорта веществ, синтеза нуклеиновых кис-

лот, белков, углеводов и многого другого (в том числе и для умственной работы, на которую затрачивается много АТФ).

Фосфорилирование АДФ с образованием АТФ сопряжено с окислением и потреблением кислорода. Поэтому процесс этот называют *окислительным фосфорилированием*.

В клетках окислению подвергаются не только глюкоза, но и другие сахара, а также жиры и некоторые аминокислоты. В большинстве случаев в результате многочисленных ферментных превращений из этих соединений образуются ацетил-КоА или органические кислоты (на рис. 20, А, ПВК и 4), которые поступают в цикл Кребса.

Таким образом, окисление пировиноградной и некоторых других органических кислот ведет к образованию НАД \cdot Н. Богатые энергией электроны НАД \cdot Н поступают в цепь переноса и по пути к конечному акцептору — кислороду отдают свою энергию для синтеза АТФ. Цикл Кребса вместе с цепью переноса электронов выступает в роли энергетического «котла», в котором «сгорают» различные пищевые вещества: в цикле Кребса они передают свою энергию НАД \cdot Н, а в цепи переноса электронов за счет окисления НАД \cdot Н образуется АТФ.

Митохондрии — энергетические станции клетки. Очень кратко о митохондриях было рассказано в § 9. Напомним, что эти органеллы обнаруживаются во всех аэробных эукариотических (т. е. содержащих ядра) клетках: в одноклеточных и многоклеточных организмах животных и растений (как мы уже упоминали в § 11, в отсутствие освещения растения ведут себя как аэробные организмы). Внутренняя мембрана митохондрий образует многочисленные складки — *кристы*. Между кристами находится вязкая белоксодержащая масса — *матрикс*. В матриксе расположены все ферменты цикла Кребса, а на внутренней мембране — цепь переноса электронов. В различных типах клеток, на разных этапах развития в каждой клетке может содержаться от нескольких десятков до тысячи митохондрий. Митохондрии имеют собственный генетический аппарат, представленный кольцевыми молекулами ДНК.

Можно считать доказанным, что митохондрии более миллиарда лет тому назад были самостоятельными микроорганизмами. Эти аэробные прокариотические микроорганизмы внедрились в анаэробные эукариотические клетки, и в результате этого возник взаимовыгодный симбиоз. За многие миллионы лет часть бактериальных генов переместилась из митохондриальной в ядерную ДНК, и митохондрии стали зависимыми от клетки-хозяина (как и клетка-хозяин от митохондрий). Митохондриальные рибосомы, транспортные РНК (тРНК) и ряд ферментов митохондрий близки по структуре и свойствам к бактериальным и отличаются от сходных по функциям структур, которые содержатся в цитоплазме клетки-хозяина.

1. Какова роль ферментативного конвейера цикла Кребса?
2. В чем суть цикла Кребса?
3. Что такое окислительное фосфорилирование?
4. Каков энергетический эффект полного окисления глюкозы?

Глава IV. НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИНФОРМАЦИЯ И РЕАЛИЗАЦИЯ ЕЕ В КЛЕТКЕ

Организмы обладают способностью передавать следующим поколениям свои признаки и особенности, т. е. воспроизводить себе подобных. Это явление наследования признаков основано на передаче из поколения в поколение *наследственной информации*. Материальным носителем этой информации являются молекулы ДНК.

Передача наследственной информации от одного поколения клеток к другому, от одного поколения организмов к последующему обеспечивается некоторыми фундаментальными свойствами ДНК. Она удваивается в каждом поколении клеток и может неопределенно долго воспроизводиться без каких-либо изменений. Относительно редкие изменения наследственной информации также могут воспроизводиться и передаваться от поколения к поколению.

§ 14. Генетическая информация. Удвоение ДНК

Одна из самых замечательных особенностей жизни состоит в том, что все живые существа характеризуются общностью строения клеток и происходящих в них процессов (см. § 7). Однако они имеют и очень много различий. Даже особи одного вида различаются по многим свойствам и признакам: морфологическим, физиологическим, биохимическим.

Современная биология показала, что в своей основе сходство и различие организмов определяются в конечном счете набором белков. Чем ближе организмы друг к другу в систематическом положении, тем более сходны их белки.

Некоторые белки, выполняющие одинаковые функции, могут иметь сходное строение в клетках не только разных видов, но даже более далеких групп организмов. Например, инсулин (гормон поджелудочной железы), регулирующий уровень сахара в крови, близок по строению у собаки и человека. Однако большинство белков, выполняющих одну и ту же функцию, несколько отличаются по строению у разных представителей одного и того же вида. Примером могут служить белки групп крови у человека. Такое разнообразие белков лежит в основе специфичности каждого организма.

Известно, что в эритроцитах (красных кровяных клетках дисковидной формы) содержится белок гемоглобин, который доставляет кислород ко всем клеткам тела. Это сложный белок. Каждая его молекула состоит из четырех полипептидных цепей. У людей, страдающих тяжелым наследственным заболеванием — серповидноклеточной анемией, эритроциты похожи не на диски, как обычно, а на серпы. Причина изменения формы клетки — в различии первичной структуры гемоглобина у больных и здоровых людей. В чем же это различие? В двух из четырех цепей нормального гемоглобина на ше-



НИКОЛАЙ КОНСТАНТИНОВИЧ КОЛЬЦОВ (1872—1940) — отечественный зоолог, цитолог, генетик. Основоположник экспериментального метода исследований в биологии в нашей стране. Впервые выступил с теорией матричной репродукции хромосом. Основатель Института экспериментальной биологии. Был инициатором создания Всесоюзного института экспериментальной медицины, на основе которого впоследствии была создана Академия медицинских наук.

стом месте стоит глутаминовая кислота. При серповидноклеточной анемии она заменена на аминокислоту валин. Из 574 аминокислот, входящих в состав гемоглобина, заменены только две (по одной в двух цепях). Но это приводит к существенному изменению третичной и четвертичной структуры белка и, как следствие, к изменению формы и нарушению функции эритроцита. Серповидные эритроциты плохо справляются со своей задачей — переносом кислорода.

ДНК — матрица для синтеза белков. Каким же образом в эритроцитах здорового человека образуются миллионы идентичных молекул гемоглобина, как правило, без единой ошибки в расположении аминокислот? Почему в эритроцитах больных серповидноклеточной анемией все молекулы гемоглобина имеют одну и ту же ошибку в одном и том же месте?

Для ответа на эти вопросы обратимся к примеру с книгопечатанием. Учебник, который вы держите в руках, издан тиражом n экземпляров. Все n книг отпечатаны с одного шаблона — типографской матрицы, поэтому они совершенно одинаковы. Если бы в матрицу вкралась ошибка, то она была бы воспроизведена во всех экземплярах. Роль матрицы в клетках живых организмов выполняют молекулы ДНК. ДНК каждой клетки несет информацию не только о структурных белках, определяющих форму клетки (вспомните эритроцит), но и о всех белках-ферментах, белках-гормонах и других белках.

Углеводы и липиды образуются в клетке в результате сложных химических реакций, каждая из которых катализируется своим белком-ферментом. Владая информацией о ферментах, ДНК программирует структуру и других органических соединений, а также управляет процессами их синтеза и расщепления.

Поскольку молекулы ДНК являются матрицами для синтеза всех белков, в ДНК заключена информация о структуре и деятельности клеток, о всех признаках каждой клетки и организма в целом.

Каждый белок представлен одной или несколькими полипептидными цепями. Участок молекулы ДНК, служащий матрицей для син-

теза одной полипептидной цепи, т. е. в большинстве случаев одного белка, называют *геном*. Каждая молекула ДНК содержит множество разных генов. Вся информация, заключенную в молекулах ДНК, называют *генетической*, а всю совокупность ДНК клетки называют *геномом*. Идея о матричном принципе синтеза белков впервые была сформулирована еще в 20-х гг. XX в. выдающимся отечественным биологом Николаем Константиновичем Кольцовым.

Удвоение ДНК. Молекулы ДНК обладают поразительным свойством, не присущим ни одной другой из известных молекул, — способностью к удвоению. Что представляет собой процесс удвоения? Вы помните, что двойная спираль ДНК построена по принципу комплементарности (см. рис. 7). Этот же принцип лежит в основе удвоения молекул ДНК. С помощью специальных ферментов водородные связи, скрепляющие нити ДНК, разрываются, нити расходятся, и к каждому нуклеотиду каждой из этих нитей последовательно пристраиваются комплементарные нуклеотиды. Разошедшиеся нити исходной (материнской) молекулы ДНК являются матричными — они задают порядок расположения нуклеотидов во вновь синтезируемой цепи. В результате действия сложного набора ферментов происходит соединение нуклеотидов друг с другом. При этом образуются новые нити ДНК, комплементарные каждой из разошедшихся цепей (рис. 21). Таким образом, в результате удвоения создаются две двойные спирали ДНК (дочерние молекулы), каждая из них имеет одну нить, полученную от материнской молекулы, и одну нить, синтезированную вновь.

Процесс матричного синтеза ДНК, осуществляемый ферментами ДНК-полимеразами, называют *репликацией*.

Дочерние молекулы ДНК ничем не отличаются друг от друга и от материнской молекулы. При делении клетки дочерние молекулы ДНК расходятся по двум образу-

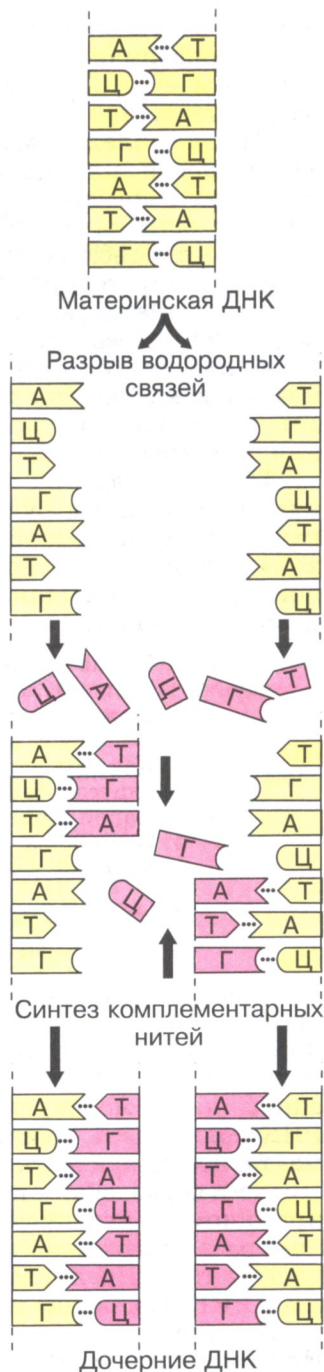


Рис. 21. Схема удвоения ДНК

щимся клеткам, каждая из которых вследствие этого будет иметь ту же информацию, которая содержалась в материнской клетке. Так как гены — это участки молекул ДНК, то две дочерние клетки, образующиеся при делении, имеют одинаковые гены.

Каждая клетка многоклеточного организма возникает из одной зародышевой клетки в результате многократных делений, поэтому все клетки организма имеют одинаковый набор генов. Случайно возникшая ошибка в гене зародышевой клетки будет воспроизведена в генах миллионов ее потомков. Вот почему все эритроциты большого серповидноклеточной анемией имеют одинаково «испорченный» гемоглобин. Дети, больные анемией, получают «испорченные» гены от родителей через их половые клетки. Информация, заключенная в ДНК клеток (генетическая информация), передается не только из клетки в клетку, но и от родителей к детям. (Подробно об этом будет рассказано в главе VII.) *Ген является единицей генетической, или наследственной, информации.*

Трудно, глядя на типографскую матрицу, судить о том, хорошая или плохая книга будет по ней напечатана. Невозможно судить и о качестве генетической информации по тому, «хороший» или «плохой» ген получили потомки по наследству, до тех пор, пока на основе этой информации не будут построены белки и не разовьется целый организм.

- ▶ 1. Какие вещества обуславливают индивидуальные различия организмов?
- ▶ 2. Может ли замена одной аминокислоты в полипептидной цепи сказаться на функции белка?
- ▶ 3. Как вы понимаете фразу: «Молекулы ДНК — матрицы для синтеза белков»?
- 4. Какой принцип лежит в основе удвоения молекул ДНК?
- ▶ 5. Одинакова ли генетическая информация в клетке печени и в нервной клетке одного и того же организма?

§ 15. Образование информационной РНК по матрице ДНК. Генетический код

Транскрипция. К рибосомам, местам синтеза белков, из ядра поступает несущий информацию посредник, способный пройти через поры ядерной оболочки. Таким посредником является информационная РНК (иРНК). Это одноцепочечная молекула, комплементарная одной нити молекулы ДНК (см. § 5). Специальный фермент — РНК-полимераза, двигаясь по ДНК, подбирает по принципу комплементарности нуклеотиды и соединяет их в единую цепочку (рис. 22). Процесс образования иРНК называется *транскрипцией* (от лат. «транскрипцио» — переписывание). Если в нити ДНК стоит тимин, то полимеразы включает в цепь иРНК аденин, если стоит гуанин — включает цитозин, если в ДНК стоит аденин — включает урацил (в состав РНК не входит тимин).

По длине каждая из молекул иРНК в сотни раз короче ДНК. Информационная РНК — копия не всей молекулы ДНК, а только

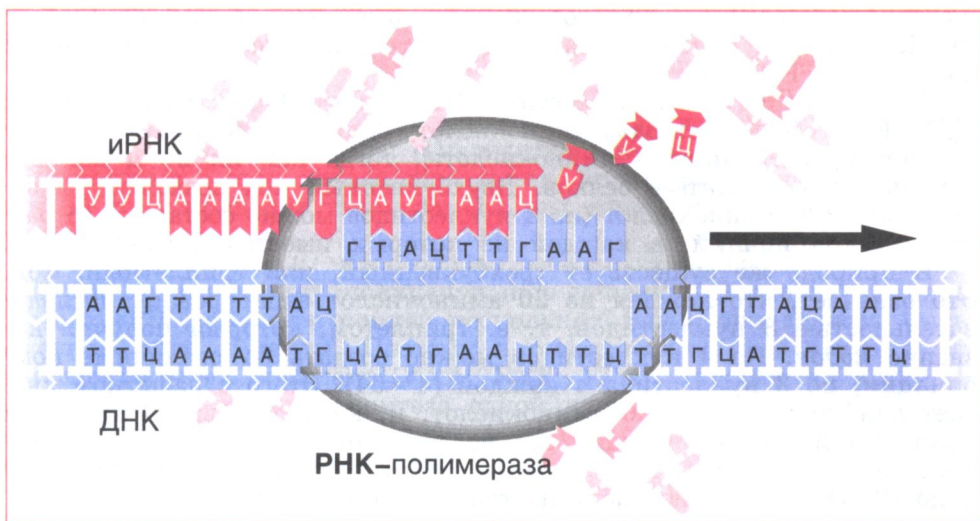


Рис. 22. Схема образования иРНК по матрице ДНК

части ее, одного гена или группы рядом лежащих генов, несущих информацию о структуре белков, необходимых для выполнения одной функции. У прокариот такую группу генов называют *опероном*. (О том, как гены объединены в оперон и как организовано управление транскрипцией, вы прочтете в § 17.)

В начале каждой группы генов находится своего рода посадочная площадка для РНК-полимеразы — *промотор*. Это специфическая последовательность нуклеотидов ДНК, которую фермент «узнает» благодаря химическому родству. Только присоединившись к промотору, РНК-полимераза способна начать синтез иРНК. В конце группы генов фермент встречает сигнал (определенную последовательность нуклеотидов), означающий конец переписывания. Готовая иРНК отходит от ДНК, покидает ядро и направляется к месту синтеза белков — рибосоме, расположенной в цитоплазме клетки.

В клетке генетическая информация передается благодаря транскрипции от ДНК к белку:



Генетический код и его свойства. Генетическая информация, содержащаяся в ДНК и в иРНК, заключена в последовательности расположения нуклеотидов в молекулах. Каким же образом иРНК кодирует (шифрует) первичную структуру белков, т. е. порядок расположения аминокислот в них? Суть кода заключается в том, что последовательность расположения нуклеотидов в иРНК определяет последовательность расположения аминокислот в белках. Этот код называют *генетическим*, его расшифровка — одно из великих достижений науки.носителем генетической информации является ДНК,

но так как непосредственное участие в синтезе белка принимает и РНК — копия одной из нитей ДНК, то генетический код записан на «языке» РНК.

Код триплетен. В состав РНК входят 4 нуклеотида: А, Г, Ц, У. Если обозначить одну аминокислоту одним нуклеотидом, то можно зашифровать лишь 4 аминокислоты, тогда как их 20 и все они используются в синтезе белков. Двухбуквенный код позволил бы зашифровать 16 аминокислот (из 4 нуклеотидов можно составить 16 различных комбинаций, в каждой из которых имеется 2 нуклеотида).

В природе же существует трехбуквенный, или триплетный, код. Это означает, что каждая из 20 аминокислот зашифрована последовательностью 3 нуклеотидов, т. е. триплетом, который получил название *кодона*. Из 4 нуклеотидов можно создать 64 различные комбинации, по 3 нуклеотида в каждой ($4^3=64$). Этого с избытком хватает для кодирования 20 аминокислот, и, казалось бы, 44 триплета являются лишними. Однако это не так. Почти каждая аминокислота шифруется более чем одним кодоном (от 2 до 6). Это видно из таблицы генетического кода.

Таблица генетического кода

Аминокислота	Кодирующие триплеты — кодоны					
Аланин	ГЦУ	ГЦЦ	ГЦА	ГЦГ		
Аргинин	ЦГУ	ЦГЦ	ЦГА	ЦГГ	АГА	АГГ
Аспарагин	ААУ	ААЦ				
Аспарагиновая кислота	ГАУ	ГАЦ				
Валин	ГУУ	ГУЦ	ГУА	ГУГ		
Гистидин	ЦАУ	ЦАЦ				
Глицин	ГГУ	ГГЦ	ГГА	ГГГ		
Глутамин	ЦАА	ЦАГ				
Глутаминовая кислота	ГАА	ГАГ				
Изолейцин	АУУ	АУЦ	АУА			
Лейцин	ЦУУ	ЦУЦ	ЦУА	ЦУГ	УУА	УУГ
Лизин	ААА	ААГ				
Метионин	АУГ					
Пролин	ЦЦУ	ЦЦЦ	ЦЦА	ЦЦГ		
Серин	УЦУ	УЦЦ	УЦА	УЦГ	АГУ	АГЦ
Тирозин	УАУ	УАЦ				
Треонин	АЦУ	АЦЦ	АЦА	АЦГ		
Триптофан	УГГ					
Фенилаланин	УУУ	УУЦ				
Цистеин	УГУ	УГЦ				
Знаки препинания	УГА	УАГ	УАА			

Код однозначен. Каждый триплет шифрует только одну аминокислоту. У всех здоровых людей в гене, несущем информацию об одной из цепей гемоглобина, триплет ГАА или ГАГ, стоящий на шестом месте, кодирует глутаминовую кислоту. У больных серповидноклеточной анемией второй нуклеотид в этом триплете заменен на У. Как видно из таблицы генетического кода, триплеты ГУА или ГУГ, которые в этом случае образуются, кодируют аминокислоту валин. К чему приводит такая замена, вы знаете из предыдущего параграфа.

Между генами имеются знаки препинания. Каждый ген кодирует одну полипептидную цепочку. Поскольку в ряде случаев иРНК является копией нескольких генов, они должны быть отделены друг от друга. Поэтому в генетическом коде существуют три специальных триплета (УАА, УАГ, УГА), каждый из которых обозначает прекращение синтеза одной полипептидной цепи. Таким образом эти триплеты выполняют функцию знаков препинания. Они находятся в конце каждого гена.

Код неперекрывается и внутри гена нет знаков препинания. Поскольку генетический код подобен языку, разберем это его свойство на примере такой, составленной из триплетов, фразы:

жил был кот тих был сер мил мне тот кот

Смысл написанного понятен, несмотря на отсутствие знаков препинания. Если же мы уберем в первом слове одну букву (один нуклеотид в гене), но читать будем также тройками букв, то получится бессмыслица:

илб ылк отт ихб ылс ерм илм нет отк от

Бессмыслица возникает и при выпадении одного или двух нуклеотидов из гена. Белок, который считывается с такого «испорченного» гена, не будет иметь ничего общего с тем белком, который кодировался нормальным геном. Поэтому ген в цепи ДНК имеет строго фиксированное начало считывания.

Код универсален. Код един для всех живущих на Земле существ. У бактерий и грибов, злаков и мхов, муравья и лягушки, окуня и пеликана, черепахи, лошади и человека одни и те же триплеты кодируют одни и те же аминокислоты.

- 1. Какой принцип лежит в основе процесса синтеза иРНК?
- 2. Что называют генетическим кодом? Перечислите основные свойства генетического кода.
- ▶ 3. Объясните, почему синтез белка происходит не непосредственно по матрице ДНК, а по иРНК.
- ▶ 4. Используя таблицу генетического кода, нарисуйте участок ДНК, в котором закодирована информация о следующей последовательности аминокислот в белке: — аргинин — триптофан — тирозин — гистидин — фенилаланин —.

§ 16. Биосинтез белков

Как уже было сказано в § 15, информационная РНК, несущая сведения о первичной структуре белковых молекул, синтезируется в ядре. Пройдя через поры ядерной оболочки, иРНК направляется к рибосомам, где осуществляется расшифровка генетической информации — перевод ее с «языка» нуклеотидов на «язык» аминокислот.

Аминокислоты, из которых синтезируются белки, доставляются к рибосомам с помощью специальных РНК, называемых *транспортными* (тРНК). Эти небольшие молекулы, состоящие из 70—90 нуклеотидов, способны сворачиваться таким образом, что образуют структуры, напоминающие по форме лист клевера. В клетке имеется столько же разных типов тРНК, сколько кодонов, шифрующих аминокислоты. На вершине каждого «листа» тРНК имеется последовательность трех нуклеотидов, комплементарных нуклеотидам кодона в иРНК. Такую последовательность нуклеотидов в структуре тРНК называют *антикодоном*. Специальный фермент «узнает» антикодон и присоединяет к «черешку листа» тРНК не какую угодно, а определенную, «свою» аминокислоту. В этом состоит *первый этап* синтеза белка.

Для того чтобы аминокислота включилась в полипептидную цепь белка, она должна оторваться от тРНК. На *втором этапе* синтеза белка тРНК выполняет функцию переводчика с «языка» нуклеотидов на «язык» аминокислот. Такой перевод происходит на рибосо-

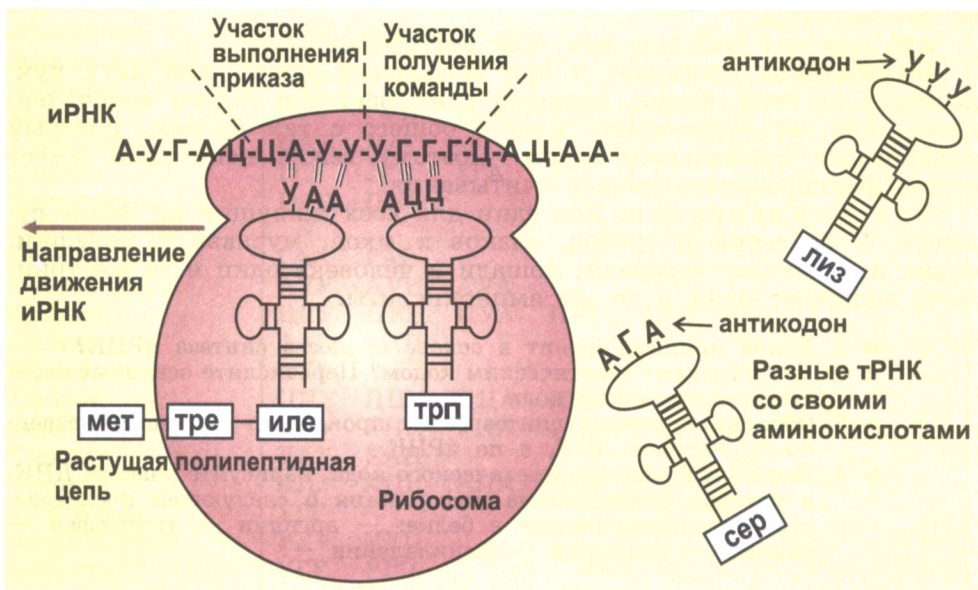


Рис. 23. Схема биосинтеза белка

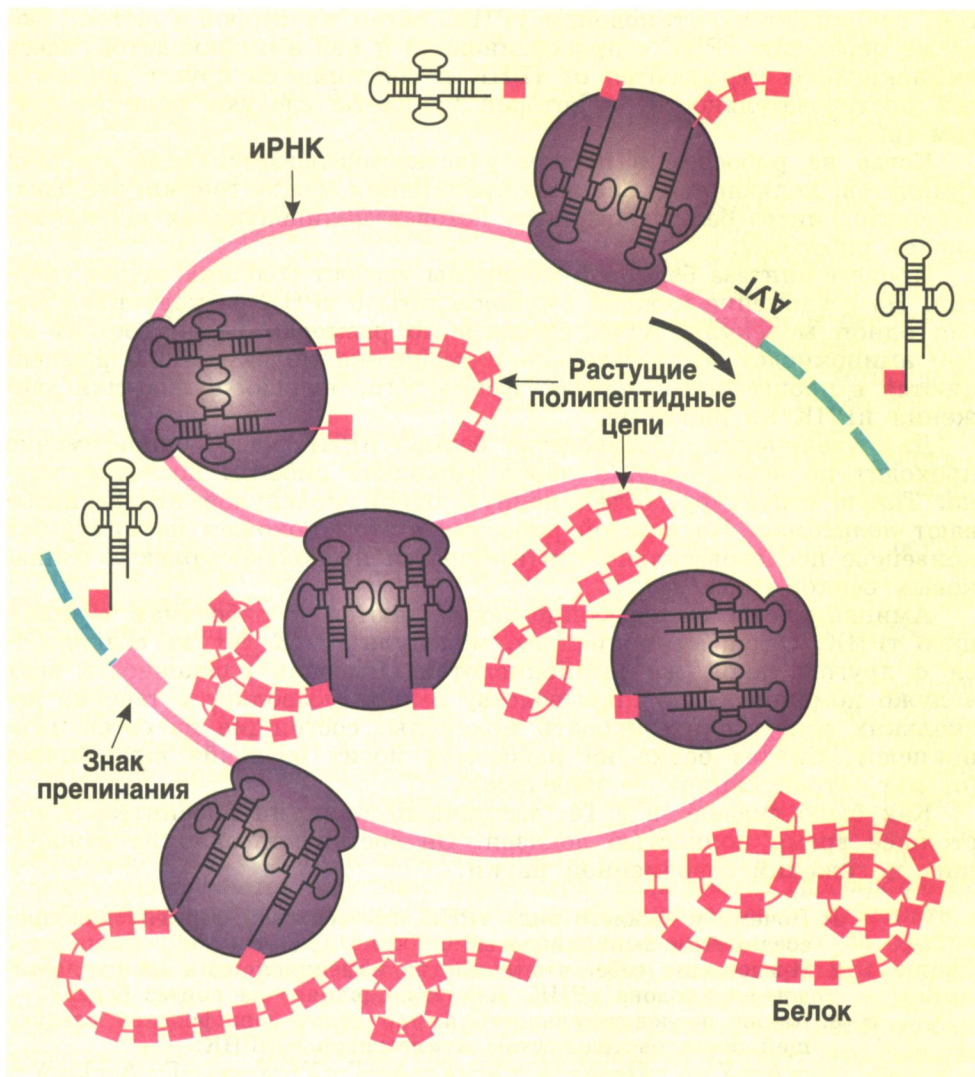


Рис. 24. Синтез белков на полисоме

ме. В ней имеется два участка: на одном тРНК получает команду от иРНК — антикодон узнает кодон, на другом — выполняется приказ — аминокислота отрывается от тРНК.

Третий этап синтеза белка заключается в том, что фермент синтетаза присоединяет оторвавшуюся от тРНК аминокислоту к растущей полипептидной цепи. Информационная РНК непрерывно скользит по рибосоме, каждый триплет сначала попадает в первый участ

ток, где узнается антикодоном тРНК, затем на второй участок. Сюда же переходит тРНК с присоединенной к ней аминокислотой, здесь аминокислоты отрываются от тРНК и соединяются друг с другом в той последовательности, в которой триплеты следуют один за другим (рис. 23).

Когда на рибосоме в первом участке оказывается один из трех триплетов, являющихся знаками препинания между генами, это означает, что синтез белка завершен. Готовая полипептидная цепь отходит от рибосомы.

Процесс синтеза белковой молекулы требует больших затрат энергии. На соединение каждой аминокислоты с тРНК расходуется энергия одной молекулы АТФ. Средний по размерам белок состоит из 500 аминокислот, следовательно, столько же молекул АТФ расщепляются в процессе его синтеза. Кроме того, энергия нужна для движения иРНК по рибосоме.

Для увеличения производства белков иРНК часто одновременно проходит не через одну, а через несколько рибосом последовательно. Такую структуру, объединенную одной молекулой иРНК, называют *полисомой*. На каждой рибосоме в этом похожем на нитку бус конвейере последовательно синтезируются несколько молекул одинаковых белков (рис. 24).

Аминокислоты бесперебойно поставляются к рибосомам с помощью тРНК. Отдав аминокислоту, молекула тРНК тут же соединяется с другой такой же аминокислотой. Высокая слаженность всех «служб комбината» по производству белков позволяет в течение нескольких минут синтезировать молекулы, состоящие из сотен аминокислот. Синтез белка на рибосомах носит название *трансляции* (от лат. «трансляцио» — передача).

Как было сказано в § 14, матричный принцип биосинтеза в настоящее время полностью доказан. Он составляет одно из важнейших положений современной науки.

- ▶ 1. Почему у каждого вида тРНК имеется свой фермент для присоединения аминокислоты?
- ▶ 2. Представьте себе, что в клетке изменился один из нуклеотидов антикодона тРНК. Как это повлияет на синтез белка?
- ▶ 3. Какая последовательность аминокислот зашифрована следующей последовательностью нуклеотидов в иРНК:
—А—У—Г—Ц—У—У—У—У—А—Г—У—У—А—Г—А—Г—У—Г—?

§ 17. Регуляция транскрипции и трансляции

Клетки разных тканей одного организма отличаются набором ферментов и других белков. Например, амилаза — фермент, расщепляющий крахмал, образуется как клетками слюнных желез, так и в поджелудочной железе человека, в которой синтезируется и белковый гормон инсулин. Только в эритроцитах образуется гемоглобин, только в клетках гипофиза синтезируются белки гормона рос-

та. Но все эти разные клетки произошли от одной оплодотворенной яйцеклетки в результате множества делений, следующих одно за другим. Перед каждым делением в клетке происходит процесс удвоения ДНК. Следовательно, во всех клетках тела имеется одинаковый набор молекул ДНК — одна и та же генетическая информация о составе и структуре белков.

Почему же клетки, содержащие в своем ядре одинаковую генетическую информацию, производят различные белки? Дело в том, что в разных клетках транскрибируются разные участки ДНК, т. е. образуются разные иРНК, по которым синтезируются разные белки. Специализация клетки определяется не всеми имеющимися генами, а только теми, с которых информация была прочтена и реализована в виде белков. Итак, в каждой клетке реализуется не вся, а только часть имеющейся генетической информации. Кроме того, даже специфичные для данной клетки белки не образуются в ней все одновременно. В разное время в зависимости от нужд клетки в ней синтезируются разные белки. Имеется сложный механизм, регулирующий «включение» и «выключение» генов на разных этапах жизни клетки.

Регуляция транскрипции и трансляции у бактерий. Как осуществляется регуляция синтеза отдельных белков, мы рассмотрим на примере относительно просто устроенной бактериальной клетки. Известно, что, пока в питательную среду, в которой живет бактерия, не добавлен сахар, в клетке нет ферментов, необходимых для его расщепления. Бактерия не тратит энергию АТФ на синтез белков, ненужных ей в данный момент. Однако через несколько секунд после добавления сахара в клетке синтезируются все ферменты, последовательно превращающие его в продукт, необходимый для жизнедеятельности бактерий. Вместо сахара может быть другое соединение, появление которого в клетке «включает» синтез ферментов, расщепляющих его до конечного продукта. Соединения, которые в клетке подвергаются действию ферментов, называются *субстратами*.

Ферменты, участвующие в одной цепи превращения субстрата в конечный продукт, закодированы в расположенных друг за другом генах одного оперона. Между этими генами, называемыми *структурными* (так как они определяют структуру ферментов), и промотором — посадочной площадкой для РНК-полимеразы есть особый участок ДНК — *оператор*. Он так называется потому, что именно с него начинается операция — синтез иРНК. С оператором взаимодействует специальный белок — *репрессор*. Пока репрессор «сидит» на операторе, полимеразы не может сдвинуться с места и начать синтез иРНК (рис. 25).

Когда в клетку попадает субстрат А, для расщепления которого нужны ферменты Ф-1, Ф-2, Ф-3, закодированные в структурных генах оперона А, одна из молекул субстрата связывается с репрессором, мешающим считывать информацию об этих ферментах. Репрессор, связанный молекулой субстрата, теряет способность взаимодействовать с оператором, отходит от него и освобождает дорогу

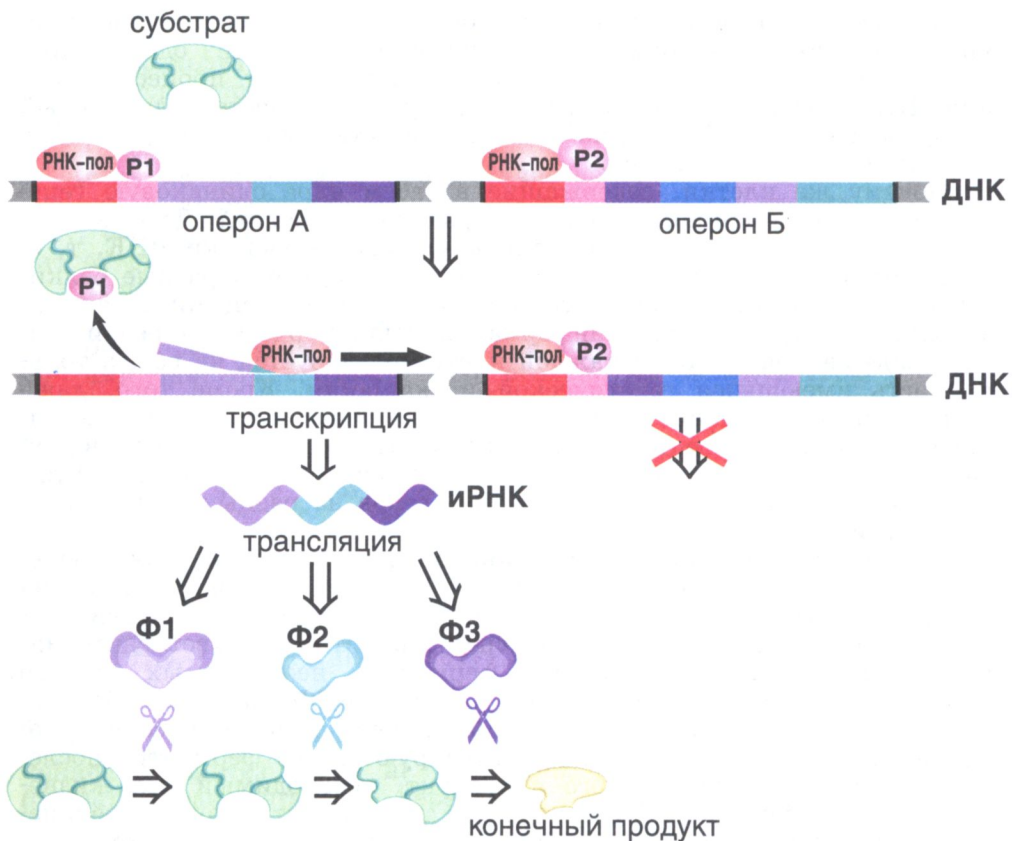


Рис. 25. Схема регуляции транскрипции и трансляции у бактерий. РНК-пол — РНК-полимераза; P1 и P2 — разные белки-репрессоры; Φ1, Φ2, Φ3 — ферменты

РНК-полимеразе. Полимераза синтезирует иРНК, которая обеспечивает на рибосомах синтез ферментов, расщепляющих субстрат А. Как только последняя молекула субстрата А будет преобразована в конечный продукт, освобожденный репрессор возвратится на оператор и закроет путь полимеразе. Транскрипция и трансляция прекратятся; иРНК и ферменты, выполнив свои функции, расщепляются соответственно до нуклеотидов и аминокислот.

Другой оперон, содержащий группу генов, в которых закодированы ферменты для расщепления субстрата Б, остается закрытым до поступления в клетку молекул этого субстрата (рис. 25). В ряде случаев конечные продукты одних цепей превращений могут служить субстратами для новых биохимических конвейеров. Не каждый оперон имеет несколько структурных генов, есть опероны, содержащие лишь один ген. Количество структурных генов в опероне

зависит от сложности биохимических превращений того или иного субстрата.

Регуляция у высших организмов. Регуляция генной активности у высших организмов намного сложнее, чем у бактерий. У эукариот наряду с регуляторными процессами, влияющими на функционирование отдельной клетки, существуют системы регуляции организма как целого. Гормоны образуются в специализированных клетках желез внутренней секреции и с кровью разносятся по всему телу. Но регулируют они процессы синтеза РНК и белков лишь в так называемых *клетках-мишенях*. Гормоны связываются с *белками-рецепторами*, расположенными в мембранах таких клеток, и включают системы изменения структуры клеточных белков. Те, в свою очередь, могут влиять как на синтез белков на рибосомах, так и на транскрипцию определенных генов. Каждый гормон через систему посредников активизирует свою группу генов. Так, например, адреналин включает синтез ферментов, расщепляющих гликоген мышц до глюкозы, а другой гормон — инсулин влияет на образование гликогена из глюкозы в печени.

В отличие от прокариот, у которых процессы транскрипции и трансляции не разобщены во времени и в пространстве, у эукариот синтез РНК происходит в ядре клетки, а синтез белков — в цитоплазме. Образующиеся в ядре информационные РНК подвергаются там целому ряду изменений под действием ферментов и в комплексе с различными белками проходят через ядерную оболочку. Разные иРНК транслируются в разное время после их образования. Это зависит от того, с какими белками они связаны в цитоплазме. В отсутствие гормонального сигнала некоторые иРНК остаются нетранслированными долгое время.

Разнообразие форм и функций клеток разных органов зависит от сложного взаимодействия различных генов между собой и с многочисленными веществами, попадающими в клетку извне или образующимися в ней. Познание регуляторных механизмов транскрипции и трансляции необходимо для управления процессами реализации генетической информации.

- ▶ 1. Почему клетки разных тканей различаются и по форме и по функциям?
- 2. Как регулируется образование иРНК у бактерий?
- 3. Какие гены входят в один оперон?
- 4. Какова роль гормонов в регуляции транскрипции и трансляции у человека?

§ 18. Вирусы

Вирусы — это неклеточные формы жизни. Они являются *облигатными* (обязательными) внутриклеточными паразитами, т. е. вирусы могут функционировать, только попав внутрь бактериальной или эукариотической клетки.

ДМИТРИЙ ИОСИФОВИЧ ИВАНОВСКИЙ (1863—1920) — отечественный ученый. Открыл проходящий через фильтр (в отличие от бактерий) возбудитель болезни табака (табачной мозаики). Это был первый из описанных вирусов.



Первооткрыватель вирусов Д. И. Ивановский еще в 1892 г. выявил два их основных свойства — они столь малы, что проходят через фильтры, задерживающие бактерии, и их невозможно, в отличие от клеток, выращивать на искусственных питательных средах. Вирусы (их размеры от 20 до 300 нм) удалось увидеть лишь с помощью электронного микроскопа в 30-х годах XX в.

По остроумному определению Нобелевского лауреата П. Медава-ра вирусы — «это плохие новости в упаковке из белка». В значительной степени это действительно так: ведь попавшие в клетку вирусные гены — «плохие новости» — приводят к нарушению нормальных процессов в клетке, в ряде случаев к ее гибели, а также к заболеванию всего организма. Недаром свое название вирусы получили от латинского слова «вирус» — яд.

Ни один из известных вирусов не способен к самостоятельному существованию. Лишь попав в клетку, генетический материал вируса воспроизводится, переключая работу клеточных биохимических конвейеров на производство вирусных белков: как ферментов, необходимых для репликации вирусного генома — *всей совокупности его генов*, так и белков оболочки вируса. В клетке же происходит и сборка из нуклеиновых кислот и белков многочисленных потомков одного попавшего в нее вируса.

Отдельные вирусные частицы — *вирионы* представляют собой симметричные тела, состоящие из повторяющихся элементов. Внутри каждого вириона находится генетический материал, представленный молекулами ДНК или РНК. Есть вирусы, содержащие одну молекулу двухцепочечной ДНК в кольцевой или линейной форме; вирусы с одноцепочечной кольцевой ДНК; одноцепочечной или двухцепочечной РНК; содержащие две идентичные одноцепочечные РНК.

Генетический материал вируса окружен *капсидом* — белковой оболочкой, защищающей его как от действия нуклеаз — ферментов,

разрушающих нуклеиновые кислоты, так и от воздействия ультрафиолетового излучения. Кроме того, капсид обеспечивает прикрепление вируса к поверхности клеточной мембраны, так как содержит молекулы, с которыми взаимодействуют рецепторы мембран клетки. Капсиды состоят из многократно повторенных полипептидных цепей одного или нескольких типов белков.

Большинство вирионов имеет форму палочек или правильных многогранников. У вирионов в форме палочек в центре находится спирально закрученная нуклеиновая кислота. Капсид состоит из идентичных субъединиц белка, расположенных вдоль молекулы нуклеиновой кислоты. Такое строение имеет большинство вирусов, поражающих растения, и некоторые вирусы бактерий, так называемые *бактериофаги* или просто *фаги*. Так, например, первый из описанных вирусов, вирус табачной мозаики (ВТМ), содержит спиральную молекулу РНК, заключенную в белковый капсид, состоящий из 2130 идентичных полипептидных субъединиц (рис. 26).

У большей части вирусов, вызывающих болезни человека и животных, капсид почти всегда имеет форму икосаэдра — правильно-двадцатигранника с двенадцатью вершинами и гранями из равносторонних треугольников.

Существуют вирусы и с более сложным строением. Некоторые фаги, помимо икосаэдрической головки, содержащей генетический материал, имеют полый цилиндрический отросток, окруженный чехлом из сократительных белков и заканчивающийся площадкой с шестью короткими выростами и шестью длинными фибриллами — нитями (рис. 27). Такая сложная конструкция обеспечивает впрыскивание генетического материала внутрь бактериальной клетки.

Многие вирусы, помимо белкового капсида, имеют еще и внешнюю оболочку. Кроме вирусных белков и гликопротеинов (белков, связанных с углеводами), она содержит еще и липиды, позаимство-

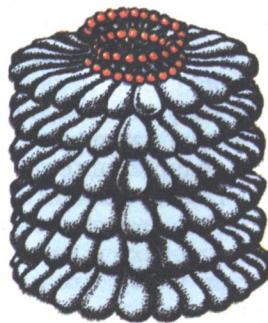
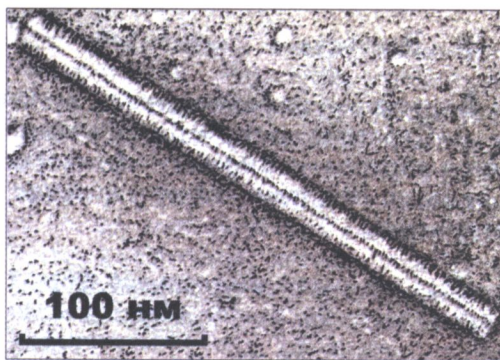


Рис. 26. Вирус табачной мозаики.

Слева — электронно-микроскопическая фотография, справа — модель, на которой показана спиральная укладка белковых субъединиц вокруг молекулы РНК

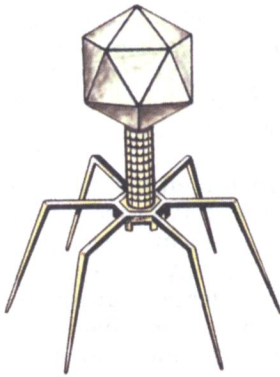


Рис. 27. Схематическое изображение фага

ванные из плазматической мембраны клетки хозяина. Вирус гриппа — пример спирального вириона с оболочкой в виде правильного многогранника. Его геном составляют восемь разных фрагментов одноцепочечной РНК.

Две одинаковые одноцепочечные молекулы РНК внутри белкового капсида содержат некоторые онкогенные (опухолеродные) вирусы. Они имеют еще и внешнюю оболочку, состоящую из двойного липидного слоя плазматической мембраны клетки-хозяина, а также белков и гликопротеинов вирусного происхождения. Такое же строение имеет вирус иммунодефицита человека (ВИЧ), вызывающий синдром приобретенного иммунного дефицита (СПИД).

Из онкогенных вирусов первым был открыт вирус саркомы Рауса, вызывающий злокачественные опухоли у кур. Изучение механизма трансформации клетки, т. е. превращения из нормальной в раковую, привело в 1970 г. американских ученых Г. Темина и Д. Балтимора к открытию явления *обратной транскрипции*. Вирус саркомы Рауса содержит фермент, называемый *обратной транскриптазой*. Этот фермент осуществляет синтез двуцепочечной ДНК, используя в качестве матрицы одноцепочечную вирусную РНК. Образовавшаяся молекула ДНК может встроиться в хромосому клетки-хозяина. Такой процесс встраивания в хромосомную ДНК называют *интеграцией*. Вирусный геном в форме интегрированной ДНК, синтезированной по проникшей в клетку вирусной РНК с помощью обратной транскриптазы, называют *провирусом*. Провирус становится частью генетического материала клетки, реплицируется вместе с клеточной ДНК и при делении передается дочерним клеткам. В скрытой форме провирус может пребывать бесконечно долгое время, переходя от родителей к потомкам через сперматозоид или яйцеклетку. Канцерогенные, т. е. приводящие к раку, факторы, такие, как рентгеновские лучи, табачный дым, асбестовая пыль, некоторые продукты переработки нефти, бензол и др., могут активировать провирус в отдельных клетках. В них образуются вирусные РНК и белки, происходит злокачественная трансформация.

РНК-содержащие вирусы, являющиеся первопричиной злокачественной трансформации, называют онкогенными *ретровирусами* (от лат. «ретро» — обратно, назад), потому что обратная транскрипция является необходимым этапом в их размножении. К ретровирусам относят и возбудитель СПИДа. Он внедряется в центральные клетки иммунной системы Т-лимфоциты, так как на их поверхности есть рецепторы, способные связываться с белками внешней оболочки ВИЧ. Иммунная система человека утрачивает свои защитные свойства и оказывается не в состоянии противостоять возбудителям различных болезней. ВИЧ передается при половом контакте, через зараженную кровь (совместное пользование загрязненными иглами для

введения наркотиков, переливание непроверенной крови, случайный контакт медицинских работников с кровью больного), от матери к плоду во время беременности или новорожденному при родах. Средняя продолжительность жизни инфицированного человека составляет 7—10 лет.

При нормальной транскрипции вирусной ДНК, интегрированной в хромосому клетки, могут транскрибироваться и расположенные рядом гены самой клетки. После обратной транскрипции вирусной РНК эти гены могут встраиваться в хромосомы другого организма и оказываться в необычном для них окружении. Тем самым ретровирусы могут не только привносить в организмы дополнительную генетическую информацию, но и изменять работу генов хозяина. Ретровирусы могут переносить гены между клетками одного организма, между организмами как одного, так и разных видов или классов, когда половая гибридизация исключена. Сегодня вирусы рассматривают не только как возбудителей инфекционных болезней, но и как переносчиков генетической информации между видами. Кроме того, сам факт попадания вируса в живую клетку и перестраивание ее биохимических конвейеров на создание вирусного потомства если и не убивает клетку, то не проходит для нее бесследно. Разрывы хромосом, изменения в порядке расположения генов, а также изменения в самих генах остаются в «генетической памяти» клеток, посещенных незваными пришельцами.

1. Чем определяется разнообразие форм вирионов?
2. Какое влияние оказывают вирусы на организмы, в которых они паразитируют?

§ 19. Генная и клеточная инженерия

Генная инженерия. Развитие молекулярной биологии в конце XX в. привело к ряду открытий, имеющих важное практическое значение. К числу таких достижений принадлежит создание методов синтеза и выделения генов, положивших начало *генной инженерии*.

Мы знаем уже, что гены представляют собой участки ДНК, которые кодируют ферменты, белковые гормоны, защитные, транспортные и иные белки. Многие из этих белков, синтезируемых в клетках бактерий, животных или растений, представляют большую практическую ценность для медицины, сельского хозяйства, промышленности. Однако чаще всего они производятся клетками в малых количествах, и поэтому широкое использование их затруднено или невозможно. Так, важное значение для медицины имеет производство белкового гормона роста. Он вырабатывается гипофизом и контролирует рост человеческого тела, его недостаток приводит к карликовости. Введение этого гормона детям, страдающим карликовостью, обеспечивает им нормальное развитие.

Если бы мы научились вводить в клетки растений новые гены, кодирующие полноценные белки, то такие растения не отличались

бы по пищевой ценности от продуктов животного происхождения. Недостаток животных продуктов (молока, яиц, мяса, рыбы), которые содержат все необходимые аминокислоты, испытывает более половины населения Земли.

В клетках некоторых бактерий есть белки, которые способны с высокой эффективностью превращать световую энергию Солнца в электрическую энергию. Если бы мы могли производить такие белки в больших количествах, то на их основе можно было бы создать промышленные установки для получения дешевой электроэнергии. Эти и многие другие задачи позволяет решать генная инженерия.

Сегодня известно несколько способов получения генов, кодирующих необходимые белки. Так, разработаны методы химического синтеза молекул ДНК с заданной последовательностью нуклеотидов. Более того, уже синтезирован таким способом ряд генов, кодирующих белковые гормоны и *интерфероны* — белки, защищающие человека и животных от вирусов.

Наконец, необходимые гены можно не синтезировать, а выделять готовыми из множества генов. Разработана специальная техника выделения одиночных нужных генов из всей массы ДНК, где их имеется несколько десятков тысяч.

Синтезированный или выделенный ген можно встроить в самокопирующуюся ДНК бактериофага и ввести в бактериальную клетку. Такие бактерии начинают синтезировать человеческий или животный гормон, нужный фермент или интерферон. Этим способом в бактерию можно ввести программу синтеза любого белка человека, животного или растения.

Нужный ген человека или другого организма можно ввести в бактерию, не вырезая его из ДНК. На рисунке 28 показана одна из схем получения гена путем обратной транскрипции, встраивания его в бактериальную плазмиду и наработки бактерией «чужого» белка. На первом этапе из клеток выделяют иРНК, считанную с выбранного гена. Затем на ней, как на матрице, синтезируют нить комплементарной ей ДНК (кДНК). Это осуществляют с помощью фермента *обратной транскриптазы*, нуждающейся для начала синтеза в искусственной затравке — коротком фрагменте ДНК, комплементарном матрице. Получается гибридная ДНК-РНК-молекула. После удаления РНК из этой молекулы на оставшейся одноцепочечной ДНК осуществляют синтез второй нити. В результате возникает полноценная молекула ДНК. Используя специальные ферменты, ее встраивают в бактериальную *плазмиду* — кольцевую внехромосомную молекулу ДНК, выполняющую роль переносчика нужного гена. Такой рекомбинантной, т. е. содержащей чужеродную информацию, плазмидой «заражают» бактериальную клетку. В ней плазида реплицируется, и перенесенный ген другого микроорганизма, человека, животного или растения начинает работать. В бактериальной клетке накапливается необходимый белок, остается лишь выделить его из бактериальной массы. Таких бактерий размножают в промышленных масштабах и получают необходимый белок в больших количествах. Все

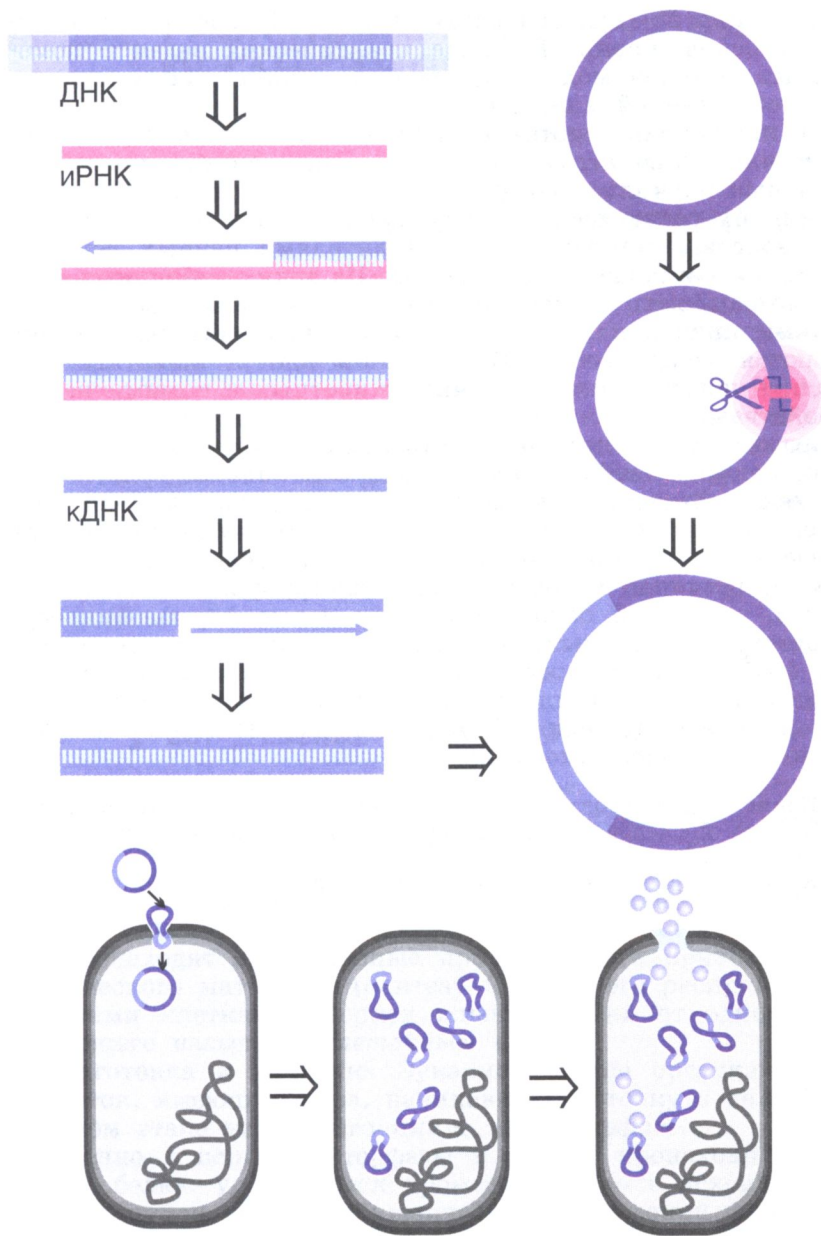


Рис. 28. Схема получения гена требуемого белка

эти технологические приемы основаны на успехах в познании физико-химических основ жизни. Решение практических задач с помощью описанных методов молекулярной биологии и генетики и составляет сущность генной инженерии.

Клеточная инженерия. Биотехнология. К генной инженерии примыкает *клеточная инженерия*, основанная на успехах клеточной биологии. Ученые научились соединять клетки разных видов растений, объединяя их генетические программы. Такие клетки приобретают новые свойства, становятся производителями ценных лекарственных или пищевых веществ, витаминов. Из таких гибридных клеток можно выращивать целые растения с новыми свойствами, объединяющими признаки растений разных видов, которые обычно не скрещиваются между собой. В зародыши клеток животных научились вводить новые гены и получать животных с новыми наследуемыми свойствами.

Не за горами исправление наследственной программы, полученной ребенком от родителей, в том случае, если она содержит «испорченные» гены. Станет возможным введение в зародыш на ранних этапах его развития нормальных генов и тем самым избавление людей от страданий, вызываемых генетическими болезнями.

Человечество вступило в новую эпоху конструирования генетических программ, и на этой основе создаются новые формы микроорганизмов, растений, животных. В технике начинается широкое использование физико-химических принципов работы живой клетки, ее энергетических устройств для решения практических задач и создания промышленных технологий. Возникло перспективное направление в биологии — *биотехнология*.

- 1. Какие задачи стоят перед клеточной и генной инженерией?
- 2. Какова последовательность этапов получения рекомбинантной плазмиды?
- ▶ 3. Каковы перспективы генной и клеточной инженерии?

Глава V. РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

Каждую секунду на Земле гибнет от старости, болезней и хищников астрономическое количество живых существ, и только благодаря размножению, этому универсальному свойству организмов, жизнь на Земле не прекращается.

Может показаться, что процессы размножения у живых существ очень разнообразны, однако все их можно свести к двум формам: бесполому и половому. У некоторых организмов встречаются разные формы размножения. Например, многие растения могут размножаться черенками, отводками, клубнями (бесполое размножение) и семенами (половое).

При половом размножении каждый организм развивается из одной клетки, образующейся от слияния двух половых клеток — мужской и женской.

В основе размножения и индивидуального развития организма лежит процесс деления клеток.

§ 20. Деление клетки. Митоз

Способность к делению — важнейшее свойство клеток. Без деления невозможно представить себе увеличение числа одноклеточных существ, развитие сложного многоклеточного организма из одной оплодотворенной яйцеклетки, возобновление клеток, тканей и даже органов, утраченных в процессе жизнедеятельности организма.

Деление клеток осуществляется поэтапно. На каждом этапе деления происходят определенные процессы. Они приводят к удвоению генетического материала (синтезу ДНК) и его распределению между дочерними клетками. Период жизни клетки от одного деления до следующего называют *клеточным циклом*.

Подготовка к делению. Эукариотические организмы, состоящие из клеток, имеющих ядра, начинают подготовку к делению на определенном этапе клеточного цикла, в *интерфазе*.

Именно в период интерфазы в клетке происходит процесс биосинтеза белка, удваиваются хромосомы. Вдоль исходной хромосомы из имеющихся в клетке химических соединений синтезируется ее точная копия, удваивается молекула ДНК. Удвоенная хромосома состоит из двух половинок — *хроматид*. Каждая из хроматид содержит одну молекулу ДНК.

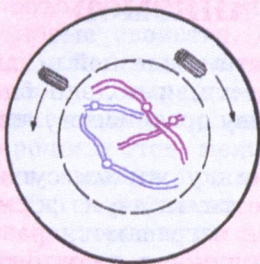
Интерфаза в клетках растений и животных в среднем продолжается 10—20 ч. Затем наступает процесс деления клетки — *митоз*.

ХОД МИТОЗА

ФАЗЫ

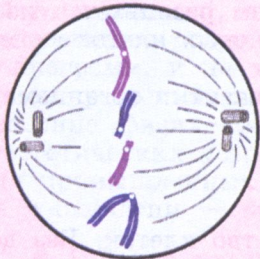
ПРОЦЕССЫ

ПРОФАЗА



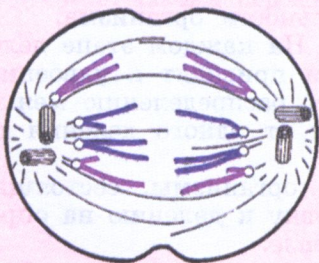
Хромосомы спирализуются, в результате чего становятся видимыми. Каждая хромосома состоит из двух хроматид. Ядерная оболочка и ядрышко разрушаются. В клетках животных центриоли расходятся к полюсам клетки.

МЕТАФАЗА



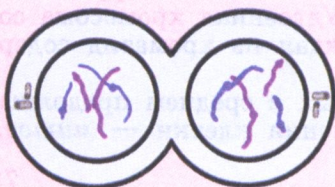
Хромосомы располагаются по экватору клетки, образуется двухполюсное веретено деления.

АНАФАЗА



Центромеры делятся, и хроматиды (дочерние хромосомы) расходятся с помощью нитей веретена деления к полюсам клетки.

ТЕЛОФАЗА



Исчезает веретено деления. Вокруг разошедшихся хромосом образуются новые ядерные оболочки. Образуются две дочерние клетки.

Во время митоза клетка проходит ряд последовательных фаз, в результате которых каждая дочерняя клетка получает такой же набор хромосом, какой был в материнской клетке.

Фазы митоза. Различают следующие четыре фазы митоза: профаза, метафаза, анафаза и телофаза. На рисунке 29 схематически показан ход митоза. В *профазе* хорошо видны центриоли — образования, находящиеся в клеточном центре и играющие роль в расхождении дочерних хромосом животных. (Напомним, что только у некоторых растений есть центриоли в клеточном центре, который организует расхождение хромосом.) Мы же рассмотрим митоз на примере животной клетки, поскольку присутствие центриоли делает процесс расхождения хромосом более наглядным. Центриоли удваиваются и расходятся к разным полюсам клетки. От центриолей протягиваются микротрубочки, образующие нити *веретена деления*, которое регулирует расхождение хромосом к полюсам делящейся клетки.

В конце профазы ядерная оболочка распадается, ядрышко постепенно исчезает, хромосомы спирализуются и в результате этого укорачиваются и утолщаются, и их уже можно наблюдать в световой микроскоп. Еще лучше они видны на следующей стадии митоза — *метафазе*.

В метафазе хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки. При этом хорошо видно, что каждая хромосома, состоящая из двух хроматид, имеет перетяжку — *центромеру*. Хромосомы своими центромерами прикрепляются к нитям веретена деления. После деления центромеры каждая хроматида становится самостоятельной дочерней хромосомой.

Затем наступает следующая стадия митоза — *анафаза*, во время которой дочерние хромосомы (хроматиды одной хромосомы) расходятся к разным полюсам клетки.

Следующая стадия деления клетки — *телофаза*. Она начинается после того, как дочерние хромосомы, состоящие из одной хроматиды, достигли полюсов клетки. На этой стадии хромосомы вновь деспирализуются и приобретают такой же вид, какой они имели до начала деления клетки в интерфазе (длинные тонкие нити). Вокруг них возникает ядерная оболочка, а в ядре формируется ядрышко, в котором синтезируются рибосомы. В процессе деления цитоплазмы все органоиды (митохондрии, комплекс Гольджи, рибосомы и др.) распределяются между дочерними клетками более или менее равномерно.

Таким образом, в результате митоза из одной клетки получают две, каждая из которых имеет характерное для данного вида организма число и форму хромосом, а следовательно, постоянное количество ДНК.

Весь процесс митоза занимает в среднем 1—2 ч. Продолжительность его несколько различна для разных видов клеток. Зависит она

также и от условий внешней среды (температуры, светового режима и других показателей).

Биологическое значение митоза заключается в том, что он обеспечивает постоянство числа хромосом во всех клетках организма. В процессе митоза происходит распределение ДНК хромосом материнской клетки строго поровну между возникающими из нее двумя дочерними клетками. В результате митоза все дочерние клетки получают одну и ту же генетическую информацию.

- 1. Какие изменения в клетке предшествуют делению?
- 2. Когда образуется веретено деления? Какова его роль?
- 3. Охарактеризуйте фазы митоза и кратко расскажите, как происходит этот процесс.
- 4. Что такое хроматида? Когда она становится хромосомой?
- 5. Что такое центромера? Какую роль она выполняет при митозе?
- 6. В чем заключается биологическое значение митоза?
- вспомните из курса ботаники, зоологии, анатомии, физиологии и гигиены человека, как происходит размножение в органическом мире.

§ 21. Бесполое и половое размножение

Бесполое размножение. Размножение, которое осуществляется без полового процесса путем отделения от материнского организма одной или нескольких клеток, называют *бесполом*. В бесполом размножении участвует только одна родительская особь. Поскольку клетки (или в случае простейших одна клетка), из которых развивается дочерний организм, делятся митозом, то дочерний организм сходен по наследственным признакам с материнской особью.

В природе встречается несколько видов бесполого размножения. У одноклеточных животных и растений (амебы, инфузории, некоторые водоросли) ядро вначале делится митозом надвое. Затем родительская особь путем перетяжки делится на две одинаковые части, каждая из которых образует дочерний организм. Такое размножение называется *простым делением*. Дочерние клетки ничем не отличаются от родителей, получая тот же набор хромосом.

У многих растений (водоросли, мхи, папоротники), грибов и некоторых одноклеточных животных на определенной стадии жизненного цикла образуются *споры*. Это специальные клетки, часто защищенные плотными оболочками, охраняющими их в неблагоприятных условиях среды (холод, высыхание, перегрев). *Спорообразование* — один из механизмов, обеспечивающих бесполое размножение. При возникновении благоприятных условий среды оболочка споры разрывается, клетка многократно делится митозом и дает начало новому организму.

У высших растений широко развито *вегетативное размножение*. В результате такого размножения новый организм образуется из группы клеток материнского растения, поэтому дочерние особи, образо-

вавшиеся в результате вегетативного размножения, обладают наследственными признаками материнского организма.

У некоторых грибов и животных, например гидр, у родительской особи выделяется небольшой участок тела, из которого впоследствии развивается новый организм. Такой способ бесполого размножения называют *почкованием*. Почка может отделиться от родительской особи, и тогда новый организм становится самостоятельным.

Таким образом, в результате бесполого размножения воспроизводится большое количество генетически идентичных организмов. По наследственным задаткам они практически полностью копируют родительский организм.

Половое размножение. В половом размножении принимают участие, как правило, две родительские особи, каждая из которых участвует в образовании нового организма, внося лишь одну половую клетку — *гамету* (яйцеклетку или сперматозоид), имеющую вдвое меньшее число хромосом, чем неполовые, т. е. соматические, клетки родителей. В результате слияния гамет образуется оплодотворенная яйцеклетка — *зигота*, несущая наследственные задатки обоих родителей, благодаря чему у потомков возникают новые комбинации генов, не свойственные родительским особям. В этом заключается преимущество полового размножения над бесполом.

Низшие многоклеточные организмы наряду с бесполом размножением могут также размножаться и половым путем. У нитчатых водорослей одна из клеток претерпевает несколько делений, в результате чего образуются маленькие подвижные *гаметы* одинакового размера с уменьшенным вдвое числом хромосом. Гаметы затем попарно сливаются и образуют одну клетку, а из нее впоследствии развиваются новые особи. У более высокоорганизованных растений и животных половые клетки не одинаковы по величине. Одни гаметы богаты запасными питательными веществами и неподвижны — *яйцеклетки*; другие, маленькие, подвижны — *сперматозоиды*.

Гаметы образуются в специализированных органах — *половых железах*. У высших животных женские гаметы (яйцеклетки) образуются в *яичниках*, мужские (сперматозоиды) — в *семенниках*.

Довольно широко распространенной разновидностью полового размножения является *партеногенез*, при котором развитие нового организма происходит из неоплодотворенной яйцеклетки.

У дафний (небольших рачков, населяющих стоячие водоемы) и у тлей партеногенез наблюдается обычно в нескольких летних поколениях, состоящих из одних самок. В конце лета из части яиц развиваются не только самки, но и самцы. В результате полового процесса самки откладывают оплодотворенные яйца, которые способны перезимовывать и переносить другие неблагоприятные условия. Весной из перезимовавших яиц развиваются самки, дающие летом многочисленные партеногенетические поколения самок.

Иногда можно искусственно вызвать партеногенез у тех видов животных, у которых в природе он либо не происходит, либо происходит очень редко. Так, если уколоть иглой неоплодотворенное яй-



БОРИС ЛЬВОВИЧ АСТАУРОВ (1904—1974) — отечественный генетик и эмбриолог. Экспериментально доказал ведущую роль ядра в наследовании признаков вида. Впервые разработал способы направленного получения 100% особей одного пола на тутовом шелкопряде, заложив тем самым основы теории регуляции пола.

цо лягушки, то можно стимулировать его развитие и получить взрослую лягушку, которая возникнет из одной только половой клетки (яйцеклетки) и будет обладать лишь признаками матери.

Выдающийся генетик Б. Л. Астауров разработал метод получения партеногенетического женского потомства тутового шелкопряда. Этот метод заключается в том, что неоплодотворенные яйца подвергаются непродолжительному нагреванию до 46°C , благодаря чему можно быстро получить большое количество самок тутового шелкопряда, дающих более качественный шелк, чем самцы.

- ▶ 1. Есть ли принципиальные различия между бесполом и половым размножением?
- ▶ 2. Какие формы бесполого размножения используют в сельском хозяйстве? Приведите примеры.
- ▶ 3. Как вы считаете, в чем заключается практическое значение знаний о различных видах размножения организмов? Как эти знания использует человек?
- ▶ 4. Изобразите разнообразие способов размножения в виде схемы.

§ 22. Мейоз

Половое размножение животных, растений и грибов связано с формированием специализированных половых клеток — гамет, которые при оплодотворении сливаются, объединяя свои ядра. Естественно, что при этом в зиготе оказывается в два раза больше хромосом, чем в каждой из гамет. Такой же двойной набор хромосом будут иметь и клетки всего организма, выросшего из зиготы. Действительно, неполовые, *соматические* (от греч. «сома» — тело), клетки большинства многоклеточных организмов имеют двойной, *диплоидный* ($2n$), набор хромосом, где каждая хромосома имеет парную, *гомологичную*, хромосому. Гаметы же имеют одинарный, *гаплоидный* (n), набор хромосом, в котором все хромосомы уникальны и не имеют пар — *гомологов*. Особый тип деления клеток, в ре-

ХОД МЕЙОЗА




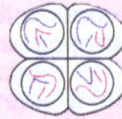
ФАЗЫ	ПРОЦЕССЫ
ПЕРВОЕ ДЕЛЕНИЕ МЕЙОЗА	
ПРОФАЗА I 	Конъюгация гомологичных хромосом (одна из них материнская, другая – отцовская).
МЕТАФАЗА I 	Расположение гомологичных хромосом по экватору клетки.
АНАФАЗА I, ТЕЛОФАЗА I 	Разделение пар хромосом (состоящих из двух хроматид) и перемещение их к полюсам. Образование дочерних клеток.
ВТОРОЕ ДЕЛЕНИЕ МЕЙОЗА	
ПРОФАЗА II, МЕТАФАЗА II, АНАФАЗА II 	Возникшие в телофазе I дочерние клетки проходят митотическое деление. Центромеры делятся, хроматиды хромосом обеих дочерних клеток расходятся к их полюсам.
ТЕЛОФАЗА II 	Образование четырех гаплоидных клеток.

Рис. 30. Схема мейоза



Рис. 31. Перекрест хромосом в мейозе

зультате которого образуются половые клетки, называют *мейозом* (рис. 30). В отличие от митоза, при котором сохраняется число хромосом, получаемых дочерними клетками, при мейозе число хромосом в дочерних клетках уменьшается вдвое.

Процесс мейоза состоит из двух последовательных клеточных делений — мейоза I (первое деление) и мейоза II (второе деление). Удвоение ДНК и хромосом происходит только перед мейозом I.

В результате первого деления мейоза, называемого *редукционным*, образуются клетки с уменьшенным вдвое числом хромосом. После второго деления следует формирование зрелых половых клеток.

Фазы мейоза. Во время *профазы I* мейоза двойные хромосомы хорошо видны в световой микроскоп. Каждая хромосома состоит из двух хроматид, которые связаны вместе одной центромерой. В процессе спирализации двойные хромосомы укорачиваются. Гомологичные хромосомы тесно соединяются друг с другом продольно (хроматида к хроматиде), или, как говорят, *конъюгируют*. При этом хроматиды нередко перекрещиваются или перекручиваются одна вокруг другой. Затем гомологич-

ные хромосомы начинают как бы отталкиваться друг от друга. В местах перекреста хроматид происходят поперечные разрывы, и хроматиды обмениваются участками. Это явление называют *перекрестом хромосом* (рис. 31). Одновременно, как и при митозе, распадается ядерная оболочка, исчезает ядрышко, образуются нити веретена. Отличие профазы I мейоза от профазы митоза состоит в конъюгации гомологичных хромосом и взаимном обмене участками в процессе перекреста хромосом.

Характерный признак *метафазы I* — расположение в экваториальной плоскости клетки гомологичных хромосом, лежащих парами. Вслед за этим наступает *анафаза I*, во время которой целые гомологичные хромосомы (каждая состоит из двух хроматид) отходят к противоположным полюсам клетки. (Заметим, что при митозе к полюсам деления расходились хроматиды.) Очень важно подчеркнуть одну особенность расхождения хромосом на этой стадии мейоза: гомологичные хромосомы каждой пары расходятся в стороны случайным образом, независимо от хромосом других пар. У каждого полюса оказывается вдвое меньше хромосом, чем было в клетке при начале деления. Затем наступает *телофаза I*, во время которой образуются две клетки с уменьшенным вдвое числом хромосом.

Интерфаза короткая, так как синтез ДНК не происходит. Далее следует второе мейотическое деление (мейоз II). Оно отличается от митоза только тем, что количество хромосом в *метафазе II* вдвое меньше, чем количество хромосом в метафазе митоза у того же ор-

ганизма. Поскольку каждая хромосома состоит из двух хроматид, то в метафазе II центромеры хромосом делятся, и к полюсам расходятся хроматиды, которые становятся дочерними хромосомами. Только теперь наступает настоящая интерфаза. Из каждой исходной клетки возникают четыре клетки с гаплоидным набором хромосом.

Разнообразие гамет. Рассмотрим мейоз клетки, имеющей 3 пары хромосом ($2n=6$). После двух мейотических делений образуются 4 клетки с гаплоидным набором хромосом ($n=3$). Поскольку хромосомы каждой пары расходятся в дочерние клетки независимо от хромосом других пар, равновероятно образование восьми типов гамет с различным сочетанием хромосом, имевшихся в материнской клетке.

Еще большее разнообразие гамет обеспечивается конъюгацией и перекрестом гомологичных хромосом в профазе мейоза.

Биологическое значение мейоза. Если бы в процессе мейоза не происходило уменьшения числа хромосом, то в каждом следующем поколении при слиянии ядер яйцеклетки и сперматозоида число хромосом увеличивалось бы бесконечно. Благодаря мейозу зрелые половые клетки получают гаплоидное (n) число хромосом, при оплодотворении же восстанавливается свойственное данному виду диплоидное ($2n$) число. При мейозе гомологичные хромосомы попадают в разные половые клетки, а при оплодотворении парность гомологичных хромосом восстанавливается. Следовательно, обеспечивается постоянный для каждого вида полный диплоидный набор хромосом и постоянное количество ДНК.

Происходящие в мейозе перекрест хромосом, обмен участками, а также независимое расхождение каждой пары гомологичных хромосом определяют закономерности наследственной передачи признака от родителей потомству. Из каждой пары двух гомологичных хромосом (материнской и отцовской), входивших в хромосомный набор диплоидных организмов, в гаплоидном наборе яйцеклетки или сперматозоида содержится лишь одна хромосома. Она может быть: 1) отцовской хромосомой; 2) материнской хромосомой; 3) отцовской с участком материнской; 4) материнской с участком отцовской. Эти процессы возникновения большого количества качественно различных половых клеток способствуют наследственной изменчивости.

В отдельных случаях вследствие нарушения процесса мейоза, при нерасхождении гомологичных хромосом, половые клетки могут не иметь гомологичной хромосомы или, наоборот, иметь обе гомологичные хромосомы. Это приводит к тяжелым нарушениям в развитии организма или к его гибели.

- 1. Сравните митоз и мейоз, выделите черты сходства и различия.
- ▶ 2. Охарактеризуйте понятия: *мейоз, диплоидный набор хромосом, гаплоидный набор хромосом, конъюгация.*
- 3. Какое значение имеет независимое расхождение гомологичных хромосом в первом делении мейоза?
- 4. В чем заключается биологическое значение мейоза?
- вспомните из курса зоологии, как осуществляется оплодотворение у животных.

§ 23. Образование половых клеток и оплодотворение

Сперматогенез и овогенез. По рассмотренной выше схеме мейоза идет *сперматогенез* — образование мужских половых клеток у животных и человека. На рисунке 32, А дано схематическое изображение сперматогенеза.

Сперматогенез начинается с того, что незрелая половая клетка увеличивается в размерах и приступает к первому делению мейоза. Из исходной образуются две клетки, которые претерпевают второе деление мейоза. В результате двух мейотических делений из каждой незрелой мужской половой клетки образуются четыре зрелые клетки с гаплоидным набором хромосом (n). Превращение этих клеток в сперматозоиды связано со сложными процессами роста и специализации, но не сопровождается клеточным делением.

Образование женских половых гамет — *овогенез* идет по той же схеме, но с некоторыми существенными отличиями.

В результате неравномерного распределения цитоплазмы как при первом, так и при втором делениях мейоза только в одной клетке оказывается большая запас питательных веществ, необходимых для развития будущего зародыша. Следовательно, образуется только одна зрелая яйцеклетка с гаплоидным набором хромосом (n) и три ма-

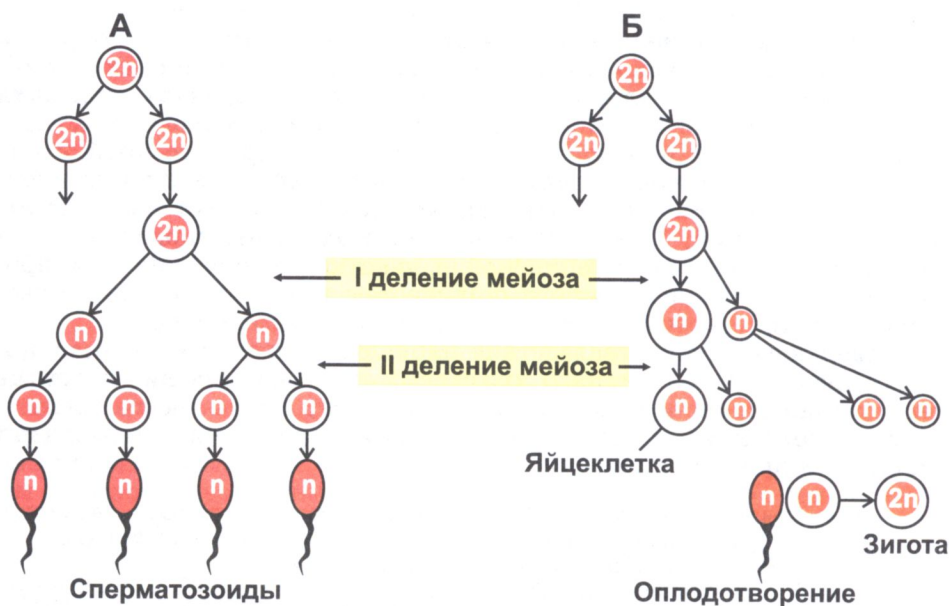


Рис. 32. Образование половых клеток. Сперматогенез (А) и овогенез (Б); $2n$ — диплоидный набор хромосом; n — гаплоидный набор хромосом

ленькие клеточки (направительные тельца), которые впоследствии погибают (рис. 32, Б). При овогенезе наряду с мейозом происходит так называемое *созревание* яйцеклетки, во время которого значительно увеличивается ее объем.

Рассмотренное различие сперматогенеза и овогенеза способствует образованию во много раз большего числа сперматозоидов по сравнению с яйцеклетками. Это необходимо для обеспечения оплодотворения наибольшего числа яйцеклеток и, следовательно, для сохранения вида.

Строение половых клеток. Яйцеклетки разных организмов различаются по своему строению и размерам. Так, у мыши яйцеклетка имеет диаметр около 60 мкм, у человека — 150—200 мкм, а у страуса он равен нескольким сантиметрам. Форма яйцеклетки обычно округлая, в ее цитоплазме расположены митохондрии, рибосомы и большое количество запасных питательных веществ в виде желточных зерен и белка. Ядро яйцеклетки активно функционирует, что связано с процессами биосинтеза белка.

Сперматозоиды намного мельче яйцеклеток. У разных животных они разной формы, но большинство из них имеет головку и хвостик. При созревании сперматозоидов в отличие от яйцеклетки происходит уменьшение их размеров. Ядро также уменьшается и вместе с комплексом Гольджи формирует головку сперматозоида. Митохондрии сосредоточены у основания хвостика и поставляют энергию для его колебаний. Благодаря колебаниям хвостика зрелые сперматозоиды активно движутся в окружающей их среде и достигают яйцеклеток.

Оплодотворение у животных. Число и размеры половых клеток различны у разных животных и растений. Однако наблюдается такая закономерность: чем меньше вероятность встречи яйцеклетки и сперматозоида, тем большее число половых клеток образуется в организме. Например, рыбы мечут икру (яйцеклетки) и сперму прямо в воду. Количество икринок у некоторых из них огромно (треска выметывает около 10 млн икринок). У высших растений и животных образуется обычно небольшое количество яйцеклеток (до нескольких десятков), так как у них вероятность оплодотворения при значительно большем количестве сперматозоидов (или пыльцы) очень велика.

Процесс оплодотворения состоит из нескольких этапов: проникновения сперматозоида в яйцо, слияния гаплоидных ядер обеих гамет с образованием диплоидной зиготы, активации ее дробления и дальнейшего развития.

На примере лягушки рассмотрим, как происходит оплодотворение у животных. Неоплодотворенная икринка (яйцеклетка) покрыта несколькими защитными оболочками, предохраняющими ее от воздействия неблагоприятных внешних условий. Сперматозоиды активно передвигаются в воде и передним концом головки с помощью ферментов пробурывают защитные оболочки яйцеклетки. Как только сперматозоид проник в яйцеклетку, ее оболочки приобретают свой-

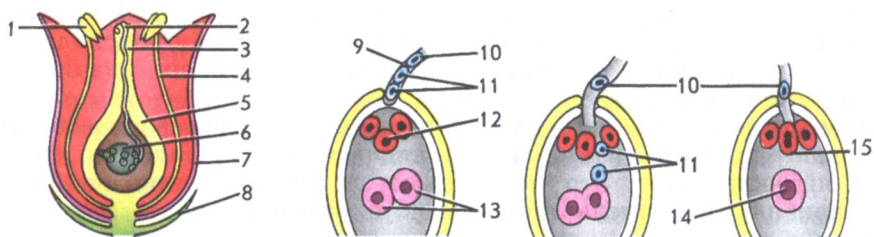


Рис. 33. Двойное оплодотворение у цветковых растений.

Слева — продольный разрез цветка; справа — проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок; 1 — пыльник; 2 — прорастающее пыльцевое зерно; 3 — рыльце; 4 — тычиночная нить; 5 — завязь; 6 — зародышевый мешок; 7 — венчик; 8 — чашечка; 9 — пыльцевая трубка; 10 — вегетативное ядро; 11 — спермии; 12 — яйцеклетка; 13 — центральные клетки; 14 — зачаток эндосперма; 15 — зигота

ства, препятствующие доступу других сперматозоидов. Это обеспечивает слияние ядра яйца с ядром одного сперматозоида. У некоторых животных в яйцеклетку проникают два или несколько сперматозоидов, но в оплодотворении принимает участие лишь один, остальные погибают. В результате образуется зигота, содержащая уже двойной, диплоидный, набор хромосом.

Оплодотворение у растений. Оплодотворение у растений в принципе сходно с таковым у животных, но имеет свои особенности. Рассмотрим пример оплодотворения у цветкового растения с диплоидным набором хромосом. В этом случае в пыльнике образуются гаплоидные микроспоры — пыльцевые зерна.

Гаплоидное ядро пыльцевого зерна делится на два ядра: вегетативное и генеративное. Обычно в это время пыльцевое зерно попадает на рыльце пестика и, образуя пыльцевую трубку, прорастает по направлению к завязи. В завязи находится зародышевый мешок с несколькими гаплоидными клетками, одна из которых — яйцеклетка. В пыльцевой трубке генеративное ядро делится еще раз, образуя два спермия. Один из них сливается с ядром яйцеклетки, и в результате образуется зигота с диплоидным набором хромосом. Из нее развивается диплоидный зародыш семени — будущее растение. Другой спермий сливается с двумя ядрами центральных клеток. В результате возникает триплоидный эндосперм, т. е. содержащий три набора хромосом (рис. 33). В клетках такого эндосперма содержится запас питательных веществ, необходимых для развития зародыша растения. Этот процесс называют *двойным оплодотворением*.

Двойное оплодотворение было открыто известным русским ботаником С. Г. Навашиным.

Биологическое значение оплодотворения. Биологическое значение оплодотворения состоит в том, что при слиянии женской и мужской половых клеток (происходящих, как правило, от двух разных особей) образуется новый организм, несущий в себе признаки и мате-

ри и отца. При образовании половых клеток в мейозе возникают гаметы с разным сочетанием хромосом, поэтому образующиеся после оплодотворения новые организмы могут сочетать в себе признаки обоих родителей в самых различных комбинациях. В результате этого происходит колоссальное увеличение наследственного разнообразия организмов.

- 1. Какие существенные различия имеются в строении женских и мужских половых клеток?
- ▶ 2. В чем, на ваш взгляд, состоит преимущество внутреннего оплодотворения по сравнению с наружным?
- 3. Что происходит со сперматозоидом и яйцеклеткой при созревании?
- 4. Каково значение эндосперма у цветковых растений?
- 5. В чем биологическое значение оплодотворения?
- Воспомните из курса анатомии, физиологии и гигиены человека, как протекает развитие зародыша человека; повторите § 17.

Глава VI. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Процесс индивидуального развития особи от момента образования зиготы до конца жизни организма носит название *онтогенеза*. Онтогенез — процесс, присущий любому живому существу, независимо от сложности его организации. Каким образом из оплодотворенной яйцеклетки развивается новый сложный организм с большим числом так непохожих друг на друга органов и тканей? Каковы механизмы реализации той генетической информации, которая заключена в оплодотворенной яйцеклетке?

§ 24. Зародышевое и постэмбриональное развитие организмов

Дробление зиготы. Через несколько часов после оплодотворения наступает первая стадия зародышевого развития, называемая *дроблением*, в результате которого зигота делится митозом на две клетки. Две образующиеся клетки (рис. 34) не разъединяются. Затем каждая клетка опять делится также на две и получается зародыш, состоящий из четырех, восьми клеток и т. д. В процессе дробления количество клеток быстро растет, они становятся все мельче и мельче. Клетки в процессе дробления образуют сферу, внутри которой возникает полость — *бластоцель*; с момента возникновения полости зародыш называется *бластулой* (рис. 34, ж, з). Бластула состоит уже из нескольких сотен мелких клеток, но по размеру не отличается от зиготы.

Гастула. Образование трех зародышевых слоев. Вскоре после образования бластулы наступает следующая стадия развития зароды-

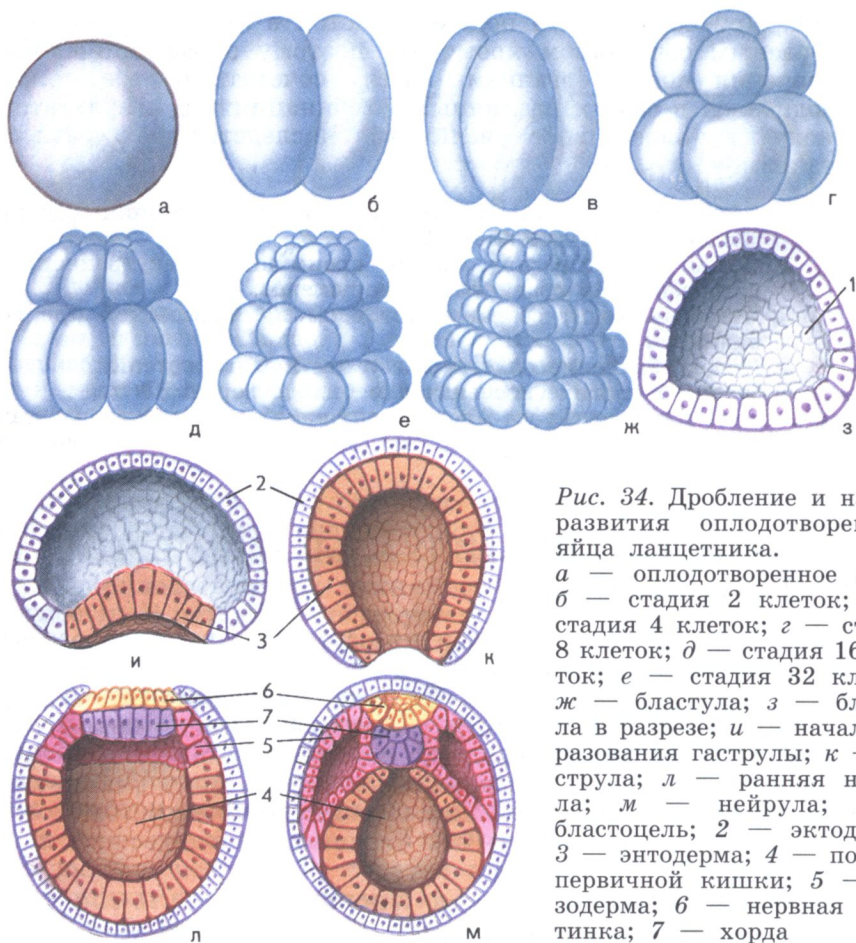


Рис. 34. Дробление и начало развития оплодотворенного яйца ланцетника.

а — оплодотворенное яйцо; б — стадия 2 клеток; в — стадия 4 клеток; г — стадия 8 клеток; д — стадия 16 клеток; е — стадия 32 клеток; ж — бластула; з — бластула в разрезе; и — начало образования гастрюлы; к — гастрюла; л — ранняя нейрула; м — нейрула; 1 — бластоцель; 2 — эктодерма; 3 — энтодерма; 4 — полость первичной кишки; 5 — мезодерма; 6 — нервная пластинка; 7 — хорда

ша — *гастрюла* (рис. 34, и, к). В процессе образования гастрюлы продолжают митотические деления клеток и происходят существенные изменения в строении зародыша.

Наиболее широко распространенным способом образования гастрюлы является впячивание внутрь участка стенки бластулы. При образовании гастрюлы клетки делятся митозом очень быстро и число их резко увеличивается. В отличие от бластулы гастрюла представляет собой двухслойный мешок, наружный слой клеток которого называют *эктодермой*. Внутренний слой гастрюлы, выстилающий ее полость, называют *энтодермой*.

У зародышей многоклеточных животных, за исключением губок и кишечнополостных, закладывается еще и третий зародышевый слой — *мезодерма*. Мезодерма образуется между первым и вторым зародышевыми слоями — *эктодермой* и *энтодермой*.

Образование органов. Деление клеток и их перемещение продолжают и на следующей стадии, называемой *нейрулой* (рис. 34, л, м). Главная особенность этой стадии заключается в том, что в это время начинается закладка отдельных органов будущей личинки или взрослого организма. На стадии нейрулы из эктодермы начинается развитие нервной пластинки, а затем нервной трубки. Из нее впоследствии развивается головной и спинной мозг. Остальная эктодерма дает начало наружному слою кожного покрова, органам зрения и слуха. Одновременно энтодерма образует трубку — будущий кишечник, выросты которого впоследствии превращаются в легкие, печень, поджелудочную железу. Мезодерма дает начало хорде, мышцам, почкам, хрящевому и костному скелету, а также кровеносным сосудам будущего организма.

У цветковых растений развитие зародыша также происходит внутри материнского организма — в зародышевом мешке. После оплодотворения зигота делится митозом, образуются собственно зародыш и *подвесок*, который служит для прикрепления зародыша к стенке зародышевого мешка и для снабжения его питательными веществами из окружающих тканей. В зародыше закладываются ткани и органы растения. Для защиты зародыша от неблагоприятных условий формируется *семя*, покрытое специальными оболочками. Внутри семени находится также триплоидная ткань эндосперма.

Постэмбриональное развитие. Стадия эмбрионального развития заканчивается рождением или вылуплением из яйца детеныша животных, прорастанием семени растений. Следующую стадию — развитие организма до наступления половой зрелости — называют *постэмбриональным развитием*. У различных видов организмов этот период протекает по-разному. У многих животных, включая человека, детеныши появляются на свет маленькими и беспомощными, неспособными к самостоятельной жизни. Например, у огромного кенгуру размер новорожденного детеныша не превышает размера грецкого ореха. В постэмбриональный период у таких животных происходит созревание многих органов и систем — нервной, пищеварительной, половой, иммунной. В этом случае говорят о *прямом постэмбриональном развитии*.

У таких животных, как членистоногие, амфибии, постэмбриональный период отличается большой сложностью, у них вылупившиеся из яиц детеныши зачастую совсем не похожи на взрослые организмы. Например, гусеница — личинка бабочки — очень сильно отличается от взрослого насекомого и строением, и способом питания, и местом обитания. Головастик похож скорее на рыбу, чем на взрослую лягушку. Это — *непрямое постэмбриональное развитие*, или *развитие с превращением*. Постэмбриональное развитие таких животных включает в себя одно или несколько превращений, когда строение животного изменяется — исчезают одни органы, появляются другие. Например, у головастика исчезают жабры, хвост, образуются легкие, конечности. У многих насекомых постэмбриональное развитие включает еще одну стадию — куколку, во время которой

практически полностью исчезают личиночные внутренние органы, заменяясь новыми, характерными для взрослого насекомого.

У растений между периодами эмбриогенеза и дальнейшим развитием организма может проходить немало времени. Семена, защищенные оболочками, могут сохранять жизнеспособность в течение многих лет. Для прорастания им нужны особые условия, прежде всего влажность и определенная температура. При прорастании в клетках зародыша активируются ферменты, начинается использование запасных питательных веществ, деление клеток, рост и развитие органов, появляется *проросток*, дальнейший рост и развитие которого приводят к образованию взрослого растения. У некоторых растений также наблюдается развитие с превращением. Обычно это связано с образованием запасяющих органов — клубней, луковиц, корневищ, являющихся видоизмененными побегами или корнями.

Дифференцировка клеток. Все клетки зародыша, а затем и взрослого организма образуются из зиготы путем многократных митотических делений и имеют одинаковое количество ДНК, одинаковые хромосомы и одинаковые гены. Каким же образом клетки разных органов и тканей оказываются разными по своему строению и функциям, т. е. дифференцированными? Дело в том, что специфические свойства клеток определяются белками, которые синтезируются в этих клетках. В клетках многоклеточных организмов никогда не работают все имеющиеся в них гены, а работает только небольшая их часть. В ходе индивидуального развития именно эти работающие в определенном органе или ткани гены и создают специфичность строения и функционирования клеток разных органов (вспомните § 7 и рис. 10).

Специфичность работы клеток зачатков органов возникает не сразу, а лишь на определенной стадии развития зародыша. На ранних стадиях дробления отдельные клетки многоклеточного зародыша еще не дифференцированы и, если их пересадить на другое место, могут изменить ход своего развития. Клетки некоторых участков эмбриона дифференцируются раньше других и могут влиять на развитие соседних органов, «выключая» или «включая» транскрипцию определенных генов. Регуляторами активности генов служат синтезируемые этими клетками различные молекулы — белки и вещества небелковой природы (вспомните § 17). Данные о таком взаимовлиянии клеток были получены в опытах по пересадкам участка эктодермы, из которого формируется нервная система, на стадии гастролы одной лягушки под брюшную эктодерму зародыша другой лягушки, находящегося на той же стадии гастролы (рис. 35). В процессе нормального развития этот участок влияет на формирование нервной пластинки из расположенной около него спинной эктодермы. В условиях опыта, кроме нормально развивающейся собственной нервной системы эмбриона, вокруг участка, пересаженного от другой особи, также образовались нервная трубка, хорда, начиналось развитие второго головного и спинного мозга, так что получился двойной эмбрион. Следовательно, пересаженный участок является *организатором*,

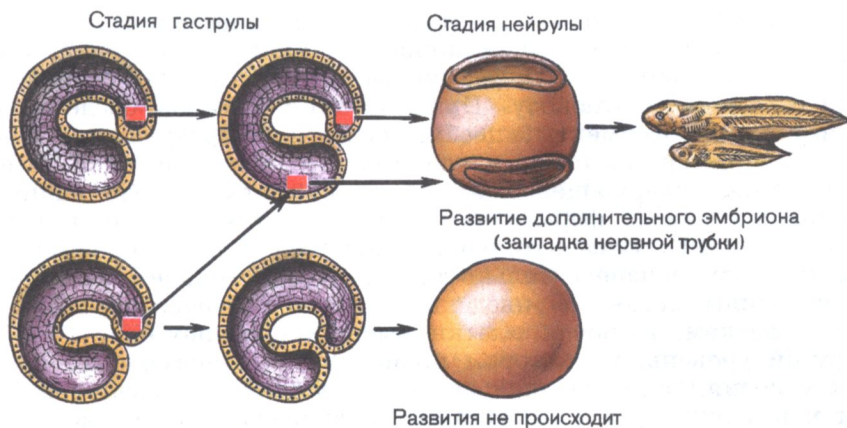


Рис. 35. Взаимодействие частей развивающегося зародыша (схема пересадки участка эктодермы)

который влияет на окружающие его ткани, т. е. обладает способностью направлять развитие клеток, приходящих в соприкосновение с ним.

Были обнаружены и другие организаторы, оказывающие влияние на развитие прилежащих участков. Постепенно включаясь, они обеспечивают последовательность протекания процесса развития зародыша. Подобные организаторы были найдены при изучении развития зародышей птиц, млекопитающих, беспозвоночных, растений.

- ▶ 1. Сформулируйте определения понятий *бластула*, *гастрала* и *нейрула*, используя рисунок 34.
- ▶ 2. Приведите примеры постэмбрионального развития с превращением.
- 3. Какие этапы можно выделить в онтогенезе животных и растений?
- 4. Что такое дифференцировка клеток?

§ 25. Организм как единое целое

Условия, в которых живут организмы, постоянно меняются. Часто эти изменения носят резко выраженный характер. Изменяется температура, освещенность, влажность, кормовая обеспеченность, количество хищников и паразитов и т. д. Для того чтобы выжить в таких условиях, любой организм должен противостоять вредному влиянию внешних факторов. Процессы приспособления организма происходят постоянно и не прекращаются вплоть до его гибели.

Уровни приспособления организма к изменяющимся условиям. Каким образом организмы приспосабливаются к условиям окружающей среды? Существует несколько уровней, на которых протекает этот процесс. *Клеточный уровень* — один из важнейших.

Рассмотрим в качестве примера, как приспосабливается к условиям среды одноклеточный организм — кишечная палочка. Известно, что она хорошо растет и размножается в среде, содержащей единственный сахар — глюкозу. При обитании в такой среде ее клеткам не нужны ферменты, необходимые для превращения другого сахара, например лактозы, в глюкозу. Но если бактерии выращивать в среде, содержащей лактозу, то в клетках сразу начинается интенсивный синтез ферментов, превращающих лактозу в глюкозу (вспомните § 17). Следовательно, кишечная палочка способна перестраивать свою жизнедеятельность так, чтобы приспособиться к новым условиям среды. Приведенный пример относится и ко всем другим клеткам, включая клетки высших организмов.

Другой уровень, на котором происходит приспособление организмов к условиям окружающей среды, — *тканевый*. Тренировка приводит к развитию тканей и органов: у тяжелоатлетов — мощная мускулатура; у людей, занимающихся подводным погружением, сильно развиты легкие; у отличных стрелков и охотников — особая острота зрения. Многие качества организма могут быть развиты в значительной мере тренировкой. При некоторых заболеваниях, когда особенно большая нагрузка приходится на печень, наблюдается резкое увеличение ее размеров. Таким образом, отдельные органы и ткани способны отвечать на изменение условий существования.

Саморегуляция. Организм представляет собой сложную систему, способную к *саморегуляции*. Саморегуляция позволяет организму эффективно приспосабливаться к изменениям окружающей среды. Способность к саморегуляции в сильной степени выражена у высших позвоночных, особенно у млекопитающих. Достигается это благодаря мощному развитию нервной, кровеносной, иммунной, эндокринной и пищеварительной систем.

Изменение условий с неизбежностью влечет за собой перестройку их работы. Например, нехватка кислорода в воздухе приводит к интенсификации работы кровеносной системы, учащается пульс, возрастает количество гемоглобина в крови. В результате организм приспосабливается к изменившимся условиям.

Постоянство внутренней среды при систематически меняющихся окружающих условиях создается совместной деятельностью всех систем организма. У высших животных это выражается в поддержании постоянной температуры тела, в постоянстве химического, ионного и газового состава, давления крови, частоты дыхания и сердечных сокращений, постоянном синтезе нужных веществ и разрушении вредных.

Поддержание относительного постоянства внутренней среды организма называют *гомеостазом*. Гомеостаз — важнейшее свойство целостного организма.

Обмен веществ — обязательное условие и способ поддержания стабильности организации живого. Без обмена веществ невозможно существование живого организма. Обмен веществ и энергии между организмом и внешней средой — неотъемлемое свойство живого.

Особую роль в поддержании постоянства внутренней среды играет *иммунная* (защитная) *система*. Русский ученый И. И. Мечников был одним из первых биологов, доказавших ее огромную важность. Клетки иммунной системы синтезируют специальные белки — антигены, которые обнаруживают и уничтожают все чужое для данного организма.

Влияние внешних условий на раннее развитие организмов. Способность к саморегуляции и к противостоянию вредным влияниям среды возникает у организмов не сразу. В течение эмбрионального и постэмбрионального развития, когда многие защитные системы еще не сформировались, организмы особенно уязвимы для действия повреждающих факторов. Поэтому и у животных и у растений зародыш защищен специальными оболочками или самим материнским организмом. Он либо снабжен специальной питающей тканью, либо получает питательные вещества непосредственно от материнского организма. Тем не менее изменение внешних условий может ускорить развитие эмбриона или затормозить его и даже вызвать возникновение различных нарушений.

Вредное влияние на развитие эмбриона человека оказывает употребление его родителями алкоголя, наркотиков, курение табака. Алкоголь и никотин угнетают клеточное дыхание. Недостаточное снабжение кислородом приводит к тому, что в формирующихся органах образуется меньшее количество клеток, органы оказываются недоразвитыми. Особенно чувствительна к недостатку кислорода нервная ткань. Употребление будущей матерью алкоголя, наркотиков, курение табака, злоупотребление лекарствами часто приводят к необратимому повреждению эмбриона и последующему рождению детей с умственной отсталостью или врожденными уродствами. Не меньшую опасность для развития зародыша представляет загрязнение среды обитания различными химическими веществами или облучение ионизирующей радиацией.

В течение постэмбрионального периода развивающиеся организмы также очень чувствительны к вредным воздействиям внешней среды. Это объясняется тем, что формирование систем поддержания гомеостаза продолжается и после рождения. Поэтому алкоголь, никотин, наркотики, являющиеся ядами и для взрослого организма, особенно опасны для детей. Эти вещества тормозят рост и развитие всего организма, а особенно головного мозга, что приводит к умственной отсталости, тяжелым заболеваниям и даже смерти.

Биологические часы. Далеко не всегда организмы жестко поддерживают характеристики внутренней среды на одном и том же уровне. Часто внешние изменения влекут за собой перестройку внутренней среды. Пример того — изменение физиологического состояния организмов в зависимости от изменений длины дня в течение года, или, как говорят, изменений *фотопериодических условий*.

У многих животных и растений, обитающих в умеренном климате, сезон размножения совпадает с увеличением длины светового дня. Изменение фотопериодических условий в данном случае — ве-

дущий фактор. Сезонные ритмы наиболее ярко проявляются в смене покровов у деревьев лиственных лесов, смене оперения птиц и волосяного покрова млекопитающих, в периодических остановках и возобновлении роста растений и т. д.

Изучение явлений суточной, сезонной и лунной периодичности живых организмов показало, что все эукариоты (одноклеточные и многоклеточные) обладают так называемыми *биологическими часами*. Другими словами, организмы обладают способностью измерять суточные, лунные и сезонные циклы.

Известно, что приливно-отливные течения в океане вызываются влиянием Луны. В течение лунных суток вода поднимается (и опускается) либо дважды, либо один раз, в зависимости от района Земли. Морские животные, обитающие в таких периодически меняющихся условиях, способны измерять время приливов и отливов с помощью биологических часов. Двигательная активность, потребление кислорода и многие физиологические процессы у крабов, актиний, раков-отшельников и других обитателей прибрежных участков морей закономерно изменяются в течение лунных суток.

Ход биологических часов может перестраиваться в зависимости от изменившихся условий. Примером такого процесса является изменение ритмов многих физиологических функций: температуры тела, давления крови, фазы двигательной активности и покоя у человека, совершившего перелет из Москвы на Камчатку, где Солнце встает на 9 ч раньше. При быстром перелете на дальние расстояния перестройка биологических часов происходит не сразу, а в течение нескольких дней.

Суточные ритмы жизнедеятельности многих организмов определяются чередованием света и темноты: началом рассвета или сумерек. Скворцы за час до захода Солнца собираются в стаи в течение 10—30 мин и улетают в места ночевки за десятки километров. Они никогда не опаздывают благодаря своим биологическим часам, которые подстраиваются под Солнце. В целом суточная периодичность складывается в результате координации многих ритмов, как внутренних, так и внешних.

В ряде случаев причина периодических колебаний внутренней среды заключена в самом организме. Эксперименты над животными показали, что в условиях абсолютной темноты и звуковой изоляции периоды отдыха и бодрствования последовательно чередуются, укладываясь в промежуток времени, близкий к 24 ч.

Итак, колебания характеристик внутренней среды организма можно рассматривать как один из факторов, поддерживающих ее постоянство.

Анабиоз. Часто организмы попадают в такие условия среды, в которых продолжение нормальных жизненных процессов невозможно. В подобных случаях некоторые организмы могут впадать в *анабиоз* (от греч. «ана» — вновь, «биос» — жизнь), т. е. состояние, характеризующееся резким снижением или даже временным прекращением обмена веществ. Анабиоз является важным приспособлени-

ем многих видов живых существ к неблагоприятным условиям обитания. Споры микроорганизмов, семена растений, яйца животных — примеры анабиотического состояния. В отдельных случаях анабиоз может продолжаться сотни и даже тысячи лет, по прошествии которых семена не теряют всхожести. Глубокое замораживание спермы и яиц особо ценных сельскохозяйственных животных для их длительного хранения и последующего широкого употребления — пример использования анабиоза в практической деятельности людей.

- ▶ 1. Приведите примеры, подтверждающие приспособленность организмов к условиям среды на клеточном и тканевом уровнях.
- ▶ 2. Почему алкоголь, никотин, наркотики особенно вредны для эмбриона?
- ▶ 3. Как вы считаете, можно ли способность организмов измерять время и впадать в состояние анабиоза рассматривать как примеры саморегуляции? Ответ обоснуйте.
- ▶ 4. Как, по-вашему, можно использовать знания о биологических часах и анабиозе в практической деятельности?
- Повторите § 14.

Глава VII. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЯВЛЕНИЙ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

С незапамятных времен людей волновал вопрос о причинах сходства потомков и родителей, о природе вновь возникающих наследственных изменений. Наука и практика накопили к середине XIX в. огромный фактический материал. Но в чем причины сходства и различия организмов, долгое время установить не удавалось.

Первый шаг в познании закономерностей наследственности сделал выдающийся чешский исследователь Грегор Мендель. Он выявил важнейшие законы наследственности. Г. Мендель показал, что признаки организмов определяются *дискретными* (отдельными) наследственными факторами. Работа Г. Менделя отличалась глубиной и математической точностью. Однако она оставалась неизвестной почти 35 лет — с 1865 до 1900 г.

Переоткрытие законов Менделя вызвало стремительное развитие науки о наследственности и изменчивости организмов, получившей название *генетики*. Элементарные единицы наследственности стали называть *генами*. Было доказано, что гены расположены в хромосомах. Но молекулярная структура генов еще долгое время оставалась неизвестной.

В настоящее время установлено, что ген представляет собой участок молекулы ДНК. Ген определяет строение одного из белков живой клетки и тем самым участвует в формировании признака или свойства организма (см. § 14).

§ 26. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя

Гибридологический метод. Основной метод, который Г. Мендель разработал и положил в основу своих опытов, называют *гибридологическим*. Суть его заключается в *скрещивании (гибридизации)* организмов, отличающихся друг от друга по одному или нескольким признакам. Поскольку потомков от таких скрещиваний называют *гибридами*, то и метод получил название гибридологического.

Одна из особенностей метода Менделя состояла в том, что он использовал для экспериментов *чистые линии*, т. е. растения, в потомстве которых при самоопылении не наблюдалось разнообразия по изучаемому признаку. (В каждой из чистых линий сохраняется однородная совокупность генов.) Другой важной особенностью гибри-

ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ (1822—1884) — выдающийся чешский ученый. Основатель генетики. Впервые обнаружил существование наследственных факторов, впоследствии названных генами.



дологического метода было то, что Г. Мендель наблюдал за наследованием *альтернативных* (взаимоисключающих, контрастных) *признаков*. Например, растения низкие и высокие; цветки белые и пурпурные; форма семян гладкая и морщинистая и т. д. Не менее важная особенность метода — точный количественный учет каждой пары альтернативных признаков в ряду поколений. Математическая обработка опытных данных позволила Г. Менделю установить количественные закономерности в передаче изучаемых признаков. Очень существенно было то, что Г. Мендель в своих опытах шел аналитическим путем: он наблюдал наследование многообразных признаков не сразу в совокупности, а лишь одной пары (или небольшого числа пар) альтернативных признаков.

Гибридологический метод лежит и в основе современной генетики.

Единообразие первого поколения. Первый закон Менделя. В том случае, когда родительские организмы отличаются друг от друга по одному изучаемому признаку, скрещивание называют *моногибридным*. Г. Мендель проводил опыты с горохом. Среди большого количества сортов он выбрал для первого эксперимента два, отличающиеся по одному признаку. Семена одного сорта гороха были желтые, а другого — зеленые. Известно, что горох, как правило, размножается путем самоопыления и поэтому в пределах сорта нет изменчивости по окраске семян. Используя это свойство гороха, Г. Мендель произвел искусственное опыление, скрестив сорта, отличающиеся цветом семян (желтым и зеленым). Независимо от того, к какому сорту принадлежали материнские растения, гибридные семена оказались только желтыми.

Следовательно, у гибридов первого поколения проявился признак только одного родителя. Такие признаки Г. Мендель назвал *доминантными*. Признаки, не проявляющиеся у гибридов первого поколения, он назвал *рецессивными*. В опытах с горохом признак желтой окраски семян доминировал над зеленой окраской. Таким обра-

зом, в потомстве гибридов Г. Мендель обнаружил *единообразие первого поколения*, т. е. все гибридные семена имели одинаковую окраску. В опытах, где скрещивающиеся сорта отличались и по другим признакам, были получены такие же результаты: единообразие первого поколения и доминирование одного признака над другим. В дальнейшем это явление получило название *первого закона Менделя*.

Впоследствии генетики, изучая наследование разнообразных признаков у растений, животных, грибов, обнаружили очень широкое распространение явления доминирования.

Расщепление признаков у гибридов второго поколения. Второй закон Менделя. Из гибридных семян гороха Г. Мендель вырастил растения, которые путем самоопыления произвели семена второго поколения. Среди них оказались не только желтые семена, но и зеленые. Всего он получил 2001 зеленое и 6022 желтых семян. Таким образом, $\frac{3}{4}$ семян гибридов второго поколения имели желтую окраску и $\frac{1}{4}$ — зеленую. Следовательно, отношение числа потомков второго поколения с доминантным признаком к числу потомков с рецессивным оказалось равным 3:1. Такое явление он называл *расщеплением признаков*.

Сходные результаты во втором поколении дали многочисленные опыты по гибридологическому анализу других пар признаков. Основываясь на полученных результатах, Г. Мендель сформулировал свой *второй закон* — закон расщепления. *В потомстве, полученном от скрещивания гибридов первого поколения, наблюдается явление расщепления: четверть особей из гибридов второго поколения несет рецессивный признак, три четверти — доминантный.*

Гомозиготные и гетерозиготные особи. Для того чтобы выяснить, как будет осуществляться наследование признаков при самоопылении в третьем поколении, Мендель вырастил гибриды второго поколения и проанализировал потомство, полученное от самоопыления. Он выяснил, что $\frac{1}{3}$ растений второго поколения, выросших из желтых семян, при самоопылении произвела только желтые семена. Растения, выросшие из зеленых семян, давали только зеленые семена. Оставшиеся $\frac{2}{3}$ растений второго поколения, выросшие из желтых семян, давали желтые и зеленые семена в отношении 3:1. Таким образом, эти растения были подобны гибридам первого поколения.

Итак, Менделем впервые был установлен факт, свидетельствующий о том, что растения, сходные по внешнему виду, могут резко отличаться по наследственным свойствам. Особи, не дающие расщепления в следующем поколении, получили название *гомозиготных* (от греч. «гомос» — равный, «зигота» — оплодотворенная яйцеклетка). Особи, в потомстве у которых обнаруживается расщепление, назвали *гетерозиготными* (от греч. «гетерос» — другой).

Причина расщепления признаков у гибридов. Какова причина расщепления признаков в потомстве гибридов? Почему в первом, втором и последующих поколениях возникают особи, дающие в результате скрещивания потомство с доминантными и рецессивными при-

знаками? Обратимся к схеме, на которой символами записаны результаты опыта по моногибридному скрещиванию. Символы P , F_1 , F_2 и т. д. обозначают соответственно родительское, первое и второе поколения. Значок \times означает скрещивание, символ ♂ обозначает мужской пол (щит и копье Марса), а ♀ — женский пол (зеркало Венеры).

Ген, отвечающий за доминантный желтый цвет семян, обозначим большой буквой, например A ; ген, отвечающий за рецессивный зеленый цвет, — малой буквой a . Поскольку каждая хромосома представлена в соматических клетках двумя гомологами, каждый ген также присутствует в двух экземплярах, как говорят генетики, в виде двух аллелей (см. § 27). Буква A обозначает доминантный аллель, а a — рецессивный.

Схема образования зигот при моногибридном скрещивании такова:



где P — родители, F_1 — гибриды первого поколения, F_2 — гибриды второго поколения.

Для дальнейших рассуждений необходимо вспомнить основные события, происходящие в мейозе. В первом делении мейоза происходит образование клеток, несущих гаплоидный набор хромосом (n). Такие клетки содержат только одну хромосому из каждой пары гомологичных хромосом, в дальнейшем из них образуются гаметы. Слияние гаплоидных гамет при оплодотворении ведет к образованию диплоидной ($2n$) зиготы. Процесс образования гаплоидных гамет и восстановление диплоидности при оплодотворении обязательно происходит в каждом поколении организмов, размножающихся половым способом.

Исходные родительские растения в рассматриваемом опыте были гомозиготными. Следовательно, скрещивание можно записать так: P ($AA \times aa$). Очевидно, что оба родителя способны производить гаметы только одного сорта, причем растения, имеющие два доминантных гена AA , дают только гаметы, несущие ген A , а растения с двумя рецессивными генами aa образуют половые клетки с геном a . В первом поколении F_1 все потомство получается гетерозиготным Aa и имеет семена только желтого цвета, так как доминантный ген A подавляет действие рецессивного гена a .

Такие гетерозиготные растения Aa способны производить гаметы двух сортов, несущие гены A и a . При оплодотворении возникают четыре типа зигот — $AA + Aa + aA + aa$, что можно записать как


$AA+2Aa+aa$. Поскольку в нашем опыте гетерозиготные семена Aa также окрашены в желтый цвет, в F_2 получается соотношение желтых семян к зеленым, равное 3:1. Понятно, что $\frac{1}{3}$ растений, которые выросли из желтых семян, имеющих гены AA , при самоопылении снова дает только желтые семена. У остальных $\frac{2}{3}$ растений с генами Aa , так же как у гибридных растений из F_1 , будут формироваться два разных типа гамет, и в следующем поколении при самоопылении произойдет расщепление признака окраски семян на желтые и зеленые в соотношении 3:1.



Таким образом было установлено, что расщепление признаков в потомстве гибридных растений — результат наличия у них двух генов — A и a , ответственных за развитие одного признака, например окраски семян.

- 1. В чем особенность гибридологического метода?
- 2. Объясните термины: *гибриды, доминантные признаки, рецессивные признаки, гомозиготы, гетерозиготы, расщепление.*
- 3. В чем сущность второго закона Менделя?
- ▶ 4. Белый кролик (aa) скрещивается с черным кроликом (AA). Гибридные кролики скрещиваются между собой. Какое потомство у них получится?
- Повторите § 22.

§ 27. Генотип и фенотип. Аллельные гены

Аллельные гены. Итак, мы установили, что гетерозиготные особи имеют в каждой клетке два гена — A и a , отвечающие за развитие одного и того же признака. Гены, определяющие альтернативное развитие одного и того же признака и расположенные в идентичных участках гомологичных хромосом, называют *аллельными генами* или *аллелями*. Любой диплоидный организм, будь то растение, животное или человек, содержит в каждой клетке два аллеля любого гена. Исключение составляют половые клетки — гаметы. В результате мейоза количество хромосом в них уменьшается в 2 раза, поэтому каждая гамета имеет лишь по одному аллельному гену. Аллели одного гена располагаются в одном месте гомологичных хромосом.

Схематически гетерозиготная особь обозначается так: .

Гомозиготные особи при подобном обозначении выглядят так:  или , но их можно записать и как AA и aa .

Фенотип и генотип. Рассматривая результаты самоопыления гибридов F_2 , мы обнаружили, что растения, выросшие из желтых семян, будучи внешне сходными, или, как говорят в таких случаях, имея одинаковый *фенотип*, обладают различной комбинацией генов, которую принято называть *генотипом*. Таким образом, явление до-

минирования приводит к тому, что при одинаковом фенотипе особи могут обладать различными генотипами. Понятия «генотип» и «фенотип» очень важные в генетике. *Совокупность всех генов организма составляет его генотип. Совокупность всех признаков организма, начиная с внешних и кончая особенностями строения и функционирования клеток и органов, составляет фенотип.* Фенотип формируется под влиянием генотипа и условий внешней среды.

Анализирующее скрещивание. По фенотипу особи далеко не всегда можно определить ее генотип. У самоопыляющихся растений генотип можно определить в следующем поколении. Для перекрестно размножающихся видов используют так называемое *анализирующее скрещивание*. При анализирующем скрещивании особь, генотип которой следует определить, скрещивают с особями, гомозиготными по рецессивному гену, т. е. имеющими генотип aa . Рассмотрим анали-

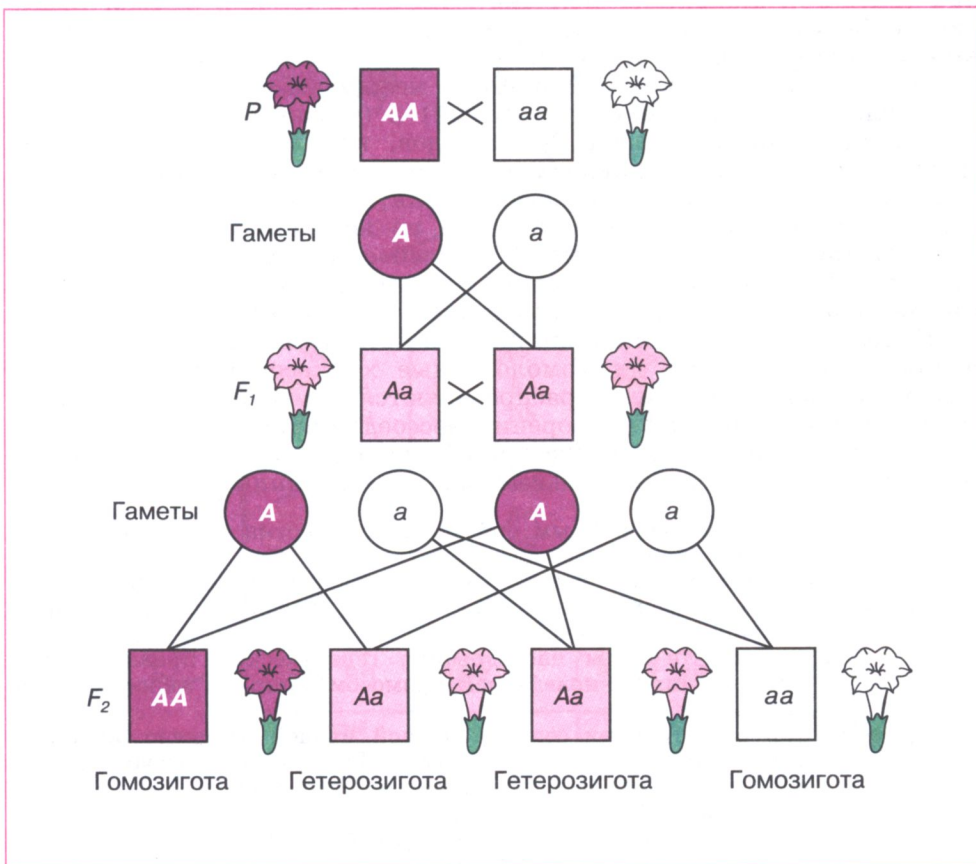


Рис. 36. Промежуточное наследование у ночной красавицы

зирующее скрещивание на примере. Пусть особи с генотипами AA и Aa имеют одинаковый фенотип. Тогда при скрещивании с особью, рецессивной по определяемому признаку и имеющей генотип aa , получаются следующие результаты:

<p>1. P $AA \times aa$</p> <p>Гаметы A a</p> <p>F_1 Aa</p>	<p>2. P $Aa \times aa$</p> <p>Гаметы $A; a$ a</p> <p>F_1 $1Aa:1aa$</p>
--	--

Из этих примеров видно, что особи, гомозиготные по доминантному гену, расщепления в F_1 не дают, а гетерозиготные особи при скрещивании с гомозиготной особью дают расщепление уже в F_1 .

Неполное доминирование. Далекое не всегда гетерозиготные организмы по фенотипу точно соответствуют родителю, гомозиготному по доминантному гену. Часто гетерозиготные потомки имеют промежуточный фенотип, в таких случаях говорят о *неполном доминировании* (рис. 36). Например, при скрещивании растения ночная красавица с белыми цветками (aa) с растением, у которого красные цветки (AA), все гибриды F_1 имеют розовые цветки (Aa). При скрещивании гибридов с розовой окраской цветков между собой в F_2 происходит расщепление в отношении 1 (красный):2 (розовый):1 (белый).

Принцип чистоты гамет. У гибридов, как мы знаем, объединяются разные аллели, привносимые в зиготу родительскими гаметами. Важно отметить, что разные аллели, оказавшиеся в одной зиготе и, следовательно, в развившемся из нее организме, не влияют друг на друга. Поэтому свойства аллелей остаются постоянными независимо от того, в какой зиготе они побывали до этого. Каждая гамета содержит всегда только один аллель какого-либо гена.

Цитологическая основа принципа чистоты гамет и закона расщепления состоит в том, что гомологичные хромосомы и расположенные в них аллельные гены распределяются в мейозе по разным гаметам, а затем при оплодотворении воссоединяются в зиготе. В процессах расхождения по гаметам и объединения в зиготу аллельные гены ведут себя как *независимые, цельные единицы*.

- 1. Будет ли правильным определение: фенотип есть совокупность внешних признаков организма?
- 2. С какой целью проводят анализирующее скрещивание?
- ▶ 3. Какое, на ваш взгляд, практическое значение имеют знания о генотипе и фенотипе?
- ▶ 4. Сопоставьте типы наследования генетических признаков при скрещиваниях с поведением хромосом во время мейоза и оплодотворения.
- ▶ 5. При скрещивании серой и черной мышей получено 30 потомков, из них 14 были черными. Известно, что серая окраска доминирует над черной. Каков генотип мышей родительского поколения? Решение задачи смотрите в конце учебника.
- ▶ 6. Голубоглазый мужчина, оба родителя которого имели карие глаза, женился на кареглазой женщине, отец у которой имел карие глаза, а мать — голубые. От этого брака родился голубоглазый сын. Определите генотипы всех упомянутых лиц.

§ 28. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя

Установив закономерности наследования одного признака (моногибридное скрещивание), Мендель начал изучать наследование двух признаков, за которые отвечают две пары аллельных генов. Скрещивание, в котором участвуют особи, отличающиеся по двум парам аллелей, называют *дигибридным скрещиванием*.

Поскольку каждый организм характеризуется очень большим числом признаков, а число хромосом ограничено, то каждая из них должна нести большое число генов. Результаты дигибридного скрещивания зависят от того, лежат ли гены, определяющие рассматриваемые признаки, в одной хромосоме или в разных. При дигибридном скрещивании Мендель изучал наследование признаков, за кото-

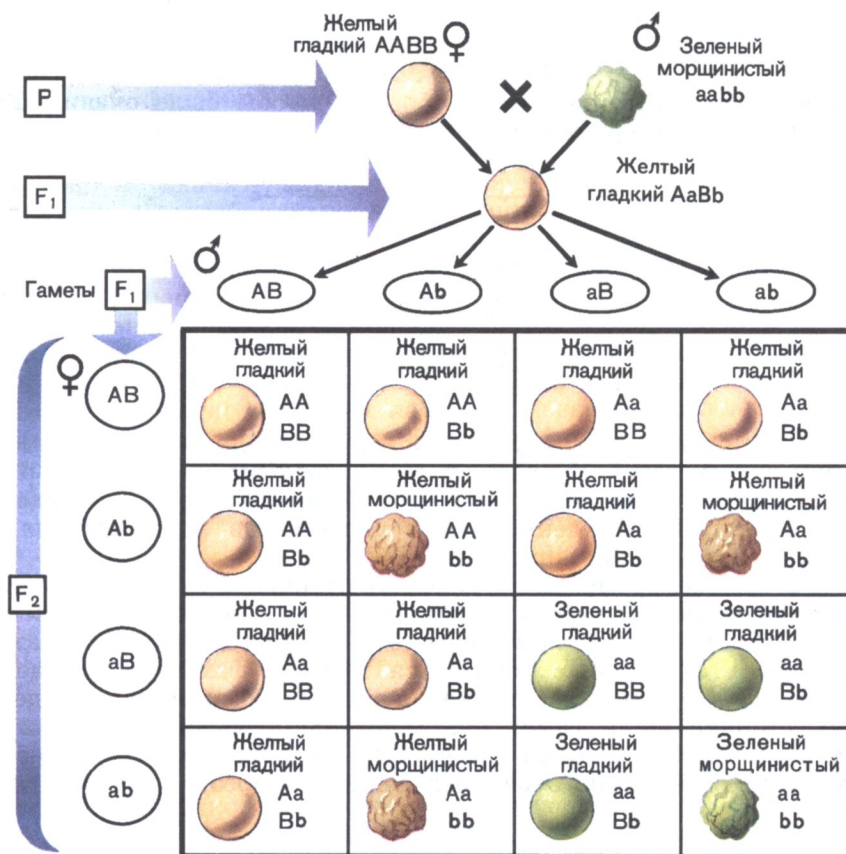


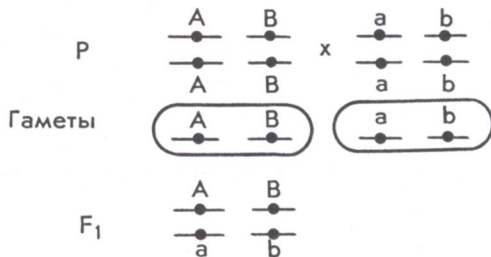
Рис. 37. Механизм наследования окраски и формы семян у гороха при дигибридном скрещивании. Решетка Пеннета

рые отвечают гены, лежащие, как выяснилось значительно позднее, в разных хромосомах.

Независимое наследование. Если в дигибридном скрещивании гены находятся в разных парах хромосом, то пары признаков наследуются независимо друг от друга.

Рассмотрим опыт Менделя, в котором он изучал независимое наследование признаков у гороха. Одно из скрещиваемых растений имело гладкие желтые семена, другое — морщинистые зеленые (рис. 37). В первом поколении все гибридные растения имели гладкие желтые семена. Во втором поколении произошло расщепление: 315 семян было гладких желтых, 108 — гладких зеленых, 101 — морщинистых желтых, 32 — морщинистых зеленых. Таким образом, в F_2 обнаружено четыре фенотипа в соотношении, близком к 9 желтым гладким семенам ($A-B-$), 3 желтым морщинистым ($A-bb$), 3 зеленым гладким ($aaB-$) и 1 зеленому морщинистому ($aabb$), где знак «—» обозначает, что возможно присутствие как аллеля A , так и a ; как B , так и b . В кратком виде расщепление в F_2 можно записать так: 9 $A-B-$; 3 $A-bb$; 3 $aaB-$; 1 $aabb$.

Запишем скрещивание таким образом, чтобы было очевидно расположение генов в хромосомах:



При образовании гамет у особей F_1 возможны четыре комбинации двух пар аллелей. Механизм этого процесса показан на рисунке 38. Аллели одного гена, как вы уже знаете, всегда попадают в разные гаметы. Расхождение одной пары генов не влияет на расхождение генов другой пары.

Если в мейозе хромосома с геном A отошла к одному полюсу, то к этому же полюсу, т. е. в ту же гамету, может попасть хромосома как с геном B , так и с геном b . Следовательно, с одинаковой вероятностью ген A может оказаться в одной гамете и с геном B , и с геном b . Оба события равновероятны. Поэтому сколько будет гамет AB , столько же и гамет Ab . Такое же рассуждение справедливо и для гена a , т. е. число гамет aB всегда равно числу гамет ab . В результате независимого распределения хромосом в мейозе гибрид

$$\begin{array}{cc}
 \text{A} & \text{B} \\
 \text{---} & \text{---} \\
 \bullet & \bullet \\
 \text{---} & \text{---} \\
 \text{A} & \text{b}
 \end{array}$$
 образует четыре типа гамет: AB , Ab , aB и ab в равных количествах. Это явление было установлено Г. Менделем и названо *законом независимого расщепления* или *третьим законом Менделя*.

Он формулируется так: *расщепление по каждой паре генов идет независимо от других пар генов.*

Решетка Пеннета. Независимое расщепление можно изобразить в виде таблицы (см. рис. 37). По имени генетика, впервые предложившего эту таблицу, она названа решеткой Пеннета. Поскольку в дигибридном скрещивании при независимом наследовании образуются четыре типа гамет, количество типов зигот, образующихся при случайном слиянии этих гамет, равно 4×4 , т. е. 16. Ровно столько клеток в решетке Пеннета. Вследствие доминирования *A* над *a* и *B* над *b* разные генотипы имеют одинаковый фенотип. Поэтому количество фенотипов равно только четырем. Например, в 9 клетках решетки Пеннета из 16 возможных сочетаний расположены комбинации, имеющие одинаковый фенотип — желтые гладкие семена. Генотипы, определяющие данный фенотип, таковы: $1AABB:2AABb:2AaBB:4AaBb$.

Число различных генотипов, образующихся при дигибридном скрещивании, равно 9. Число фенотипов в F_2 при полном доминировании равно 4. Значит, дигибридное скрещивание есть два независимо идущих моногибридных скрещивания, результаты которых как бы накладываются друг на друга.

В отличие от второго закона, справедливого всегда, третий закон применим только к случаям независимого наследования, когда изучаемые гены расположены в *разных парах гомологичных хромосом.*

Статистический характер законов Г. Менделя. Пусть в скрещивании $Aa \times Aa$ получено только четыре потомка. Можно ли точно предсказать генотип каждого из них? Неверно думать, что соотношение непременно будет равно $1AA:2Aa:1aa$. Может случиться так, что все четыре потомка будут иметь генотип AA или Aa . Возможно и любое другое соотношение, например три особи с генотипом Aa и одна — aa . Значит ли это, что закон расщепления в данном случае нарушается? Нет, закон расщепления не может быть поколеблен результатами скрещиваний, в которых обнаружено отклонение от ожидаемого соотношения, в нашем случае $1:2:1$. Причина данного явления состоит в том, что законы генетики носят статистический характер. Это означает, например, что соотношение фенотипов потомков $3:1$, ожидаемых в скрещивании гетерозигот, будет выполняться тем точнее, чем больше потомков. В опыте по скрещиванию сортов гороха с желтыми и зелеными семенами Г. Мендель в F_2 получил очень большое количество семян и поэтому расщепление оказалось $3,01:1$, т. е. близко к теоретически ожидаемому.

Точное выполнение соотношений $3:1$, $9:3:3:1$ и других возможно лишь при большом количестве изучаемых гибридных особей.

Когда Мендель ставил свои опыты, науке еще ничего не было известно ни о хромосомах и генах, ни о митозе и мейозе. Несмот-

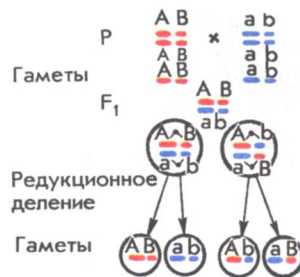


Рис. 38. Независимое расщепление каждой пары генов

ря на это, Мендель, точно учтя и обдумав результаты расщепления, понял, что каждый признак определяется отдельным наследственным фактором и факторы эти передаются из поколения в поколение по определенным законам, которые он сформулировал.

- 1. В чем заключается смысл третьего закона Менделя?
Каковы связи между вторым и третьим законами Менделя?
- 2. Каковы цитологические основы дигибридного скрещивания?
- ▶ 3. Какое расщепление по генотипу и фенотипу возникает, если гибриды второго поколения дигибридного скрещивания (см. рис. 37) будут размножаться самоопылением?
- ▶ 4. Какие возникнут расщепления по генотипу и фенотипу, если каждый из девяти генотипов второго поколения дигибридного скрещивания будет скрещен с *aabb*?
- ▶ 5. Вспомните, сколько генотипов возникнет в F_2 при моногибридном, дигибридном скрещиваниях. Сколько генотипов будет в F_2 при тригибридном скрещивании? Попробуйте вывести общую формулу числа генотипов в F_2 для полигибридного скрещивания.
- ▶ 6. У томатов округлая форма плодов (*A*) доминирует над грушевидной (*a*), красная окраска плодов (*B*) — над желтой (*b*). Растение с округлыми красными плодами скрещено с растением, обладающим грушевидными желтыми плодами. В потомстве 25% растений дают округлые красные плоды, 25% — грушевидные красные плоды, 25% — округлые желтые плоды, 25% — грушевидные желтые плоды (отношение 1:1:1:1). Каковы генотипы родителей и потомков? Решение задачи смотрите в конце учебника.
- ▶ 7. В семье родился голубоглазый темноволосый ребенок, похожий по этим признакам на отца. Мать — кареглазая темноволосая; бабушка по материнской линии — голубоглазая темноволосая; дедушка — кареглазый светловолосый; бабушка и дедушка по отцовской линии — кареглазые темноволосые. Определите вероятность рождения в этой семье голубоглазого светловолосого ребенка. Карий цвет глаз доминирует над голубым, темный цвет волос — над светлым.

§ 29. Сцепленное наследование генов

Группы сцепления. Число генов у каждого организма, как мы уже отмечали, гораздо больше числа хромосом. Следовательно, в одной хромосоме расположено много генов. Как наследуются гены, расположенные в одной паре гомологичных хромосом?

Большую работу по изучению наследования неаллельных генов, расположенных в паре гомологичных хромосом, выполнили американский ученый Т. Морган и его ученики. Ученые установили, что гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно, или *сцепленно*. Группы генов, расположенные в одной хромосоме, называют *группами сцепления*. Сцепленные гены расположены в хромосоме в линейном порядке. Число групп сцепления у генетически хорошо изученных объектов равно числу отличающихся друг от друга

ТОМАС ГЕНТ МОРГАН (1866—1945) — американский эмбриолог, генетик. Впервые начал исследования на плодовой мушке — дрозофиле. Морган и его школа создали в итоге этих опытов хромосомную теорию наследственности. Лауреат Нобелевской премии 1933 г.



хромосом. У человека 24 разновидности хромосом и 24 группы сцепления, у гороха 7 пар хромосом и 7 групп сцепления и т. д.

Сцепленное наследование и явление перекреста. Рассмотрим, какие типы гамет будет производить особь, два гена которой находятся в одной хромосоме:

$\frac{A \ B}{a \ b}$. Особь с таким генотипом производит

два типа гамет: $\frac{a \ b}{a \ b}$ и $\frac{A \ B}{a \ b}$ — в равных количествах, которые повторяют комбинацию генов в хромосоме родителя. Было установлено, однако, что, кроме таких обычных гамет, возникают и другие,

новые: $\frac{A \ b}{a \ b}$ и $\frac{a \ B}{a \ b}$, с новыми комбинациями генов, отличающимися от родительских хромосом. Было доказано, что причина возникновения новых гамет заключается в *перекресте гомологичных хромосом* (см. § 22, рис. 31).

Гомологичные хромосомы в процессе мейоза перекрещиваются и обмениваются участками. В результате этого возникают качественно новые хромосомы. Частота перекреста между двумя сцепленными генами в одних случаях может быть большой, в других — менее значительной. Это зависит от расстояния между генами в хромосоме. Частота (процент) перекреста между двумя неаллельными генами, расположенными в одной хромосоме, пропорциональна расстоянию между ними. Чем ближе расположены гены в хромосоме, тем теснее сцепление между ними и тем реже они разделяются при перекресте. И наоборот, чем дальше гены отстоят друг от друга, тем слабее сцепление между ними и тем чаще осуществляется перекрест. Следовательно, о расстоянии между генами в хромосоме можно судить по частоте перекреста.

Итак, сцепление генов, локализованных в одной хромосоме, не бывает абсолютным. Перекрест, происходящий между гомологичными хромосомами, постоянно осуществляет «перетасовку» — *рекомбинацию* генов. Т. Морган и его сотрудники показали, что, изучив яв-

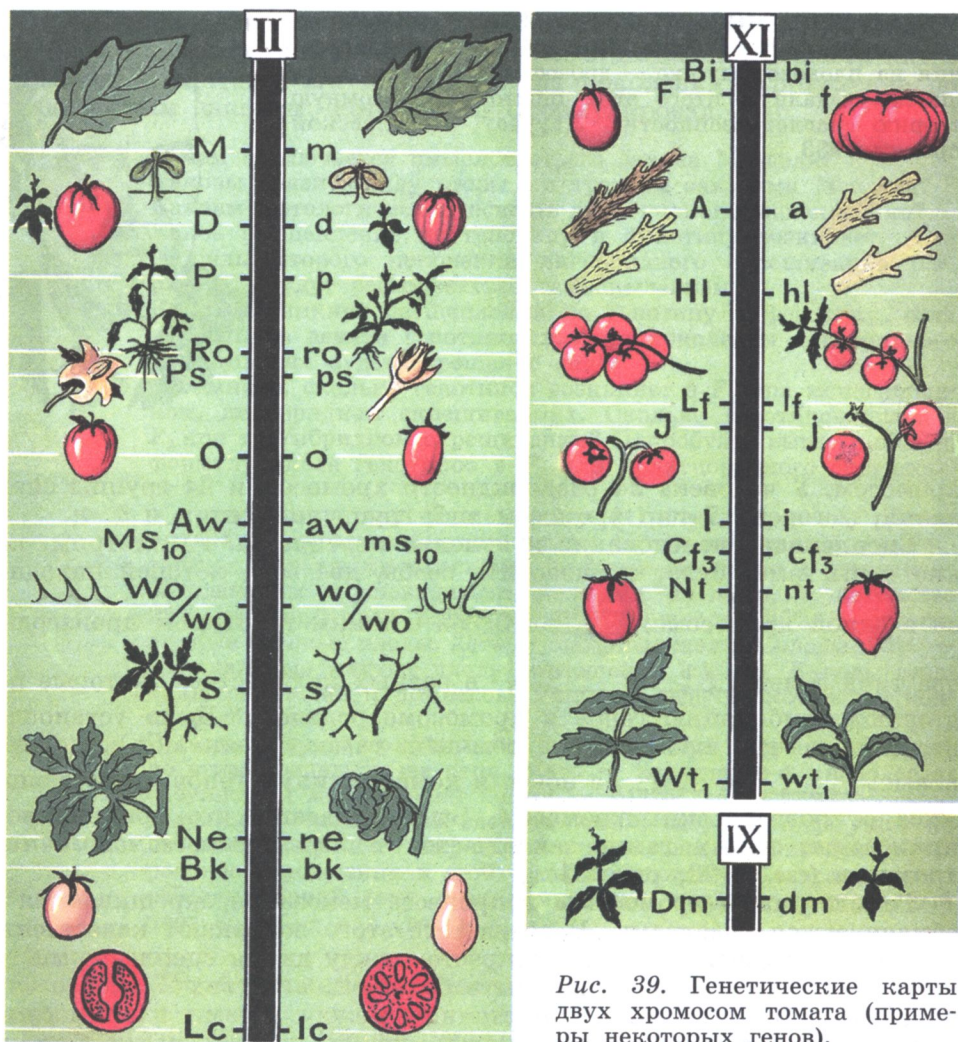


Рис. 39. Генетические карты двух хромосом томата (примеры некоторых генов).

II хромосома: D — растение нормальной высоты; d — карлик; O — круглый плод; o — овальный плод; Ne — нормальные листья; ne — листья, пораженные болезнью; Bk — круглый плод; bk — плод с заостренным концом. XI хромосома: F — гладкий плод; f — ребристый плод; Lf — соцветие необлиственное; lf — соцветие облиственное

ление сцепления и перекреста, можно построить карты хромосом с нанесенным на них порядком расположения генов. Карты, построенные по этому принципу, созданы для многих генетически хорошо изученных объектов: кукурузы, мыши, дрожжей, гороха, пшеницы, томата (рис. 39), плодовой мушки дрозофилы.

Как геологу или моряку совершенно необходима географическая карта, так и генетику крайне необходима генетическая карта того объекта, с которым он работает. В настоящее время создано несколько эффективных методов построения генетических карт. В результате возникла возможность сравнивать строение генома, т. е. совокупности всей ДНК гаплоидного набора хромосом, у различных видов, что имеет важное значение для генетики, селекции, а также эволюционных исследований.

- ▶ 1. Объясните, используя рисунок 39, что обозначено на генетических картах. На конкретных примерах докажете практическое значение генетических карт.
- ▶ 2. Определите, какие генотипы и фенотипы будут в F_1 и F_2 , если гладкосеменное (A) растение гороха с усиками (C), гомозиготное по обоим признакам, скрещивается с морщинистым (a) растением гороха без усиков (c). Оба гена (форма семени и наличие или отсутствие усиков) локализованы в одной хромосоме. Решение задачи смотрите в конце книги.

§ 30. Генетика пола

Хромосомное определение пола. У многих видов соотношение между особями мужского и женского пола при изучении большого числа особей всегда примерно равно, т. е. расщепление по признаку пола происходит в отношении 1:1.

От чего же зависит рождение мужских и женских особей? У плодовой мушки дрозофилы, на которой проведено множество генетических исследований, пол определяется следующим образом. В соматических клетках дрозофилы четыре пары хромосом. В число их входят три пары *аутосом*, т. е. хромосом, одинаковых у самца и самки, и одна пара хромосом, различных у особей мужского и женского пола. Эти хромосомы, как было установлено, отвечают за определение пола и поэтому были названы *половыми хромосомами*.

В клетках самок мух дрозофил имеются две одинаковые половые хромосомы, которые условно обозначают как X -хромосомы. Следовательно, в диплоидных соматических клетках самки набор половых хромосом — XX . У самцов половые хромосомы отличаются от половых хромосом самок. В соматических клетках самца мухи дрозофилы имеется одна X -хромосома и одна Y -хромосома. Поэтому набор половых хромосом самца обозначается XY . Следовательно, яйцеклетки женских организмов все одинаковы по хромосомному набору, так как в каждой из них имеется по одному набору *аутосом* и одна X -хромосома. Все сперматозоиды также имеют по одному набору *аутосом* и одну половую хромосому, но половина сперматозоидов имеет X -хромосому, а другая половина — Y -хромосому. X -хромосома и Y -хромосома резко различаются по строению (рис. 40). Различаются они и по набору генов, который в них содержится.

Поскольку гаметы с X - и Y -хромосомой в результате мейоза образуются у самцов в равных количествах, то ожидаемое отношение

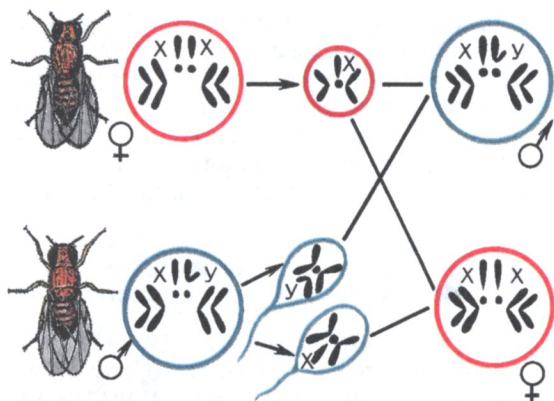


Рис. 40. Хромосомные комплексы самца и самки у дрозофилы

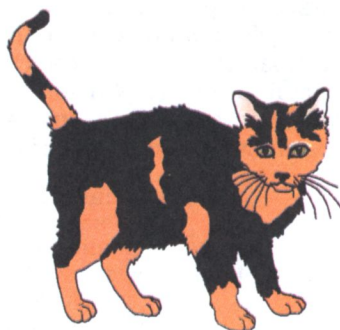


Рис. 41. Черепаховая окраска кошки

полов составляет 1:1, что и совпадает с фактически наблюдаемым. Сходный способ определения полов присущ многим животным, всем млекопитающим, в том числе и человеку. У некоторых животных и у растений пол особи определяется другими способами.

Наследование, сцепленное с полом. В том случае, когда гены, ответственные за формирование признака, расположены в аутосомах, наследование осуществляется независимо от того, кто из родителей является носителем изучаемого гена.

Однако ситуация резко изменяется, когда признаки определяются генами, лежащими в половых хромосомах. Рассмотрим пример наследования черепаховой окраски у кошек. Черепаховая окраска, т. е. чередование черных и желтых пятен, встречается только у кошек (рис. 41). Котов с черепаховой окраской не бывает. Этот факт не могли объяснить, пока не стало известно, что наследование данного признака сцеплено с полом.

Черная окраска кошек определяется геном B , рыжая — геном b . Эти гены расположены в X -хромосоме. В Y -хромосоме они отсутствуют. Обозначим X -хромосому, несущую аллель B , X^B , а X -хромосому с аллелем b — X^b . Поэтому возможны такие комбинации:

$X^B X^B$ — черная кошка	$X^B Y$ — черный кот
$X^b X^b$ — рыжая кошка	$X^b Y$ — рыжий кот
$X^B X^b$ — черепаховая кошка	

Так как мужская особь имеет только одну X -хромосому, то кот может быть или черным, или рыжим, но не может иметь черепаховую окраску, потому что для ее развития необходимо одновременное присутствие генов B и b .

У человека также известны признаки, сцепленные с полом. К ним относится, например, очень тяжелое наследственное заболевание гемофилия, при котором кровь теряет способность свертываться. У гемо-

филиков даже небольшие царапины и ссадины вызывают тяжелые кровотечения. Это заболевание встречается, за редчайшими исключениями, только у мужчин. Было установлено, что гемофилия обусловлена рецессивным геном, расположенным в X-хромосоме, поэтому гетерозиготные по данному гену женщины обладают обычной свертываемостью крови. Рассмотрим, какое потомство может появиться у гетерозиготной женщины, вступающей в брак с нормальным по этому признаку мужчиной.

Ген, обуславливающий нормальную свертываемость крови, обозначим H , а ген, при котором кровь теряет способность свертываться, — h . Учитывая, что в генотипе женщины присутствуют две X-хромосомы, а у мужчины — одна X-хромосома и одна Y-хромосома, запишем схему наследования гемофилии:

P	$X^H X^h$ носительница гена гемофилии	×	$X^H Y$ здоровый мужчина	
Гаметы	$X^H; X^h$		$X^H; Y$	
F_1	$X^H X^H$ здоровая женщина	$X^H X^h$ здоровая женщина, носительница гена гемофилии	$X^H Y$ здоровый мужчина	$X^h Y$ гемофилик-мужчина

Женщина передает половине своих сыновей X-хромосому с геном нормальной свертываемости крови, а половине — X-хромосому с геном гемофилии. Среди ее сыновей могут быть и здоровые и гемофилики.

В силу равновероятного расхождения хромосом при формировании гамет и их встречи в зиготе следует ожидать, что в потомстве большого числа браков, подобных только что рассмотренному, у половины сыновей разовьется гемофилия. В то же время все дочери в любом случае получают X-хромосому от своего отца с геном X^H , поэтому у них всегда нормальная свертываемость крови, но половина дочерей будет гетерозиготными носительницами этого заболевания.

Ген, вызывающий дальтонизм (неспособность различать красный и зеленый цвет), также сцеплен с X-хромосомой.

- 1. В чем отличие хромосомного набора самца от хромосомного набора самки?
- ▶ 2. Почему у женщин, имеющих в генотипе ген гемофилии, болезнь не проявляется, а у мужчин — проявляется?
- ▶ 3. В каком случае у мужчины-дальтоника может быть внук-дальтоник?
- ▶ 4. От черной кошки родились один черепаховый и несколько черных котят. Определите: а) фенотип и генотип отца; б) пол черепахового и черных котят.

§ 31. Взаимодействие генов. Внеядерная наследственность

В примерах, которые мы до сих пор рассматривали, каждый ген определял только один признак и развитие каждого признака зависело только от одного гена. Однако, как правило, отношения между генами и признаками гораздо сложнее.

Множественное действие гена. Один и тот же ген может влиять на формирование ряда признаков организма. Например, ген, вызывающий образование бурой семенной кожуры у гороха, способствует развитию пигмента и в других частях растений. Растения с семенами, покрытыми бурой семенной кожурой, имеют цветки фиолетовой окраски, а растения с белой кожурой семян — белые цветки. Влияние одного гена на развитие многих признаков называют *множественным действием гена*. Такое множественное действие характерно для большинства генов.

Обычно судят о действии гена только по тем признакам, которые легко обнаруживаются. Например, у мухи дрозофилы глаза имеют красную окраску, развитие которой обусловлено присутствием гена *W*. При наличии аллелей *w* пигмент, влияющий на окраску глаз, отсутствует и они становятся белыми. Оказалось, что аллель *w* влияет также на осветление окраски тела и изменение формы некоторых внутренних органов мухи.

В некоторых случаях проявление множественного действия гена легко наблюдать. Например, у человека есть ген, определяющий рыжую окраску волос. Этот же ген обуславливает более светлую окраску кожи, а также появление веснушек. У растений гороха ген, отвечающий за красную окраску цветков, определяет и красноватый оттенок стеблей.

Отношение ген — признак. При скрещивании в результате взаимодействия двух различных генов в потомстве могут возникать новые признаки, отсутствовавшие у родительских организмов. Это явление называют *новообразованием* при скрещиваниях. Его очень часто наблюдают при разведении домашних животных и культурных растений.

Приведем пример. У душистого горошка — садового растения — есть много сортов, которые отличаются по окраске цветков, в частности сорта с белыми цветками. При некоторых комбинациях скрещивания двух белых сортов между собой полученные семена дают растения с фиолетовыми цветками. Биохимический анализ показал, что фиолетовая окраска цветков душистого горошка — результат реакции между двумя веществами, каждое из этих веществ образуется под действием определенного гена. Имеется два гена, каждый с двумя аллелями — *C*, *c* и *P*, *p*. Окраска цветков образуется тогда, когда в генотипе растения присутствуют одновременно два доминантных гена *C* и *P*. Скрещивание двух сортов душистого горошка с белыми цветками, когда гибриды первого поколения имеют фиолетовые цветки, записывают следующим образом:

P	$CCpp$ белые цветки	×	$ccPP$ белые цветки
Гаметы	Cp		cP
F_1			$CcPp$ фиолетовые цветки

Таким образом, мы видим, что в генотипе любого организма гены взаимодействуют между собой; на фенотипическое проявление признака влияет целый комплекс генов. Сочетания генов в организме обуславливают индивидуальные различия особей одного вида.

Внеядерная наследственность. Приведенные выше примеры ведущей роли ядра и хромосом в генетических процессах не следует рассматривать как свидетельство отсутствия какой-либо роли цитоплазмы в передаче свойств из поколения в поколение. Участие цитоплазмы в формировании некоторых признаков связано с работой внеядерных генов, расположенных в органоидах. Митохондрии и хлоропласты содержат ДНК, ее гены кодируют ряд признаков. О наличии внеядерных генов свидетельствуют данные о наследовании некоторых признаков у растений. К их числу относится пестролистность у ночной красавицы и львиного зева. Наследование этого признака не укладывается в рамки законов Менделя. Объясняется такое наследование тем, что пластиды бывают окрашенные и неокрашенные. Эти органоиды воспроизводятся в клетке независимо от деления ядра и случайно распределяются между дочерними клетками. Из клеток, содержащих смесь зеленых и неокрашенных пластид, при делении могут появляться клетки трех возможных типов: содержащие только неокрашенные, только окрашенные пластиды и содержащие смесь пластид. В результате возникают три варианта окраски растений: окрашенные, неокрашенные и мозаичные. Поскольку единственный способ проникновения пластид в зиготу связан с яйцеклеткой, а не со спермием (так как он не содержит пластид), наблюдается *материнское наследование*.

Известно множество фактов, доказывающих существование внеядерной наследственности не только у растений, но и у животных и микроорганизмов.

- ▶ 1. Какое потомство будет получено в F_2 , если растение с фиолетовыми цветками ($CcPp$) будет размножаться самоопылением?
- 2. Что такое новообразование? Приведите примеры.
- 3. Чем отличается внеядерная наследственность от ядерной (менделевской) наследственности?

§ 32. Взаимодействие генотипа и среды при формировании признака

Качественные и количественные признаки. Все признаки организма можно разделить на две группы — *качественные* и *количественные*. Окраска цветков, форма плодов, масть животных, цвет

глаз, половые различия — все это качественные признаки. При изучении качественных признаков не возникает затруднений в их классификации. Фенотипические классы потомков, появившиеся при расщеплении, легко различимы: черная или бурая корова, красная или черная лиса, белые или фиолетовые цветки у душистого горшка и т. д.

Однако изменчивость (разнообразие) носит не только качественный, но и количественный характер. Яйценоскость кур, молочность коров, масса семян пшеницы — это примеры так называемых количественных признаков. Большинство признаков, важных при разведении животных и выращивании растений, носит количественный характер. Количественные признаки можно изучать с помощью измерения и подсчета.

Живые организмы постоянно испытывают действие разнообразных факторов среды, в которой они обитают. Среда влияет на формирование и количественных, и качественных признаков.

Влияние условий среды на качественные признаки. Многие качественные признаки в меньшей степени, чем количественные признаки, подвержены влиянию условий среды. Например, в семье, где отец и мать имеют голубой цвет глаз, рождаются только голубоглазые дети. При этом не имеет значения, в каких условиях живет данная семья. Однако можно привести немало примеров, демонстрирующих влияние среды. У примулы окраска цветков определяется аллельной парой *Rr*. Гомозиготные растения *RR* обычно имеют красные цветки, но если в момент формирования бутонов растение перенести из обычных комнатных условий в теплую влажную оранжерею с температурой 30—35 °С, то появятся белые цветки. Возвращение в комнатные условия не изменяет их белой окраски, но вновь распустившиеся цветки будут красными. Понятно, что в этом случае изменился признак, а не ген.

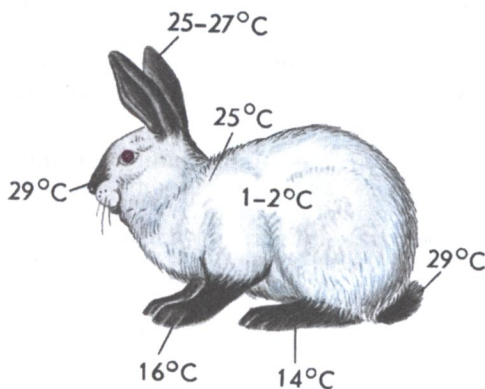


Рис. 42. Распределение температурных порогов пигментообразования в волосах горностаевого кролика

Другим примером, показывающим влияние условий внешней среды на развитие качественных признаков, может служить изменение окраски шерсти у горностаевого кролика. Горностаевые кролики (*c^hc^h*) и кролики-альбиносы (*cc*) при рождении не окрашены. Альбиносы остаются совершенно белыми в течение всей жизни, а у горностаевых кроликов лапки, хвост, уши и мордочка со временем окрашиваются в черный цвет.

Если у горностаевого кролика (рис. 42) сбрить шерсть на каком-либо участке тела, то окраска вновь выросшей шерсти

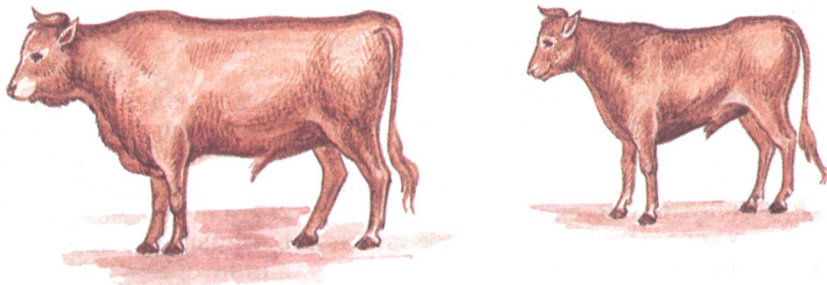


Рис. 43. Два бычка годовалого возраста, произошедшие от одного отца, но выращенные в резко различных условиях

будет зависеть от температуры среды. Так, если сбрить белую шерсть на боку или на спине и содержать животное при температуре выше 2°C , то на этом месте снова вырастет белая шерсть. При температуре воздуха ниже 2°C вместо белой шерсти вырастет черная. Но если сбрить шерсть на ухе, то в обычных условиях там снова вырастет черная шерсть; под согревающим компрессом (при температуре 30°C) на выбритом участке вырастет белая шерсть.

Эти опыты объясняют, почему горностаевые кролики рождаются совершенно белыми: в эмбриональный период они находятся в условиях высокой температуры.

Влияние условий среды на количественные признаки. Развитие количественных признаков очень сильно зависит от влияния условий среды. Масса тела у крупного рогатого скота, как и у других животных, — типичный количественный признак. Установлено, что генотип оказывает важное влияние на формирование признака. Именно благодаря различиям в генотипе породы крупного рогатого скота резко отличаются по среднему значению, например, массы одного животного. Однако условия среды, например количество и качество корма, играют не менее важную роль в формировании этого признака (рис. 43).

Известно, что количество и качество молока в большой степени зависят от правильности кормления коровы. Но значит ли это, что удой зависит только от кормления? Нет, такой вывод неверен. Известно, что некоторые породы скота дают в обычных условиях в год



Рис. 44. Изменение размера одуванчика под влиянием условий среды:

1 — выросший на равнине; 2 — выросший в горах

800—1200 кг молока. Улучшение кормления и содержания этих животных может резко повысить их продуктивность до 2500 кг молока. Ухудшение условий может привести к тому, что ценная порода скота, дающая 4500—5000 кг в год, снизит продуктивность до 2500 кг и даже ниже. Однако поднять продуктивность скота до 4000—5000 кг, улучшая только условия содержания, невозможно.

Норма реакции. Итак, признаки развиваются в результате взаимодействия генотипа и среды. Один и тот же генотип может в разных условиях среды давать разное значение признака. Пределы, в которых возможно изменение признаков у данного генотипа, называют *нормой реакции*. Иначе говоря, организм наследует не признак, как таковой, а способность формировать определенный фенотип в конкретных условиях среды, т. е. норму реакции (рис. 44).

На примере с молочным скотом можно отметить, что норма реакции молочности местных пород скота колеблется от 1000 до 2500 кг, а у ценных пород она значительно выше — от 4000 до 6000 кг молока в год и даже более. В таких случаях говорят, что признак молочности у коров обладает широкой нормой реакции.

Таким образом, фенотип каждой особи есть результат взаимодействия ее генотипа с условиями окружающей среды.

- ▶ 1. Почему разнообразие качественных признаков в малой степени зависит от влияния условий среды?
- ▶ 2. Чем определяется широта нормы реакции?
- ▶ 3. Можно ли, улучшив условия кормления, превратить овец грубошерстных в тонкорунных?
- ▶ 4. Какое практическое значение в сельском хозяйстве имеет знание нормы реакции животных и растений?
- Повторите § 28.

Глава VIII. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Изменчивость, характерная для всех живых организмов, бывает двух типов. Прежде всего это *наследственная изменчивость*, которая связана с изменением самих генов или возникновением их новых комбинаций. Второй тип — *модификационная изменчивость*. В отличие от наследственной изменчивости она не связана с изменениями генотипа и в последующие поколения не передается.

§ 33. Модификационная и наследственная изменчивость.

Комбинативная изменчивость

Модификационная изменчивость. Разнообразие фенотипов, возникающих у организмов одинакового генотипа под влиянием условий среды, называют *модификационной изменчивостью*. Спектр модификационной изменчивости определяется нормой реакции. Примером



АВГУСТ ВЕЙСМАН (1834—1914) — немецкий зоолог и теоретик эволюционного учения. Основные работы посвящены вопросам наследственности и индивидуального развития. Выступал против ламаркизма, отрицал наследование приобретенных признаков. Автор умозрительной теории наследственности и индивидуального развития (теории непрерывности «зародышевой плазмы»), предвосхитившей современное представление о хромосомах как носителях наследственности.

модификационной изменчивости может служить изменчивость генетически сходных (идентичных) особей. Многие виды растений, например картофель, обычно размножаются вегетативно, в этом случае все потомки обладают одинаковым генотипом. Значит ли это, что все растения, выросшие на поле и происходящие от одного клубня, будут одинаковы? Нет, многие растения существенно отличаются по высоте, кустистости, количеству и форме клубней и другим показателям.

Эти фенотипические различия между генетически идентичными растениями обусловлены тем, что их развитие происходило в различных условиях среды. Даже в пределах одной грядки есть различия в уровне освещенности, увлажнения почвы, в количестве сорняков. Эти различия сказываются на развитии растений. Условия внешней среды изменяют особенности проявления генов, но не сами гены. Многие гены отвечают за синтез ферментов. Количество и набор микроэлементов в почве могут сильно менять (модифицировать) активность ферментов и, следовательно, сказываться на росте и развитии растений. Однако эти *модификации* не наследуются, потому что гены, отвечающие за развитие растений, не меняются в ответ на изменения температуры, влажности, характера питания. Вывод, что признаки, приобретенные в течение жизни организмов, не наследуются, сделал крупный немецкий биолог А. Вейсман.

Иногда модификационную изменчивость называют ненаследственной. Это верно в том смысле, что модификации не наследуются. Следует помнить, однако, что сама способность живых организмов к адаптивным модификациям — приспособительным изменениям — генетически обусловлена, выработана в результате естественного отбора.

Типы наследственной изменчивости. Наследственная изменчивость — основа разнообразия живых организмов и главное условие их способности к эволюционному развитию. Механизмы наследственной изменчивости разнообразны. Основной вклад в наследственную

изменчивость вносит *генотипическая изменчивость*; существует также и *цитоплазматическая изменчивость*. Генотипическая изменчивость, в свою очередь, складывается из *мутационной* (§ 34) и *комбинативной изменчивости*. Комбинативная изменчивость — важнейший источник того бесконечно большого наследственного разнообразия, которое наблюдается у живых организмов.

В основе комбинативной изменчивости лежит половое размножение организмов, вследствие которого возникает огромное разнообразие генотипов. Генотип потомков, как известно, представляет собой сочетание генов, которые были свойственны родителям. Число генов у каждого организма исчисляется тысячами. При половом размножении комбинации генов приводят к формированию нового уникального генотипа и фенотипа. У любого ребенка можно обнаружить признаки, типичные для его матери и отца. Тем не менее даже среди близких родственников не найти двух абсолютно одинаковых людей. Исключение составляют однояйцевые близнецы. В чем причины этого огромного разнообразия? Они лежат в явлении комбинативной изменчивости. Рассмотрим основные ее истоки.

Независимое расхождение гомологичных хромосом в первом мейотическом делении — первая и важнейшая основа комбинативной изменчивости. Именно независимое расхождение хромосом, как вы помните (см. § 28), является основой третьего закона Менделя. Появление зеленых гладких и желтых морщинистых семян во втором поколении от скрещивания растений с желтыми гладкими и зелеными морщинистыми семенами — пример комбинативной изменчивости (см. рис. 37).

Рекомбинация генов, основанная на явлении перекреста хромосом, — второй, тоже очень важный источник комбинативной изменчивости. Рекомбинантные хромосомы, попав в зиготу, вызывают появление комбинаций признаков, нетипичных для родителей.

Третий важный источник комбинативной изменчивости — *случайная встреча гамет* при оплодотворении. В моногибридном скрещивании возможны три генотипа: AA , Aa и aa . Каким именно генотипом будет обладать данная зигота, зависит от случайной комбинации гамет.

Все три основных источника комбинативной изменчивости действуют независимо и одновременно, создавая огромное разнообразие генотипов. Однако новые комбинации генов не только легко возникают, но также и легко разрушаются при передаче из поколения в поколение. Именно поэтому часто в потомстве выдающихся по качествам живых организмов появляются особи, уступающие родителям.

Для закрепления желательных признаков селекционеры используют близкородственные скрещивания. Благодаря таким скрещиваниям возрастает вероятность встречи одинаковых гамет и могут возникнуть потомки с комбинацией генов, близкой к родительской комбинации. Таким путем созданы некоторые породы животных и сорта растений.

- 1. Какие биологические явления лежат в основе комбинативной изменчивости?
- ▶ 2. Объясните, почему при вегетативном размножении растений фенотипическое проявление признаков у особей с одинаковым генотипом бывает различно.

§ 34. Мутационная изменчивость

Мутации — это случайно возникшие стойкие изменения генотипа, затрагивающие целые хромосомы, их части или отдельные гены. Они могут быть и полезны, и вредны, и нейтральны для организмов.

Геномные мутации. *Геномными* называют мутации, приводящие к изменению числа хромосом. Наиболее распространенным типом геномных мутаций является *полиплоидия* — кратное изменение числа хромосом. У полиплоидных организмов гаплоидный (n) набор хромосом в клетках повторяется не 2 раза, как у диплоидов, а 4—6 раз, иногда значительно больше — до 10—12 раз.

Возникновение полиплоидов связано с нарушением митоза или мейоза. В частности, нерасхождение гомологичных хромосом в мейозе приводит к формированию гамет с увеличенным числом хромосом. У диплоидных организмов в результате такого процесса могут образоваться диплоидные ($2n$) гаметы.

Полиплоидные виды растений довольно обычное явление; у животных полиплоидия редка. Некоторые полиплоидные растения характеризуются более мощным ростом, крупными размерами и другими свойствами, что делает их ценными для селекционных работ.

Хромосомные мутации. *Хромосомные мутации* — это перестройки хромосом. Появление хромосомных мутаций всегда связано с возникновением двух или более разрывов хромосом с последующим их соединением, но в неправильном порядке. Различают пять основных типов хромосомных мутаций: *делеция* — потеря участка хромосомы; *дупликация* — удвоение участка хромосомы; *инверсия* — поворот части хромосомы на 180° ; *транслокация* — обмен участками негомологичных хромосом и *слияние* двух негомологичных хромосом в одну (рис. 45).

Хромосомные мутации приводят к изменению функционирования генов. Они играют серьезную роль в эволюционных преобразованиях видов. Подробнее об этом вы прочитаете в § 45.

Генные мутации. *Генные, или точковые, мутации* — наиболее часто встречающийся класс мутационных изменений. Генные мутации связаны с изменением последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. Они приводят к тому, что мутантный ген либо перестает работать и тогда не образуются соответствующие РНК и белок, либо синтезируется белок с измененными свойствами, что проявляется в изменении каких-либо признаков организма. Вследствие генной мутации образуются новые аллели. Это имеет важное эволюционное значение.

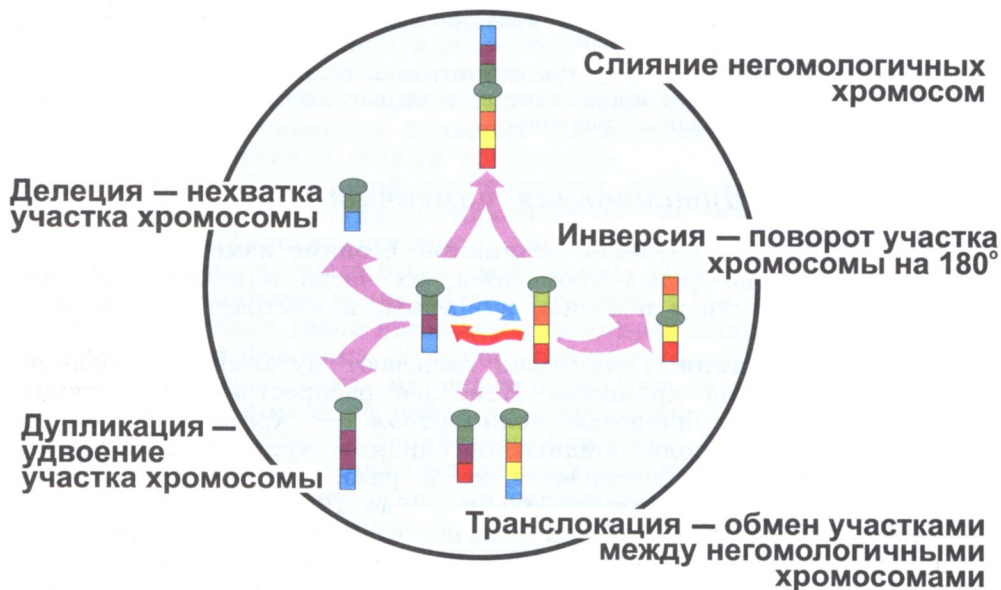


Рис. 45. Основные типы хромосомных мутаций

Мутации — редкие события. На 10 000—1 000 000 генов за одно поколение в среднем возникает одна новая мутация. Хотя мутационные события происходят редко, но благодаря постоянству естественного мутационного процесса и способности видов накапливать мутации генотипы всех без исключения особей содержат значительное количество генных мутаций.

Генные мутации следует рассматривать как результат «ошибок», возникающих в процессе удвоения молекул ДНК.

Изучение мутационного процесса показало, что изменяться — мутировать — могут все гены, контролирующие развитие любого признака организма. Многие генные мутации вредны для организма, часть — нейтральны, а некоторые из них в определенных условиях жизни могут становиться полезными.

Экспериментальное получение мутаций. Отечественные генетики первыми обнаружили, что ультрафиолетовые лучи и некоторые вещества — мощные факторы, способные вызвать мутации у самых различных организмов.

Резкое повышение числа вновь возникающих мутаций вызывает действие лучей Рентгена. Американский генетик Г. Мёллер, работавший несколько лет в нашей стране, разработал методы учета возникающих мутаций и впервые экспериментально доказал эффективность лучей Рентгена для повышения частоты мутационного процесса в сотни раз.

В настоящее время интенсивно ведутся работы по созданию методов направленного воздействия химических и физических факто-

НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ ВАВИЛОВ (1887—1943) — русский ботаник, генетик, растениевод, географ. Сформулировал закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Создал учение о центрах происхождения культурных растений. Провел серию экспедиций по 40 странам пяти континентов, собрав уникальную коллекцию образцов сортов культурных растений, служащую и по сей день основой для селекционных работ. Он опубликовал 350 научных работ. Эти работы относятся к различным отраслям биологической и сельскохозяйственной наук: генетике, селекции, географии, систематике растений, эволюции.



ров на определенные гены. Эти исследования очень важны, так как искусственное получение мутаций нужных генов имеет большое практическое значение для селекции растений, животных и микроорганизмов.

Повышение радиационного фона в среде обитания представляет серьезную генетическую опасность для человека и других живых организмов. Это стало причиной заключения Международного договора о прекращении испытаний ядерного оружия в воздухе, на земле и в воде.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Выдающийся русский биолог Н. И. Вавилов многие годы изучал наследственную изменчивость у культурных растений семейства злаковых и их диких предков. Генетически близкородственные виды и роды он расположил в определенном порядке в соответствии с вариантами изменчивости. Это позволило ему обнаружить закономерность: близкородственные виды и роды благодаря большому сходству их генотипов обладают сходной наследственной изменчивостью. Обнаруженное Н. И. Вавиловым явление известно в биологии как *закон гомологических рядов наследственной изменчивости*. Этот закон он сформулировал следующим образом: «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».

У организмов, связанных менее близкими родственными связями, т. е. имеющих значительные различия в строении генотипов, параллелизм наследственной изменчивости становится менее полным.

Закон гомологических рядов отражает общебиологическое явление, характерное для всех представителей живого мира. Руководствуясь этим законом, можно предсказывать, какие мутантные формы могут возникнуть у близкородственных видов.

- 1. С какими структурными единицами связаны генные, хромосомные и геномные мутации? Какие изменения происходят в генотипе?
- ▶ 2. В чем заключается практическое значение исследования причин мутаций?
- ▶ 3. В потомстве нормальных серебристо-черных лисиц родился щенок с необычной платиновой окраской меха. Из 30 потомков, полученных от него при скрещивании с нормальными серебристо-черными самками, 14 имели платиновую окраску. Что можно сказать о возникновении и наследовании платиновой окраски?
- ▶ 4. Закон гомологических рядов имеет большое практическое значение. Почему?

§ 35. *Наследственная изменчивость человека*

На людях невозможны прямые эксперименты, однако сейчас науке известно очень многое о наследственности человека.

Важно, что все общие закономерности наследственности, о которых говорилось в предыдущих главах и которые подробно изучены на лабораторных животных и сельскохозяйственных растениях, относятся и к человеку.

Ясен также и вопрос, над которым мы редко задумываемся: чем объясняется столь большое разнообразие людей и почему на всей нашей планете нельзя найти двух совершенно одинаковых людей. В человеческом обществе, так же как и среди растительных и животных организмов, идет непрерывающийся мутационный процесс, который создает генетическое разнообразие людей. Поэтому каждый человек гетерозиготен по очень многим генам.

Генетика и медицина. Интерес, проявляемый учеными к наследственности человека, не случаен. В последние десятилетия человечество тесно соприкасается с чуждыми для него химическими веществами. Число таких веществ, применяемых в быту, сельском хозяйстве, пищевой, фармакологической, косметической промышленности и в других областях деятельности людей, в настоящее время огромно. Среди этих веществ есть и такие, которые вызывают мутации.

Благодаря развитию медицины человек научился бороться с очень многими заболеваниями, уносившими еще не так давно миллионы жизней. Человек успешно защищает себя от большинства очень опасных инфекционных заболеваний. Такие болезни, как оспа, чума, холера, малярия, отмечаются в большинстве стран очень редко. Человеку уже не так страшны туберкулез, скарлатина, коклюш, корь и многие другие заболевания. Биология и медицина интенсивно работают над решением проблемы вирусных заболеваний и рака.

Для обеспечения своего здоровья, здоровья своих детей и всех будущих поколений человеку необходимо научиться бороться с возникновением в его клетках генных и хромосомных мутаций. А для этого ему надо знать свою собственную генетику так же хорошо, как и генетику растений, животных, микроорганизмов.

Все, что известно сейчас о наследственности человека, выявлено наукой в результате применения специальных методов исследования.

Методы изучения наследственности человека. Генеалогический метод. Сущность его состоит в изучении родословных в тех семьях, в которых есть наследственные заболевания. Этот метод помог установить закономерности наследования очень большого числа самых различных признаков у человека: как нормальных, подобных цвету глаз, цвету и форме волос и т. п., так и сопутствующих наследственным болезням.

Благодаря хорошо известной родословной удалось проследить наследование гена гемофилии от английской королевы Виктории. Виктория и ее муж были здоровы. Известно также, что никто из ее предков не страдал гемофилией. Наиболее вероятно, что возникла мутация в гамете одного из родителей Виктории. Вследствие этого королева Виктория стала носителем гена гемофилии и передала его многим своим потомкам. Все потомки мужского пола, которые получили от Виктории X-хромосому с мутантным геном, страдали тяжелым недугом — гемофилией (рис. 46).

Близнецовый метод. У человека в среднем в одном проценте случаев рождаются близнецы. Они могут быть однойяйцевыми и разнояйцевыми. *Разнояйцевые*, или *неидентичные*, близнецы рождаются в результате оплодотворения двух яйцеклеток двумя сперматозоидами. Они поэтому похожи друг на друга не более чем братья и сестры, рожденные неодновременно, и могут быть разнополыми.

Но иногда одна оплодотворенная яйцеклетка дает начало не одному, а двум (или нескольким) эмбрионам. Такие эмбрионы-близнецы развиваются из единственной оплодотворенной яйцеклетки, они

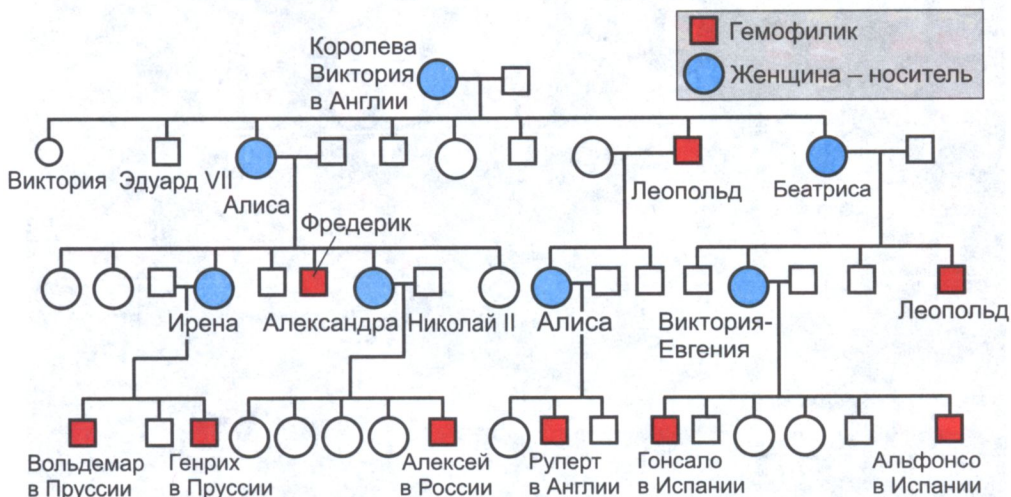


Рис. 46. Наследование гемофилии



Рис. 47. Сходство в расположении родинок у идентичных близнецов

всегда либо мальчики, либо девочки. И сходство у таких близнецов почти абсолютное, так как они имеют один и тот же генотип. Таких близнецов называют *однойяцевыми* или *идентичными*, поскольку они развились из одной яйцеклетки (рис. 47).

Идентичные близнецы представляют большой интерес для изучения наследственности человека, так как различия между ними объясняются не различными генотипами, а влиянием условий развития, т. е. среды.

Цитогенетический метод. Этот метод основывается на микроскопическом исследовании числа и структуры хромосом, подвергнутых специальным обработкам и окрашенным особыми красителями. На рисунке 48 приведено изображение хромосом

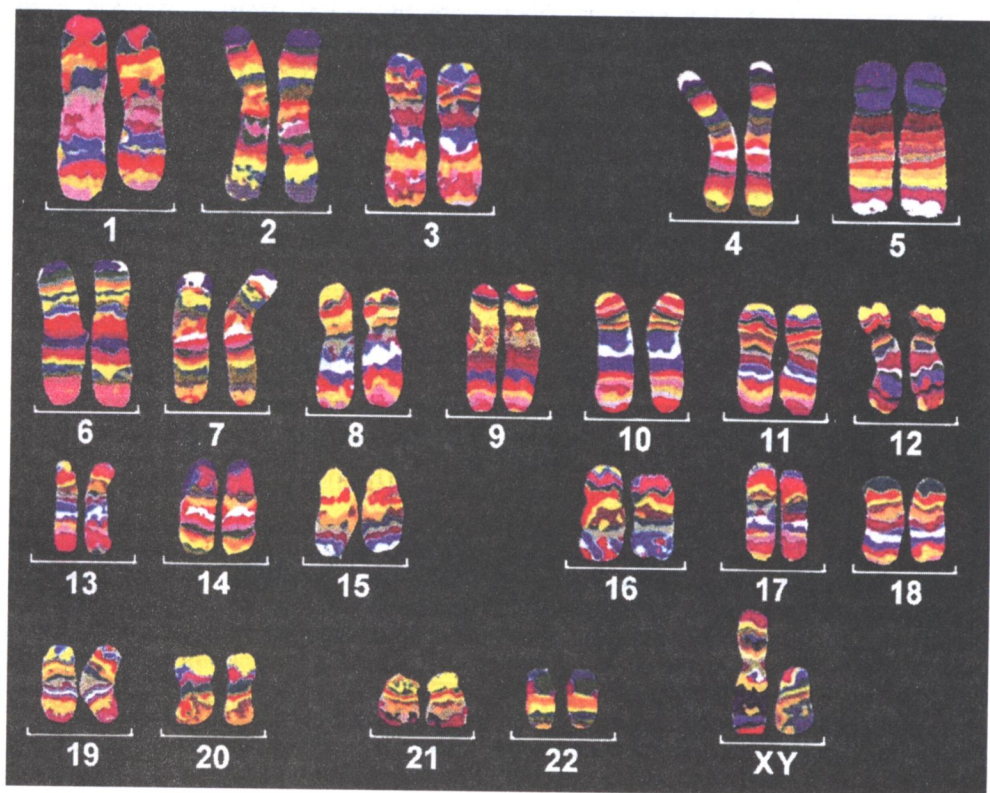


Рис. 48. Компьютерное изображение хромосом человека (мужчины)

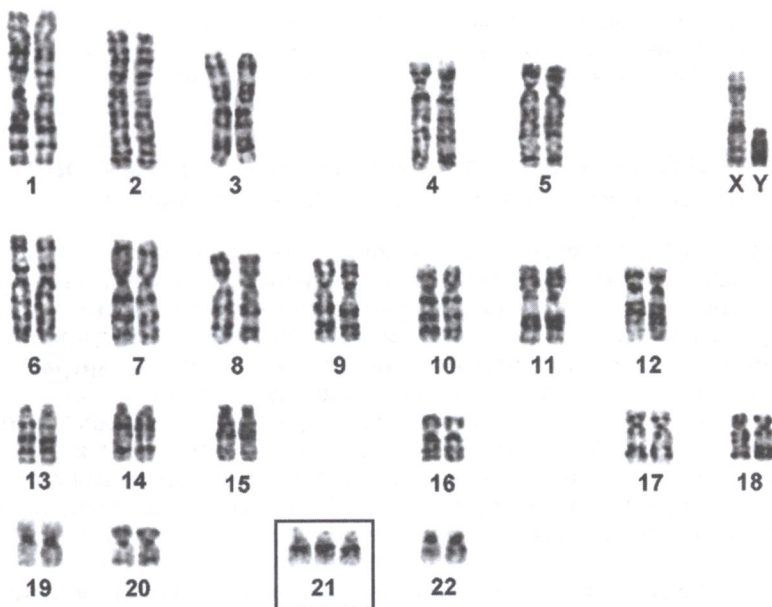


Рис. 49. Хромосомный набор мужчины с болезнью Дауна

человека (мужчины), полученное с помощью микроскопирования в ультрафиолетовом свете и компьютерной обработки изображения. Распределение различных цветов на изображении дает возможность идентифицировать каждую из 23 пар хромосом, включая пару половых хромосом (X- и Y-хромосомы).

Исследования хромосом человека показали, что многие врожденные уродства и отклонения от нормы связаны с изменением числа хромосом или изменением морфологии отдельных хромосом. На рисунке 49 приведена фотография хромосом человека с болезнью Дауна. Во всех клетках его организма не 46, а 47 хромосом из-за наличия не двух, а трех хромосом номер 21. Люди, страдающие этим заболеванием, умственно отсталые, имеют низкий рост, короткие руки и ноги, характерный разрез глаз, специфическое выражение лица.

У человека известно очень много различных аномалий, связанных с изменением числа или формы хромосом. Эти заболевания называются *хромосомными болезнями*. В последнее время совместными усилиями медиков и генетиков разработаны методы, позволяющие диагностировать наличие у плода хромосомных и многих биохимических аномалий даже в период беременности.

Биохимические методы. В последние годы показано, что очень многие наследственные патологические состояния у человека связаны с нарушением обмена веществ. Так, известны аномалии углеводного, аминокислотного, липидного и других типов обмена.

- ▶ 1. Применимы ли законы наследственности к человеку?
- 2. Какие методы изучения наследственности человека вам известны? Каково их значение в медицинской генетике?
- ▶ 3. Почему все люди не похожи друг на друга?

§ 36. Лечение и предупреждение некоторых наследственных болезней человека

Лечение наследственных аномалий обмена веществ. Повышенный интерес медицинской генетики к наследственным заболеваниям объясняется тем, что во многих случаях знание биохимических механизмов развития заболевания позволяет облегчить страдания больного. Больному вводят несинтезирующиеся в организме ферменты или исключают из пищевых рационов продукты, которые не могут быть использованы вследствие отсутствия в организме необходимых для этого ферментов. Заболевание сахарным диабетом характеризуется повышением концентрации сахара в крови вследствие отсутствия инсулина — гормона поджелудочной железы. Это заболевание вызывается рецессивной мутацией. Оно лечится введением в организм инсулина.

Однако следует помнить, что излечивается только болезнь, т. е. фенотипическое проявление вредного гена, и вылеченный человек продолжает оставаться его носителем и может передавать этот ген своим потомкам. Сейчас известны более ста заболеваний, в которых механизмы биохимических нарушений изучены достаточно подробно. В некоторых случаях современные методы микроанализов позволяют обнаружить такие биохимические нарушения даже в отдельных клетках, а это, в свою очередь, позволяет ставить диагноз о наличии подобных заболеваний у еще не родившегося ребенка по отдельным его клеткам, плавающим в околоплодной жидкости беременной женщины.

Резус-фактор. К числу хорошо изученных признаков человека относится система групп крови. Для примера рассмотрим систему крови «резус». Ген, ответственный за нее, может быть доминантным (обозначается Rh^+), когда в крови присутствует белок, называемый *резус-фактором*, и рецессивным (обозначается Rh^-), когда белок не синтезируется. Если резус-отрицательная женщина вступит в брак с резус-положительным мужчиной, ее ребенок может оказаться тоже резус-положительным. При этом в организме ребенка будет синтезироваться резус-фактор. Так как кровеносные системы плода и матери сообщаются, этот белок будет поступать в материнский организм. Для иммунной системы матери этот белок является чужеродным, поэтому она начнет вырабатывать против него антитела (вспомните § 4). Эти антитела будут разрушать кроветворные клетки плода. Продукты их распада токсичны и вызывают отравление как материнского организма, так и плода. Это может быть причиной гибели плода или рождения ребенка с глубокой степенью умственной отсталости.

Выяснение характера наследования этой системы крови и ее биохимической природы позволило разработать медицинские методы, избавившие человечество от огромного количества ежегодных детских смертей.

Нежелательность родственных браков. В современном обществе родственные браки (браки между двоюродными братьями и сестрами) сравнительно редки. Однако есть области, где в силу географических, социальных, экономических или других причин небольшие контингенты населения в течение многих поколений живут изолированно. В таких изолированных популяциях (так называемых *изоляциях*) частота родственных браков по понятным причинам бывает значительно выше, чем в обычных «открытых» популяциях. Статистика свидетельствует, что у родителей, состоящих в родстве, вероятность рождения детей, пораженных теми или иными наследственными недугами, или частота ранней детской смертности в десятки, а иногда даже в сотни раз выше, чем в неродственных браках. Родственные браки особенно нежелательны, когда имеется вероятность гетерозиготности супругов по одному и тому же рецессивному вредному гену.

Медико-генетическое консультирование. Знание генетики человека позволяет прогнозировать вероятность рождения детей, страдающих наследственными недугами в случаях, когда один или оба супруга больны или оба родителя здоровы, но наследственное заболевание встречалось у предков супругов. В ряде случаев имеется возможность прогноза вероятности рождения второго здорового ребенка, если первый был поражен наследственным заболеванием.

По мере повышения биологической и особенно генетической образованности широких масс населения родители или молодые супружеские пары, еще не имеющие детей, все чаще и чаще обращаются к врачам-генетикам с вопросом о величине риска иметь ребенка, пораженного наследственной аномалией. Медико-генетические консультации сейчас открыты во многих областных и краевых центрах России.

В ближайшие годы такие консультации прочно войдут в быт людей, как уже давно вошли детские и женские консультации. Широкое использование медико-генетических консультаций играет немаловажную роль в снижении частоты наследственных недугов и избавляет многие семьи от несчастья иметь нездоровых детей. Так, в США благодаря финансируемой государством программе профилактики заметно снизилась частота рождения детей с синдромом Дауна.

Забота о чистоте среды обитания людей, непримиримая борьба с загрязнениями воды, воздуха, пищевых продуктов веществами, обладающими мутагенным и канцерогенным действием (т. е. вызывающими возникновение мутаций или злокачественное перерождение клеток), тщательная проверка на «генетическую безвредность» всех косметических и лекарственных средств и препаратов бытовой химии — все это является важным условием для снижения частоты появления у людей наследственных недугов.

- 1. Как вы считаете, почему у родителей, состоящих в близком родстве, велика вероятность рождения детей, пораженных наследственными заболеваниями?
- 2. Каковы возможности лечения наследственных заболеваний?
- 3. Меняются ли гены при лечении наследственных заболеваний?
- 4. Почему родственные браки нежелательны?
- 5. На чем основано медико-генетическое консультирование и какие цели оно преследует?

Глава IX. ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

Слово «селекция» означает «отбор». Однако практически под селекцией понимается наука о создании новых и улучшении существующих пород домашних животных и сортов культурных растений, а также штаммов микроорганизмов. Порода, сорт и штамм — это искусственно полученные популяции с определенным комплексом признаков. Вместе с тем под селекцией подразумевают и сам процесс изменения животных, культурных растений и различных микроорганизмов, осуществляемый в интересах человека. Следовательно, селекция есть род практической деятельности людей.

§ 37. Одомашнивание как начальный этап селекции

Что такое селекция? В широком смысле слова селекция как процесс изменения домашних животных и культурных растений, по выражению Н. И. Вавилова, «представляет собой эволюцию, направляемую волей человека». Как род практической деятельности людей селекция возникла еще на заре человеческой культуры. Однако селекция стала наукой сравнительно недавно. Теория селекции стала успешно развиваться благодаря эволюционной теории Ч. Дарвина о творческой роли отбора, а затем на основе генетики.

Все современные сорта растений и породы животных, без которых немислима современная цивилизация, созданы человеком благодаря селекции. В наше время перед селекцией стоят громадные задачи по созданию новых высокопродуктивных пород животных и сортов растений, приспособленных к условиям современного индустриального сельского хозяйства, а также нужных человеку штаммов микроорганизмов.

Важное место в теории селекции занимает генетика, поэтому развитие генетических основ селекции необходимо для сельскохозяйственной практики.

Одомашнивание как первый этап селекции. Все современные домашние животные и культурные растения произошли от диких предков. Процесс превращения диких животных и растений в культурные формы называют *одомашниванием*. Главным фактором одомашнивания служит искусственный отбор организмов, отвечающих требованиям человека. Если самка первобытного тура — предка со-

временного крупного рогатого скота — продуцировала лишь десятки или сотни килограммов молока, необходимые ей для кормления теленка, то отдельные коровы современных пород дают до 15 000 кг молока за лактацию, т. е. за период между отелами.

Для животных, например, первым условием, а вместе с тем и показателем одомашнивания было создание (путем отбора) особей, способных к контактам с человеком, к сосуществованию с ним. Иначе говоря, человек изменял поведение животных, превращая их из диких в домашних. В условиях естественной природы культурные, т. е. одомашненные, формы существовать, как правило, не могут.

Уже на первых этапах процесс одомашнивания вызвал резкое повышение изменчивости животных и растений, что создало предпосылки для успешного осуществления искусственного отбора. В результате этого между породами современных домашних животных и сортами растений возникли большие различия. Эти различия во многих случаях превышали различия не только между видами, но и родами.

Первые попытки одомашнивания животных и растений предпринимались людьми еще за 20—30 тыс. лет до н. э. Одомашнивание животных началось, вероятно, со случайного выращивания диких животных человеком. Некоторые из этих еще диких животных могли существовать в контакте с человеком и начали размножаться в условиях, созданных для них. Так начался первый этап их одомашнивания.

Широкое одомашнивание начинается с VIII—VI тыс. до н. э. Именно тогда человек вовлек в культуру подавляющее большинство животных и растений.

Некоторые поздние виды животных и растений были одомашнены значительно позднее. Так, кроликов люди стали разводить лишь в Средневековье, сахарную свеклу стали возделывать как полевое сахарное растение только в XIX в., а мяту — в XX в.

В наше время человек для удовлетворения своих потребностей продолжает одомашнивать новые виды животных и растений. Для получения высококачественной пушнины в XX столетии создана новая отрасль животноводства — пушное звероводство. Несомненно, человек в дальнейшем будет вовлекать в одомашнивание все новые виды животных и растений.

Центры происхождения культурных растений. Выдающийся вклад в развитие представлений о центрах происхождения культурных растений внесли Н. И. Вавилов и его сотрудники.

В результате многочисленных экспедиций, организованных Н. И. Вавиловым в самые отдаленные уголки планеты, где возникли древние земледельческие цивилизации, была собрана уникальная, самая крупная в мире коллекция разнообразных культурных растений. Именно она послужила фундаментом той огромной коллекции, которая ныне находится в Институте растениеводства им. Н. И. Вавилова (Санкт-Петербург) и активно служит интересам науки и практики.

**Главные центры происхождения культурных растений
и их одомашнивания**

Название центра	Одомашненные растения
1. Индонезийско-Индокитайский	Бананы, сахарная пальма, саговая пальма, хлебное дерево, сахарный тростник
2. Китайско-Японский	Рис, просо, соя, шелковица
3. Среднеазиатский	Горох, лен, морковь, лук, миндаль, грецкий орех, виноград
4. Переднеазиатский	Пшеница, рожь, ячмень, овес, нут, чечевица
5. Средиземноморский	Оливковое дерево, капуста, брюква, люпин
6. Африканский	Сорго, кунжут, клещевина, хлопчатник, арбуз, кофе
7. Южноамериканский	Маниок, фасоль, томаты, арахис, ананас, картофель
8. Среднеамериканский	Кукуруза, фасоль, тыква, красный перец, табак, какао

В настоящее время выделяют восемь главных центров происхождения культурных растений (см. табл.). Исследования показали, что родоначальником культурного риса стали два диких вида этого растения — азиатский и африканский. Из 20 диких видов ячменя (многолетних) был одомашнен лишь один вид — двурядный ячмень. Овес и рожь одомашнены значительно позднее, чем пшеница и ячмень. До этого они существовали как дикие растения, засорявшие посевы пшеницы.

О происхождении и систематическом положении современных культурных растений судят на основе сравнительно-морфологического, физиологического исследования, а также изучения структуры хромосом.

Районы одомашнивания животных. Районы одомашнивания животных, как можно судить на основании современных зоологических и археологических исследований, связаны с центрами происхождения культурных растений. По-видимому, в районах Индонезийско-Индокитайского центра впервые были одомашнены животные, не образующие крупных стад: собака, свинья, куры, гуси, утки.

В районах Передней Азии, как предполагают, впервые были одомашнены овцы, а в Малой Азии — козы. Предок крупного рогатого скота — тур — впервые одомашнен в ряде областей Евразии, предки домашней лошади — в степях Причерноморья. В районе американских центров происхождения растений были одомашнены такие животные, как лама, альпака, индейка.

Происхождение домашних животных. Одно из наиболее древних домашних животных — собака. До недавнего времени было много

споров о происхождении собаки. Теперь установлено, что единственным предком домашней собаки был волк. Родоначальником крупного рогатого скота был первобытный бык — тур. Тур распространился в Евразии и Северной Африке, но постепенно был уничтожен человеком.

Предками домашней овцы были, по-видимому, дикие бараны — муфлоны, которые в свое время широко распространились в нагорьях юга Европы и Передней Азии. Многие исследователи предполагали, что предком домашней лошади послужила дикая лошадь Пржевальского. Однако после того, как было обнаружено различие в числе хромосом между домашней лошадью и лошадью Пржевальского, возможным предком домашних лошадей стали считать тарпана — дикую лошадь южнорусских степей, окончательно истребленную в конце XIX — начале XX в. Тарпан и лошадь Пржевальского произошли от какого-то общего предка.

Родоначальник домашней свиньи — дикий кабан распространен на огромной территории Евразии. Предком домашней кошки была африканская дикая кошка. Домашняя курица произошла от дикой красной курицы джунглей.

Таким образом, для каждого вида домашних животных или растений, несмотря на обилие пород и сортов, удается отыскать, как правило, одного дикого предка, который и был подвергнут одомашниванию.

- 1. Охарактеризуйте первый этап селекции, раскройте его сущность.
- ▶ 2. Из большого разнообразия видов животных, обитающих на Земле, человек отобрал для одомашнивания сравнительно немного видов. Чем, на ваш взгляд, это объясняется?
- ▶ 3. Какое практическое значение для селекции имеет учение Н. И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений?
- Повторите § 33.

§ 38. Методы современной селекции

Значение изменчивости для отбора. В основе селекционного процесса лежит *искусственный отбор*. Отбирая для размножения лучших животных, наиболее продуктивные формы растений или штаммы микроорганизмов, человек коренным образом изменяет генотип диких родоначальников. Учение об отборе, созданное Ч. Дарвином, а также знания об изменчивости и наследственности организмов составляют основу теории и практики селекции.

Еще Ч. Дарвин отметил, что материал для отбора составляет наследственная изменчивость, возникающая в пределах пород животных и сортов растений. Отбор изменяет признак только в том случае, если особи, которые подвергаются отбору, наследственно разнообразны. В этом случае человек может отобрать те генотипы, которые дают наиболее интересные для него сочетания признаков.

Отбор и его творческая роль. На первых этапах одомашнивания человек пользовался отбором бессознательно, т. е. без осознанной цели изменить животных и растения в нужном направлении. Он оставял лишь тех животных, которые способны были существовать и размножаться в условиях неволи. Агрессивные и трусливые животные либо уничтожались, либо оказывались настолько подавлены, что не были в состоянии размножаться. Таким образом, человек бессознательно отбирал животных по поведению и изменил их настолько, что дикие животные стали домашними, а некоторые, например собаки, — друзьями человека.

Бессознательному отбору подвергались, конечно, и растения. Например, дикие примитивные формы злаков характеризуются ломкостью колоса, что служит приспособлением для распространения семян. Собирая урожай растений в определенное время, человек вел бессознательный отбор на прочность колосового стержня, что стало характерным признаком культурных злаков.

На ранних этапах развития животноводства и растениеводства человек заметил, что от лучших особей, т. е. в наибольшей степени удовлетворяющих его потребности, рождается, как правило, лучшее потомство.

Не только высокая продуктивность была критерием для отбора, часто необычность строения животного или растения, его непохожесть на остальных привлекала внимание человека. Благодаря бессознательному отбору возникли основные мясные и молочные породы крупного рогатого скота; скаковые лошади и тяжеловозы; охотничьи, сторожевые и декоративные породы собак; местные породы кошек; почтовые, гончие и декоративные породы голубей; мясные, яичные, бойцовые и декоративные породы кур. Такой отбор, проводимый людьми в течение многих поколений, привел к резкому изменению целого ряда признаков и свойств животных и растений, нужных и полезных для человека, и сделал их непохожими на диких предков. Более того, многие породы животных и сорта растений, происходящие от одного общего предка, настолько сильно отличаются друг от друга, что, если бы их обнаружили в природе, они могли бы быть отнесены к разным видам или даже родам. Таким образом, отбор создал новые формы организмов. В этом состоит его творческая роль.

Позднее, с накоплением знаний о наследовании признаков, люди стали практиковать методический, сознательный, целенаправленный отбор на улучшение определенных признаков.

Оценка наследственных качеств. Признаки, которые интересуют селекционера, очень разнообразны. Фенотипическая изменчивость некоторых из них в сильной степени определяется разнообразием генотипов и сравнительно мало зависит от условий существования. Примером может служить длина шерсти у овец.

Другие признаки, наоборот, мало зависят от генетической изменчивости и сильно подвержены влиянию внешней среды. К таким признакам относится молочная продуктивность крупного рогатого

скота. Важнейшая задача, которая встает перед селекционерами, состоит в том, чтобы оценить наследственные качества особей и выбрать для размножения лучших не только по фенотипу, но и по генотипу.

В селекции животных особенно важна оценка по генотипу производителей. Существует несколько методов оценки наследственных качеств производителей. Наиболее точный из них — оценка их *племенных* (наследственных) качеств по потомству. В результате оценки выделяются лучшие по тем или иным качествам производители. Они интенсивно используются для получения максимального количества потомства, представляющего для сельского хозяйства большую ценность.

Отбор, основанный на оценке наследственных качеств отдельных растений, используется и в растениеводстве. В этом случае оценивается потомство отдельных *самоопыленных* (чистых) линий растений, выделенных из какого-либо сорта, а для размножения отбираются лучшие линии. *Чистая линия* — это потомство одной пары родителей, гомозиготное по определенному комплексу признаков; у растений это может быть потомство одной самоопыленной особи.

Родственные скрещивания и их значение в селекции. Многочисленные исследования и практический опыт свидетельствуют, что близкородственное разведение животных, как и принудительное самоопыление растений, часто ведет к резкому снижению жизнеспособности и плодовитости потомков. Одна из причин этого — быстрое повышение гомозиготности потомков.

Вместе с тем родственное скрещивание благодаря повышению гомозиготности способствует закреплению выдающихся качеств отдельных особей. По этой причине оно нередко применяется в случаях, когда селекционер ставит перед собой задачу сохранить в потомстве качества какого-либо выдающегося животного. В частности, известный ученый и селекционер М. Ф. Иванов использовал тесные родственные спаривания при создании украинской степной белой породы свиней. Близкородственное спаривание применяется также для получения линий, скрещивание которых вызывает эффект гетерозиса.

Гетерозис, его использование в сельском хозяйстве. Давно было замечено, что при скрещивании друг с другом генетически отдаленных форм иногда получаются организмы, характеризующиеся мощным развитием и высокой жизнеспособностью. Высокая жизнеспособность, возникающая в результате скрещивания, называется *гетерозисом*. Классическим примером гетерозиса является мул — организм, возникший в результате скрещивания осла и лошади. Это сильные, выносливые животные, которые могут использоваться в значительно более трудных условиях, чем родительские формы. Гетерозис может возникать также при межпородных, межсортовых и межлинейных скрещиваниях.

В животноводстве широко применяется межпородный гетерозис. Скрещивание двух разных пород, генетически отличающихся друг от друга, дает гибриды F_1 , гетерозиготные по очень большому чис-

лу генов. Эти гибриды быстро растут, дают хороший привес, достигают большой массы за более короткие сроки. Для получения такого гетерозиса надо вести отдельно селекцию по каждой породе и получать гибриды между ними.

В растениеводстве, в частности при выращивании кукурузы, можно наблюдать гетерозис при скрещивании двух генетически отличающихся линий. Линии выводят самоопылением, в результате чего значительная часть генов переходит в гомозиготное состояние. Растения таких линий, как правило, низкорослы и малоурожайны. Гибриды же от их скрещиваний вследствие гетерозиготности часто проявляют гетерозис, выражающийся в лучшем развитии вегетативной массы и в повышенном урожае зерна. Урожайность гибрида сравнительно с урожайностью сорта повышается в 1,5—2 раза.

- 1. Какие формы искусственного отбора вам известны? Охарактеризуйте их.
- 2. Объясните, с какой целью оценивают наследственные качества производителей.
- 3. Почему в практике сельского хозяйства используют близкородственное скрещивание?
- ▶ 4. Гетерозис в последующих поколениях обычно не сохраняется, затухает. Почему, на ваш взгляд, это происходит?
- ▶ 5. Каково биологическое значение гетерозиса?
- Повторите § 34.

§ 39. Полиплоидия, отдаленная гибридикация, искусственный мутагенез и их значение в селекции

Полиплоидия и отдаленная гибридикация в селекции растений. Многие культурные растения *полиплоидны*, т. е. содержат более двух гаплоидных наборов хромосом. Среди полиплоидов оказываются многие основные продовольственные культуры: пшеница, картофель, овес. Поскольку некоторые полиплоиды обладают большой устойчивостью к действию неблагоприятных факторов и хорошей урожайностью, их использование в селекции оправданно.

Существуют методы, позволяющие экспериментально получать полиплоидные растения. За последние годы с их помощью созданы полиплоидные сорта ржи, гречихи, сахарной свеклы.

Отдаленная гибридикация, т. е. скрещивание растений, которые относятся к разным видам и даже родам, перспективна для создания совершенно новых форм растений. Однако гибриды первого поколения, как правило, бесплодны. Причина бесплодия заключается в нарушении конъюгации хромосом в мейозе. Полиплоидикация отдаленных гибридов приводит к восстановлению плодовитости благодаря нормализации мейотического процесса. Впервые отечественный генетик Г. Д. Карпеченко в 1924 г. на основе полиплоидии создал плодовой капустно-редечный гибрид (рис. 50). Капуста и редька в диплоидном наборе имеют по 18 хромосом ($2n=18$).

Соответственно их гаметы несут по 9 хромосом (гаплоидный набор). Гибрид капусты и редьки имеет 18 хромосом. Хромосомный набор складывается из 9 «капустных» и 9 «редечных» хромосом. Этот гибрид бесплоден, так как хромосомы капусты и редьки не конъюгируют, поэтому процесс образования гамет не может протекать нормально. В результате удвоения числа хромосом в бесплодном гибриде оказались два полных (диплоидных) набора хромосом редьки и капусты ($2n=36$). Вследствие этого возникли нормальные условия для мейоза: хромосомы капусты и редьки соответственно конъюгировали между собой. Каждая гамета несла по одному гаплоидному набору редьки и капусты ($9+9=18$). В зиготе вновь оказалось 36 хромосом; гибрид стал плодовитым.

Мягкая пшеница — природный полиплоид, состоящий из шести гаплоидных наборов хромосом родственных видов злаков. В процессе ее возникновения отдаленная гибридизация и полиплоидия играли важную роль.

Методом полиплоидизации отечественные селекционеры создали ранее не встречавшуюся в природе ржано-пшеничную форму — тритикале. Создание тритикале — нового вида зерновых, обладающего выдающимися качествами, — одно из крупнейших достижений селекции. Он был выведен благодаря объединению хромосомных комплексов двух различных родов — пшеницы и ржи. Тритикале по урожайности, питательной ценности и другим качествам превосходит обоих родителей. По устойчивости к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям и наиболее опасным болезням она превосходит пшеницу, не уступая ржи.

В настоящее время генетики и селекционеры создают новые формы злаков, плодовых и других культур с использованием отдаленной гибридизации и полиплоидии.

Полиплоидия и отдаленная гибридизация у животных. Полиплоидия у животных в природе встречается редко. Однако у некоторых видов домашних животных она возможна. Известный отечественный ученый Б. Л. Астауров впервые создал полиплоидные формы тутового шелкопряда. Он пошел по пути, сходному с тем, который предложил Г. Д. Карпеченко. Используя отдаленную гибридизацию и полиплоидию, он создал совершенно новую форму тутового шелкопряда, объединившую в своем геноме хромосомы двух разных ви-

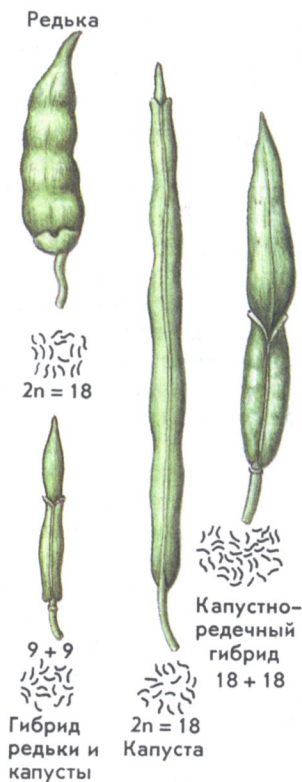


Рис. 50. Процесс преодоления бесплодия межвидового гибрида на основе полиплоидизации (капустно-редечный гибрид)

дов. Эта работа, несомненно, относится к числу блестящих достижений современной биологии.

Искусственный мутагенез¹ и его значение в селекции. Вскоре после того, как было показано, что воздействие рентгеновскими лучами резко увеличивает темп мутационного процесса и вызывает массу новых мутаций, генетики приступили к разработке методов искусственного получения мутаций для целей селекции. В качестве *мутагенов*, т. е. вызывающих мутации агентов, в настоящее время широко используют различные виды ионизирующей радиации (рентгеновские лучи, гамма-лучи, тепловые и быстрые нейтроны, ультрафиолет) и специальные химические соединения.

В большинстве случаев мутации, возникающие у организмов под влиянием мутагенов, неблагоприятны для их носителей. Но наряду с мутациями, резко снижающими жизнеспособность, возникают и такие, которые могут представлять интерес для селекции.

Искусственный мутагенез, т. е. контролируемый человеком процесс возникновения мутаций, успешно применяется в селекции растений и микроорганизмов. Использование этого метода оказалось особенно эффективным применительно к разнообразным микроорганизмам: грибам, дрожжам, водорослям, бактериям. Микроорганизмы широко используются в пищевой промышленности, в производстве лекарств, биологически активных веществ, а также в производстве кормов для животных. Области их применения постоянно расширяются. С помощью искусственного мутагенеза, в частности, получены плесневые грибки, продуцирующие антибиотики в тысячи раз эффективнее, чем исходные формы. Значение антибиотиков общеизвестно: они сохраняют жизнь миллионам людей. Использование искусственного мутагенеза в селекции привело к созданию высокопродуктивных штаммов микроорганизмов — продуцентов витаминов, аминокислот, белков, которые активно используются в медицине и сельском хозяйстве. В будущем роль микроорганизмов в различных отраслях человеческой жизни неизбежно возрастет, что еще больше повысит значение селекции и генетики микроорганизмов.

Благодаря использованию мутагенов возникают мутантные формы растений, у которых сохранены ценные свойства формы или сорта и вместе с тем улучшены признаки, особенно интересующие селекционеров.

Мутантное растение лишь в редких случаях может быть сразу родоначальником сорта. В большинстве случаев такие растения служат материалом, который может быть использован для создания сортов путем гибридизации и отбора. Таким образом, искусственный мутагенез является важным и эффективным в арсенале методов, используемых в современной селекции.

Примером эффективности метода искусственного мутагенеза может служить сорт яровой пшеницы Новосибирская-67, созданный в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения РАН. Этот

¹ *Мутагенез* — процесс возникновения мутаций.

сорт получен на основе мутантной формы, возникшей под влиянием обработки рентгеновскими лучами семян сорта пшеницы Новосибирская-7. Сорт Новосибирская-67 характеризуется укороченной и утолщенной соломиной, вследствие чего значительно повысилась его устойчивость против полегания. Он способен в условиях Западной Сибири давать урожай до 30—40 ц/га и обладает высокими хлебопекарными качествами.

- 1. Почему отдаленная гибридизация ведет к бесплодию гибридов?
- 2. Что вам известно о применении полиплоидии в селекции?
- 3. Возможно ли создание плодовых отдаленных гибридов у животных?
- ▶ 4. Объясните механизм искусственного мутагенеза, его молекулярные основы.
- ▶ 5. Представьте себе, что вы селекционер. Перед вами стоит задача вывести новый высокоурожайный сорт пшеницы на основе искусственного мутагенеза. Расскажите о последовательности вашей работы и раскройте ее содержание.
- Повторите § 17.

§ 40. Успехи селекции

Увеличение производства сельскохозяйственной продукции как в мире, так и в нашей стране базируется на использовании потенциала сортов растений и пород животных, полученных в процессе селекции. Другими словами, наше благополучие напрямую связано с уровнем развития и эффективностью селекции, что и определяет ее особую значимость для человечества.

Хотя человек и освоил под сельское хозяйство всего 10% суши нашей планеты, но увеличить значительно долю пахотных земель сегодня невозможно, так как все доступные на сегодня резервы пригодных для сельского хозяйства земель фактически исчерпаны. Остается одно — значительно увеличить отдачу используемых земель, резко повысить продуктивность растений и животных.

За последние 100 лет селекция достигла поразительных успехов. Урожайность зерновых повысилась на порядок. Сегодня в развитых странах получают до 100 ц/га пшеницы, риса, кукурузы. По новым сортам картофеля зарегистрирован рекордный урожай почти в 1000 ц/га, т. е. в четыре раза выше среднего по возделываемым сортам.

Подобная картина наблюдается и по другим культурам. Сравнение средних и рекордных урожаев свидетельствует лишь о тех резервах, которые заложены в новых сортах и могут быть реализованы при совершенствовании технологий возделывания растений. Это также свидетельствует о том, что селекция имеет огромные перспективы в деле наращивания продовольственного потенциала.

Мощное развитие животноводства за последние десятилетия привело к появлению выдающихся пород животных. Продуктивность молочного скота у некоторых пород достигла 8—10 тыс. кг молока в

год. Новый сибирский тип российской мясошерстной породы овец отличается высокой мясной и шерстной продуктивностью. Средняя масса баранов составляет 110—130 кг, средний настриг шерсти в чистом волокне 6—8 кг. Лучшие породы кур дают по 400 яиц в год на несушку, а бройлерные цыплята достигают массы 2,5—3 кг за семь недель.

Комплекс селекционных приемов, используемых в молочном скотоводстве, называется *крупномасштабной селекцией*. Она включает сбор всей селекционно-генетической информации, составление оптимальной стратегии селекционной работы, оценку генотипов лучших животных, создание банков замороженной спермы от элитных быков, отбор и эффективное использование лучших коров. Методы гормональных воздействий и трансплантации позволяют получать от лучших коров десятки зигот в год и выращивать их в коровах, имеющих более низкую племенную ценность. Вся система управляется из единого информационного центра. Такая широкомасштабная селекция позволяет повышать продуктивность породы на 1—2% в год. Это очень высокий показатель для таких медленно размножающихся животных, как крупный рогатый скот.

Селекционер, создающий новые сорта растений и породы животных, — это прежде всего ученый, в совершенстве владеющий знаниями генетики, систематики, физиологии и многих других наук. Кроме того, это, образно говоря, художник, создающий вначале абстрактный образ будущего сорта растений или породы животных и только после этого приступающий к его реальному воплощению. Сочетание таких двух качеств в одном человеке является довольно редким явлением, поэтому выдающихся селекционеров, создавших лучшие сорта растений или породы животных, знают повсеместно. Наиболее известные российские селекционеры-растениеводы: А. П. Шехурдин и В. Н. Мамонтова — по яровой пшенице, И. В. Мичурин — по плодовым растениям, П. П. Лукьяненко и В. Н. Ремесло — по озимой пшенице, М. И. Хаджинов и Г. С. Галеев — по кукурузе, В. С. Пустовойт — по подсолнечнику, М. Ф. Иванов, Н. С. Батурин, В. А. Струнников внесли крупный вклад в создание новых пород животных.

Новейшие методы селекции. Бурное развитие новых методов исследований в генетике, расширение и углубление наших представлений о структуре и законах организации наследственного аппарата клетки обусловили создание и разработку принципиально новых методов селекции. Появились такие направления современной генетики, как клеточная инженерия и генная инженерия. Принципиальное отличие данных методов от традиционно используемых в селекции, например мутагенеза, состоит в целенаправленном расширении границ изменчивости генотипа, в планируемом разнообразии исходного материала для селекции. Наибольшее применение эти современные методы получили в селекции растений.

Клеточная инженерия и клонирование связаны с культивированием отдельных клеток или тканей на специальных искусственных

средах. Если взять отдельные клетки растений и пересадить их на специальные среды, содержащие минеральные соли, аминокислоты, гормоны и другие питательные компоненты, то они способны расти. Это значит, что в таких изолированных от организма тканях и клетках продолжают делиться. Но самым важным оказалось то, что отдельные растительные клетки в таких искусственных условиях обладают способностью к формированию полноценных растений. Эта их особенность была использована для селекции.

Если необходимо, например, получить солеустойчивые растения, то для культивирования клеток растений составляется специальная питательная среда с повышенным содержанием солей и тысячи растительных клеток высеваются на эти среды в чашках Петри. Большинство таких клеток, не выдерживая высоких концентраций солей, гибнет, но отдельные выживают, и из них, как наиболее солеустойчивых, могут регенерировать целые растения. Это один из примеров селекции на клеточном уровне, когда отбору подвергаются не целые растения, а клетки, из которых потом воспроизводятся растения. Преимущества клеточной селекции очевидны, так как в объеме одной чашки Петри можно поместить тысячи клеток, что во много раз повышает возможности отбора.

В отличие от растений у животных такой способностью расти в искусственной среде и давать начало целым организмам обладают только особые *стволовые клетки*, в особенности эмбриональные стволовые клетки. Первое в мире клонированное животное — овца Долли — было получено в Шотландии в 1997 г. Для этого ученые перенесли ядро стволовой клетки, взятой из молочной железы, в неоплодотворенную яйцеклетку овцы, из которой было предварительно удалено собственное ядро. Затем эту яйцеклетку перенесли в матку овцы, и в положенный срок родилось первое клонированное животное. В настоящее время получены клоны мышей, коров, свиней, кроликов и других животных (рис. 51).

Генная инженерия. Под генной инженерией обычно понимают искусственный перенос нужных генов от одного вида живых организмов (бактерий, животных, растений) в другой вид, часто очень далекий по своему происхождению. Чтобы осуществить перенос генов (или *трансгенез*), необходимо выполнить следующие сложные операции:

— создание специальных генетических конструкций (векторов), в составе которых намеченные гены будут внедряться в геном другого вида. Такие конструкции, кроме самого гена, должны содержать все необходимое для управления его работой (в частности, промоторы) и гены-«репортеры», которые будут сообщать, что перенос успешно осуществлен;

— внедрение генетических векторов сначала в клетку, а затем в геном другого вида и выращивание измененных клеток в целые организмы.

Растения и животные, геном которых изменен в результате таких генно-инженерных операций, получили название *трансгенных*.

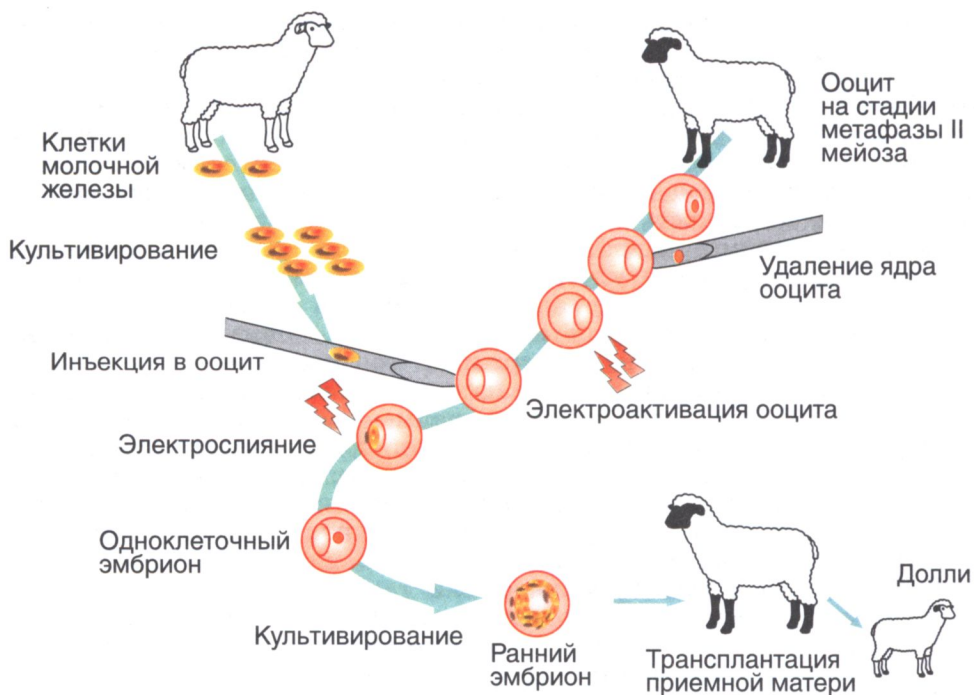


Рис. 51. Основные этапы клонирования животных

Для более наглядного представления рассмотрим, как ученым из разных стран, в том числе и нашей, удалось с помощью генно-инженерных методов создать ценные для селекции новые формы растений.

В природе существует бактерия *Bacillus thuringiensis*, вырабатывающая белок, называемый эндотоксином. При попадании этой бактерии в желудок насекомых — вредителей сельскохозяйственных растений эндотоксин вызывает разрушение стенки желудка и гибель насекомого-вредителя. Такое свойство белка генные инженеры решили использовать для создания форм сельскохозяйственных растений, устойчивых к насекомым-вредителям. Они выделили из бактериальной ДНК ген, кодирующий эндотоксин. Этот ген был встроен в состав природных генетических векторов — плазмид, присутствующих в клетках почвенной бактерии *Agrobacterium tumefaciens*. Этой бактерией были заражены кусочки растительной ткани, выращиваемой на питательной среде. Через некоторое время плазмиды, несущие ген белка-токсина, внедрились в растительные клетки, и ген встроился в ДНК растений. Затем кусочки растительной ткани перенесли на питательную среду другого состава, которая обеспечивает рост и развитие полноценных растений. В конце концов такие растения были выращены и выяснилось, что если на их листья посадить гусениц

насекомых-вредителей, то, отведав растительной ткани с белком-токсином, гусеницы погибают. Важно, что токсин оказался губительным только для насекомых и совершенно безвредным для человека и сельскохозяйственных животных. Описанным выше путем к настоящему моменту удалось получить формы картофеля, томатов, табака, рапса, устойчивые к разнообразным сельскохозяйственным вредителям. При этом отпадает необходимость во внесении химических инсектицидов, от которых страдают не только люди, но и многие животные: насекомые, звери и птицы. Специалисты в области молекулярной биологии передали винограду ген морозоустойчивости от дикорастущего родственника капусты брокколи. Получение морозостойкого сорта заняло всего год. Обычно выведение нового сорта винограда занимает от 25 до 35 лет, при этом традиционные методы не позволяют переносить гены от других растений, не относящихся к роду винограда. Трансгенные растения выращивают во многих странах мира. На первом месте по размеру посевных площадей под трансгенными растениями находятся США, Аргентина и Китай. Больше всего земли занимают трансгенные соя, кукуруза, хлопок, рапс и картофель.

Были разработаны и другие способы введения новой наследственной информации в клетки растений с использованием электрических разрядов и генной пушки, стреляющей частицами металла с нанесенными на них фрагментами ДНК.

Перенос новых генов в геном животных обеспечивается разными методами. Используется микроинъекция ДНК в ядро яйцеклетки. Вирусы могут переносить участки чужеродной ДНК в культивируемые эмбриональные стволовые клетки животных. Такие измененные стволовые клетки затем трансплантируют в развивающийся эмбрион и получают химерных животных. Химерами они называются потому, что часть их клеток происходит от собственных клеток эмбриона, а часть — от измененных трансплантированных клеток. Потомки трансплантированных клеток участвуют в формировании многих тканей и органов химерных животных, в том числе и половых клеток. Это открывает возможность получения пород трансгенных животных, несущих хозяйственно полезные признаки.

- 1. Какие перспективы открываются в селекции в связи с применением методов клеточной инженерии?
- 2. Расскажите о методах клеточной инженерии. Какие результаты были получены при их применении?
- 3. Перечислите основные операции, проводимые с клетками микроорганизмов, растений и животных при использовании генной инженерии. К каким результатам приводит такая работа?

Глава X. РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ

Эволюция — это историческое изменение формы организации и поведения живых существ в ряду поколений. Эволюционная теория дает объяснение той совокупности признаков, которые характеризуют все живое на Земле.

Живые существа отличает поразительная сложность их организации, изумительная координация отдельных частей в организме, согласованность биохимических и физиологических реакций, удивительная целесообразность их строения и поведения, адаптивность их жизненной стратегии и тактики и фантастическое разнообразие форм от бактерии до человека.

Как все это возникло? Этот вопрос волновал человечество с древнейших времен. Различные религии давали один и тот же ответ: все виды животных и растений были сотворены Богом, сложность их организации и тонкая координация частей организма есть убедительное доказательство мудрости Творца.

В настоящее время большинство ученых убеждены, что все многообразие жизненных форм, населяющих нашу планету, возникло в результате длительного процесса эволюции, основным механизмом которого был естественный отбор случайных наследственных изменений (мутаций). Основы современной теории эволюции были заложены великим английским натуралистом Чарлзом Дарвином.

§ 41. Возникновение и развитие эволюционных представлений

Предпосылки эволюционизма. По мере развития науки стали накапливаться данные, противоречащие идее неизменности видов.

Геологические исследования показали, что жизнь на Земле существует не несколько тысяч лет, как считалось раньше, а многие миллионы лет.

Были найдены ископаемые остатки древних животных и растений, сходных с современными, но в то же время отличающихся от них по многим особенностям строения. Это могло свидетельствовать о том, что современные виды есть измененные потомки давно вымерших видов.

Обнаружилось удивительное сходство в строении и в особенностях индивидуального развития разных видов животных. Это сход-

ство указывало на то, что разные виды в далеком прошлом имели общих предков.

Зоологи и ботаники сталкивались с трудностями в разграничении видов и разновидностей. Разработанная великим шведским ученым Карлом Линнеем система живой природы была построена по принципу сходства, но она имела иерархическую структуру и наводила на мысль о родстве между близкими видами живых организмов.

Анализируя эти факты, ученые приходили к выводу об изменчивости видов. Авторы этих представлений рассматривали изменение видов во времени как результат развертывания (от лат. «эволюво» — развертываю) некоего предварительного замысла Творца, заранее составленной программы в ходе исторического развития. Эта точка зрения получила название *эволюционистской*. Такие взгляды высказывали в XVIII в. и в начале XIX в. Ж. Бюффон, В. Гете, К. Бэр, Эразм Дарвин — дед Чарлза Дарвина и др. Однако ни один из этих ученых не предложил удовлетворительного объяснения, почему и как менялись виды.

Эволюционная теория Ламарка. Наибольшую известность получила теория французского ученого Жана Батиста Ламарка. В своей книге «Философия зоологии», опубликованной в начале XIX в., он настаивал на изменчивости видов. В противоречие с господствовавшими тогда взглядами Ламарк утверждал, что все виды, включая человека, произошли от других видов.

Эволюция, согласно Ламарку, представлялась как непрерывное поступательное движение от низших форм жизни к высшим. Для объяснения разной степени сложности строения, наблюдаемой среди современных видов, он допускал постоянное самозарождение жизни: предки более высокоорганизованных форм зародились раньше и оттого их потомки ушли дальше по пути прогресса.

Механизмом эволюции Ламарк считал изначально заложенное в каждом живом организме стремление к совершенству, к прогрессивному развитию. Как и почему возникло это стремление, Ламарк не объяснял и даже не считал этот вопрос заслуживающим внимания. Такой же изначальной и не требующей объяснений он считал способность живых существ к адаптивным приспособительным ответам на изменения внешней среды. Ламарк, как и подавляющее большинство его современников, считал, что изменения, возникающие под влиянием среды, могут передаваться по наследству. Он полагал, что усиленное упражнение органов ведет к их увеличению, а неупражнение — к дегенерации. Редукцию глаз у кротов он считал следствием их неупражнения в ряду поколений.

Длинная шея жирафов возникла, по мнению Ламарка, из-за того, что они поколение за поколением тянули шею вверх, пытаясь достать листья с деревьев, таким образом «упражняли шею», и она становилась все длиннее и длиннее. Пример Ламарка с жирафом обсуждался многими авторами: одни находили его убедительным, другие опровергали его на том основании, что изменения признаков, приобретенные в течение жизни, не наследуются. Но почему-то ни-

ЖАН БАТИСТ ЛАМАРК (1744—1829) — французский естествоиспытатель, зоолог, ботаник, палеонтолог, эволюционист. Предложил термин «биология». Впервые разделил животных на позвоночных и беспозвоночных, создал целостное эволюционное учение, был убежден в наследовании приобретенных признаков.



кто не обратил внимания на то, что шею вытянуть собственными силами абсолютно невозможно.

Таким образом, Ламарк был первым, кто предложил развернутую концепцию *трансформизма* — изменяемости видов. Однако предложенный им механизм эволюции был настолько умозрителен, что встретил резкое неприятие большинства биологов его времени и в известной мере скомпрометировал саму идею эволюции.

- 1. Какие научные открытия XVIII—XIX вв. привели к возникновению идей об изменяемости видов?
- 2. В чем сущность эволюционной теории Ламарка?
- ▶ 3. Используя знания законов генетики, докажите невозможность наследования приобретенных признаков.

§ 42. Чарлз Дарвин и его теория происхождения видов

Жизнь и труды Ч. Дарвина. Чарлз Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в семье врача. Во время обучения в университетах Эдинбурга и Кембриджа Дарвин получил глубокие знания в области зоологии, ботаники и геологии, навыки и вкус к полевым исследованиям. Большую роль в формировании его научного мировоззрения сыграла книга выдающегося английского геолога Чарлза Лайеля «Принципы геологии». Лайель утверждал, что современный облик Земли складывался постепенно под влиянием тех же естественных сил, что действуют и сейчас. Дарвин был знаком с эволюционными идеями Эразма Дарвина, Ламарка и других ранних эволюционистов, но они не казались ему убедительными. Решающим поворотом в его судьбе стало кругосветное путешествие на корабле «Бигль» (1832—1837). По словам самого Дарвина, в ходе этого путешествия на него произвели самое сильное впечатление: «1) открытие гигантских ископаемых животных, которые были покрыты панцирем, сходным

ЧАРЛЗ ДАРВИН (1809—1882) — английский натуралист, основатель учения о происхождении видов путем естественного отбора. Основные эволюционные труды: «Происхождение видов путем естественного отбора», «Изменение домашних животных и культурных растений под влиянием одомашнивания», «Происхождение человека и половой отбор», «Выражение эмоций у человека и животных».



с панцирем современных броненосцев; 2) то обстоятельство, что по мере продвижения по материк Южной Америки близкородственные виды животных замещают одни других; 3) тот факт, что близкородственные виды различных островов Галапагосского архипелага незначительно отличаются друг от друга. Было очевидно, что такого рода факты, так же как и многие другие, можно было объяснить только на основании предположения, что виды постепенно изменялись, и проблема эта стала преследовать меня».

По возвращении из плавания Дарвин начинает обдумывать проблему происхождения видов. Он рассматривает разные идеи, в том числе идею Ламарка, и отвергает их, так как ни одна из них не дает объяснения фактам поразительной приспособленности животных и растений к условиям их обитания. То, что ранним эволюционистам казалось изначально заданным и не требующим объяснений, представляется для Дарвина самым важным вопросом. Он собирает данные об изменчивости животных и растений в природе и в условиях одомашнивания. Через много лет, вспоминая, как возникла его теория, Дарвин писал: «Вскоре я понял, что краеугольным камнем успехов человека в создании полезных рас животных и растений был отбор. Однако в течение некоторого времени для меня оставалось тайной, каким образом отбор мог быть применен к организмам, живущим в естественных условиях». Как раз в то время в Англии бурно обсуждались идеи английского ученого Т. Мальтуса (1766—1834) о возрастании в геометрической прогрессии численности популяций. «В октябре 1838 г. я прочитал книгу Мальтуса „О народонаселении“, — продолжает Дарвин, — и так как, благодаря продолжительным наблюдениям над образом жизни животных и растений, я был хорошо подготовлен к тому, чтобы оценить значение повсеместно происходящей борьбы за существование, меня сразу поразила мысль, что при таких условиях благоприятные изменения должны иметь тенденцию сохраняться, а неблагоприятные — уничтожаться. Результатом этого и должно быть образование новых видов».



АЛЬФРЕД УОЛЛЕС (1823—1913) — английский натуралист, выступивший одновременно с Ч. Дарвином независимо от него с теорией естественного отбора. Внес большой вклад в пропаганду дарвинизма и его развитие.

Итак, идея о происхождении видов путем естественного отбора возникла у Дарвина в 1838 г., но опубликована она была только в 1859 г. при драматических обстоятельствах. В 1858 г. молодой английский ученый Альфред Уоллес прислал Дарвину рукопись своей статьи «О тенденции разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа». Эта статья содержала изложение идеи происхождения видов путем естественного отбора. Дарвин был готов отказаться от публикации своего труда, однако его друзья геолог Ч. Лайель и ботаник Г. Гукер, которые давно знали об идее Дарвина и знакомились с предварительными набросками его книги, убедили ученого, что обе работы должны быть опубликованы одновременно.

Книга Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь» вышла в 1859 г., и ее успех превзошел все ожидания. Его идея эволюции встретила страстную поддержку одних ученых и жесткую критику других. Этот и последующие труды Дарвина «Изменения животных и растений при одомашнивании», «Происхождение человека и половой отбор», «Выражение эмоций у человека и животных» немедленно после выхода становились бестселлерами и переводились на многие языки. Примечательно, что русский перевод книги Дарвина «Изменения животных и растений при одомашнивании» был опубликован раньше, чем ее оригинальный текст. Выдающийся русский палеонтолог В. О. Ковалевский переводил эту книгу с издательских гранок, предоставленных ему Дарвином, и публиковал ее отдельными выпусками.

Основные принципы эволюционной теории Ч. Дарвина. Сущность дарвиновской концепции эволюции сводится к ряду логичных, проверяемых в эксперименте и подтвержденных огромным количеством фактических данных положений:

1. В пределах каждого вида живых организмов существует огромный размах *индивидуальной наследственной изменчивости* по морфологическим, физиологическим, поведенческим и любым другим

признакам. Эта изменчивость может иметь непрерывный количественный или прерывистый качественный характер, но она существует всегда. Невозможно обнаружить двух особей, совершенно идентичных по совокупности признаков.

2. Все живые организмы обладают способностью к быстрому увеличению численности. Дарвин писал: «Не существует ни одного исключения из правила, согласно которому любое органическое существо естественно размножается в такой прогрессии, что, если бы оно не подвергалось истреблению, потомство одной пары покрыло бы всю Землю».

3. Жизненные ресурсы для любого вида живых организмов ограничены, и поэтому при большом производстве особей должна возникать *борьба за существование* либо между особями одного вида, либо между особями разных видов, либо с природными условиями. В понятие «борьба за существование» Дарвин включил не только собственно борьбу особи за жизнь, но и борьбу за успех в обеспечении себя потомством.

4. В условиях напряженной борьбы за существование выживают и дают потомство наиболее приспособленные особи, имеющие те отклонения, которые случайно оказались адаптивными к данным условиям среды. Это принципиально важный момент в аргументации Дарвина. Отклонения возникают не направленно — в ответ на действие среды, а случайно. И случайно же оказываются полезными в конкретных условиях. Потомки выжившей особи наследуют полезное отклонение, позволившее выжить их предку, и благодаря этому оказываются более приспособленными к данной среде, чем другие представители популяции.

5. Выживание и преимущественное размножение приспособленных особей Дарвин назвал *естественным отбором*. Он писал: «Как селекционер, просматривая тысячи особей, отбирает и размножает немногих лучших производителей, обладающих интересующими его признаками, так и естественный отбор ежедневно и ежечасно следует по всему свету мельчайшие изменения, отбрасывая дурные, сохраняя и слагая хорошие, работая неслышно и невидимо, где бы и когда бы ни представлялся тому случай, над совершенствованием каждого органического существа в связи с условиями его жизни, органическими и неорганическими».

6. Естественный отбор отдельных изолированных разновидностей в разных условиях существования постепенно ведет к расхождению (*дивергенции*) признаков этих разновидностей и в конечном счете к *видообразованию*.

На этих положениях, безупречных с точки зрения логики и подкрепленных огромным количеством фактов, была создана современная теория эволюции.

Главная заслуга Дарвина в том, что он установил механизм эволюции, объясняющий как многообразие живых существ, так и их изумительную целесообразность, приспособленность к условиям существования. Этот механизм — *постепенный естественный отбор*

случайных ненаправленных наследственных изменений; он не содержит никаких допущений о непознанных или непознаваемых факторах.

Возникновение синтетической теории эволюции. Проблема наследования изменений была ключевой для судьбы дарвиновской теории. Во времена Дарвина господствовали представления о слитной наследственности. Наследственность объяснялась слиянием «кровей» предковых форм. «Крови» родителей смешиваются, давая потомство с промежуточными признаками. Именно с этой позиции выступал против теории Дарвина эдинбургский математик Ф. Дженкин. Он считал, что отбор благоприятных уклонений невозможен, так как при скрещивании они растворяются, разбавляются, становятся пренебрежимо малыми и, наконец, исчезают вовсе. Дарвин, который нашел ответы на большинство возражений против своей теории, выдвинутых его современниками, этим возражением был поставлен в тупик.

Выход из этого тупика давала теория корпускулярной, дискретной наследственности, созданная Грегором Менделем (1822—1884). Наследственность дискретна. Каждый родитель передает своему потомку одинаковое количество генов. Гены могут подавлять или модифицировать проявления других генов, но не способны изменять информацию, записанную в них. Иначе говоря, гены не изменяются при слиянии с другими генами и передаются следующему поколению в той же форме, в какой они получены от предыдущего (см. § 27 — принцип чистоты гамет). В случае неполного доминирования мы действительно наблюдаем у потомков первого поколения промежуточное проявление признаков родителей. Но во втором и последующих поколениях родительские признаки могут вновь проявиться в неизменном виде.

В 20-х гг. XX столетия произошел синтез дарвинизма и генетики. Решающую роль в осуществлении этого синтеза сыграл выдающийся отечественный генетик С. С. Четвериков. На основании своих работ по анализу генофонда природных популяций он пришел к пониманию механизмов накопления и поддержания индивидуальной изменчивости. В дальнейшем эта линия популяционно-генетических исследований процесса эволюции была продолжена в трудах его последователей Н. В. Тимофеева-Ресовского и Ф. Г. Добржанского. Одновременно с С. С. Четвериковым к синтезу идей корпускулярной генетики с классическим дарвинизмом пришли Р. Фишер, Дж. Холдейн и С. Райт. Крупный вклад в формирование современной синтетической теории эволюции внесли систематики Э. Майр и Дж. Хаксли. Теория естественного отбора была развита в трудах выдающегося отечественного ученого И. И. Шмальгаузена. Основы экологии, биогеографии, филогенетической систематики и этологии (науки о поведении животных), заложенные в трудах Дарвина, развились в самостоятельные науки и, в свою очередь, внесли важнейший вклад в формирование современных представлений о путях, механизмах и закономерностях эволюции.

- 1. Какие наблюдения привели Дарвина к мысли об изменчивости видов?
- ▶ 2. В чем заключается сущность теории Дарвина? Чем она сходна с теорией Ламарка и чем отличается от нее?
- ▶ 3. В чем значение законов Менделя для понимания механизмов эволюции?

§ 43. Доказательства эволюции

Современная наука обладает очень многими фактами, доказывающими существование эволюционного процесса. Это данные биохимии, генетики, эмбриологии, анатомии, систематики, биогеографии, палеонтологии и многих других дисциплин.

Доказательства единства происхождения органического мира. Все организмы, будь то вирусы, бактерии, растения, животные или грибы, имеют удивительно близкий элементарный химический состав. У всех у них особо важную роль в жизненных явлениях играют белки и нуклеиновые кислоты, которые построены по единому принципу и из сходных компонентов. Особенно важно подчеркнуть, что высокая степень сходства обнаруживается не только в строении биологических молекул, но и в способе их функционирования. Принципы генетического кодирования, биосинтеза белков и нуклеиновых кислот (см. § 14—16) едины для всего живого. У подавляющего большинства организмов в качестве молекул-аккумуляторов энергии используется АТФ, одинаковы также механизмы расщепления сахаров и основной энергетический цикл клетки.

Большинство организмов имеют клеточное строение. Клетка — это основной «кирпичик» жизни. Ее строение и функционирование очень сходны у разных организмов. Деление клеток — митоз, а в половых клетках — мейоз — осуществляется принципиально одинаково у всех эукариот.

Крайне маловероятно, чтобы такое удивительное сходство в строении и функционировании живых организмов было следствием случайного совпадения. Оно результат общности их происхождения.

Эмбриологические доказательства эволюции. В пользу эволюционного происхождения органического мира говорят данные эмбриологии.

Русский ученый Карл Бэр (1792—1876) обнаружил поразительное сходство зародышей различных позвоночных. Он писал: «Зародыши млекопитающих, птиц, ящериц и змей в высшей степени сходны между собой на самых ранних стадиях как в целом, так и по способу развития отдельных частей. У меня в спирту сохраняются два маленьких зародыша, которые я забыл пометить, и теперь я совершенно не в состоянии сказать, к какому классу они принадлежат. Может быть, это ящерицы, может быть — маленькие птицы, а может быть — и очень маленькие млекопитающие, до того велико сходство в устройстве головы и туловища у этих животных. Конечностей, впрочем, у этих зародышей еще нет. Но если бы даже они и были на самых ранних стадиях своего развития, то и тогда мы

ничего не узнали бы, потому что ноги ящериц и млекопитающих, крылья и ноги птиц, а также руки и ноги человека развиваются из одной и той же основной формы».

На более поздних стадиях развития различия между эмбрионами увеличиваются, появляются признаки класса, отряда, семейства (рис. 52). Ч. Дарвин рассматривал сходство ранних стадий онтогенеза у разных представителей крупных таксонов как указание на их происхождение путем эволюции от общих предков. Современные открытия в области генетики развития подтвердили дарвиновскую гипотезу. Было показано, например, что важнейшие процессы раннего онтогенеза у всех позвоночных контролируются одними и теми же генами. Более того, многие из этих генов-регуляторов обнаруже-

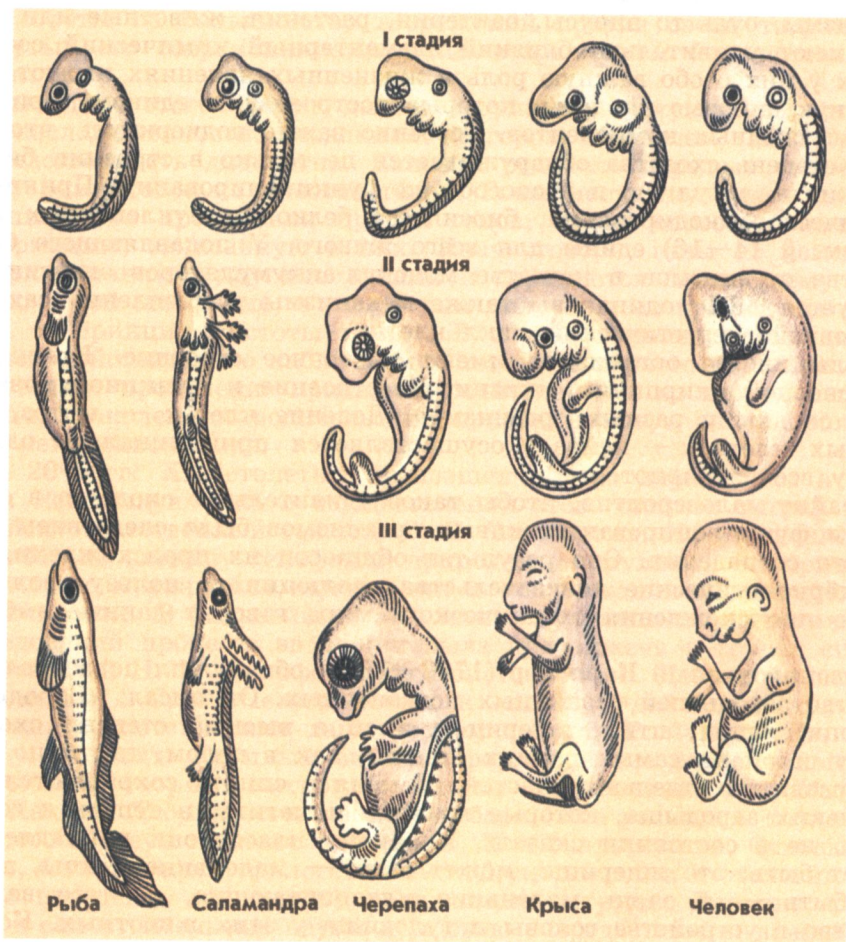


Рис. 52. Сходство начальных стадий эмбрионального развития позвоночных

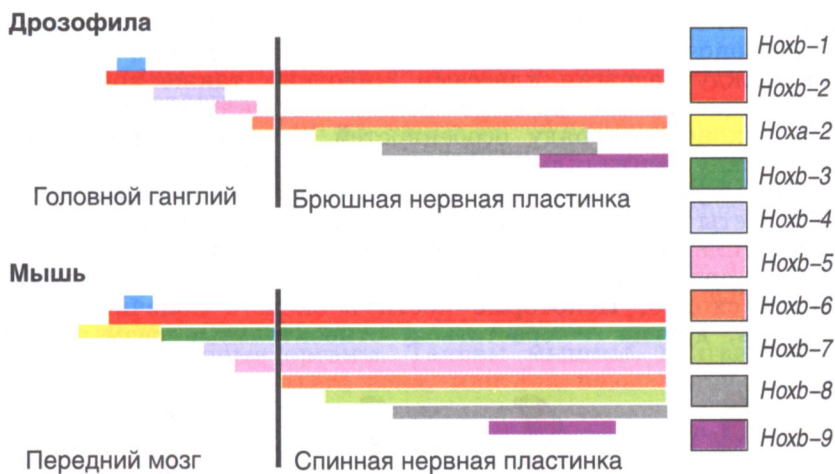


Рис. 53. Сравнение районов активности генов, контролирующих развитие нервной системы у дрозофилы и мыши

ны и у беспозвоночных (червей, моллюсков и членистоногих). На рисунке 53 показаны районы активности генов семейства *Hox* во время формирования нервной системы у дрозофилы и мыши. Последний общий предок этих двух видов животных существовал более 500 млн лет назад. Несмотря на это, у мыши и у дрозофилы сохранились в основном неизменными не только сами гены-регуляторы, но и порядок их расположения в хромосомах, и последовательность их включения в онтогенезе, и взаимное положение районов развивающейся нервной системы, в которых эти гены активны.

Морфологические доказательства эволюции. Особую ценность для доказательства единства происхождения органического мира представляют формы, сочетающие в себе признаки нескольких крупных систематических единиц. Существование таких промежуточных форм указывает на то, что в прежние геологические эпохи жили организмы, являющиеся родоначальниками нескольких систематических групп. Наглядным примером этого может служить одноклеточный организм эвглена зеленая. Она одновременно имеет признаки, типичные для растений (хлоропласты, способность использовать углекислый газ) и для простейших животных (жгутики, светочувствительный глазок и даже подобие ротового отверстия).

Еще Ламарк ввел деление животных на позвоночных и беспозвоночных. Долгое время между ними не обнаруживали связующих звеньев, пока исследования отечественного ученого А. О. Ковалевского не установили связь между этими группами животных. А. О. Ковалевский доказал, что типичное на первый взгляд беспозвоночное — сидячая асцидия — развивается из свободноплавающей личинки. Она имеет хорду и очень сходна с ланцетником, представителем, как тогда считали, позвоночных. На основании таких исследований всю

группу животных, к которым принадлежали и асцидии, присоединили к позвоночным и дали этому типу наименование *хордовых*.

Связь между разными классами животных также хорошо иллюстрирует общность их происхождения. Яйцекладущие (например, ехидна и утконос) по ряду особенностей своей организации промежуточны между рептилиями и млекопитающими.

Строение передних конечностей некоторых позвоночных (рис. 54), например лапы кита, дельфина, лапы крота, крыла летучей мыши, лапы крокодила, крыла птицы, руки человека, несмотря на выполнение этими органами совершенно разных функций, в принципиальных чертах сходно. Некоторые кости в скелете конечностей могут отсутствовать, другие — срастаться, относительные размеры костей

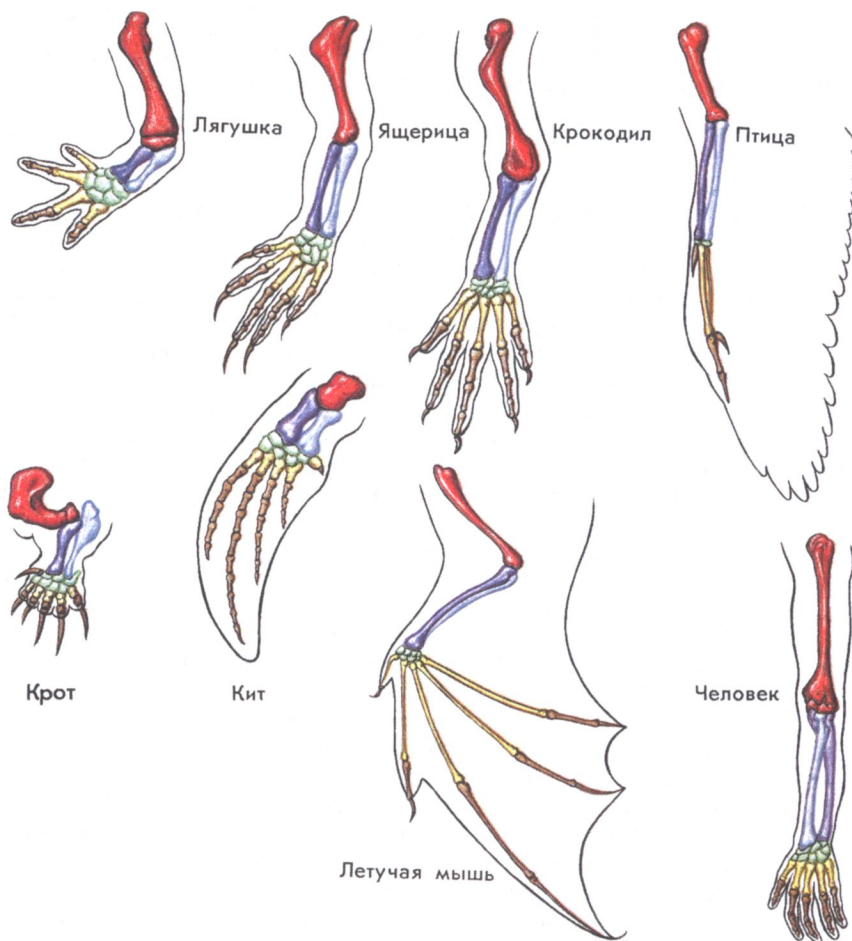


Рис. 54. Гомология передних конечностей позвоночных

могут меняться, но их *гомология*, т. е. сходство, основанное на общности происхождения, совершенно очевидна. *Гомологичными* называют такие органы, которые развиваются из одинаковых эмбриональных зачатков сходным образом.

Некоторые органы или их части не функционируют у взрослых животных и являются для них лишними — это так называемые *рудиментарные органы*, или *рудименты*. Наличие рудиментов, так же как и гомологичных органов, тоже свидетельство общности происхождения. Рудиментарные глаза встречаются у совершенно слепых животных, ведущих подземный образ жизни. Скелет задних конечностей у кита, скрытый внутри тела, — рудимент, свидетельствующий о наземном происхождении его предков. У человека тоже известны рудиментарные органы. Таковы мышцы, двигающие ушную раковину, рудимент третьего века, или так называемой мигательной перепонки, и т. д.

Палеонтологические¹ доказательства эволюции. Развитие, например, хордовых осуществлялось поэтапно. Вначале возникли низшие хордовые, затем последовательно во времени возникают рыбы, амфибии, рептилии. Рептилии, в свою очередь, дают начало млекопитающим и птицам. На заре своего эволюционного развития млекопитающие были представлены небольшим числом видов, в то время процветали рептилии. Позднее резко увеличивается число видов млекопитающих и птиц и исчезает большинство видов рептилий. Таким образом, палеонтологические данные указывают на смену форм животных и растений во времени.

В отдельных случаях палеонтология указывает на причины эволюционных преобразований. В этом отношении интересна эволюция лошадей. Современные лошади произошли от мелких всеядных предков, живших 60—70 млн лет назад в лесах и имевших пятипалую конечность. Изменение климата на Земле, повлекшее за собой сокращение площадей лесов и увеличение размеров степей, привело к тому, что предки современных лошадей начали осваивать новую среду обитания — степи. Необходимость защиты от хищников и передвижений на большие расстояния в поисках хороших пастбищ привела к преобразованию конечностей — уменьшению числа фаланг вплоть до одной (рис. 55). Параллельно изменению конечностей происходило преобразование всего организма: увеличение размеров тела, изменение формы черепа и усложнение строения зубов, возникновение собственного травоядным млекопитающим пищеварительного тракта и многое другое.

В результате изменения внешних условий под влиянием естественного отбора произошло постепенное превращение мелких пятипалых всеядных животных в крупных травоядных. Богатейший палеонтологический материал — одно из наиболее убедительных доказательств эволюционного процесса, длящегося на нашей планете уже более 3 млрд лет.

¹ *Палеонтология* — наука об ископаемых животных и растениях.

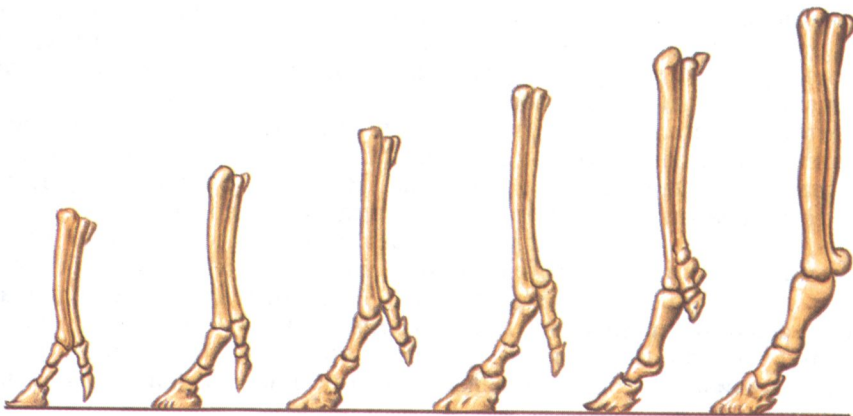


Рис. 55. Исторический ряд изменений в строении передней конечности лошади

Биогеографические доказательства эволюции. Ярким свидетельством произошедших и происходящих эволюционных изменений является распространение животных и растений по поверхности нашей планеты. Еще в эпоху Великих географических открытий путешественников и натуралистов поражало разнообразие животных в дальних странах, особенности их распространения. Однако лишь А. Уоллесу удалось привести все сведения в систему и выделить шесть биогеографических областей (рис. 56): 1) Палеоарктическую, 2) Неоарктическую (Палеоарктическую и Неоарктическую зоны часто объединяют в Голарктическую область), 3) Индо-Малайскую, 4) Эфиопскую, 5) Неотропическую и 6) Австралийскую.

Сравнение животного и растительного мира разных зон дает богатейший научный материал для доказательства эволюционного процесса. Фауна и флора Палеоарктической (Евразийской) и Неоарктической (Североамериканской) областей, например, имеют много общего. Это объясняется тем, что в прошлом между названными областями существовал сухопутный мост — Берингов перешеек. Неоарктическая и Неотропическая области, напротив, имеют мало общих черт, хотя в настоящее время соединены Панамским перешейком. Это объясняется изолированностью Южной Америки в течение нескольких десятков миллионов лет. После возникновения Панамского моста лишь немногим южноамериканским видам удалось проникнуть на север (дикобраз, броненосец, опоссум). Североамериканские виды преуспели в освоении южноамериканской области несколько больше. Ламы, олени, лисы, выдры, медведи проникли в Южную Америку, но не оказали существенного влияния на ее уникальный видовой состав.

Интересен и своеобразен животный мир Австралийской области. Известно, что Австралия обособилась от Южной Азии еще до возникновения высших млекопитающих.

Таким образом, распределение видов животных и растений по поверхности планеты и их группировка в биогеографические зоны отражают процесс исторического развития Земли и эволюции живого.

Островные фауна и флора. Для понимания эволюционного процесса интерес представляют фауна и флора островов. Состав их фауны и флоры полностью зависит от истории происхождения островов. Острова могут быть материкового происхождения, т. е. представлять собой результат обособления части материка, или океанического происхождения (вулканические и коралловые).

Материковые острова характеризуются фауной и флорой, близкой по составу к материковой. Однако, чем древнее остров и чем более значительна водная преграда, тем больше обнаруживается отличий. Британские острова отделились от Европы совсем недавно и имеют фауну, идентичную европейской. На давно обособившихся островах процесс расхождения видов заходит гораздо дальше. На Мадагаскаре, например, нет типичных для Африки крупных копытных: быков, антилоп, носорогов, зебр. Нет и крупных хищников (львов, леопардов, гиен), высших обезьян (павианов, мармышек). Однако много низших приматов — лемуров, которые нигде больше не встречаются.

Совершенно иная картина обнаруживается при рассмотрении фаун океанических островов. Их видовой состав очень беден. На боль-

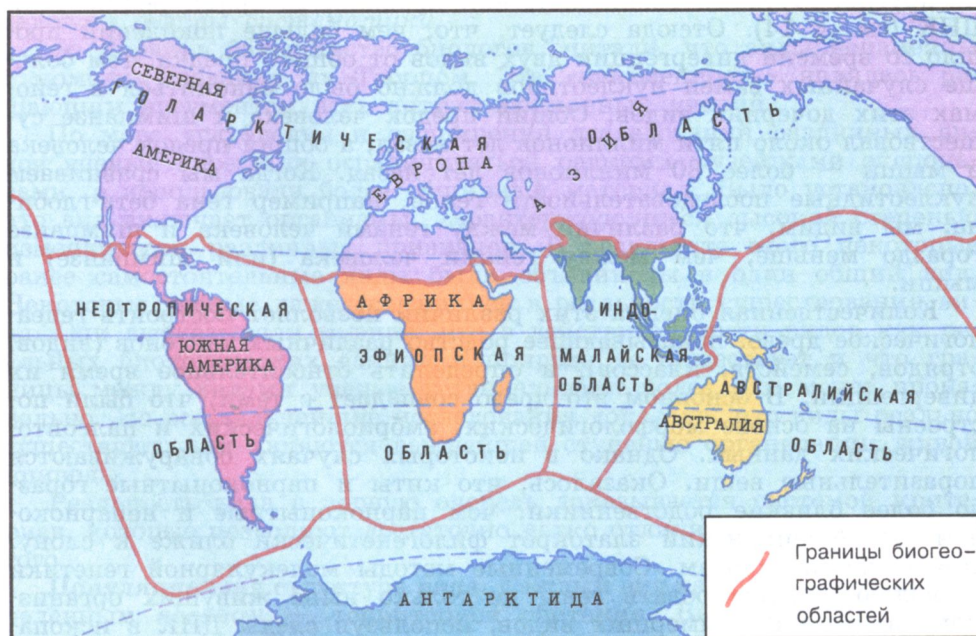


Рис. 56. Карта биогеографических зон

шинстве таких островов отсутствуют наземные млекопитающие и амфибии, неспособные преодолеть значительные водные препятствия. Вся фауна океанических островов — результат случайного занесения на них некоторых видов, обычно птиц, рептилий, насекомых. Представители таких видов, попавшие на океанические острова, получают широкие возможности для размножения. Например, на Галапагосских островах из 108 видов птиц 82 эндемичны (т. е. нигде больше не встречаются) и все 8 видов рептилий характерны только для этих островов. На Гавайских островах обнаружено большое разнообразие улиток, из которых 300 эндемичных видов принадлежат одному роду.

Огромное количество разнообразных биогеографических фактов указывает на то, что особенности распределения живых существ на планете тесно связаны с преобразованием земной коры и с эволюционными изменениями видов.

Молекулярные доказательства эволюции. В настоящее время практически завершена полная расшифровка генома (совокупности всех генов) человека и геномов ряда животных, растений и микроорганизмов. Известна полная последовательность нуклеотидов в ДНК у огромного числа видов живых организмов. Сравнение этих последовательностей дает новый ключ к построению родословной жизни на Земле.

Многие мутации представляют собой замены одних нуклеотидов на другие. Мутации возникают, как правило, во время репликации ДНК (см. § 14). Отсюда следует, что, чем больше поколений прошло со времени дивергенции двух видов от общего предка, тем больше случайных замен нуклеотидов должно было накопиться в геномах этих дочерних видов. Общий предок человека и шимпанзе существовал около пяти миллионов лет назад, а общий предок человека и мыши — более 80 миллионов лет назад. Когда мы сравниваем нуклеотидные последовательности генов, например гена бета-глобина, мы видим, что различий между генами человека и шимпанзе гораздо меньше, чем между генами человека (или шимпанзе) и мыши.

Количественная оценка этих различий позволяет построить генеалогическое древо, показывающее родство различных таксонов (видов, отрядов, семейств, классов), и определить относительное время их дивергенции. В основном это древо совпадает с теми, что были построены на основе морфологических, эмбриологических и палеонтологических данных. Однако в некоторых случаях обнаруживаются поразительные вещи. Оказалось, что киты и парнокопытные гораздо более близкие родственники, чем парнокопытные и непарнокопытные. Африканский златокрот филогенетически ближе к слону, чем к нашим кротам. Современные методы молекулярной генетики позволяют анализировать гены не только ныне живущих организмов, но и давно вымерших видов, используя следы ДНК в ископаемых останках. Это помогает проследить пути эволюции живого на Земле.

- 1. О чем свидетельствуют следующие факты: сходная организация молекулярных процессов у всех организмов, живущих на Земле; наличие промежуточных форм и рудиментарных органов? Ответ обоснуйте.
- ▶ 2. Животный и растительный мир Северной Америки и Евразии сходны между собой, а флора и фауна Северной и Южной Америки сильно различаются. Как вы объясните эти факты?
- 3. Обычно на островах довольно часто встречаются эндемичные виды (больше нигде на земном шаре не встречающиеся). Чем это можно объяснить?
- ▶ 4. Ископаемое животное — археоптерикс имело признаки птицы и пресмыкающегося. Дайте оценку этому факту с научной точки зрения.

§ 44. Вид. Критерии вида. Популяция

В центре представлений Ч. Дарвина об эволюции органического мира стоит понятие *вид*. Вид объединяет организмы, сходные по морфологическим признакам. Это позволяет отличить одну группу организмов от другой. Такое понимание вида помогло классифицировать огромное разнообразие описанных форм организмов и сыграло положительную роль в развитии биологии. Накопление к концу XVII в. сведений о многообразии форм животных и растений привело к представлению о видах как о вполне реальных группах особей. Основопологающая работа о видах была проведена К. Линнеем, который заложил основы *систематики*.

До Дарвина большинство биологов считали, что виды неизменны с момента создания их Творцом. Эта «неизменность» являлась решающим аргументом всех антиэволюционных учений.

По мере углубления и расширения исследований различных видов ученые перестали ограничиваться редкими музейными экспонатами, а использовали более обширный материал. Было установлено, что вид включает организмы, характеризующиеся высокой степенью изменчивости различных признаков. В результате этого некоторые ранее самостоятельные виды были объединены в один общий вид. Некоторые ученые даже усомнились в реальности существования вида. Они высказывали мнение, что в действительности видов как реальных биологических единиц в природе не существует и что границы между видами ученые устанавливают более или менее произвольно. Но все дальнейшие исследования доказали, что виды реально существуют, они являются важнейшей ступенью организации живой природы.

Реальность вида в первую очередь доказывается системой критериев, которые позволяют достаточно четко отличить один вид от другого.

Популяционная структура вида. Каждый вид характеризуется определенным *ареалом* — территорией обитания. Внутри ареала могут быть самые разнообразные преграды (реки, горы, пустыни и т. д.), которые препятствуют свободному скрещиванию между группами осо-

бей одного и того же вида. Это, однако, не означает, что они абсолютно изолированы и не обмениваются генами. Просто скрещивание между представителями этих групп осуществляется значительно реже. Такие *относительно изолированные группы особей одного вида* принято называть *популяциями*.

Таким образом, вид состоит из популяций. Каждая популяция занимает определенную территорию (часть ареала вида). В течение многих поколений, за продолжительное время популяция успевает накопить те аллели, которые обеспечивают высокую приспособленность особей к условиям данной местности. Так как из-за разницы условий естественному отбору подвергаются различные комплексы генов (аллелей), популяции одного вида отличаются друг от друга частотой встречаемости тех или иных аллелей. По этой причине в разных популяциях одного вида один и тот же признак может проявляться по-разному. Например, северные популяции млекопитающих обладают более густым мехом, чем южные, а южные чаще темнокрашенные.

В зонах ареала, где граничат разные популяции одного вида, встречаются как особи контактирующих популяций, так и гибриды (рис. 57). Таким образом осуществляется обмен генами между популяциями и реализуются связи, обеспечивающие генетическое единство вида. Обмен генами между популяциями способствует большей изменчивости организмов, что обеспечивает более высокую приспособленность вида в целом к условиям обитания.

Если в результате усиления изоляции между популяциями обмен генов прекращается полностью, то разные направления отбора, которым подвергаются популяции, могут привести к столь сильному расхождению признаков, что возникает так называемая *репродуктивная изоляция*. Это означает *невозможность скрещивания и оставления плодovитого потомства*. В этом случае можно говорить о возникновении нового вида.

Иногда изолированная популяция в силу различных случайных причин (наводнение, пожар, массовое заболевание) и недостаточной численности может полностью погибнуть.

В некоторых случаях в результате геологических катаклизмов или других событий преграды между популяциями могут быть разрушены, и ранее изолированные популяции сливаются в одну.

Таким образом, каждая популяция эволюционирует независимо от других популяций того же вида. Популяция — наименьшее подразделение вида, изменяющееся во времени. Вот почему популяция представляет собой *элементарную единицу эволюции*. Отдельный организм не может эволюционировать, так как его генотип определяется уже в момент оплодотворения. Вклад организма в эволюцию состоит в том, чтобы передать гены своим потомкам.

Критерии вида. *Критерий вида* — это совокупность признаков, отличающих данный вид от другого.

Морфологический критерий вида — один из важнейших. Под морфологическим критерием вида понимают совокупность внешних



Рис. 57. Зоны контакта между ранее изолированными популяциями жулана

признаков организма. Долгое время этот критерий был главным и даже единственным. С его помощью легко различать виды, которые не являются близкими родственниками. Однако иногда виды внешне почти неразличимы, хотя в природе жестко изолированы и не скрещиваются между собой. Это виды-двойники. Следовательно, морфологический критерий не является достаточным.

Физиолого-биохимические различия между видами в известной мере отражают степень их дивергенции. Некоторые виды растений различаются по способности синтезировать и накапливать алкалоиды. Описаны межвидовые различия в активности некоторых ферментов. Способность впадать в спячку при экстремальных температурах обнаруживается у одних видов грызунов и полностью отсутствует у других. Однако многие биохимические признаки слишком консервативны (обнаруживаются, например, у всех представителей данного отряда, типа или царства), а физиологические, наоборот, слишком изменчивы даже у представителей одного вида, чтобы служить надежными критериями для различения близкородственных видов.

Эколого-географический критерий вида определяет ареал его обитания. Каждый вид занимает определенную географическую зону. Считать данный критерий универсальным нельзя. В природе существует много близкородственных видов с совмещенным ареалом.

Развитие методов анализа хромосом и отдельных генов позволило ввести в практику изучения видов *генетический критерий*. Каждый вид имеет свойственный ему набор хромосом и нуклеотидный состав ДНК. По числу хромосом в наборе и по их морфологии удастся различать даже виды-близнецы. Сравнение последовательностей нуклеотидов в генах близкородственных видов позволяет оценивать степень дивергенции между этими видами. Однако встречаются случаи, когда относительно далекие виды (как, например, почти все представители семейства кошачьих) имеют идентичные наборы хромосом. С другой стороны, локальные популяции одного и того же вида (например, домашней мыши) могут значительно различаться по числу хромосом. Разные гены также различаются по степени изменчивости. Так, например, ген ядерного белка гистона H1 человека отличается от гомологичного ему гена гороха только по одному нуклеотиду. Понятно, что анализ таких генов оказывается бесполезным для различения близких видов. В то же время в геноме человека, животных и растений обнаружены чрезвычайно изменчивые повторяющиеся последовательности ДНК, которые могут быть разными даже у родных братьев. Эти последовательности оказались незаменимыми в криминалистике для идентификации личности (геномная дактилоскопия), но малопригодными для различения видов.

Таким образом, и генетический критерий не оказывается абсолютно надежным.

Наиболее существенной характеристикой вида является то, что вид представляет собой генетически единую систему. Особи разных популяций одного вида могут скрещиваться и давать плодовитое потомство. Вследствие этого гены могут распространяться из одной популяции вида в другую, образовывать новые комбинации. Но они не могут перейти из одного вида в другой из-за обособленности видов друг от друга специальными барьерами. В тех редких случаях, когда «незаконные» скрещивания происходят, включаются в действие многочисленные изоляционные механизмы, ведущие к гибели или неполноценности гамет, зигот, эмбрионов и потомков.

Итак, каждый критерий в отдельности не может быть основанием для определения вида; только в совокупности они позволяют точно выяснить видовую принадлежность живого организма.

На основании сказанного можно дать следующее определение вида. *Вид — совокупность географически и экологически сходных популяций, способных в природных условиях скрещиваться между собой, обладающих общими морфофизиологическими признаками, биологически изолированных от популяций других видов.*

1. Что такое популяция? Приведите примеры популяций.
2. Что называется видом? Приведите примеры видов, встречающихся в вашей местности.
3. Назовите и охарактеризуйте основные критерии вида. Докажите их относительный характер.
- ▶ 4. Как, по вашему мнению, человек использует знания о виде в своей практической деятельности?

Глава XI. МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Ч. Дарвин в своем классическом труде «Происхождение видов» решил вопрос о главных движущих силах (факторах) эволюционного процесса. Он выделил следующие факторы: *наследственность, изменчивость, борьба за существование и естественный отбор*. Кроме того, Дарвин указал на важную роль ограничения свободного скрещивания особей вследствие их изоляции друг от друга, возникшей в процессе эволюционного расхождения видов.

Современные знания об эволюции и ее факторах сложились в так называемую *синтетическую теорию эволюции*, которая представляет собой результат развития дарвинизма, генетики, экологии и других биологических наук.

Эволюционная теория исходит из того, что элементарной эволюционной единицей, т. е. той минимальной ячейкой, которая способна исторически изменяться (эволюционировать), является популяция.

§ 45. Роль изменчивости в эволюционном процессе

Все особи одного вида животных и растений в большей или меньшей степени отличаются друг от друга. Изменчивость организмов — важный фактор протекания эволюционного процесса.

Мутационная изменчивость. Мутационная изменчивость играет роль главного поставщика наследственных изменений. Именно она является первичным материалом всех эволюционных преобразований. Одним из распространенных типов геномных мутаций является *полиплоидия*, имеющая важное значение в эволюции растений. Полиплоидные виды растений часто занимают арктические и альпийские зоны. Считают, что это связано с их повышенной устойчивостью к неблагоприятным факторам среды.

Хромосомные мутации также играют важную эволюционную роль. Прежде всего необходимо указать на удвоение генов в одной хромосоме. Именно благодаря удвоениям генов в процессе эволюции накапливается генетический материал. Нарастание сложности организации живого в ходе исторического развития в значительной степени опиралось на увеличение количества генетического материала. Достаточно сказать, что количество ДНК в клетке у высших позвоночных примерно в 1000 раз больше, чем у бактерий. Другой тип хромосомных мутаций, который достаточно часто обнаруживается у животных и растений, — перемещение участка хромосомы.

Особи, гетерозиготные по таким мутациям, часто обладают пониженной плодовитостью, в то время как гомозиготы размножаются нормально. Некоторые ученые полагают, что появление таких мутаций может нарушать генетическое единство вида и приводить к обособлению внутри его репродуктивно изолированных популяций.



СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ ЧЕТВЕРИКОВ (1882—1959) — отечественный ученый, эволюционист и генетик. Его работы дали начало современному синтезу генетики и классического дарвинизма.

Наиболее частый тип мутаций — *генные*. Они играют очень важную роль в эволюционном процессе. Мутации отдельных генов происходят редко. Мутация гена возникает в среднем в одной из 100 000 гамет. Но так как количество генов в организме (например, млекопитающих) составляет около 40 000, то практически каждая особь несет вновь возникшую мутацию. Большинство мутаций рецессивные, доминантные мутации возникают намного реже. Доминантные и рецессивные мутации ведут себя в популяциях по-разному. Доминантные мутации, даже если они находятся в гетерозиготном состоянии, проявляются в фенотипах особей уже первого поколения и подвергаются действию естественного отбора. Рецессивные же мутации проявляются в фенотипе только в гомозиготном состоянии.

Рецессивная мутация, прежде чем она проявится в фенотипе гомозигот, должна накопиться в значительном количестве в популяции. Эту мысль первым высказал отечественный генетик С. С. Четвериков. Он был первым ученым, сделавшим важнейший шаг на пути объединения генетики с эволюционной теорией. В 1926 г. Четвериков опубликовал знаменитую работу «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», с которой и начался новый этап развития эволюционной теории.

С. С. Четвериков сделал важный вывод о насыщенности природных популяций большим количеством рецессивных мутаций. Он писал, что популяция, подобно губке, впитывает рецессивные мутации, оставаясь при этом фенотипически однородной. Существование такого скрытого резерва наследственной изменчивости создает возможность для эволюционных преобразований популяций под воздействием естественного отбора. Как показал И. И. Шмальгаузен, сама способность популяций накапливать генетическую изменчивость является результатом естественного отбора.

В последнее время благодаря успехам молекулярной генетики и генетики развития все более ясным становится, какую огромную роль играют в эволюции мутации, возникающие не в самих *струк-*

турных (кодирующих белки) генах, а в *регуляторных* участках этих генов. Они могут модифицировать уровень транскрипции структурных генов, время и место их включения и выключения, создавая огромное разнообразие форм и функций организмов. Значительные морфологические различия между классами позвоночных зависят от накопления мелких мутаций в регуляторных элементах.

Рассмотрим простой пример. Размер и положение грудной клетки у курицы, мыши и удава контролируются одним и тем же структурным геном. Последовательность нуклеотидов в этом гене одинакова у всех трех видов (как и у всех остальных позвоночных). Однако изменения, произошедшие в его регуляторных элементах, приводят к тому, что у удава этот ген работает почти во всех клетках хорды эмбриона, у мыши — в передней части, а у курицы — в задней части хорды. В результате грудная клетка удава формируется от головы почти до кончика хвоста, у мыши — ближе к голове, а у курицы — ближе к хвосту.

В природных популяциях накоплено огромное число мутаций по регуляторным элементам самых разных структурных генов.

Комбинативная изменчивость. Как вы уже знаете, *комбинативная изменчивость* — это следствие перекреста гомологичных хромосом, их случайного расхождения в мейозе и случайного сочетания гамет при оплодотворении. Комбинативная изменчивость ведет к появлению бесконечно большого разнообразия генотипов и фенотипов. Она служит неиссякаемым источником наследственного разнообразия видов и основой для естественного отбора. Если допустить, что в каждой паре гомологичных хромосом имеется только одна пара аллельных генов, то для человека, у которого гаплоидный набор хромосом равен 23, количество возможных гамет составит 2^{23} , а число возможных генотипов — 3^{23} . Такое огромное количество генотипов в 20 раз превышает численность всех людей на Земле. Однако в действительности гомологичные хромосомы отличаются по нескольким генам и в расчете не учтено явление перекреста. Поэтому количество возможных генотипов выражается астрономическим числом и можно с уверенностью утверждать, что появление двух одинаковых людей практически невероятно. Однояйцевые близнецы составляют исключение.

Громадное генотипическое и, следовательно, фенотипическое разнообразие в природных популяциях является тем исходным эволюционным материалом, с которым оперирует естественный отбор.

- ▶ 1. Какой, на ваш взгляд, вид изменчивости играет ведущую роль в эволюции? Ответ обоснуйте.
- ▶ 2. Охарактеризуйте роль изменчивости в эволюционном процессе.
- ▶ 3. Чем можно объяснить фенотипическую однородность популяций одного вида? Можно ли утверждать, что генофонды популяций одного вида одинаковы?
- ▶ 4. Какие биологические процессы, происходящие в организме, лежат в основе комбинативной изменчивости?

§ 46. Естественный отбор — направляющий фактор эволюции

Великая заслуга Ч. Дарвина состоит в открытии роли отбора как важнейшего фактора эволюционного процесса. Дарвин считал, что благодаря естественному отбору осуществляется процесс сохранения и преимущественного размножения организмов, которые обладают признаками, наиболее полезными в данных условиях окружающей среды. Естественный отбор, как показал Дарвин, является следствием борьбы за существование.

Борьба за существование. Это понятие Дарвин употреблял для характеристики всей совокупности отношений между особями и различными факторами среды. Эти отношения определяют успех или неудачу конкретной особи в выживании и оставлении потомства. Все живые существа потенциально способны производить большое количество себе подобных. Например, потомство, которое способна оставить одна дафния (пресноводный рачок) за лето, достигает астрономической величины — более 10^{30} особей, что превосходит массу Земли.

Однако безудержного роста численности живых организмов в действительности никогда не наблюдается. В чем причина такого явления? Большая часть особей гибнет на разных этапах развития и не оставляет после себя потомков. Существует множество причин, ограничивающих рост численности животных: это и природно-климатические факторы, и борьба с особями других видов и своего вида.

Известно, что гибель тем интенсивнее, чем выше размножаемость особей данного вида. Белуга, например, выметывает во время нереста около миллиона икринок, и только очень незначительная часть мальков достигает зрелого возраста. Растения также производят огромное количество семян, но в естественных условиях лишь ничтожно малая их часть дает начало новым растениям. Несоответствие между возможностью видов к беспредельному размножению и ограниченностью ресурсов — *главная причина борьбы за существование*. Гибель потомков происходит по разным причинам. Она может носить как избирательный, так и случайный характер (гибель особей в лесном пожаре, в случае наводнения, вмешательство человека в природу и др.).

Внутривидовая борьба. Решающее значение для эволюционных преобразований имеет интенсивность размножения и избирательная гибель особей, плохо приспособленных к меняющимся условиям окружающей среды. Не следует думать, что особь, имеющая нежелательный признак, непременно должна погибнуть. Просто существует большая вероятность того, что она либо оставит после себя меньше потомков, либо совсем их не оставит, тогда как нормальная особь размножится. Следовательно, выживают и размножаются, как правило, *более приспособленные*. В этом и заключен *главный механизм естественного отбора*. Избирательная гибель одних и выживание других индивидуумов — неразрывно связанные явления.

Именно в таком простом и на первый взгляд очевидном утверждении состоит гениальность дарвиновской идеи естественного отбора, т. е. размножения более приспособленных особей, побеждающих в борьбе за существование. Борьба особей внутри одного вида носит самый разнообразный характер.

Это может быть *прямая* борьба за существование (*конкуренция*) между особями одного вида за источники пищи, воды, укрытия, гнездовые территории и т. п. Существует и *косвенная* борьба за существование. Особи одного вида соревнуются между собой по устойчивости к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам внешней среды: инфекционным болезням, хищникам, экстремальным температурам и т. д.

Взаимоотношения особей в пределах вида не ограничиваются борьбой и соревнованием, существует также и взаимопомощь.

Наиболее четко взаимопомощь проявляется в семейной и групповой организации животных, когда сильные и крупные особи защищают детенышей и самок, охраняют свою территорию и добычу, способствуя успеху всей группы или семьи в целом, часто ценой своей жизни.

Взаимопомощь особей, принадлежащих к одной семейной группе и, следовательно, имеющих общие гены, не снижает остроту борьбы за существование, но переводит ее в иную плоскость. На смену конкуренции между особями приходит конкуренция между родственными группами. Сама взаимопомощь становится инструментом борьбы за существование. Но результат остается тем же — поколение за поколением в популяциях растет частота генов, которые обеспечивают высокую приспособленность в самом широком смысле этого слова.

Основным двигателем эволюционных преобразований является естественный отбор наиболее приспособленных организмов, возникающих вследствие борьбы за существование.

Межвидовая борьба. Под межвидовой борьбой следует понимать взаимоотношения особей разных видов. Они могут быть конкурентными, основанными на взаимной выгоде, или нейтральными. Особой остроты межвидовая конкуренция достигает в тех случаях, когда противоборствуют виды, которые живут в сходных экологических условиях и используют одинаковые источники питания. В результате межвидовой борьбы происходит либо вытеснение одного из противоборствующих видов, либо приспособление видов к разным условиям в пределах единого ареала, или, наконец, их территориальное разобщение.

Иллюстрацией последствий борьбы близких видов могут служить два вида скальных поползней. В тех местах, где ареалы этих видов перекрываются, т. е. на одной территории живут птицы обоих видов, длина клюва и способ добывания пищи у них существенно отличаются. В неперекрывающихся областях обитания поползней отличий в длине клюва и способе добывания пищи не обнаруживается. Межвидовая борьба, таким образом, ведет к экологическому и географическому разобщению видов.

В качестве примеров межвидовой борьбы можно назвать взаимоотношения хищника и жертвы, хозяина и паразита, а также взаимовыгодное сожительство особей разных видов.

Эффективность отбора. Эффективность естественного отбора зависит от его интенсивности и запаса наследственной изменчивости, накопленного в популяции. Интенсивность отбора определяется тем, какая доля особей доживает до половой зрелости и участвует в размножении. Чем меньше эта доля, тем больше интенсивность отбора. Однако даже самый интенсивный отбор будет неэффективен, если изменчивость особей в популяции незначительна или она носит ненаследственный характер. Для того чтобы отбор приводил к изменению среднего значения признака, особи в популяции должны генетически отличаться друг от друга. Это убедительно доказал своими классическими опытами датский генетик В. Иогансен. Он выделил у фасоли чистые линии, которые получал самоопылением одного исходного растения и его потомков в ряду поколений. Созданные таким путем линии были гомозиготными по большинству генов, т. е. в пределах линий изменчивость носила только модификационный характер. В таких линиях отбор по величине бобов не приводил к их укрупнению или уменьшению в последующих поколениях. В обычных же гетерозиготных популяциях фасоли существовала наследственная изменчивость, и отбор оказывался эффективным.

- 1. В чем причины борьбы за существование?
- 2. Прекращается ли борьба за существование в тех популяциях животных, где имеет место взаимопомощь?
- 3. К каким последствиям может приводить межвидовая борьба?
- 4. От чего зависит эффективность естественного отбора?

§ 47. Формы естественного отбора в популяциях

Естественный отбор всегда выступает как главный фактор преобразования живых организмов. Механизм его действия одинаков, т. е. естественный отбор каждый раз способствует выживанию и оставлению потомства наиболее приспособленных особей. Однако в зависимости от его направленности, эффективности и особенностей условий обитания организмов формы естественного отбора могут быть разными.

Движущая форма отбора. Организмы, составляющие любую популяцию или вид, как вы знаете, очень разнообразны. Несмотря на это, каждая популяция характеризуется некоторым средним значением любого признака. Для количественных признаков средняя величина определяется как среднее арифметическое значение, например средним числом рождаемых потомков, средней длиной крыла, средней массой тела. Для характеристики популяции по качественным признакам определяется частота (процент или доля) особей с тем или иным признаком, например частота черных и белых бабочек или частота комолых и рогатых животных.

Изменение условий существования часто приводит к отбору особей с отклонениями от средней величины отбираемого признака. Например, было обнаружено, что ширина головогруды у крабов, обитающих в бухте г. Плимута (Англия), уменьшилась. Причина такого явления связана с лучшим выживанием в мутной воде мелких крабов с небольшой шириной головогруды. Это объясняется тем, что мелкая взвесь забивала широкие дыхательные щели у крупных крабов, вызывая тем самым их гибель.



Рис. 58. Индустриальный меланизм у бабочек

Яркий пример, доказывающий существование движущей формы естественного отбора в природе, — так называемый индустриальный меланизм. Многие виды бабочек в районах, не подвергнутых индустриализации, имеют светлую окраску тела и крыльев. Развитие промышленности, связанное с этим загрязнение стволов деревьев и гибель лишайников, живущих на их коре, привели к резкому возрастанию частоты встречаемости черных (меланистических) бабочек. В окрестностях некоторых городов черные бабочки за короткое время стали преобладающими, тогда как сравнительно недавно они там полностью отсутствовали (рис. 58).

Причина возрастания частоты встречаемости черных бабочек в промышленных районах состоит в том, что на потемневших стволах деревьев белые бабочки стали легкой добычей птиц, а черные бабочки, наоборот, стали менее заметными.

Примеров, доказывающих существование движущей формы отбора, множество, но суть их одна: естественный отбор до тех пор смещает среднее значение признака или меняет частоту встречаемости особей с измененным признаком, пока популяция приспосабливается к новым условиям (рис. 59).

Движущая форма естественного отбора приводит к закреплению новой нормы реакции организма, которая соответствует изменившимся условиям окружающей среды. Отбор всегда идет по фенотипам, но вместе с фенотипом отбираются и генотипы, их обуславливающие. Необходимо подчеркнуть, что любая адаптация (приспособление) никогда не бывает абсолютной. Приспособление всегда относительно в связи с постоянной изменчивостью организмов и условий среды. Отбор особей с уклоняющимся от ранее установившегося в популяции значением признака называют *движущей формой естественного отбора*.

ИВАН ИВАНОВИЧ ШМАЛЬГАУЗЕН (1884—1963) — отечественный зоолог-эволюционист. Разработал проблему целостности организма и механизмов ее поддержания в индивидуальном и историческом развитии. Разработал теорию стабилизирующего отбора.



Стабилизирующая форма отбора. Приспособленность к определенным условиям среды не означает прекращения действия отбора в популяции. Поскольку в любой популяции всегда осуществляется мутационная и комбинативная изменчивость, то постоянно возникают особи с существенно отклоняющимися от среднего значения признаками. *Стабилизирующая форма отбора*, как это видно на рисунке 60, направлена в пользу установившегося в популяции среднего значения признака. При стабилизирующем отборе устраняются особи с существенными отклонениями от средних значений признаков, типичных для популяции или вида.

Наблюдаемое в любой популяции животных или растений большое сходство всех особей — результат действия стабилизирующей формы естественного отбора.

Известно много примеров стабилизирующего отбора. Во время бури преимущественно гибнут птицы с длинными и короткими крыльями, тогда как птицы со средним размером крыльев чаще выжи-



Рис. 59. Движущая форма естественного отбора.

А — Г — последовательные изменения нормы реакции под давлением движущей силы естественного отбора

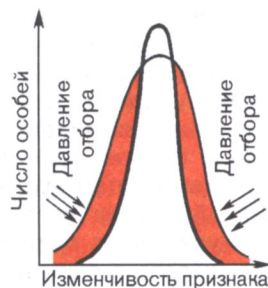


Рис. 60. Стабилизирующая форма естественного отбора

вают; наибольшая гибель детенышей млекопитающих наблюдается в семьях, размер которых больше и меньше среднего значения, поскольку это отражается на условиях кормления и способности защищаться от врагов. Стабилизирующая форма естественного отбора была открыта выдающимся отечественным ученым И. И. Шмальгаузенем.

Говоря о естественном отборе в целом, нельзя упускать из виду его творческую роль. Накапливая полезные для популяции и вида наследственные изменения и отбрасывая вредные, естественный отбор постепенно создает новые, более совершенные и хорошо приспособленные к среде обитания виды.

- ▶ 1. Сравните между собой движущую и стабилизирующую формы отбора, выявите черты сходства и различия.
- ▶ 2. Объясните механизм движущей и стабилизирующей форм отбора.
- ▶ 3. Как вы считаете, какую роль в эволюции играют движущая и стабилизирующая формы отбора?

§ 48. Дрейф генов — фактор эволюции

Случайные колебания частот генов в популяциях ограниченного размера. Случайные отклонения результатов расщеплений при моногибридном, дигибридном и других типах скрещиваний от ожидаемых величин — явление обычное. Даже в опыте Г. Менделя во втором поколении соотношение желтых семян к зеленым составило 6022:2001, т. е. не было точно равно 3:1. Если бы в подобном опыте было изучено не 8000 семян, а только 80, то вероятность получить соотношение 3:1 была бы существенно ниже. В малых популяциях действие случайных процессов приводит к заметным последствиям, в частности к изменениям частот аллелей. Случайное ненаправленное изменение частот аллелей в популяции получило название *дрейфа генов*.

Явление генетического дрейфа впервые обнаружили российские генетики Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов, а также зарубежные ученые С. Райт и Р. Фишер. С. Райт экспериментально доказал, что в маленьких популяциях частота мутантного аллеля меняется быстро и случайным образом. Его опыт был прост: в пробирки с кормом он посадил по две самки и два самца мух дрозофил, гетерозиготных по гену *A* (их генотип можно записать *Aa*). В этих искусственно созданных популяциях концентрация нормального (*A*) и мутантного (*a*) аллелей составила 50%. Через несколько поколений оказалось, что в некоторых популяциях все особи стали гомозиготными по мутантному аллелю (*a*), в других популяциях он был вовсе утрачен, и, наконец, часть популяций содержала как нормальный, так и мутантный аллель. Важно подчеркнуть, что, несмотря на снижение жизнеспособности мутантных особей и, следовательно, вопреки естественному отбору, в некоторых популяциях мутантный аллель полностью вытеснил нормальный. Это и есть результат случайного процесса — дрейфа генов.

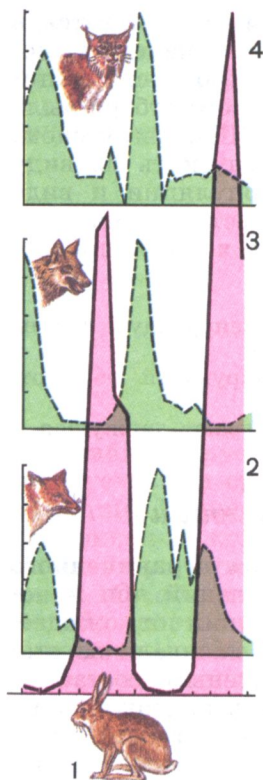


Рис. 61. Популяционные волны (динамика численности зайцев и хищников). 1 — заяц; 2 — лисица; 3 — волк; 4 — рысь

проводит дрейф генов? Они могут быть различными. Во-первых, может возрастать генетическая однородность популяции, т. е. возрастает ее гомозиготность. Кроме того, популяции, имеющие вначале сходный генетический состав и обитающие в сходных условиях, могут в результате дрейфа различных генов утратить первоначальное сходство. Во-вторых, вследствие дрейфа генов, вопреки естественному отбору, в популяции может удерживаться аллель, снижающий жизнеспособность особей. И наконец, в-третьих, благодаря популяционным волнам может происходить быстрое и резкое возрастание концентраций редких аллелей.

Таким образом, можно сказать, что дрейф генов в популяции возникает в результате различных случайных процессов и вносит вклад в эволюционные преобразования генотипической структуры популяций.

- 1. Объясните, что такое дрейф генов. Приведите пример ситуации, в которой он играет важную роль, и объясните, почему его роль особенно велика в небольших популяциях.
- 2. Какую роль играют в эволюции дрейф генов и популяционные волны?

Популяционные волны. В природных условиях периодические колебания численности различных организмов очень распространены. На рисунке 61 в качестве примера показаны изменения численности популяции хищника и жертвы. Видно, что в разные годы происходит резкое возрастание и падение численности животных, причем изменения численности жертвы как бы опережают численность хищника. С. С. Четвериков одним из первых обратил внимание на периодические колебания численности популяции. Колебания численности особей, составляющих популяцию, получили название *популяционных волн*.

Популяционные волны — одна из частых причин дрейфа генов. Особенно сильно колебания численности выражены у насекомых, размер весенней популяции у которых обычно сокращается в тысячи раз по сравнению с осенними популяциями. Случайное выживание редких мутантных особей в период зимовки может увеличить концентрацию данной мутации в тысячи раз.

К каким последствиям для популяции приводит дрейф генов? Они могут быть различными. Во-первых, может возрастать генетическая однородность популяции, т. е. возрастает ее гомозиготность. Кроме того, популяции, имеющие вначале сходный генетический состав и обитающие в сходных условиях, могут в результате дрейфа различных генов утратить первоначальное сходство. Во-вторых, вследствие дрейфа генов, вопреки естественному отбору, в популяции может удерживаться аллель, снижающий жизнеспособность особей. И наконец, в-третьих, благодаря популяционным волнам может происходить быстрое и резкое возрастание концентраций редких аллелей.

§ 49. Изоляция — эволюционный фактор

Еще Ч. Дарвин указывал, что изоляция очень важный эволюционный фактор, так как она приводит к расхождению признаков особей в пределах одного вида и предотвращает скрещивание особей разных видов между собой.

Географическая изоляция. Рассмотрим, какими способами осуществляется в природе изоляция, ведущая к расхождению признаков в популяции. Наиболее частой является *пространственная*, или *географическая, изоляция*. Сущность ее заключается в разрыве единого ареала, на котором обитал вид, на не сообщающиеся между собой части. В результате отдельные популяции обособливаются, поэтому свободное скрещивание индивидуумов из разных частей ареала оказывается либо невозможным, либо крайне затрудненным.

В каждой изолированной популяции могут случайно возникнуть мутации. Вследствие дрейфа генов и действия естественного отбора генотипический состав изолированных популяций становится все более и более различным.

Причины, ведущие к возникновению географической изоляции, многочисленны: это образование гор или рек, перешейков или проливов, истребление популяций в определенных районах и т. д.

Вследствие невозможности скрещивания особей из различных изолированных популяций в каждой из них возникает свое направление эволюционного процесса. Это со временем приводит к значительным отличиям в их генотипической структуре и ослаблению и даже полному прекращению обмена генами между популяциями.

Экологическая изоляция. Другой путь, приводящий к расхождению популяции, — *экологическая изоляция*. Она основана на различиях в предпочтении животных или растений селиться в определенном месте и скрещиваться в строго определенное время года. Некоторые лососевые рыбы, например, нерестятся не ежегодно, а через год. Причем в одно и то же нерестилище в четный год приходит нереститься одна популяция рыб, а в нечетный год — другая. По этой причине представители разных популяций не могут скреститься и популяции оказываются изолированными.

Другой тип экологической изоляции связан с предпочтением живыми организмами конкретного местообитания. Севанская форель — пример такой изоляции. Разные популяции форели нерестятся в устьях различных ручьев и горных рек, впадающих в озеро, поэтому свободное скрещивание между ними крайне затруднено. Экологическая изоляция, таким образом, препятствует скрещиванию особей из разных популяций и служит, так же как и географическая изоляция, начальным этапом расхождения популяций.

Биологические механизмы, препятствующие скрещиванию особей разных видов. Существуют сложные механизмы, препятствующие скрещиванию особей разных видов, живущих на одной территории. Особенно важное значение в осуществлении такой изоляции имеют различия в поведении животных.

Несходство в брачных песнях, ритуалах ухаживания, выделяемых запахах, предпочитаемых местах обитания — все это надежно предохраняет особей разных видов от спаривания. Многие виды, кроме того, обладают различиями в строении половых органов, что является дополнительной преградой к скрещиванию. У растений наблюдается неспособность пыльцы одних видов прорасти на рыльцах пестиков других видов. В том случае, если оплодотворение все-таки происходит, наблюдается гибель зигот по генетическим причинам. В тех случаях, когда все барьеры оказываются преодоленными и все же рождается гибридное потомство, оно часто оказывается бесплодным из-за нарушений мейоза в связи с различиями в строении и числе хромосом.

Итак, различные типы изоляции, с одной стороны, создают предпосылки к расхождению популяций и к последующему видообразованию, а с другой — способствуют сохранению генетической структуры вида.

- ▶ 1. Объясните, как образуются новые виды в условиях географической или экологической изоляции.
- ▶ 2. В чем различие географической и экологической изоляции?
 - Повторите § 47.

§ 50. Приспособленность — результат действия факторов эволюции

В результате действия естественного отбора сохраняются особи с полезными для их процветания признаками. Эти признаки обуславливают хорошую, но не абсолютную *приспособленность* организмов к тем условиям, в которых они живут.

Приспособленность к условиям среды может быть весьма совершенной, что повышает шансы организмов на выживание и оставление большего числа потомков. Например, совершенны приспособления стрижа к полету, а дятла — к жизни в лесу. Характер приспособлений к жизни в своеобразной среде различен. Стриж на лету ловит мелких насекомых: у него широкий рот и короткий клюв. Дятел добывает из-под коры личинок насекомых: у него крепкий длинный клюв и длинный язык. О приспособленности организмов к окружающей среде свидетельствует множество различных примеров.

Покровительственная окраска. Покровительственная окраска развита у видов, которые живут открыто и могут оказаться доступными для врагов. Такая окраска делает организмы менее заметными на фоне окружающей местности. Ночные бабочки днем могут погибнуть от насекомоядных птиц, но, поскольку окраска их крыльев сливается с той поверхностью, на которой они проводят день, многие насекомые остаются незамеченными и успешно переживают неблагоприятное для них время. У открыто гнездящихся птиц (глухарь, тетерев, рябчик и др.) самка, сидящая на гнезде, почти неотличима от окружающего фона. На Крайнем Севере многие животные окрашены в белый цвет (белый медведь, белая куропатка и др.).

У некоторых животных мы встречаем яркий узор (окраска у зебры, тигра, жирафа, змей и др.) — чередование светлых и темных полос и пятен. Эта расчленяющая окраска как бы имитирует чередование пятен света и тени.

Маскировка. Маскировка — приспособление, при котором форма тела и окраска животных сливаются с окружающими предметами. Например, гусеницы некоторых бабочек по форме тела и окраске напоминают сучки (рис. 62). Поверхность крыльев бабочки серый мох по структуре и цвету напоминает поверхность ствола сухого дерева. Насекомых, живущих на коре дерева (жуки, усачи и др.), можно принять за лишайники.

Мимикрия. Мимикрия — подражание менее защищенного организма одного вида более защищенному организму другого вида (или предметам среды). Это подражание может проявляться в форме тела, окраске и т. д. Так, некоторые виды неядовитых змей и насекомых похожи на ядовитых (рис. 63). Строение и форма тела некоторых цикад, сверчков, личинок кузнечиков напоминают муравьев и др.

Мимикрия — результат отбора сходных мутаций у различных видов. Она помогает незащищенным животным выжить, способствует сохранению организма в борьбе за существование.

Предупреждающая (угрожающая) окраска. Виды нередко обладают яркой, запоминающейся окраской. Раз попытавшись отведать несъедобную божью коровку, жалящую осу, птица на всю жизнь запомнит их яркую окраску.

Некоторые животные демонстрируют угрожающую окраску лишь при нападении на них хищников. Окраска спины обыкновенного хомяка похожа на цвет выгоревшей травы. Это покровительственная окраска. При нападении лисы или собаки хомяк переворачивается вверх брюхом и защищается укусами сильных резцов. Хищник, нападающий на этого грызуна, надолго запомнит не только крепкие

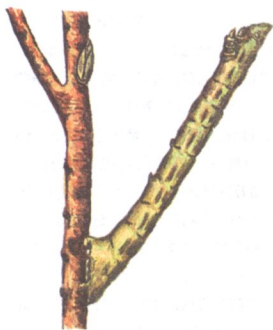


Рис. 62. Покровительственная форма гусеницы (напоминающая сучок) защищает ее от врагов



Рис. 63. Мимикрия.

Слева — таракан очень похож на божью коровку, которая несъедобна; справа — муха шмелевка подражает земляному шмелю

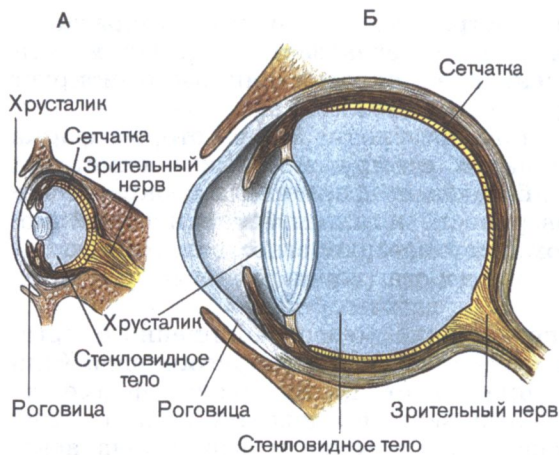


Рис. 64. Пример сходства в строении глаз. А — строение глаза головоногого моллюска — каракатицы; Б — строение глаза млекопитающего

наиболее соответствующие данным условиям. Лишь в результате очень длительного эволюционного процесса появляются организмы, хорошо адаптированные к изменившимся условиям. Ч. Дарвин писал: «...можно сказать, что естественный отбор ежедневно, ежечасно расследует по всему свету мельчайшие изменения, отбрасывая дурные, сохраняя и слагая хорошие, работая неслышно, невидимо, где бы и когда бы только ни представился к тому случай, над усовершенствованием каждого органического существа».

Естественный отбор и случайные процессы ведут, как правило, к расхождению — *дивергенции* признаков у родственных видов. В то же время отбор может приводить и к *конвергенции* — схождению признаков у очень далеких видов. Убедительный пример — сходство в строении глаза у высших позвоночных и головоногих моллюсков (рис. 64). Этот орган не был унаследован позвоночными и моллюсками от общих предков. Он развился из совершенно различных эмбриональных зачатков (такие органы называют аналогичными).

Кроме естественного отбора и наследственной изменчивости, в поддержании и формировании приспособлений существенную роль играют изолирующие механизмы, препятствующие широкому проникновению генетического материала из других видов.

Следует помнить, однако, что все приспособления носят *относительный характер*, т. е. они помогают организму выжить лишь в данных конкретных условиях. При изменении же этих условий приспособление может перестать быть полезным.

Так, при переходе предков современных кротов, слепышей и других видов к жизни под землей отбор на остроту зрения, несомнен-

зубы и пронзительное верещание зверька, но и яркую окраску его брюшка.

Совершенство приспособлений и их относительный характер. Из всех рассмотренных выше примеров и огромного количества других, о которых можно было бы рассказать, видно, что живые существа, как правило, хорошо соответствуют условиям их обитания. Как же возникают столь совершенные адаптации? Решающую роль в их возникновении играет непрерывно действующий естественный отбор. Из большого разнообразия фенотипов, а значит, и генотипов в популяциях отбираются

но, ослаб. На смену ему пришел отбор на большую защищенность глаза от механических повреждений, от засорения пылью. Это привело к уменьшению относительных размеров глаз, к смещению их в глубь черепа. Таким образом, рудиментарные органы мы также можем рассматривать как результат действия естественного отбора.

- ▶ 1. Объясните, каким образом та или иная адаптация сохраняется отбором; какую роль играют в этом гены, изменчивость, естественный отбор.
- ▶ 2. На примерах животных и растений вашего края объясните, как возникает приспособленность.
- ▶ 3. Многие мухи похожи на пчел и жужжат, как пчелы. Какие можно выдвинуть гипотезы для объяснения этого? Как их можно проверить?
- ▶ 4. Как возникла приспособленность к раннему цветению у раннецветущих растений?
- ▶ 5. Используя знания из курса зоологии, назовите черты приспособленности к среде обитания у рыб и птиц.
- Повторите § 45.

§ 51. Видообразование

Видообразование — это сложнейший эволюционный процесс возникновения нового вида. Новый вид прерывает связи с родительским видом и превращается в обособленную совокупность организмов. Скрещивание особей нового и старого видов становится невозможным.

Механизм видообразования. Представление о механизмах видообразования впервые было высказано Ч. Дарвином. Он исходил из того, что внутривидовая борьба за существование и вытекающий из нее естественный отбор служат главной причиной расхождения популяций, заставляют виды максимально широко и разнообразно использовать природные условия. По мнению Ч. Дарвина, в пределах одного вида часто возникают популяции, которые приспособляются к разным условиям обитания: влажным или сухим, равнинным или горным местообитаниям, потреблению определенной пищи и т. д. Именно благодаря этому виды с наибольшей полнотой используют ресурсы среды своего обитания. Следовательно, естественный отбор благоприятствует все более полному использованию разнообразия условий существования. Это вызывает расхождение популяций в пределах вида по морфологическим, физиологическим и биохимическим признакам.

Географическая и экологическая изоляция, как уже отмечалось, — эволюционные механизмы, резко усиливающие процесс расхождения популяций вследствие ослабления и даже полного прекращения обмена генами между ними.

Рассмотрим случай, когда видовой ареал оказывается расчлененным на две части, например в результате возникновения пролива, отделившего полуостров от материка. Следствием такого расчленения ареала является разбивка вида на две не скрещивающиеся друг

с другим популяцией. Единый генофонд вида в результате оказывается разделенным на две изолированные части. (*Генофондом* называют совокупность всех генов, содержащихся в популяции или виде.)

Изначальное различие между генофондами обособившихся частей вида в ходе дальнейшей эволюции неизбежно усиливается. В качестве важной причины этого выступает мутационный процесс. В одной из двух разделившихся популяций возникают одни мутации, а в другой — иные. Поскольку условия обитания в разных «изоляциях» могут существенно отличаться, то и естественный отбор также будет действовать в разных направлениях. Дрейф генов также вносит важный вклад в дальнейшее расхождение генофондов обособившихся частей вида. Процесс расхождения популяций, продолжаясь длительное время, приводит к глубоким изменениям генофондов популяций и многих свойств организмов: размеров, окраски, плодовитости, предпочтения определенных мест обитания и т. д. Возникают новые признаки и адаптации, появляются отличия в строении и даже количестве хромосом.

Вследствие этого особи прежде родственных популяций утрачивают способность скрещиваться между собой. Возникают новые виды. В результате видообразования появляется вид или несколько видов, которые никогда прежде не существовали. Они обладают только им присущими свойствами.

Выделяют два основных способа видообразования: *географическое* и *экологическое*. Различие между ними состоит в том, какой тип изоляции послужил исходным для расхождения популяций. Сущность процесса видообразования одинакова для обоих способов. Она, как уже было отмечено, заключается в коренной перестройке свойств родительского вида и в формировании свойств нового вида.

Большая часть вновь возникающих видов бракуется. Только наиболее успешно осваивающие новые экологические условия, т. е. наиболее приспособленные, виды сохраняются и идут по пути дальнейшего эволюционного развития.

- 1. Какую роль в образовании новых видов играют изоляция, дрейф генов, популяционные волны?
- 2. Опишите два основных способа видообразования.
- ▶ 3. Происходит ли процесс видообразования в наше время и можно ли его наблюдать?
- ▶ 4. Объясните, как, по вашему мнению, могли образоваться из одного родоначального вида два вида зайцев — беляк и русак.
- ▶ 5. Может ли, по вашему мнению, деятельность человека повлиять на образование новых видов? Ответ обоснуйте.

§ 52. Основные направления эволюционного процесса

Прогресс и регресс в эволюции. Эволюционный процесс в целом непрерывно идет в направлении максимального приспособления живых организмов к условиям окружающей среды. Смена условий



АЛЕКСЕЙ НИКОЛАЕВИЧ СЕВЕРЦОВ (1866—1936) — отечественный эволюционист. Автор исследований по сравнительной анатомии позвоночных. Создал теорию морфофизиологического и биологического прогресса и регресса.

часто приводит к замене одних приспособлений на другие. Однако это же относится к приспособлениям широкого характера, дающим организмам преимущества в различных условиях среды. Таково, например, значение легких как универсального органа газообмена у наземных позвоночных или цветка как совершенного органа размножения у покрытосеменных растений. Таким образом, биологический прогресс может осуществляться вследствие как частных, так и общих приспособлений организмов. Под *биологическим прогрессом* следует понимать возрастание приспособленности организмов к окружающей среде, ведущее к увеличению численности и более широкому распространению вида.

Эволюционные изменения, происходящие в некоторых видах и более крупных таксонах (семействах, отрядах), не всегда могут быть признаны прогрессивными. В таких случаях говорят о биологическом регрессе. *Биологический регресс* — это снижение уровня приспособленности к условиям обитания, уменьшение численности вида и площади видового ареала.

Каковы же пути достижения биологического прогресса?

Ароморфоз. Вопрос о возможных путях достижения биологического прогресса был разработан А. Н. Северцовым — крупным ученым-эволюционистом. Один из главных таких путей, согласно Северцову, — *морфофизиологический прогресс*, или *ароморфоз*, т. е. возникновение в ходе эволюции признаков, которые существенно повышают уровень организации живых организмов. Ароморфозы дают большие преимущества в борьбе за существование, открывают возможности освоения новой, прежде недоступной среды обитания.

В эволюции млекопитающих можно выделить несколько крупных ароморфозов: возникновение шерстного покрова, живорождение, вскармливание детенышей молоком, приобретение постоянной температуры тела, прогрессивное развитие легких, кровеносной системы и головного мозга. Высокий общий уровень организации млекопитающих, достигнутый благодаря перечисленным ароморфным изменени-

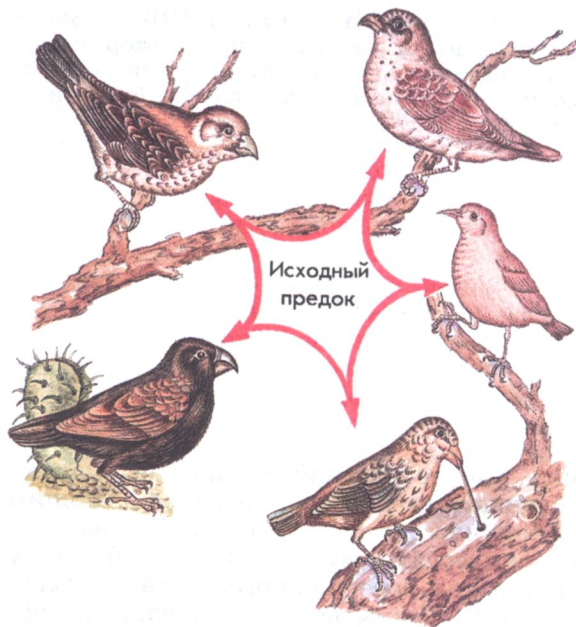


Рис. 65. Разнообразие вьюрков на Галапагосских островах

соблений к определенным условиям среды. Такие приспособительные изменения А. Н. Северцов назвал идиоадаптациями.

Идиоадаптации — это приспособления живого мира к окружающей среде, открывающие перед организмами возможность прогрессивного развития без принципиальной перестройки их биологической организации. Примером идиоадаптации может служить описанное Чарлзом Дарвином разнообразие видов вьюрковых птиц (рис. 65). Разные виды вьюрков, имея сходный уровень организации, смогли, однако, приобрести свойства, позволившие им занять совершенно разные места в природе. Одни виды вьюрков освоили питание плодами растений, другие — семенами, третьи стали насекомоядными.

Общая дегенерация. В ряде эволюционных ситуаций, когда окружающая среда довольно стабильна, наблюдается явление *общей дегенерации*, т. е. резкого упрощения организации, связанного с исчезновением целых систем органов и функций. Очень часто общая дегенерация наблюдается при переходе видов к паразитическому образу существования. У крабов известен паразит — саккулина, имеющая вид мешка, набитого половыми продуктами, и обладающая как бы корневой системой, пронизывающей тело хозяина. Эволюция этого организма такова. Родоначальная форма принадлежала к усоногим ракам и прикреплялась не к подводным камням, как боль-

ям, позволил им освоить все возможные среды обитания и привел в итоге к появлению высших приматов и человека.

Формирование ароморфоза — длительный процесс, происходящий на основе наследственной изменчивости и естественного отбора. Морфофизиологический прогресс — магистральный путь эволюции органического мира. В развитии каждой крупной таксономической группы можно обнаружить ароморфозы, о чем вы узнаете из последующего материала.

Идиоадаптация. Кроме такого крупного преобразования, как ароморфоз, в ходе эволюции отдельных групп возникает большое количество мелких приспособ-

шинство родственных видов, а к крабам и постепенно перешла к паразитическому способу существования, утратив во взрослом состоянии почти все органы (рис. 66).

Несмотря на то что общая дегенерация приводит к значительному упрощению организации, виды, идущие по этому пути, могут увеличивать свою численность и ареал, т. е. двигаться по пути биологического прогресса.

Соотношение направлений эволюции. Пути эволюции органического мира либо сочетаются друг с другом, либо сменяют друг друга. Причем ароморфозы происходят значительно реже идиоадаптаций, но именно ароморфозы определяют новые этапы в развитии органического мира. Возникнув путем ароморфоза, новые, высшие по организации группы организмов занимают другую среду обитания. Далее эволюция идет по пути идиоадаптации, иногда и дегенерации, которые обеспечивают организмам обживание новой для них среды обитания (рис. 67).

Итак, перечислим общие черты эволюционного процесса. Прежде всего это возникновение приспособленности организмов, т. е. их соответствие условиям обитания и способность меняться по мере изменения этих условий. Естественный отбор наследственных изменений в природных популяциях — важнейшая причина приспособленности.

Другой важнейшей характеристикой эволюционного процесса является видообразование, т. е. постоянное возникновение новых видов. За время эволюции на Земле существовали десятки, а возможно, и сотни миллионов видов живых организмов.

И наконец, третье неотъемлемое свойство эволюционного процесса — постоянное усложнение жизни от примитивных доклеточных форм вплоть до человека.

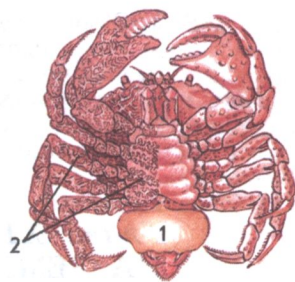


Рис. 66. Саккулина — корнеголовый рак (паразит краба). 1 — саккулина, прикрепленная к нижней стороне краба; 2 — ее корневидные отростки внутри тела краба

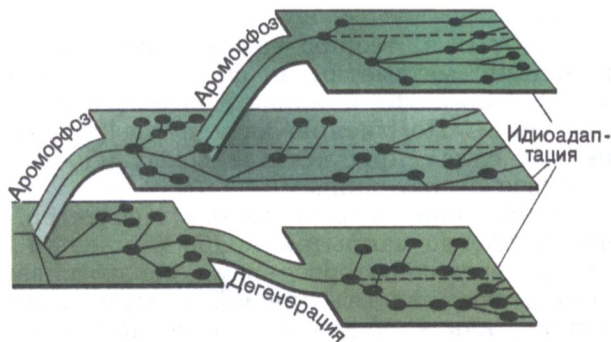


Рис. 67. Схема соотношений между ароморфозом, идиоадаптацией и дегенерацией

- 1. Объясните термины: *биологический прогресс*, *биологический регресс*, *ароморфоз*, *идеоадаптация*.
- 2. Можно ли считать тождественными понятия «биологический регресс» и «дегенерация»? Ответ обоснуйте.
- 3. В чем заключается эволюционное значение ароморфоза и идеоадаптации?

Глава XII. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

§ 53. Развитие представлений о возникновении жизни

Теория возникновения жизни на Земле. С глубокой древности и до нашего времени было высказано бесчисленное количество гипотез о происхождении жизни на Земле. Все их многообразие сводится к двум взаимоисключающим точкам зрения.

Сторонники теории *биогенеза* (от греч. «биос» — жизнь и «генезис» — происхождение) полагали, что все живое происходит только от живого. Их противники защищали теорию *абиогенеза* («а» — лат., отрицательная приставка); они считали возможным происхождение живого от неживого.

Многие ученые Средневековья допускали возможность самозарождения жизни. По их мнению, рыбы могли зарождаться из ила, черви из почвы, мыши из грязи, мухи из мяса и т. д.

Против теории самозарождения в XVII в. выступил флорентийский врач Франческо Реди. Положив мясо в закрытый горшок, Реди показал, что в гнилом мясе личинки мясной мухи не самозарождаются. Сторонники теории самозарождения не сдавались, они утверждали, что самозарождение личинок не произошло по той лишь причине, что в закрытый горшок не поступал воздух. Тогда Реди поместил кусочки мяса в несколько глубоких сосудов. Часть из них он оставил открытыми, а часть прикрыл кисеей. Через некоторое время в открытых сосудах мясо кишело личинками мух, тогда как в сосудах, прикрытых кисеей, в гнилом мясе никаких личинок не было.

В XVIII в. теорию самозарождения жизни продолжал защищать немецкий математик и философ Лейбниц. Он и его сторонники утверждали, что в живых организмах существует особая «жизненная сила». По мнению виталистов (от лат. «вита» — жизнь), «жизненная сила» присутствует всюду. Достаточно лишь вдохнуть ее, и неживое станет живым.

Микроскоп открыл людям микромир. Наблюдения показывали, что в плотно закрытой колбе с мясным бульоном или сennым настоем через некоторое время обнаруживаются микроорганизмы. Но стоило прокипятить мясной бульон в течение часа и запаковать горлышко, как в запаянной колбе ничего не возникало. Виталисты вы-



ЛУИ ПАСТЕР (1822—1895) — французский микробиолог и химик. Основоположник микробиологии. Открыл анаэробные бактерии. Показал энергетическое значение брожения. Исследовал проблему возможности зарождения жизни. Предложил прививки против бешенства, сибирской язвы, а также пастеризацию (нагревание до 70 °С) как способ уничтожения живых бактерий (но не их спор) для сохранения продуктов.

двинули предположение, что длительное кипячение убивает «жизненную силу», которая не может проникнуть в запаянную колбу.

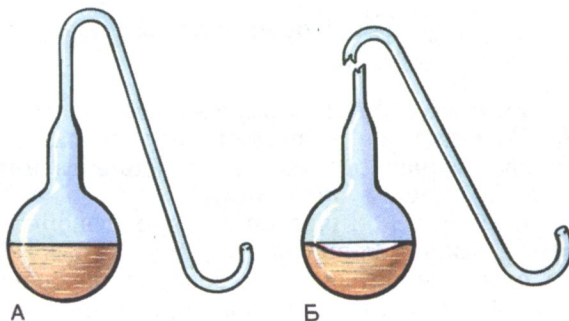
Споры между сторонниками абиогенеза и биогенеза продолжались и в XIX в. Даже Ламарк в 1809 г. писал о возможности самозарождения грибов.

Эксперимент Пастера. С появлением книги Дарвина «Происхождение видов» вновь встал вопрос о том, как же все-таки возникла жизнь на Земле. Французская Академия наук в 1859 г. назначила специальную премию за попытку осветить по-новому вопрос о самопроизвольном зарождении. Эту премию в 1862 г. получил знаменитый французский ученый Луи Пастер.

Л. Пастер провел эксперимент, соперничавший по простоте со знаменитым опытом Реди. Он кипятил в колбе различные питательные среды, в которых могли развиваться микроорганизмы. При длительном кипячении в колбе погибали не только микроорганизмы, но и их споры. Помня об утверждении виталистов, что мифическая «жизненная сила» не может проникнуть в запаянную колбу, Пастер присоединил к ней S-образную трубку со свободным концом (рис. 68). Споры микроорганизмов оседали на поверхности тонкой изогнутой трубки и не могли проникнуть в питательную среду. Хорошо прокипяченная питательная среда оставалась стерильной, в ней

Рис. 68. Схема опыта Л. Пастера в колбах с S-образным горлом.

А — в колбе с S-образным горлом питательная среда после кипячения долго остается стерильной; Б — если удалить S-образное горло, то в среде быстро развиваются микроорганизмы



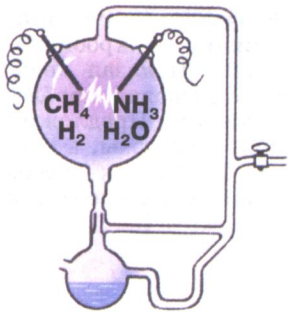


Рис. 69. Схема прибора С. Миллера, в котором синтезированы аминокислоты

яла из аммиака, метана, углекислого газа и паров воды, могли возникнуть простейшие органические соединения, необходимые для возникновения жизни. Предсказание академика Опарина подтвердилось. В 1955 г. американский исследователь С. Миллер, пропуская электрические разряды напряжением до 60 000 В через смесь CH_4 , NH_3 , H_2 и паров H_2O под давлением в несколько паскалей при температуре 80°C , получил простейшие жирные кислоты, мочевину, уксусную и муравьиную кислоты и несколько аминокислот, в том числе глицин и аланин (рис. 69). Как мы уже знаем, аминокислоты — это те «кирпичики», из которых построены молекулы белков. Поэтому экспериментальное доказательство возможности образования аминокислот из неорганических соединений — чрезвычайно важное указание на то, что первым шагом на пути возникновения жизни на Земле был абиогенный (небиологический) синтез органических веществ (см. передний форзац).

- 1. Назовите известные вам гипотезы о возникновении жизни на Земле. Раскройте их сущность.
- 2. В чем заключается сущность гипотезы абиогенного синтеза органических веществ?

§ 54. Современные взгляды на возникновение жизни

Гипотеза А. И. Опарина. Наиболее существенная черта гипотезы А. И. Опарина — постепенное усложнение химической структуры и морфологического облика предшественников жизни (пробионтов) на пути к живым организмам.

Большое количество данных говорит о том, что средой возникновения жизни могли быть прибрежные районы морей и океанов. Здесь, на стыке моря, суши и воздуха, создавались благоприятные условия для образования сложных органических соединений. Например, рас-

творы некоторых органических веществ (сахаров, спиртов) обладают большой устойчивостью и могут существовать неограниченно долгое время. В концентрированных растворах белков, нуклеиновых кислот могут образовываться сгустки, подобные сгусткам желатина в водных растворах. Такие сгустки называют *коацерватными каплями* или *коацерватами* (рис. 70). Коацерваты способны адсорбировать различные вещества. Из раствора в них поступают химические соединения, которые преобразуются в результате реакций, происходящих в коацерватных каплях, и выделяются в окружающую среду.

Коацерваты — это еще не живые существа. Они проявляют лишь внешнее сходство с такими признаками живых организмов, как рост и обмен веществ с окружающей средой. Поэтому возникновение коацерватов рассматривают как стадию развития преджизни.

Коацерваты претерпели очень длительный отбор на устойчивость структуры. Устойчивость была достигнута вследствие создания ферментов, контролирующих синтез тех или иных соединений. Наиболее важным этапом в происхождении жизни было возникновение механизма воспроизведения себе подобных и наследования свойств предыдущих поколений. Это стало возможным благодаря образованию сложных комплексов нуклеиновых кислот и белков. Нуклеиновые кислоты, способные к самовоспроизведению, стали контролировать синтез белков, определяя в них порядок аминокислот. А белки-ферменты осуществляли процесс создания новых копий нуклеиновых кислот. Так возникло главное свойство, характерное для жизни, — *способность к воспроизведению подобных себе молекул*.

Живые существа представляют собой так называемые *открытые системы*, т. е. системы, в которые энергия поступает извне. Без

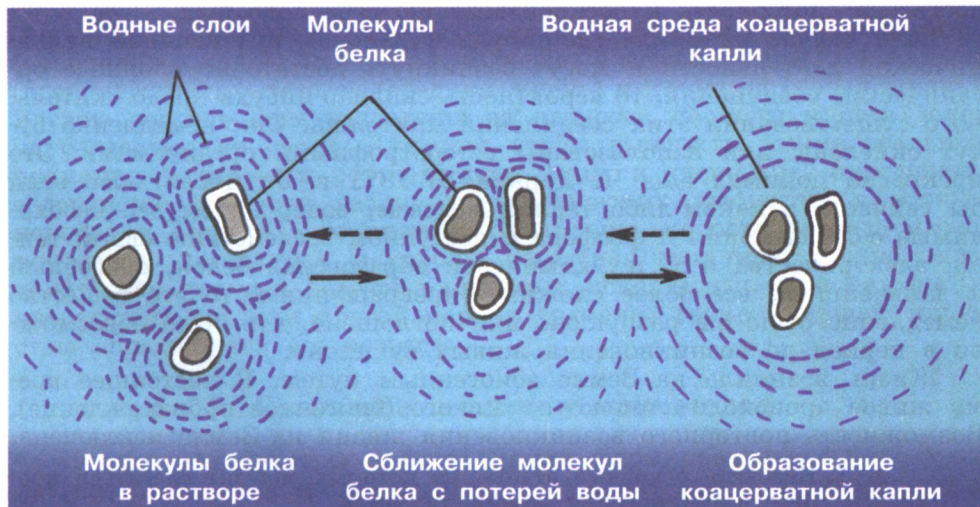


Рис. 70. Образование коацерватной капли

поступления энергии жизнь существовать не может. Как вы знаете, по способам потребления энергии (см. гл. III) организмы делятся на две большие группы: автотрофные и гетеротрофные. Автотрофные организмы прямо используют солнечную энергию в процессе фотосинтеза (зеленые растения), гетеротрофные используют энергию, которая выделяется при распаде органических веществ.

Очевидно, первые организмы были гетеротрофами, получающими энергию путем бескислородного расщепления органических соединений. На заре жизни в атмосфере Земли не было свободного кислорода. Возникновение атмосферы современного химического состава теснейшим образом связано с развитием жизни. Появление организмов, способных к фотосинтезу, привело к выделению в атмосферу и воду кислорода. В его присутствии стало возможным кислородное расщепление органических веществ, при котором получается во много раз больше энергии, чем при бескислородном.

С момента своего возникновения жизнь образует единую биологическую систему — биосферу (см. главу XVI). Другими словами, жизнь возникла не в виде отдельных изолированных организмов, а сразу в форме сообществ. Для эволюции биосферы как единого целого характерно постоянное усложнение, т. е. возникновение все более и более сложных структур.

Возможно ли возникновение жизни на Земле сейчас? Из того, что мы знаем о происхождении жизни на Земле, ясно, что процесс возникновения живых организмов из простых органических соединений был крайне длительным. Чтобы на Земле зародилась жизнь, понадобился длившийся много миллионов лет эволюционный процесс, в течение которого сложные молекулярные структуры, прежде всего нуклеиновые кислоты и белки, прошли отбор на устойчивость, на способность к воспроизведению себе подобных.

Если сейчас на Земле где-нибудь в районах интенсивной вулканической деятельности и могут возникнуть достаточно сложные органические соединения, то вероятность сколько-нибудь продолжительного существования этих соединений ничтожна. Они немедленно будут окислены или использованы гетеротрофными организмами. Это прекрасно понимал еще Ч. Дарвин. В 1871 г. он писал: «Но если бы сейчас... в каком-либо теплом водоеме, содержащем все необходимые соли аммония и фосфора и доступном воздействию света, тепла, электричества и т. п., химически образовался белок, способный к дальнейшим, все более сложным превращениям, то это вещество немедленно было бы разрушено или поглощено, что было невозможно в период до возникновения живых существ».

Жизнь возникла на Земле абиогенным путем. В настоящее время живое происходит только от живого (биогенное происхождение). Возможность повторного возникновения жизни на Земле исключена.

- ▶ 1. Назовите основные этапы, из которых мог бы слагаться процесс возникновения жизни на Земле.
- ▶ 2. Как, на ваш взгляд, повлияло на дальнейшую эволюцию истощение запасов питательных веществ в водах первичного океана?

- ▶ 3. Раскройте эволюционное значение фотосинтеза.
- ▶ 4. Как вы думаете, почему человек пытается ответить на вопрос о возникновении жизни на Земле?
- 5. Почему повторное возникновение жизни на Земле невозможно?
- ▶ 6. Дайте определение понятия «жизнь».

Глава XIII. РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Историю живых организмов на Земле изучают по сохранившимся в осадочных горных породах остаткам, отпечаткам и другим следам их жизнедеятельности. Этим занимается наука *палеонтология*. Для удобства изучения и описания вся история Земли разделена на отрезки времени, имеющие различную длительность и отличающиеся друг от друга климатом, интенсивностью геологических процессов, появлением одних и исчезновением других групп организмов и т. д. В геологической летописи эти отрезки времени соответствуют разным слоям осадочных пород с включенными в них ископаемыми остатками. Чем глубже расположен слой осадочных пород (если, конечно, слои не перевернуты в результате тектонической деятельности), тем древнее находящиеся там ископаемые. Такое определение возраста находок является *относительным*. Кроме того, нужно помнить, что зарождение той или другой группы организмов происходит раньше, чем она появляется в геологической летописи. Группа должна стать достаточно многочисленной, чтобы через сотни миллионов лет мы могли обнаружить ее представителей при раскопках.

Названия этих отрезков времени греческого происхождения. Самые крупные такие подразделения — *зоны*, их два — *криптозой* (скрытая жизнь) и *фанерозой* (явная жизнь). Зоны делятся на эры (рис. 71). В криптозое две эры — *архей* (древнейший) и *протерозой* (первичная жизнь). Фанерозой включает в себя три эры — *палеозой* (древняя жизнь), *мезозой* (средняя жизнь) и *кайнозой* (новая жизнь). В свою очередь, эры разделены на *периоды*, периоды иногда делят на более мелкие части. Для того чтобы выяснить, какие реальные промежутки времени соответствуют эрам и периодам, определяют содержание изотопов различных химических элементов в горных породах и остатках организмов. Поскольку скорость распада изотопов строго постоянная и хорошо известная величина, можно определить *абсолютный* возраст найденных ископаемых. Чем дальше от нас отстоит тот или другой период времени, тем с меньшей точностью определяется его возраст.

§ 55. Развитие жизни в криптозое

По мнению ученых, планета Земля формировалась 4,5—7 млрд лет назад. Около 4 млрд лет назад стала остывать и затвердела земная кора, на Земле возникли условия, позволившие развиваться живым организмам. Эти первые организмы были одноклеточными, не

имели твердых оболочек, поэтому обнаружить следы их жизнедеятельности очень трудно. Неудивительно, что ученые долгое время считали, что Земля значительную часть времени своего существования была безжизненной пустыней. Хотя на криптозой приходится около $\frac{7}{8}$ всей истории Земли, интенсивное изучение этого периода началось только в середине XX в. Применение современных методов исследования, таких, как электронная микроскопия, компьютерная томография, методов молекулярной биологии позволило установить, что жизнь на Земле намного древнее, чем представлялось ранее. В настоящее время науке неизвестны такие осадочные породы, в которых бы не было следов жизнедеятельности. В самых древних известных на Земле осадочных породах, возраст которых 3,8 млрд лет, обнаружены вещества, входившие, по-видимому, в состав живых организмов.

Архей. Архей — самая древняя эра, начался более 3,5 млрд лет назад и продолжался около 1 млрд лет. В это время на Земле были уже довольно многочисленны цианобактерии, окаменевшие продукты жизнедеятельности которых — *строматолиты* — найдены в значительных количествах. Австралийскими и американскими исследователями были найдены и сами окаменевшие цианобактерии. Таким образом, в архее уже существовала своеобразная «прокариотическая биосфера». Цианобактериям обычно для жизнедеятельности нужен кислород. Кислорода в атмосфере еще не было, однако им, по-видимому, хватало кислорода, который выделялся при химических реакциях, протекавших в земной коре. Очевидно, биосфера, состоящая из анаэробных прокариот, существовала еще раньше. Важнейшим событием архея явилось возникновение фотосинтеза. Нам неизвестно, какие именно организмы явились первыми фотосинтетиками. Самым ранним свидетельством существования фотосинтеза являются содержащие углерод минералы с таким соотношением изотопов, которое характерно именно для углерода, прошедшего через процесс фотосинтеза. Эти минералы имеют возраст более 3 млрд лет. Возникновение фотосинтеза имело огромное значение для дальнейшего развития жизни на Земле. Биосфера получила неиссякаемый источник энергии, а в атмосфере начал накапливаться кислород (см. рис. 71). Содержание кислорода в атмосфере еще долго оставалось низким, однако появились предпосылки бурного развития аэробных организмов в дальнейшем.

Протерозой. Протерозойская эра — самая длинная в истории Земли. Она продолжалась около 2 млрд лет. Примерно через 600 млн лет после начала протерозоя, около 2 млрд лет назад, содержание кислорода достигло так называемой «точки Пастера» — около 1% от его содержания в атмосфере, современной нам. Ученые считают, что такая концентрация кислорода достаточна для того, чтобы обеспечить устойчивую жизнедеятельность одноклеточных аэробных организмов. Медленное, но постоянное увеличение содержания кислорода в атмосфере способствовало совершенствованию клеточного дыхания, возникновению окислительного фосфорилирования. Окисли-

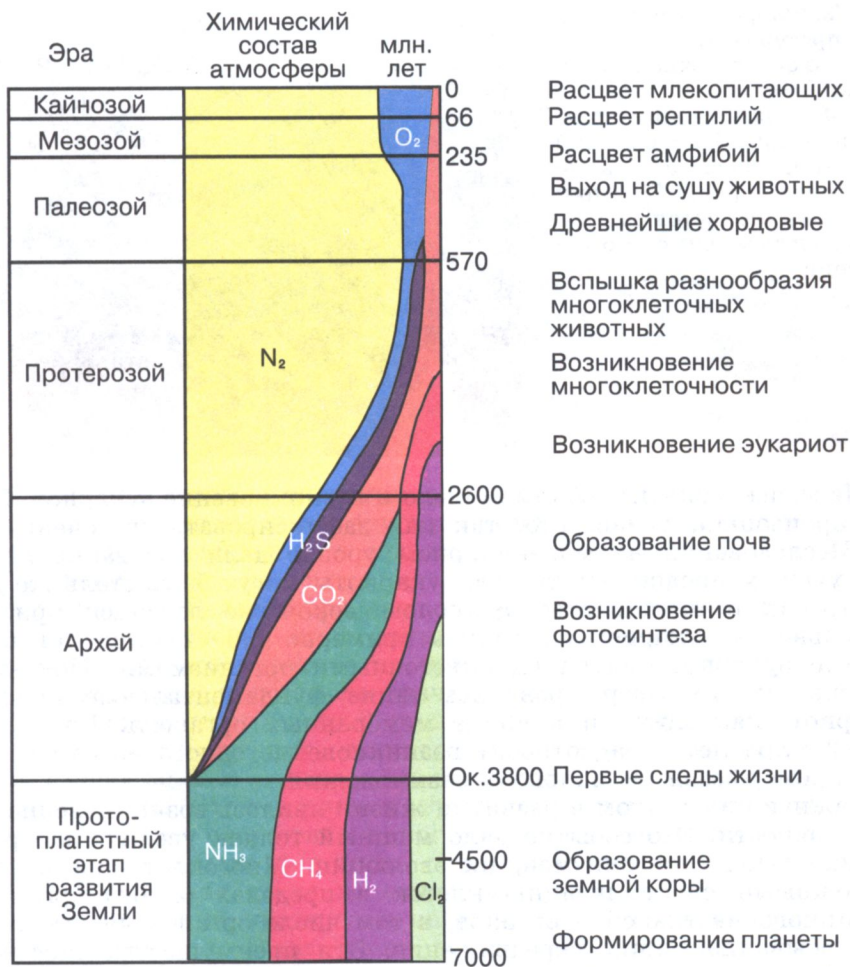
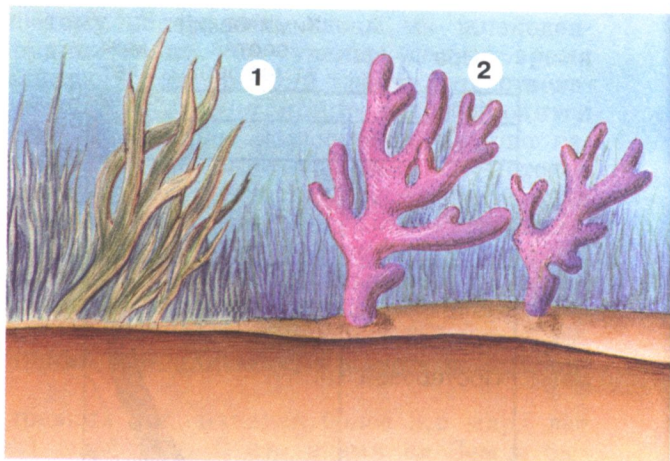


Рис. 71. История развития жизни на Земле и формирование современной атмосферы

тельное фосфорилирование, будучи значительно более эффективным способом утилизации энергии углеводов, чем анаэробный гликолиз, в свою очередь, вело к процветанию аэробных организмов. Накопление кислорода в атмосфере привело к формированию озонового экрана в стратосфере, что сделало принципиально возможной жизнь на суше, защитив ее от смертоносного жесткого ультрафиолета. Прокариоты — бактерии и одноклеточные водоросли — жили, по-видимому, и на суше, в пленках воды между минеральными частицами в зонах частичного затопления вблизи водоемов. Результатом их жизнедеятельности стало образование почвы.

Рис. 72. Флора и фауна позднего протерозоя.

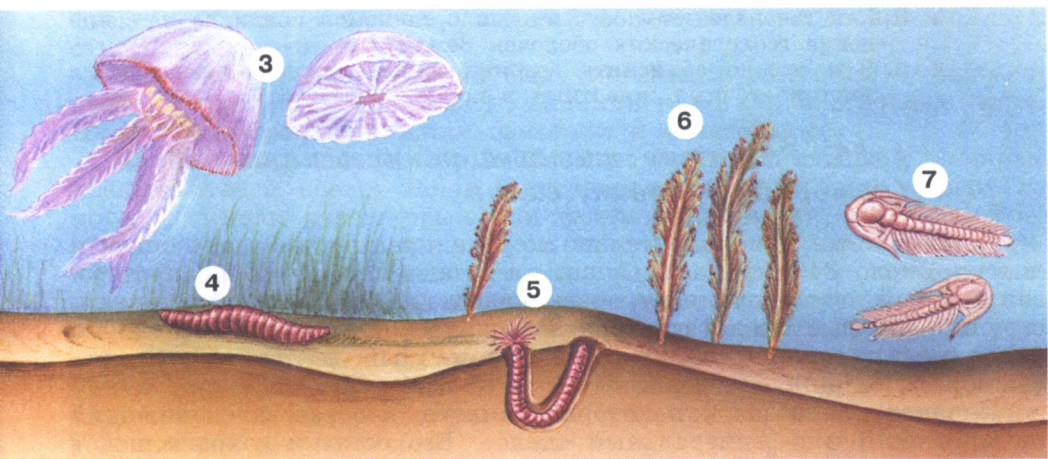
1 — многоклеточная водоросль; 2 — губка; 3 — медуза; 4 — ползающий кольчатый червь; 5 — сидячий кольчатый червь; 6 — восьмилучевой коралл; 7 — примитивные членистоногие неясного систематического положения



Не менее важным событием было и возникновение эукариот. Когда оно произошло, неизвестно, так как зафиксировать его очень трудно. Исследования на молекулярном уровне дали основание некоторым ученым предположить, что эукариоты могут быть столь же древними, как и прокариоты. В геологической же летописи признаки деятельности эукариот появились примерно 1,8—2 млрд лет назад. Первые эукариоты были одноклеточными организмами. По-видимому, уже у них сформировались такие фундаментальные признаки эукариот, как митоз и наличие мембранных органелл. Ко времени 1,5—2 млрд лет назад относят возникновение одного из самых важных ароморфозов — полового размножения.

Важнейшим этапом в развитии жизни явилось возникновение многоклеточности. Это событие дало мощный толчок увеличению разнообразия живых организмов, их эволюции. Многоклеточность делает возможными специализацию клеток в пределах одного организма, возникновение тканей и органов, в том числе органов чувств, активное добывание пищи, передвижение. Эти преимущества способствовали широкому расселению организмов, освоению всех возможных экологических ниш и в конечном итоге формированию современной биосферы, пришедшей на смену «прокариотической». Первые многоклеточные организмы появились в протерозое не менее 1,5 млрд лет назад. Однако некоторые ученые считают, что это произошло гораздо раньше — около 2 млрд лет назад. Это были, по-видимому, водоросли.

Вспышка разнообразия животных. Конец протерозоя, примерно 680 млн лет назад, ознаменовался мощной вспышкой разнообразия многоклеточных организмов и появлением животных (рис. 72). До этого периода находки многоклеточных редки и представлены растениями и, возможно, грибами. Возникшая в конце протерозоя фауна получила название эдиакарской по местности в Южной Австралии, где в середине XX в. в слоях возрастом 650—700 млн лет бы-



ли обнаружены первые отпечатки животных. Впоследствии похожие находки были сделаны и на других материках. Эти находки послужили причиной выделения в протерозое особого периода, получившего название *венд* (по названию одного из славянских племен, живших на берегу Белого моря, где обнаружено множество ископаемых остатков представителей этой фауны). Венд продолжался примерно 110 млн лет. За это короткое по сравнению с предыдущими эпохами время возникло и достигло значительного разнообразия большое количество видов многоклеточных животных, относящихся к типам кишечнополостных, червей, членистоногих. Некоторые из этих животных имели до 1 м в длину, по-видимому, они были студенистыми, как медузы. Отличительная особенность животных вендо-эдиакарской фауны — отсутствие какого бы то ни было скелета. Вероятно, тогда еще не было хищников, от которых надо было защищаться.

С чем же связана такая вспышка разнообразия? Ученые предполагают, что в конце протерозоя наша планета претерпевала значительные потрясения. Была очень высокой гидротермальная активность, шло горообразование, оледенения сменялись потеплением климата. В атмосфере увеличилось содержание кислорода. Повышение содержания кислорода до 5—6% от современного уровня, по-видимому, было необходимым для успешного существования многоклеточных животных довольно крупных размеров. Эти изменения в среде обитания, очевидно, и привели к появлению новых типов и их бурному развитию. Кончался криптозой, эон «скрытой жизни», охватывающий более 85% всего времени существования жизни на Земле, начинался новый этап — фанерозой.

- 1. Как определяется относительный и абсолютный возраст палеонтологических находок?
- ▶ 2. Какие основные ароморфозы можно выделить в эволюции одноклеточных организмов?

- ▶ 3. Как жизнедеятельность живых организмов повлияла на изменение геологических оболочек Земли?
- 4. Чем можно объяснить возникновение большого разнообразия многоклеточных животных в конце протерозоя?

§ 56. Развитие жизни в раннем палеозое (кембрий, ордовик, силур)

Палеозойская эра значительно короче предыдущих, она продолжалась около 340 млн лет. Суша, представлявшая в конце протерозоя единый суперконтинент, раскололась на отдельные материки, сгруппированные около экватора. Это привело к созданию большого числа мелких прибрежных районов, пригодных для расселения живых организмов.

К началу палеозоя у некоторых животных образовался внешний органический или минеральный скелет. Его остатки сохранились в осадочных породах. Вот почему начиная с первого периода палео-

Рис. 73. Фауна раннего палеозоя (кембрий, ордовик, силур).

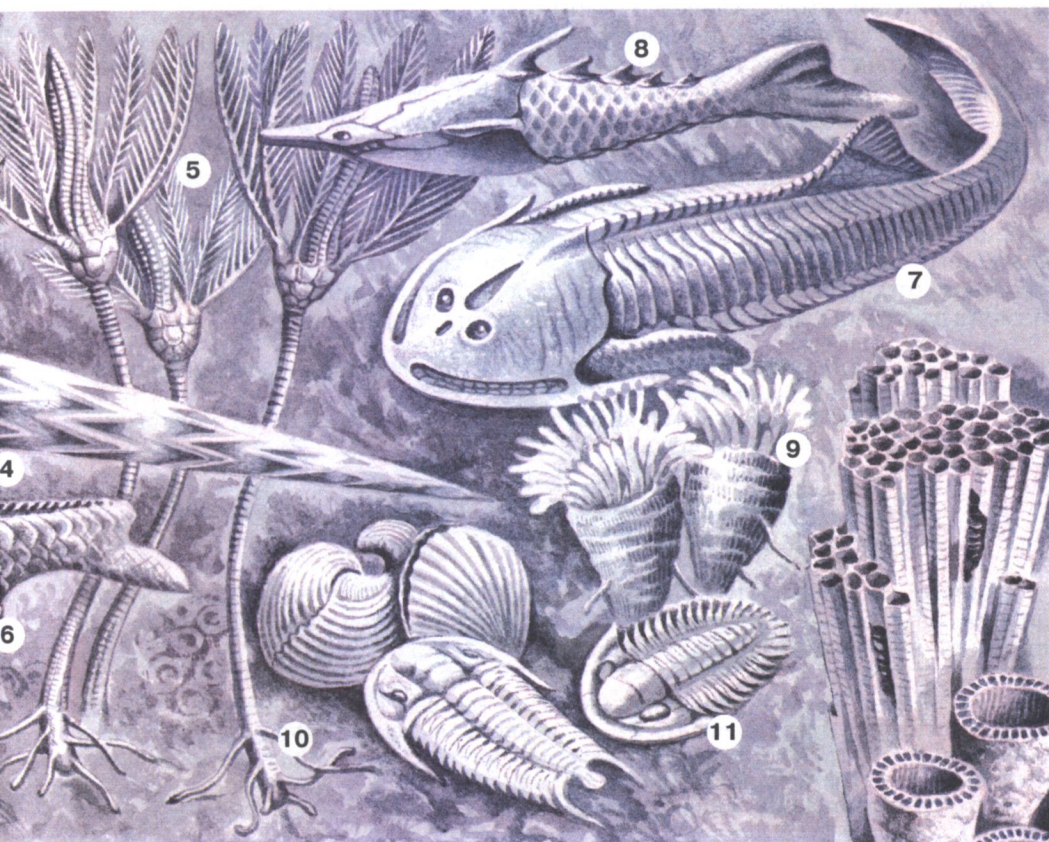
1 — колония археоциат; 2 — скелет силурийского коралла; 3 — обитатель мелководных заливов силурийских морей — гигантский ракоскорпион; 4 — головоногий моллюск; 5 — морские лилии; 6, 7, 8 — древнейшие позвоночные панцирные бесчелюстные; 9 — одиночные кораллы; 10, 11 — трилобиты — примитивнейшие ракообразные; 12 — раковина силурийского головоногого моллюска



зоя — кембрия — палеонтологическая летопись достаточно полна и относительно непрерывна.

Кембрий. Климат кембрия был умеренным, материки — низменными. В кембрии животные и растения населяли в основном моря. На суше по-прежнему жили бактерии и синезеленые.

Кембрийский период ознаменовался быстрым распространением представителей новых типов беспозвоночных животных, многие из которых имели известковый или фосфатный скелет (рис. 73). Ученые связывают это с появлением хищничества. Среди одноклеточных животных были многочисленны *фораминиферы* — представители простейших, имевших известковую или склеенную из песчинок раковину. Весьма разнообразны были *губки*. Наряду с сидячими придонными животными развиваются разнообразные подвижные организмы: двусторчатые, брюхоногие и головоногие моллюски, кольчатые черви, от которых уже в кембрии произошли членистоногие. Древнейшие *членистоногие* — трилобиты — по форме тела напоминали современных ракообразных — мокриц.



Ордовик. В ордовике значительно увеличивается площадь морей. В морях ордовика весьма разнообразны *зеленые, бурые и красные водоросли*. Идет интенсивный процесс образования рифов кораллами. Значительное разнообразие наблюдается среди головоногих и брюхоногих моллюсков. В ордовике впервые появляются *хордовые*. Уменьшается разнообразие губок и некоторых двусторчатых моллюсков.

Силур. На смену теплым мелководным морям ордовика в результате интенсивных горообразовательных движений приходят значительные площади суши; отмечено большое иссушение климата.

В конце силура наблюдается развитие своеобразных членистоногих — *ракоскорпионов*. К ордовику и силуру относится расцвет в морях головоногих моллюсков. Появляются новые представители беспозвоночных — *иглокожие*.

В силурийских морях начинается массовое распространение первых настоящих позвоночных — *панцирных бесчелюстных*. По форме тела они напоминали рыб, но принадлежали к другому подтипу. Их тела были защищены от хищников массивным панцирем, состоявшим из нескольких пластин. До настоящего времени сохранились представители этого класса — *миноги*.

В конце силура — начале девона начинается интенсивное развитие *наземных растений*. Первые наземные растения были лишены настоящих листьев, их строение напоминает строение многоклеточных зеленых водорослей, от которых они произошли. Появление на суше высших растений было подготовлено более ранним выходом из воды бактерий и одноклеточных водорослей, образованием почвы.

Выходят на сушу и животные. Одними из первых перешли из водной среды представители типа членистоногих — *пауки*, от иссушающего действия атмосферы их защищал хитиновый панцирь.

Наступивший в конце силура горообразовательный период вновь изменил климат и условия существования организмов.

- ▶ 1. Какие крупнейшие ароморфозы произошли в кембрии и ордовике?
- ▶ 2. Какие ароморфозы позволили растениям выйти на мелководье, а затем на сушу?

§ 57. Развитие жизни в позднем палеозое (девон, карбон, пермь)

Девон. В результате поднятия суши и сокращения морей климат девона был более континентальный, нежели в силуре. В девоне появились пустынные и полупустынные области.

Рис. 74. Фауна второй половины палеозоя (девон, карбон, пермь).
1 — кистеперая рыба (девон); 2 — древнейшее земноводное — стегоцефал (карбон); 3 — стрекоза (карбон); 4 — древнейшее пресмыкающееся — хищный ящер иностранцевий (пермь); 5 — всеядный ящер — диметродон (пермь); 6 — растительноядный ящер — парейазавр (пермь); 7 — рыбаодный ящер (пермь) ▶



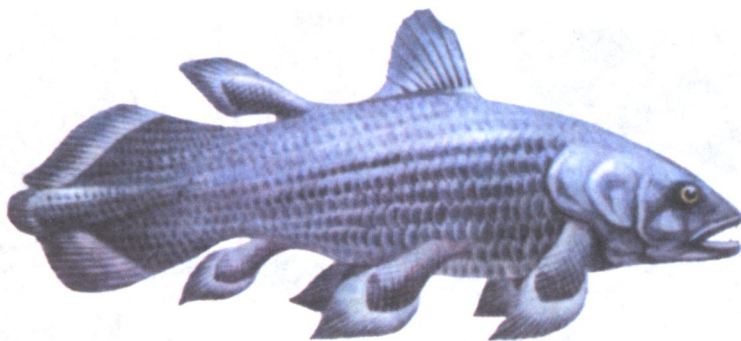


Рис. 75. Латимерия — современная кистеперая рыба

В морях обитали настоящие рыбы, вытеснившие панцирных бесчелюстных. Среди них были хрящевые рыбы (современные представители — акулы), появились и рыбы с костным скелетом. В мелководных водоемах жили двоякодышащие рыбы, у которых наряду с жаберным дыханием возникло и легочное (легкое развилось из плавательного пузыря). Кистеперые рыбы (рис. 74), возникшие в девоне, обладали парными плавниками, гомологичными конечностям первых наземных позвоночных. Считалось, что кистеперые почти вымерли в конце палеозоя и совсем исчезли к концу мезозоя. Но недавно (начиная с 1938 г.) у берегов Южной Африки и Мадагаскара были пойманы современные кистеперые рыбы — латимерии — настоящие «живые ископаемые» (рис. 75).

В девоне на суше появляются первые леса из гигантских папоротников, хвощей и плаунов. Новые группы животных начинают завоевывать сушу. Представители членистоногих, вышедшие на сушу, дают начало многоножкам и первым насекомым. В конце девона потомки рыб выходят на сушу, образуя первый класс наземных позвоночных — *земноводных (амфибий)*. Их отрыв от водной среды не был еще окончательным, так как они откладывали икру в воде. Земноводные в такой же степени зависели от водной среды, как возникшие в девоне папоротникообразные, для размножения которых тоже требуется вода. Поэтому первые наземные высшие растения и животные еще не могли завоевать внутриматериковые массивы суши, расположенные вдали от водоемов.

Карбон. В каменноугольном периоде, или карбоне, происходит заметное потепление и увлажнение климата. В жарких, тропического типа болотистых лесах произрастают громадные (высотой до 40 м) папоротники, хвощи и плауны. Помимо этих растений, размножающихся спорами, в карбоне начинают распространяться голосеменные растения, возникшие еще в конце девона. Их семя было покрыто оболочкой, предохранявшей от высыхания. Размножение с помощью семян сделало этот процесс независимым от водной среды (для размножения споровых она необходима). Этот ароморфоз дал возмож-

ность продвижения растений в глубь материков. Расцвет древесной растительности в карбоне привел к образованию из отмерших растений мощных пластов каменного угля.

Во влажных и теплых болотистых лесах исключительного расцвета и разнообразия достигли древнейшие земноводные — стегоцефалы. Появляются первые отряды *крылатых насекомых* — тараканы, длина тела которых достигает 10 см, и стрекозы, некоторые виды которых имели размах крыльев до 75 см.

К концу карбона начинается небольшое поднятие суши, некоторое иссушение климата и похолодание. К этому периоду относится появление первых пресмыкающихся — полностью наземных представителей позвоночных. Жизнь в морях карбона существенно не отличалась от девона.

Пермь. Дальнейшее поднятие суши привело в перми к развитию засушливого климата и похолоданию. Влажные и пышные леса остаются только в районе экватора; постепенно вымирают папоротникообразные. Им на смену приходят голосеменные растения.

Сухость климата способствовала исчезновению земноводных — стегоцефалов. Зато значительное разнообразие достигают древнейшие пресмыкающиеся, возникшие еще в конце карбона. Пресмыкающиеся, как известно, откладывают яйца, которые имеют специальную прослойку из жидкости, защищающую зародыш от высыхания. Эта жидкая прослойка, заключенная внутри яйца, как бы заменяет пресмыкающимся и другим высшим позвоночным ту водную среду, в которой развиваются икринки рыб и земноводных.

Кроме того, усложнение легких создало предпосылки для защиты покровов тела пресмыкающихся чешуей, которая предохраняет тело от высыхания и не допускает кожного дыхания. Благодаря этим приспособлениям пресмыкающиеся смогли широко расселиться по суше. Они были самой высокоорганизованной группой животных в перми.

Итак, наиболее существенный этап развития жизни в палеозое — завоевание суши многоклеточными растениями и животными. Выход многоклеточных растений на сушу был подготовлен бактериями, водорослями, а возможно, и лишайниками, которые в течение протерозоя образовали верхний слой земной коры, богатой органическими веществами и минеральными солями, — почву.

Выход на сушу сопровождался у растений, членистоногих и позвоночных рядом сходных изменений в строении тела, размножении, дыхании. Эти изменения были связаны с приобретением принципиально новых черт организации, с эволюцией по пути морфофизиологического прогресса. На основе таких принципиальных изменений — ароморфозов — обеспечивался биологический прогресс наземных растений и животных.

- 1. Какие условия способствовали выходу позвоночных на сушу?
- 2. Какие приспособления возникают у растений и животных в связи с выходом на сушу?
- ▶ 3. Приведите примеры палеозойских ароморфозов.

§ 58. Развитие жизни в мезозое

В конце палеозоя происходит горообразование, вызвавшее поднятие суши и возникновение Урала, Алтая. Все это приводит к дальнейшему усилению засушливости климата, начавшемуся в перми. Площадь суши была значительно большей, чем сейчас. Мезозой справедливо называют *эрой пресмыкающихся* (рис. 76). Их расцвет, широчайшая дивергенция и вымирание происходят именно в эту эру.

Триас. В триасе сильно сокращаются площади внутриконтинентальных водоемов, развиваются пустынные ландшафты. В условиях засушливого климата вымирает множество сухопутных организмов, у которых отдельные этапы жизни связаны с водой. Вымирает большинство земноводных, почти полностью исчезают древовидные папоротники, хвощи и плауны. Вместо них начинают преобладать назем-



Рис. 76. Мезозойские пресмыкающиеся — завоеватели моря, суши, воздуха.

1 — водный ящер — иктиозавр (триас); 2 — полуводный ящер — плезиозавр (мел); 3 — рогатый динозавр — стиракозавр (мел); 4 — летающий хвостатый ящер — рамфоринх; 5 — летающий бесхвостый ящер — птеранодон (мел); 6 — растительноядный динозавр — бронтозавр (юра); 7 — растительноядный динозавр — стегозавр (юра)

ные формы, в жизненном цикле которых нет стадий, связанных с водой. Среди растений в триасе сильного развития достигают *голо-семенные*, среди животных — *пресмыкающиеся*.

Из триасовых пресмыкающихся дожили до наших дней черепахи, крокодилы и гаттерии. Гаттерия, сохранившаяся ныне лишь на нескольких островах близ Новой Зеландии, — настоящее «живое ископаемое». Она очень мало изменилась за последние 200 млн лет и сохранила, как и ее триасовые предки, третий глаз, расположенный в крыше черепа. В триасе появляются растительноядные и хищные динозавры. Их размеры были относительно невелики: длина тела крупных триасовых динозавров достигала 5—6 м, мелкие были размером с курицу.

В морях развиваются костистые рыбы, тогда как разнообразие хрящевых и кистеперых рыб постепенно сокращается. Все более раз-



нообразными становятся головоногие моллюски. Изобилие рыб и моллюсков позволило некоторым пресмыкающимся освоить водную среду, богатую пищей. Среди водных форм наиболее известны ихтиозавры (рис. 76), которые по строению тела весьма напоминали акул и современных дельфинов.

Наряду с несомненными прогрессивными чертами в организации пресмыкающихся имеется одна весьма существенная несовершенная черта — непостоянная температура тела. При понижении температуры среды пресмыкающиеся становятся вялыми, оцепеневают. В течение всего сравнительно теплого мезозоя непостоянная температура тела пресмыкающихся не была слишком большим отрицательным свойством. Уже в триасе возникают первые представители *теплокровных* — мелкие примитивные млекопитающие и птицы. Млекопитающие триаса, по-видимому, были яйцекладущими, подобно современному ехидне и утконосу.

Юра. В юре происходит некоторое расширение площадей тепловодных морей. В морях весьма многочисленны головоногие моллюски — аммониты и белемниты. Спиралевидная раковина аммонитов нередко попадает в отложениях мезозойских морей. Белемниты несколько напоминали современных кальмаров. Остаток их скелета («чертов палец») обычен в отложениях мезозойских морей (рис. 77).

Весьма разнообразны *морские пресмыкающиеся*. Помимо ихтиозавров, в морях юры появляются плезиозавры (рис. 76) — животные с широким туловищем, длинными лапами и змеевидной шеей. Морские пресмыкающиеся как бы поделили между собой пищевые ресурсы: плезиозавры охотились на мелководьях прибрежной зоны, а ихтиозавры — в открытом море.

В юре пресмыкающиеся начали осваивать и воздушную среду. Разнообразие летающих насекомых создавало условия для развития насекомоядных летающих ящеров. Мелкими летающими ящерами

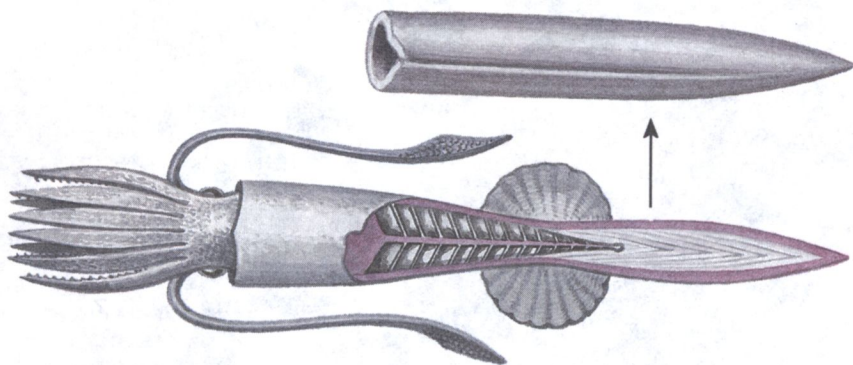


Рис. 77. Юрский головоногий моллюск — белемнит.
Вверху — общий вид (сильно уменьшено); внизу — остаток внутреннего скелета белемнита — «чертов палец» (3/4 натуральной величины)

стали питаться крупные ящеры. Летающие ящеры (рис. 76) существовали до конца мела.

Одновременно с этим в юре получили распространение археоптериксы, причудливо сочетавшие признаки пресмыкающихся и птиц. Голова археоптерикса (рис. 78) напоминала голову ящерицы, на крыльях сохранились пальцы с когтями, имелся длинный хвост. Но наряду с этими примитивными признаками археоптериксы обладали и сходством с настоящими птицами: тело было покрыто перьями, возникшими из видоизмененной чешуи.

На суше в юре встречаются гигантские растительноядные динозавры. Длина тела достигала у некоторых из них 30 м (рис. 76). Крупных размеров достигали и охотившиеся за ними хищные динозавры.

Продолжают совершенствоваться и млекопитающие. Возникают *сумчатые* и самая прогрессивная ветвь млекопитающих — *плацентарные*.

Среди растений в этот период сохраняется господство голосеменных. Некоторые, например секвойи, произрастают и сейчас.

Мел. Меловой период (или мел) назван в связи с образованием мела в морских отложениях того времени. Он возник из остатков раковинок простейших животных — фораминифер (рис. 79).

В этом периоде возникают и чрезвычайно быстро распространяются *покрытосеменные* растения, вытесняются голосеменные.

Пресмыкающиеся были представлены в мелу новыми динозаврами. Некоторые из них передвигались на задних ногах и напоминали страусов; по-прежнему встречались гигантские формы. Защита от хищных пресмыкающихся пошла у одних растительноядных динозавров в сторону гигантизма, у других — в сторону развития защитных орудий — рогов и костных щитов. Некоторые из растительноядных динозавров отдаленно напоминали носорогов. Весьма разнообразны были летающие ящеры (рис. 76).

Птицы еще сохраняли зубы, но в остальном существенно не отличались от современных птиц. Во второй половине мела увеличивается разнообразие млекопитающих. Длительное вынашивание детенышей в теле матери, питание эмбрионов через плаценту, связывающую кровотоки матери и плода, — важнейшие приспособления млекопитающих к непостоянным условиям существования.

Непостоянная температура тела и откладка яиц ставили пресмыкающихся в большую зависимость от колебаний температуры среды,



Рис. 78. Юрский археоптерикс.
Реконструкция внешнего вида

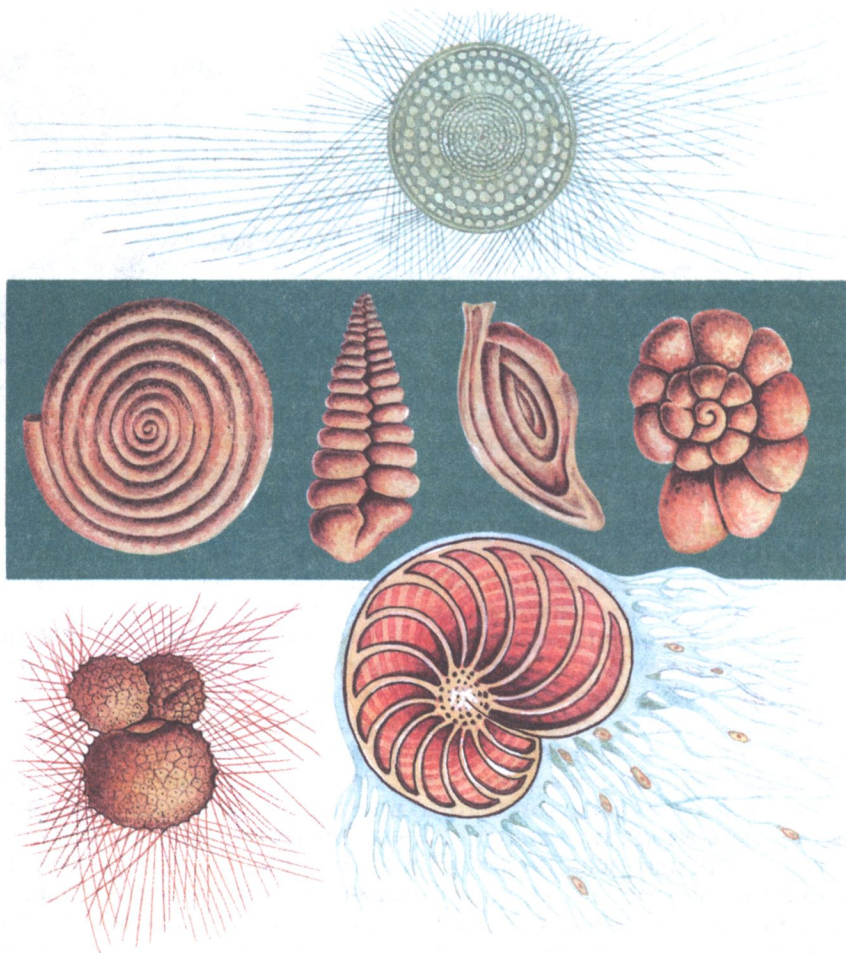


Рис. 79. Фораминиферы.

Вверху и внизу — живые формы; посередине — скелеты вымерших форм, образующих мел

ограничивали возможность их проникновения в приполярные районы. Приобретя живорождение, заботу о потомстве и теплокровность, млекопитающие стали менее зависимыми от изменений среды, нежели пресмыкающиеся. Эти обстоятельства и привели в дальнейшем к смене господства пресмыкающихся господством млекопитающих. Возникновение живорождения и теплокровности — те ароморфозы, которые обеспечили прогресс млекопитающих.

Широкое распространение насекомых и появление первых покрытосеменных растений привело со временем к связи между ними. У покрытосеменных возник цветок — орган размножения, привле-

кающий насекомых окраской, запахом и запасами нектара. Насекомые, питаясь нектаром, стали переносчиками пыльцы. Перенос пыльцы насекомыми по сравнению с ветроопылением приводит к меньшей растрате гамет. Та же тенденция к экономному расходованию гамет наблюдается и в ряду позвоночных. Гибель гамет при наружном оплодотворении (у рыб, земноводных) гораздо больше, чем при внутреннем (у пресмыкающихся, птиц, млекопитающих).

В конце мела климат изменяется в сторону резкой континентальности и общего похолодания. В морях вымирают аммониты и белемниты, а вслед за ними и питавшиеся ими морские ящеры — плезиозавры и ихтиозавры. На суше стала сокращаться влаголюбивая растительность, служившая пищей растительноядным динозаврам, что привело к их исчезновению; вымерли и хищные динозавры. Из пресмыкающихся лишь в экваториальных областях сохранились крупные формы — крокодилы, черепахи и гаттерии. Большинство выживших пресмыкающихся (ящерицы, змеи) были небольших размеров.

В условиях резко континентального климата и общего похолодания исключительные преимущества получили *теплокровные* — птицы и млекопитающие, чей расцвет относится к следующей эре — кайнозой.

- ▶ 1. Руководствуясь основными положениями эволюционной теории, объясните возникновение новых видов организмов и приспособлений к новым условиям среды в мезозое.
- ▶ 2. Приведите примеры биологического регресса в мезозое.
- 3. Приведите примеры ароморфозов, возникших в мезозое.

§ 59. Развитие жизни в кайнозое

Кайнозойская эра — это расцвет цветковых растений, насекомых, птиц и млекопитающих.

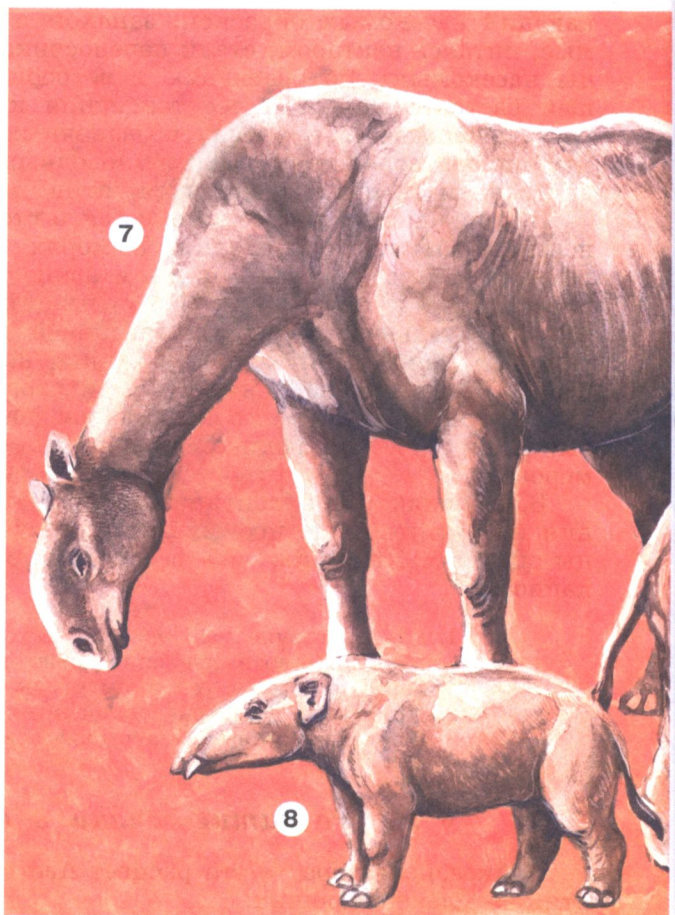
Она началась около 66 млн лет назад и продолжается до настоящего времени. Кайнозой делится на три периода — *палеоген*, *неоген* и *антропоген*. Это самые короткие периоды в истории Земли — палеоген длился около 40 млн лет, неоген — 23,5 млн лет. Последний период — антропоген начался около 1,5 млн лет назад.

Уже в *палеогене* — первом периоде кайнозоя млекопитающие заменили пресмыкающихся, заняв их экологические ниши на земле, птицы стали господствовать в воздухе. В течение этого периода формируется большинство современных групп млекопитающих — насекомоядные, хищные, ластоногие, китообразные, копытные. Появились первые примитивные приматы — лемуры, а затем и настоящие обезьяны.

В *неогене* климат стал более холодным и сухим. Тропические и саванновые леса, росшие некогда в умеренной зоне от современной Венгрии до Монголии, сменяются степями. Это привело к широкому распространению злаковых растений, которые стали источником

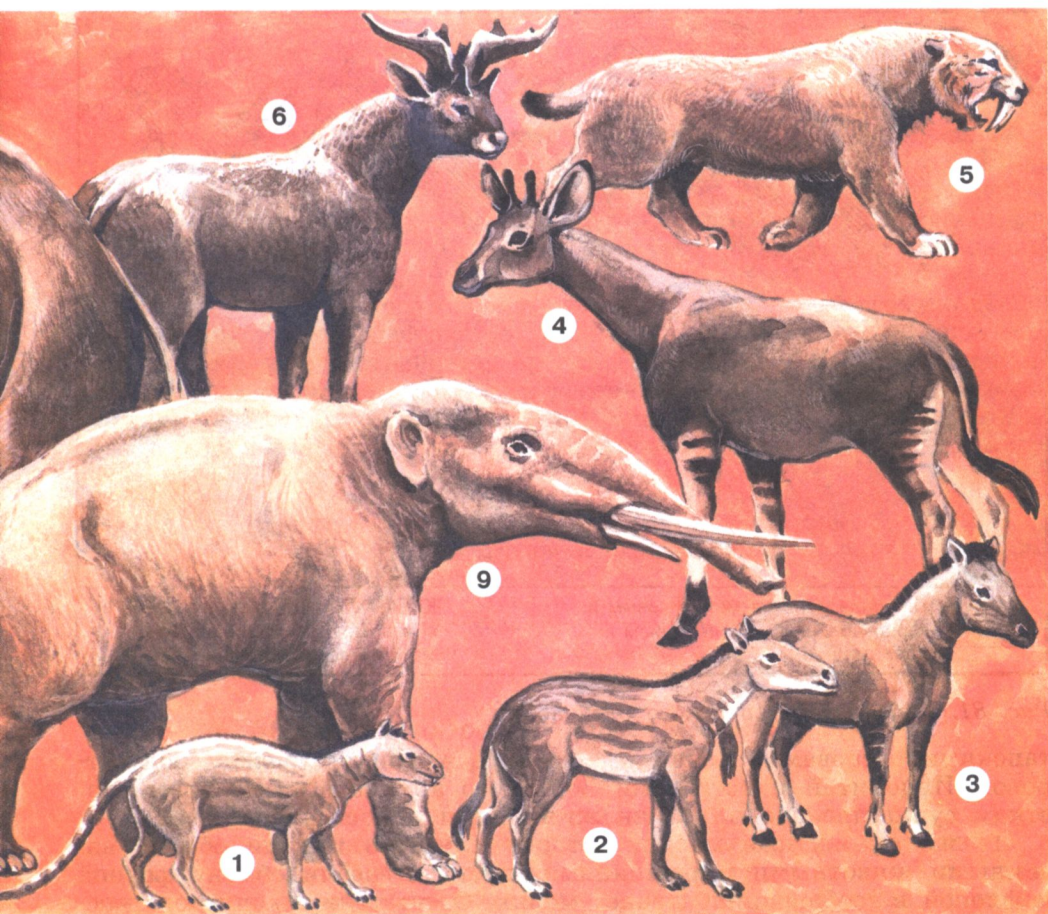
Рис. 80. Палеогеновые и неогеновые млекопитающие.

1 — фенакодус — пятипалый предок лошадей (начало палеогена); 2 — зогиппус — палеогеновый предок лошадей, имел четыре пальца на передних и три на задних конечностях; 3 — гиппарион — трехпалая лошадь — характерный житель неогеновых степей и саванн; 4 — палеотранус — предок современных жирафов (неоген); 5 — саблезубый тигр (неоген); 6 — оленеобразный жираф — сиватерий (неоген); 7 — гигантский носорог — индикатерий (палеоген); 8 — меритерий — древнейший предок слонов (палеоген); 9 — неогеновый слон



пищи для травоядных млекопитающих. В этом периоде сформировались все современные отряды млекопитающих (рис. 80), появились первые человекообразные обезьяны.

Последний период кайнозоя — **антропоген** — это тот геологический период, в котором живем и мы. Его название обусловлено тем, что именно в этом периоде появился человек. В антропогене выделяют два *века* (не столетия, а века в геологическом смысле) — *плейстоцен* и *голоцен*. Продолжительность этого периода, по разным оценкам, составляет от 0,7 до 2 млн лет, из них на долю голоцена приходится около 20 тыс. последних лет. В начале плейстоцена, несмотря на происходившие к этому времени похолодания, еще было довольно тепло, на территории Евразии и Северной Америки сохранялся субтропический климат. В течение плейстоцена наблюдались очень сильные изменения климата — произошли четыре гигантских оле-



денения, сменявшихся отступлением ледников. Во время оледенений мощные ледяные щиты закрывали поверхность Земли, доходя до широты современного Киева, Харькова, Воронежа (рис. 81). Эти изменения климата привели к развитию групп млекопитающих, приспособленных к существованию в суровых условиях, — мамонтов, шерстистых носорогов, гигантских оленей, овцебыков и питавшихся ими крупных хищников — пещерных львов (вопреки своему названию живших не в пещерах, а на равнинах и в предгорьях) (рис. 82).

Отрицательные температуры в зоне оледенения приводили к тому, что пары воды конденсировались в виде снега, а таяние льдов и снегов ежегодно давало меньше воды, чем выпадало снега. Накопление гигантских запасов льда на суше привело к существенному понижению уровня Мирового океана (на 60—90 м). В результате возникли сухопутные мосты между континентальной Европой и Бри-

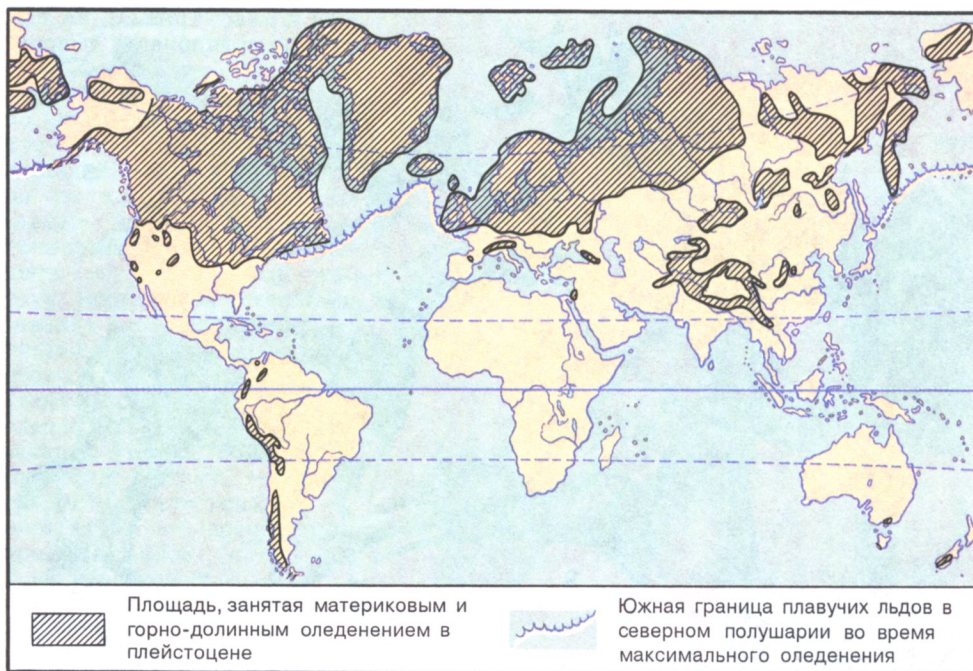


Рис. 81. Карта плейстоценового оледенения

танскими островами, Азией и Северной Америкой, между полуостровом Индокитай и островами Зондского архипелага. По этим участкам суши происходил обмен животными и растениями.

Те же сухопутные мосты, которые служили путями обмена наземными животными и растениями, препятствовали обмену фауной и флорой в сообщавшихся ранее морях. Отсутствие сухопутного моста между Азией и Австралией, которая с мелового периода была островом, сохранило жизнь примитивнейшим млекопитающим — клоачным и сумчатым, которые еще в неогене были вытеснены на других континентах плацентарными млекопитающими.

В Старом Свете (за исключением Мадагаскара) человек расселился, как минимум, 500 тыс. лет назад, а возможно, значительно раньше. Перед последним оледенением (около 35—40 тыс. лет назад) через сухопутный мост в районе современного Берингова пролива древние охотники из Азии перешли в Северную Америку, которую заселили до Огненной Земли. К началу голоцена, когда началось глобальное потепление и таяние ледников, вымерли многие крупные млекопитающие — мамонты, шерстистые носороги, пещерный медведь. По-видимому, это вымирание было обусловлено не только изменениями климата, но и активной деятельностью человека.

Около 10 тыс. лет назад в умеренно теплых областях Земли (Средиземноморье, Ближний Восток, Индия, Китай, Мексика, Перу

и др.) наступила «неолитическая революция», связанная с переходом человека от собирательства и охоты к земледелию и скотоводству. Началось одомашнивание животных и введение растений в культуру.

Бурная деятельность человека: распашка земель, раскорчевка и выжигание лесов, стравливание пастбищ и вытаптывание травостоев домашними животными — привела к вымиранию или сокращению ареалов многих степных животных (тур, тарпан и др.), к расширению площадей пустынь (Сахара, Каракумы, Такла-Макан), появлению подвижных песков.

Все это определило тот видовой состав органического мира, который существует в настоящее время, повлияло на современное географическое распространение организмов, создало их современные сообщества. Огромную роль в расселении видов и видообразовании сыграли как сухопутные мосты, так и изоляция ледниками. Множество видов и подвидов сформировалось в течение плейстоцена и голоцена.

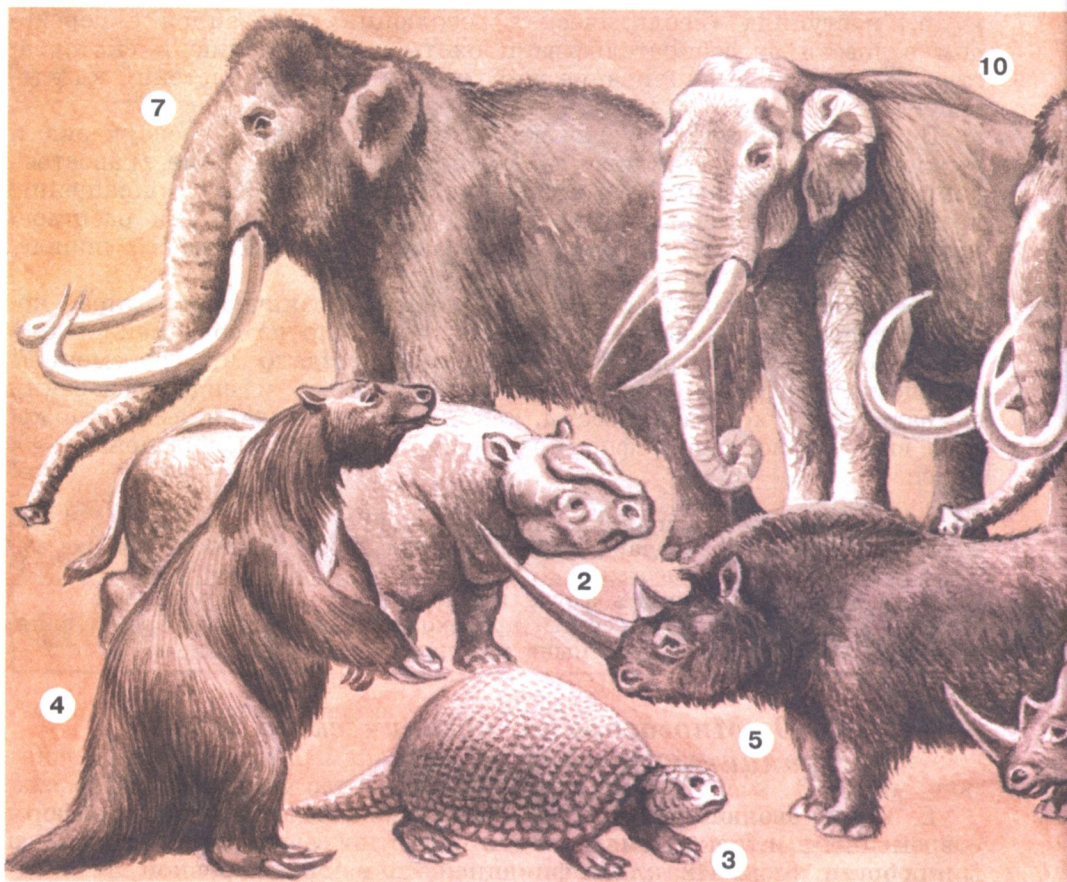
- ▶ 1. Приведите примеры идиоадаптации в кайнозое.
- 2. Какие изменения фауны и флоры происходили в течение палеогена и неогена?
- 3. Как изменились фауна и флора в течение антропогена?
- ▶ 4. Как изменения среды, происходящие в последнее время, влияют на эволюцию ныне живущих организмов?

§ 60. Многообразие органического мира. Принципы систематики

В итоге эволюционного процесса возникло разнообразие форм современных и ископаемых видов животных, растений, грибов и микроорганизмов. Их классификацией, т. е. группировкой по сходству и родству, занимается отрасль биологии, называемая *систематикой*.

Изучение разнообразия животного мира пока далеко от завершения. Находки новых видов возможны даже среди таких крупных животных, как млекопитающие. Например, в фауне России раз в 3—4 года описывается новый, неизвестный науке вид. Скажем, что лишь в середине 50-х гг. XX в. зоолог А. В. Иванов открыл новый тип животных — погонофор (рис. 83). По масштабам это открытие может быть сравнимо с открытием новой планеты Солнечной системы.

Возникновение систематики. Основателем систематики был шведский натуралист Карл Линней. Он впервые предложил классифицировать организмы на виды, роды и классы. Современная наука многим обязана К. Линнею. Он впервые выделил классы млекопитающих и птиц, смело объединил обезьян и человека в один ряд приматов. Однако Линней не утверждал, что человек произошел от обезьяны, а лишь отметил их несомненное внешнее сходство.



Всю жизнь великий ученый посвятил систематизации живой и неживой природы. Основной его труд — «Система природы», в котором он описал огромное для того времени число видов растений и животных. В первом издании этой книги было лишь 13 страниц, а в последнем, двенадцатом — 2335. Если бы мы сегодня попытались описать все известные нам виды растений, животных, грибов, микроорганизмов, уделив каждому виду по 10 строк, то описания заняли бы 10 тыс. таких книг, как «Система природы».

Карл Линней впервые ввел в науку систему двойных латинских названий живых организмов, так называемую *бинарную номенклатуру*, которая позволила установить порядок в описании новых видов. Введение латыни для научных наименований живых организмов существенно облегчило общение ученых разных стран. Каждый организм должен в соответствии с требованиями бинарной номенклатуры именоваться сначала родовым названием (пишется с прописной буквы), а затем видовым (пишется со строчной буквы).

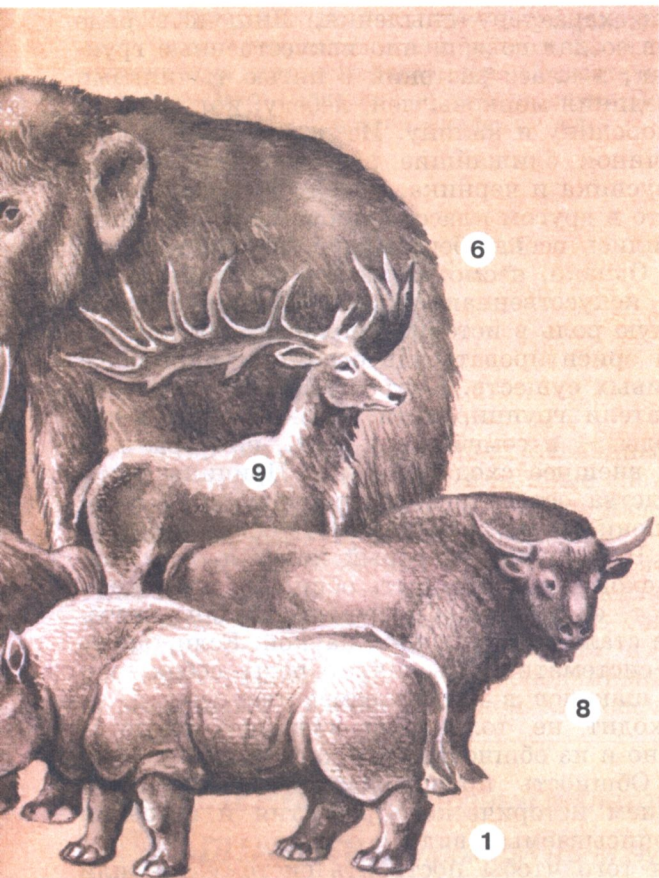


Рис. 82. Млекопитающие плейстоцена.

1 — широконосый носорог (начало периода); 2 — носорог — эласмотерий (середина периода); 3 — гигантский броненосец — глиптодонт (конец периода); 4 — гигантский ленивец — мегатерий (конец периода); 5 — шерстистый носорог (конец периода); 6 — мамонт (конец периода, ледниковая эпоха); 7 — древний слон (середина периода); 8 — древний зубр, предок современного зубра и бизона (середина и конец периода); 9 — гигантский торфяной олень (середина периода); 10 — современный индийский слон

В разных районах нашей страны одного и того же зверька — степного сурка называют по-разному: байбак, бабак, бабачок, тарбаган, свиц, свистун, суур, сугур, эксачок. Научное же латинское название этого вида — *Marmota bobak* (сурок-байбак) — является единственным, которым пользуются зоологи.

Искусственная и естественная системы. Если нам нужно установить порядок в книгохранилище, то мы можем исходить из самых разных принципов. Можем классифицировать книги, например, по цвету обложки или формату. Подобная классификация книг искусственна, так как она не отражает главного — содержания книг.

Система Линнея была во многом *искусственной*. В основу классификации он положил сходство организмов по некоторым наиболее легко отличимым признакам. Но эти сходные признаки не всегда означают их общее происхождение. Линнею еще не были известны очень многие научные факты, позволяющие оценить степень родства тех или иных организмов. Объединив растения по числу тычи-

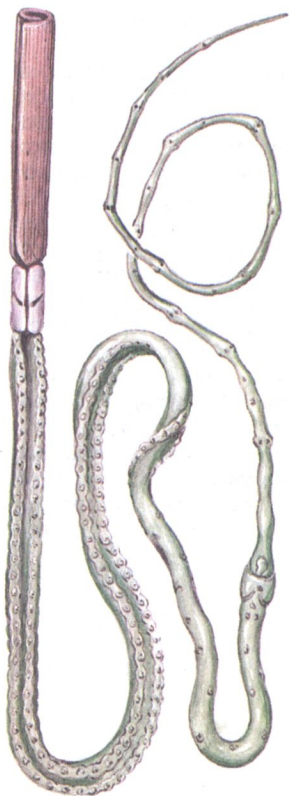


Рис. 83. Погонофора

нок, по характеру опыления, Линней в ряде случаев создал совершенно искусственные группы. Так, в класс растений с пятью тычинками он объединил морковь, лен, лебеду, колокольчики, смородину и калину. Из-за различий в числе тычинок ближайшие родственники, например брусника и черника, попали в разные классы. Зато в другом классе (однодомных растений) встретились осока, береза, дуб, ряска, крапива и ель. Однако, несмотря на эти очевидные просчеты, искусственная система Линнея сыграла огромную роль в истории биологии, так как помогала ориентироваться в огромном многообразии живых существ. Когда К. Линней и его последователи группировали близкие виды в роды, роды — в семейства и т. д., они брали за основу внешнее сходство форм. Причины такого сходства оставались нераскрытыми.

Решение этого важнейшего вопроса принадлежит Ч. Дарвину, который показал, что причиной сходства может быть общность происхождения, т. е. родство. Со времен Дарвина систематика стала *эволюционной* наукой. Если теперь зоолог-систематик объединяет роды собак, лисиц и шакалов в единое семейство псовых, то он исходит не только из внешнего сходства форм, но и из общности их происхождения (родства). Общность происхождения доказывается изучением исторического развития и строения ДНК описываемых видов.

Для того чтобы построить систему той или иной группы, ученые используют совокупность наиболее существенных признаков: изучают ее историческое развитие по ископаемым остаткам, исследуют сложность анатомического строения современных видов, особенности размножения, сложность организации (неклеточные — клеточные, безъядерные — ядерные, одноклеточные — многоклеточные), сравнивают их эмбриональное развитие, особенности химического состава и физиологии, изучают тип запасяющих веществ, современное и прошлое распространение на нашей планете. Это позволяет определить положение данного вида среди остальных и построить *естественную* систему, отражающую степень родства между группами организмов.

Нужно сказать, что система безъядерных организмов оставалась искусственной вплоть до второй половины XX столетия. Это объясняется тем, что в распоряжении ученых еще не было точных методов определения степени родства микроорганизмов. Применение современных методов молекулярной биологии позволило положить в основу систематики прокариот строение их геномов. Результаты ока-

КАРЛ ЛИННЕЙ (1707—1778) — шведский натуралист, врач. Основоположник принципов и методов систематики органического мира. Основатель и первый президент Шведской академии наук. Почетный член Санкт-Петербургской академии наук.



зались впечатляющими. Стало очевидным, что многие прокариоты, ранее объединявшиеся в те или иные систематические группы, совсем не родственны друг другу. Хорошо известная ранее группа экстремофильных (живущих в экстремальных условиях) прокариот оказалась настолько отличной от бактерий, что их пришлось выделить в отдельное царство — *археи*. Ранее включавшиеся в царство растений синезеленые водоросли оказались совсем не растениями, они составляют подцарство *цианобактерий* в царстве бактерий. Вот как выглядит упрощенная схема соподчинения систематических единиц, используемых для естественной классификации:

ИМПЕРИЯ (неклеточные и клеточные)

НАДЦАРСТВО (прокариоты и эукариоты)

ЦАРСТВО (растения, животные, грибы, бактерии, археи, вирусы)

ПОДЦАРСТВО (одноклеточные, многоклеточные)

ТИП (например, членистоногие или хордовые)

КЛАСС (например, насекомые)

ОТРЯД (например, бабочки)

СЕМЕЙСТВО (например, белянки)

РОД (например, белянка)

ВИД (например, капустная белянка)

- 1. Почему систему К. Линнея называют искусственной?
- ▶ 2. В чем значение трудов К. Линнея для развития систематики?
- ▶ 3. Можно ли сказать, что систематика является отображением эволюционного процесса? Поясните ответ.

§ 61. Классификация организмов

Две империи природы. Подавляющее большинство ныне живущих организмов состоит из клеток. Лишь немногие наиболее просто устроенные организмы — вирусы и фаги — не имеют клеточного строения. По этому важнейшему признаку все живое делится на две *империи* — неклеточных (вирусы и фаги) и клеточных, или *кариот* (от греч. «карион» — ядро) (рис. 84).

Неклеточные формы жизни — вирусы и фаги. Империя неклеточных состоит из единственного царства — вирусов.

Их строение описано в § 18. Вирусы настолько резко отличаются от всех других организмов, что ученые не сразу решились считать их живыми. Даже бинарная номенклатура, принятая для всего живого, для вирусов не привилась. До сих пор остается неясной их эволюционная история. Очевидно, что вирусы не могли возникнуть раньше, чем клетки, поскольку без клеток они жить не могут. Поэтому правильно называть их не «доклеточными», как это часто встречается, а «неклеточными». Предполагают, что вирусы могли возникнуть из клеток в результате дегенерации (вспомните § 52) при переходе к внутриклеточному паразитизму.

Клеточные формы жизни, их разделение на безъядерные и ядерные. Типичная структура клетки, свойственная большинству организмов, возникла не сразу. В клетке представителей древнейших из современных типов организмов цитоплазма и ядерный материал с ДНК еще не отделены друг от друга, отсутствуют мембранные органеллы. По наличию или отсутствию ядра клеточные организмы делят на два *надцарства*: *безъядерные (прокариоты)* и *ядерные (эукариоты)* (от греч. «протос» — первый и «эу» — полностью, вполне).

Прокариоты. К прокариотам относят наиболее просто устроенные формы клеточных организмов.

Надцарство прокариот разделяют на два царства — архей и бактерий.

Археи. Археи — безъядерные организмы, по размерам и форме клеток похожие на бактерий, к которым их раньше и относили. Однако по строению генома, аппарата белкового синтеза, клеточных мембран они очень сильно отличаются от бактерий. Большинство архей являются экстремофилами, живущими в таких условиях, в которых не могут существовать другие живые организмы, — при очень высоких температурах и давлениях около глубоководных термальных источников, в насыщенных соляных растворах, в очень кислых или очень щелочных водоемах. Некоторые археи, используя в качестве источника энергии различные органические соединения, выра-



Рис. 84. Схема классификации клеточных организмов

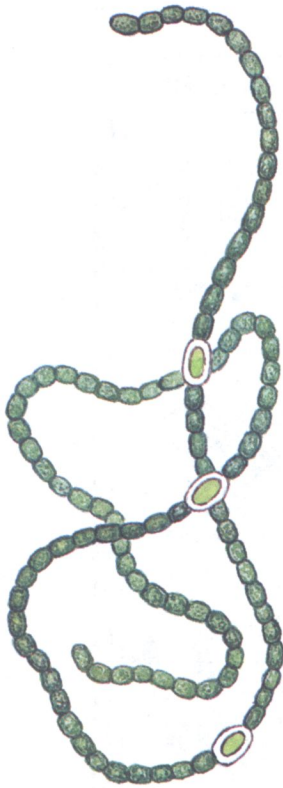


Рис. 85. Цианобактерии

батывают метан, что не свойственно никаким другим организмам. Метанобразующие археи, входящие в состав кишечной микрофлоры некоторых животных и человека, обеспечивают своих хозяев жизненно необходимым витамином В₁₂.

Бактерии. Царство бактерий включает в себя подцарства *цианобактерий* и *бактерий*. Цианобактерии раньше относили к растениям и до сих пор иногда называют сине-зелеными водорослями (рис. 85). Это древнейшие организмы на Земле. Цианобактерии сыграли огромную роль в образовании почвы и современной атмосферы Земли. К ним относились и те древнейшие фотосинтезирующие одноклеточные организмы, которые, вступив в симбиоз с другими прокариотами, стали предками хлоропластов всех существующих сейчас зеленых растений.

Среди бактерий выделяют группу пурпурных *протеобактерий*, к которым относят прокариотических предков митохондрий.

Настоящие бактерии, или *эубактерии*, играют огромную роль в *биологическом круговороте* веществ в природе и хозяйственной жизни человека. Изготовление простокваши, ацидофилина, творога, сметаны, сыров, уксуса немыслимо без действия бактерий.

В настоящее время многие микроорганизмы используются для промышленного получения нужных человеку веществ, например

лекарств. Микробиологическая промышленность стала важной отраслью производства.

Печальную известность получили паразитические бактерии — возбудители опаснейших заболеваний человека: чумы, холеры, туберкулеза, дизентерии и множества других заболеваний. Вирусы и бактерии — основные возбудители инфекционных заболеваний.

Эукариоты. Все остальные организмы относят к ядерным, или эукариотам. Основные признаки эукариот показаны в таблице § 10.

Эукариоты разделяют на три царства: *зеленые растения, грибы и животные*.

Зеленые растения. Сюда относят зеленые растения с автотрофным питанием. Очень редко встречается гетеротрофность (например, у насекомоядного растения росянки и у паразитического растения омелы). Всегда есть пластиды. Клетки, как правило, имеют наружную оболочку из целлюлозы.

Царство растений подразделяют на три подцарства: настоящие водоросли, красные водоросли (багрянки) и высшие растения.



Рис. 86. Настоящие водоросли.

1 — одноклеточные; 2 — колониальные; 3 — каулерпа — многоядерная водоросль, тело которой не расчленено на клетки; 4 — нитчатая водоросль; 5 — многоклеточная харовая водоросль

Настоящие водоросли — это низшие растения. Среди нескольких типов этого подцарства встречаются одноклеточные и многоклеточные, клетки которых по строению и функциям различны (рис. 86).

Замечательно, что в разных типах водорослей прослеживаются тенденции перехода от одноклеточности к многоклеточности, к специализации и разделению половых клеток на мужские и женские.

Таким образом, разные типы водорослей как бы делают попытку прорваться на следующий этаж — на уровень многоклеточного организма, где разные клетки выполняют различные функции. Переход от одноклеточности к многоклеточности — пример ароморфоза в эволюции зеленых растений.

Красные водоросли — многоклеточные организмы. Окраска красных водорослей определяется наличием в их клетках, помимо хлорофилла, красного и синего пигментов (рис. 87). Багрянковые резко отличаются от настоящих водорослей тем, что даже мужские гаметы — спермии лишены жгутиков и неподвижны.

К *высшим растениям* относят группу растений, которые имеют специальную сосудистую



Рис. 87. Багрянковая водоросль



Рис. 88. Высшие споровые растения (папоротникообразные). Слева направо — хвощ, плаун, папоротник

систему, по которой транспортируются минеральные и органические вещества. Приобретение такой проводящей сосудистой системы было важнейшим ароморфозом в эволюции растений. К высшим растениям относят споровые — моховидные, папоротниковидные (рис. 88) и семенные — голосеменные, покрытосеменные (цветковые).

Споровые растения — первые из зеленых растений, вышедшие на сушу. Однако их подвижные, снабженные жгутиками гаметы способны передвигаться только в воде. Поэтому такой выход на сушу нельзя считать полным.

Переход к семенному размножению позволил растениям отойти от берегов в глубь суши, что считается еще одним важнейшим ароморфозом в эволюции растений.

Грибы. Среди грибов различают разнообразные формы: хлебную плесень, плесневой грибок пенициллум, ржавчинные грибы, шляпочные грибы, трутовики. Общей особенностью для столь разнообразных форм является образование вегетативного тела гриба из тонких ветвящихся нитей, образующих грибницу.

К группе низших эукариот относят лишайники. Это своеобразная группа организмов, возникшая в результате симбиоза. Тело лишайника образовано грибом, в котором могут жить цианобактерии и зеленые водоросли.

Животные. Если спросить, чем отличаются животные от растений, то обычно можно услышать ответ: «Животные подвижны, а растения неподвижны». Это в основном правильный ответ, хотя известны движения у растений (листья мимозы) и неподвижные животные (коралловые полипы). Но почему большинство животных подвижны?

Все животные — гетеротрофные организмы. Они активно добывают органические вещества, поедая те или иные, как правило, живые организмы. Добыча такого корма требует подвижности. С этим и связано развитие разнообразных органов движения (например, ложноножки амебы, реснички инфузорий, крылья насекомых, плавники рыб и т. д., рис. 89). Быстрые движения невозможны без наличия подвижного скелета, к которому крепится мускулатура. Так возни-

кает наружный хитиновый скелет членистоногих, внутренний костный скелет позвоночных.

С подвижностью связана и другая важная особенность животных: клетка животных лишена плотной наружной оболочки, сохраняя лишь внутреннюю цитоплазматическую мембранную оболочку. Наличие в клетке животных нерастворимых в воде твердых запасочных веществ (например, крахмала) препятствовало бы подвижности клетки. Вот почему основным запасочным веществом у животных является легкорастворимый полисахарид — гликоген.

Царство животных распадается на два подцарства: *простейших* (или *одноклеточных*) и *многоклеточных животных*. Морфологически простейшее — клетка, функционально — организм. Отсюда сле-

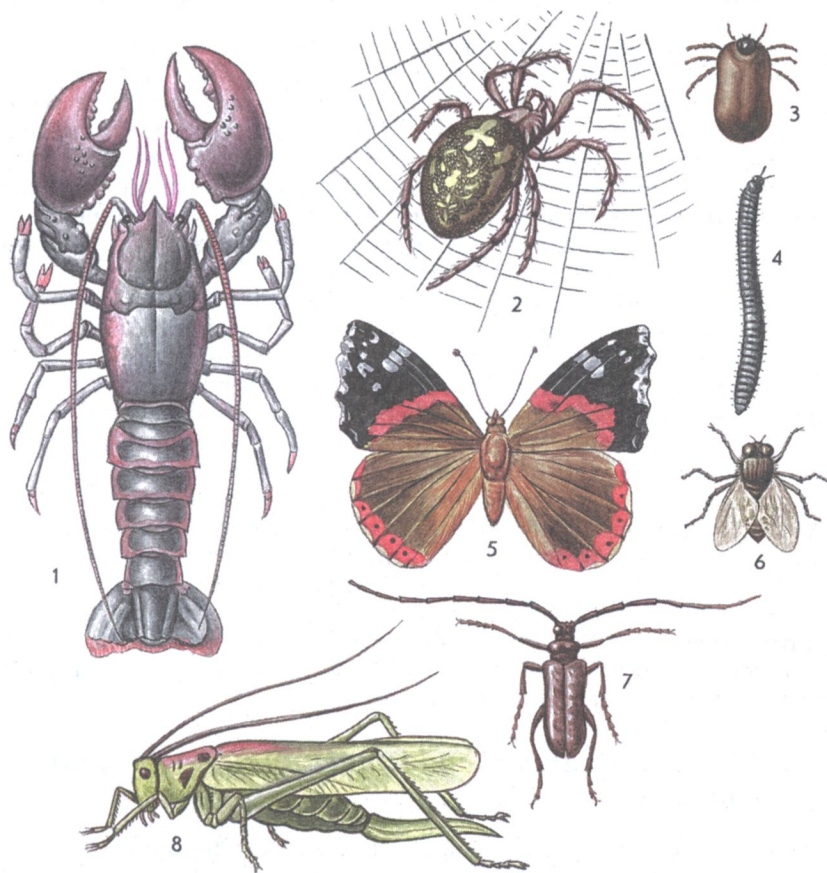


Рис. 89. Представители членистоногих.

1 — рак; 2 — паук; 3 — клещ; 4 — многоножка; 5 — бабочка; 6 — муха; 7 — жук; 8 — кузнечик

дует двойственность его природы. Функции органов и тканей у простейших несут отдельные участки клеток. Настоящие многоклеточные характеризуются объединением клеток различных типов в ткани.

- 1. Охарактеризуйте вирусы как неклеточные формы.
- 2. Назовите признаки, характерные для всех клеточных организмов.
- 3. Сравните строение и функции клеток прокариот и эукариот. Сделайте выводы.
- ▶ 4. Как вы считаете, какое практическое значение имеет систематика? Какие проблемы она помогает решить?

Глава XIV. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

Все современные люди принадлежат к одному биологическому виду *Homo sapiens* — человек разумный. Из полутора миллионов видов животных, известных науке, только человеку присущи во всей полноте такие свойства, как сознание, речь, абстрактное мышление. Развитие этих свойств человеческой психики в сочетании с трудовой деятельностью способствовало возрастанию роли социальных отношений в эволюции человека, обеспечивших ему экологическое превосходство над всеми живыми существами, способность заселить практически все регионы Земли и выйти в Космос.

Осознавая свою уникальность, люди издавна пытались объяснить свое происхождение. Эти попытки породили множество легенд, верований и сказаний. Развитие науки, ископаемые останки, обнаруженные за последнее столетие, позволили ответить на многие вопросы, касающиеся происхождения человека. Сегодня известно, как выглядели предки человека, где и когда они впервые появились, в каком направлении эволюционировали. Тем не менее многое в истории возникновения и эволюции человека остается неясным.

Приступая к научному объяснению происхождения человека, следует помнить, что любой биологический вид является по-своему уникальным. Степень уникальности вида определяется тем, насколько сходны с данным видом его ближайшие родственники из числа ныне живущих организмов, тем, какое количество родственных форм вымерло ранее, а также тем, насколько уникальными были процессы, имевшие место в эволюции данного вида.

§ 62. Ближайшие «родственники» человека среди животных

Молекулярные, цитогенетические и сравнительно-анатомические исследования показывают, что в современной природе наиболее близкими человеку являются два вида шимпанзе. Далее в этой системе родства следуют горилла и орангутан. По критериям зоологической систематики человека и перечисленных человекообразных обезьян относят к отряду приматов.

Состав отряда приматов. Отряд приматов (от лат. «примус» — первый, главнейший) выделен в 1758 г. К. Линнеем. Им же предложено название вида *Нomo sariens*.

Отряд приматов включает около 200 видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических лесах. В отряде выделяют подотряд полуобезьян и подотряд настоящих обезьян. Последний представлен двумя географически изолированными группами (секциями). Это широконосые обезьяны Центральной и Южной Америки и узконосые обезьяны Африки и Азии.

Среди узконосых обезьян выделяют надсемейство гоминоидов, которое представлено тремя семействами. В семейство малых человекообразных обезьян объединяют гиббонов и сиамангов. К семейству крупных человекообразных обезьян относят азиатских орангутанов, африканских гориллу и шимпанзе. Род шимпанзе включает два вида: обыкновенный и карликовый шимпанзе. Третье семейство — семейство гоминид — в настоящее время представлено единственным видом человек разумный. К этому же семейству относят всех вымерших прямоходящих предшественников человека.

Данные сравнительной анатомии. Во внешнем облике, в строении и расположении внутренних органов человека и человекообразных обезьян много общего. Имеющиеся анатомические различия между этими организмами менее значительны, чем между человекообразными и остальными обезьянами, и связаны они прежде всего с разницей в способе передвижения.

Из всех ныне живущих приматов только человек передвигается на двух конечностях, сохраняя при этом вертикальное положение тела. Шимпанзе и горилла, находясь на земле, передвигаются на четырех конечностях. С определенной целью шимпанзе способен пройти на двух ногах несколько десятков метров, но строение таза и расположение тазовой мускулатуры заставляют его вернуться к обычному способу передвижения.

С развитием прямохождения у человека изменились функции тазовой мускулатуры. Те мышцы таза, которые у обезьян приводят в движение тазобедренный сустав, у человека выполняют функцию удержания туловища в выпрямленном положении во время движения. Изменение функций мышц повлекло изменения в строении таза. Сократились расстояния, на протяжении которых мышцы совершают работу. Это стало возможным благодаря повороту подвздошных костей таза, происходившему по мере совершенствования прямохождения (рис. 90, А). В результате таз современного человека имеет чашеобразную форму. Большая часть внутренних органов располагается между подвздошными костями таза. Туловище стало короче, а центр масс приблизился к тазобедренным суставам. Нагрузка на мышцы таза уменьшилась.

В связи с прямохождением таз человека превратился в опору для позвоночника, который стал более массивным в своей нижней части и приобрел S-образный изгиб. Большое затылочное отверстие переместилось в нижнюю часть черепа. Изменились пропорции конеч-

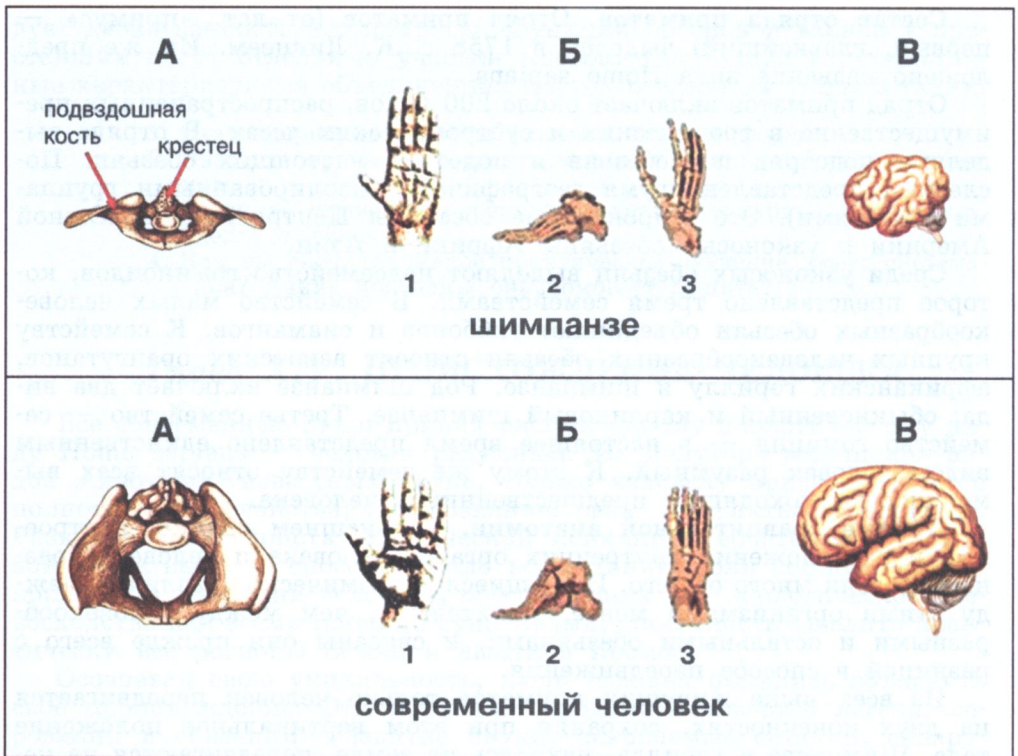


Рис. 90. Отличия в строении тела человека и шимпанзе.

А — поворот подвздошных костей таза; Б — изменения в строении кисти (1) и стопы (2, 3); В — изменения размеров и строения мозга

ностей. Стопа утратила хватательную способность. Кисть, напротив, стала более развитой, чем у обезьян (рис. 90, Б). Вслед за изменениями скелета изменилось положение внутренних органов.

Более развитый интеллект человека, различия в используемой пище обуславливают различия в размерах и пропорциях черепа, мозга, челюстей и зубов человека и обезьян. В ходе эволюции челюсти человека окончательно утратили хватательную функцию, стали короче и слабее. Клыки и коренные зубы уменьшились в размерах. Исчезли надглазничные валики и костные черепные гребни, к которым у обезьян крепятся мощные челюстные мышцы.

Мозг и черепная коробка человека в 2—2,5 раза больше, чем у человекообразных обезьян (рис. 90, В). Мозг человека более высокоорганизован. Его более крупные лобные, теменные и височные доли совместно осуществляют функции мышления, управления поведением и членораздельной речью.

Поведение приматов. Поведению обезьян свойственны специфические черты, сходные с такими особенностями поведения человека,

как сложная социальная структура групп, способность к использованию орудий труда.

Большинство видов обезьян живут группами. Для групп характерна иерархия — система взаимоотношений, при которой одни особи доминируют (господствуют) над другими, те, в свою очередь, могут доминировать над третьими и т. д. Обезьянам присущи кооперативные действия (защита, взаимопомощь), иногда наблюдается довольно высокий уровень организации охоты.

В пределах группы обезьяны испытывают сильную привязанность друг к другу. Несмотря на отсутствие у обезьян членораздельной речи, они могут приветствовать и подбадривать друг друга, проявлять почтительность или агрессивность. При этом обезьяны пользуются разнообразной мимикой, жестами, позами, звуками, выражающими их эмоции. У некоторых стадных обезьян существует более 20 звуковых сигналов с вполне определенным значением.

Голосовой аппарат обезьян не приспособлен для тех разнообразных звуков, которые свойственны человеку. Главным отличием звуковых сигналов обезьян от человеческой речи является то, что они всегда связаны с конкретной ситуацией. Человеческая же речь позволяет передать сообщение о том, чего в данной ситуации нет.

У млекопитающих в целом навыки формируются путем выработки условных рефлексов, подражания, а также путем проб и ошибок. Поведение же приматов основано не столько на инстинктах, сколько на приобретенных в группе навыках. Человекообразные обезьяны способны решать задачи без предварительных пробных манипуляций. Известен случай, когда шимпанзе, сидя в клетке, догадался вставить одна в другую две палочки, чтобы придвинуть к себе лежащий за пределами клетки банан. Новые приемы обращения с различными предметами довольно быстро перенимаются другими обезьянами и становятся чертой группового поведения. В стаде японских макак после того, как одна из самок стала перед едой ополаскивать в воде корнеплоды, этот прием довольно быстро распространился среди других особей.

Обезьяны часто используют природные предметы для «потребительских» целей. Ч. Дарвин наблюдал, как старая беззубая самка шимпанзе использовала камень для дробления пищи. Она тщательно прятала камень после применения и никого к нему не подпускала.

Неизвестно ни одного случая, когда бы обезьяна попыталась усовершенствовать один природный предмет с помощью другого. Поэтому процесс использования обезьянами природных предметов для удовлетворения своих потребностей принято называть предметной деятельностью. Орудийная деятельность подразумевает изготовление одних орудий труда с помощью других. Неспособны, по-видимому, обезьяны и целенаправленно обучать других каким-либо действиям. Эти действия свойственны только человеку.

Цитогенетические данные. Диплоидное число хромосом у всех крупных человекообразных обезьян равно 48. У человека диплоид-

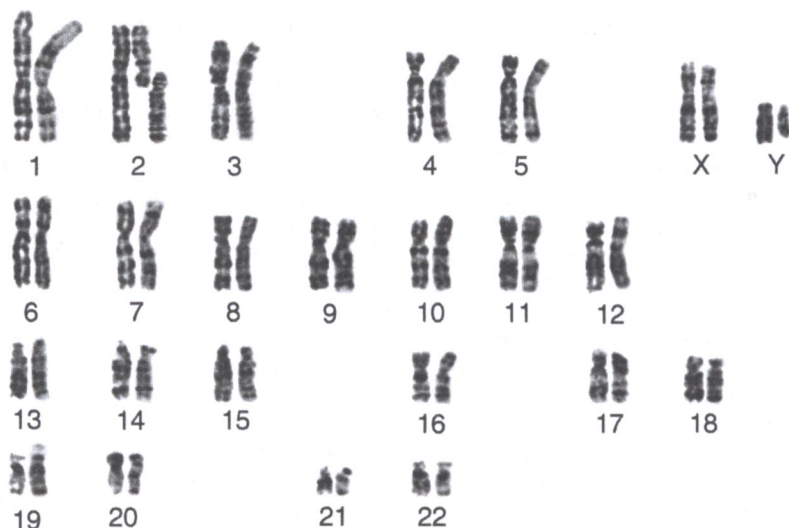


Рис. 91. Хромосомы человека и шимпанзе.
 В каждой паре *слева* — хромосома человека, *справа* — шимпанзе

ный набор представлен 46 хромосомами. Два плеча второй хромосомы человека соответствуют двум разным хромосомам обезьян (12-й и 13-й у шимпанзе, 13-й и 14-й у гориллы и орангутана). Вторая хромосома человека возникла в ходе эволюции в результате слияния двух негомологичных хромосом, имевшихся у общего предка человека и человекообразных обезьян и сохранившихся у последних вплоть до настоящего времени. Другие различия кариотипов касаются структуры отдельных хромосом и обусловлены главным образом произошедшими инверсиями их участков (рис. 91).

Данные молекулярной биологии. Последовательности аминокислот многих гомологичных белков человека и шимпанзе сходны более чем на 99%. Следствием этого являются близость групп крови, взаимозаменяемость многих белков (например, гормонов), сходные заболевания.

Важным открытием в области молекулярной биологии явилось установление постоянства скорости эволюции некоторых белков. Говоря об эволюции белка, подразумевают замены одних нуклеотидов на другие в гене, кодирующем этот белок. Скорость эволюции белка выражается в числе нуклеотидных замен, происходящих за единицу времени (млн лет). Если функция белка является очень специфичной и давно сложившейся, то такой белок эволюционирует в разных филогенетических линиях организмов приблизительно с постоянной скоростью. Этот факт позволяет оценить степень родства, а также установить последовательность и время дивергенции биологических видов. Примером таких белков служат белки — перенос-

чики электронов в митохондриях, α - и β -цепи гемоглобина (см. также § 43).

Сравнение генов глобинов человекообразных обезьян и человека выявило наибольшее различие (3,5%) между ДНК орангутана, с одной стороны, и ДНК гориллы, шимпанзе и человека — с другой. Несколько меньшее различие (1,8%) установлено для генов глобинов гориллы в сравнении с генами глобинов шимпанзе и человека. Наименьшее различие в указанных генах (1,6%) обнаружено у человека и шимпанзе.

По результатам сравнения глобиновых генов построено филогенетическое древо гоминоидов (рис. 92). Согласно этому древу, отделение человеческой линии эволюции от линии африканских чело-

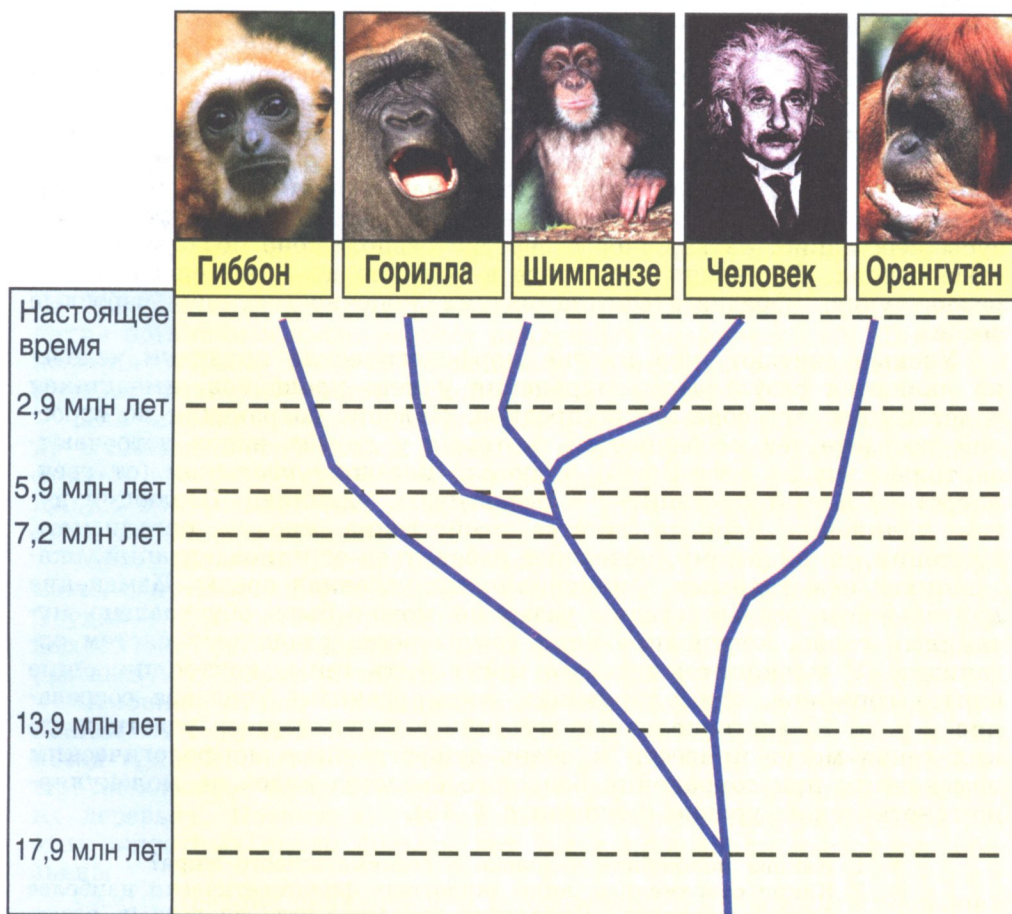


Рис. 92. Филогенетическое древо гоминоидов, основанное на структуре глобиновых генов

векообразных обезьян должно было произойти 6—8 млн лет назад.

Таким образом, дивергенция человека и человекообразных обезьян на молекулярном и хромосомном уровнях выражена очень слабо. Если руководствоваться только молекулярно-биологическими и цитогенетическими данными, то человека и шимпанзе можно считать представителями одного рода. Тем не менее огромные различия в поведении и деятельности, а также существующие морфологические различия заставили систематиков отнести человека и человекообразных обезьян не только к разным родам, но и к разным семействам. По-видимому, за те примерно 6—8 млн лет, которые прошли с момента дивергенции этих видов, человек эволюционировал чрезвычайно быстро в отношении морфологии и поведения, тогда как его молекулярная эволюция шла обычными темпами.

Данные биологии развития. У детенышей шимпанзе есть признаки, свойственные человеку. С возрастом эти признаки у шимпанзе утрачиваются. Как и у людей, у детенышей шимпанзе тело покрыто редкими волосами. У них относительно крупный мозг (в сравнении с массой тела), защищенный выпуклым черепом. Кости черепа тонкие, не имеют сильно выраженных надглазничных валиков и затылочных гребней. Челюсти в меньшей степени выступают вперед, зубы небольшие. Затылочное отверстие расположено под средней частью черепа. Детеныши шимпанзе в возрасте до 3 лет способны гораздо лучше передвигаться на задних конечностях, чем взрослые особи.

Ученые считают, что многие морфологические признаки человека являются результатом сохранения у него признаков, имевшихся у детенышей его обезьяньих предков. Явление сохранения во взрослом возрасте тех особенностей, которые у других видов встречаются только среди детенышей, получило название *неотении* (от греч. «неос» — новый и «тейно» — растягиваю, удлиняю). Эволюция путем удлинения периода детства свойственна многим организмам. Неотения, по-видимому, позволяет избавиться от идиоадаптаций, оказавшихся невыгодными в изменившихся условиях среды. Изменение длительности разных стадий развития может быть обусловлено мутациями генов, контролирующими темпы роста различных систем организма. У млекопитающих это могут быть гены, контролирующие синтез гормонов, стимулирующих рост организма, половое созревание и т. п. Немногочисленные мутации в регуляторных участках таких генов могут привести к очень существенным морфологическим изменениям при сохранении большого сходства видов на молекулярно-генетическом уровне (вспомните § 45).

- 1. Каково положение человека в системе живого мира?
- 2. Какие современные виды животных филогенетически наиболее близки человеку? Приведите доказательства из разных разделов биологии.
- 3. Назовите принципиальные отличия человека от ближайших к нему видов.

- ▶ 4. Крайне слабая дивергенция человека и африканских человекообразных обезьян на молекулярном и хромосомном уровнях позволяет считать человека и шимпанзе представителями одного рода, но существующие морфологические и поведенческие различия вынуждают систематиков относить человека и человекообразных обезьян к разным семействам. Дайте объяснение этой ситуации.
- ▶ 5. Подумайте, какие преимущества дает эволюция по пути неонении для развития головного мозга.

§ 63. Основные этапы эволюции приматов

Основным источником знаний о предках того или иного вида являются ископаемые останки организмов. Обнаруженные окаменелости гоминид существенно прояснили родословную человека и позволили ответить на вопросы, где, когда и от кого произошел человек.

Методы познания истории человечества. Останки организма сохраняются наилучшим образом в том случае, если захоронение следовало сразу за гибелью организма. Со временем белок костей замещается растворенными в воде минералами, содержащими кальций и кремний. Кости становятся более прочными, превращаются в окаменелости. По найденным фрагментам костей ученые воссоздают внешний облик ископаемого существа, восстанавливая сначала скелет, затем утраченные мягкие ткани тела.

Большое значение для реконструкции линий эволюционного развития организмов имеет возраст найденных окаменелостей. Для определения возраста чаще всего используют методы, основанные на измерении радиоактивности ископаемых останков.

Для оценки времени дивергенции видов и других таксонов наряду с палеонтологическими данными используют результаты молекулярных исследований. С этой целью сравнивают как ДНК ныне живущих организмов, так и фрагменты ДНК, которые удается выделить из найденных окаменелостей.

Много сведений о предках человека можно получить, изучая предметы, сопутствующие окаменелостям, следы материальной культуры. Орудия труда, остатки жилищ, кости животных на стоянках древних охотников, украшения, наскальные рисунки — все это может рассказать о жизни и внутреннем мире доисторических людей.

Основные этапы эволюции приматов. Первые полуобезьяны появились в Северной Америке и Евразии, составлявших 70 млн лет назад единый континент. Их вероятным предком считается небольшое ископаемое насекомоядное животное, которое перешло к жизни на деревьях. Потомками их являются современные долгопяты. От этих животных около 40 млн лет назад произошли настоящие обезьяны.

Самые древние окаменелости (в основном это фрагменты черепов), относимые к эволюционной линии гоминоидов, были обнаружены в Восточной Африке. Их возраст около 25 млн лет. Отправной точкой на пути, ведущем к современным человекообразным обезьянам и че-

ловеку, принято считать *дриопитеков* — ископаемых человекообразных обезьян, появившихся в Африке и распространившихся оттуда в Европу. Дриопитеки по величине соответствовали некропному шимпанзе. Они передвигались на четырех конечностях, жили на деревьях (дриопитек означает «древесная обезьяна»), питались плодами растений. Наибольшего видового разнообразия дриопитеки достигли 12 млн лет назад. Примерно в это время произошло разделение эволюционных линий африканских и азиатских гоминоидов.

Таким образом, благодаря окаменелостям удастся проследить эволюционный путь приматов от первых полуобезьян до ранних человекообразных обезьян. Далее в палеонтологической летописи следует промежуток, плохо заполненный ископаемыми останками. Дело в том, что горные породы возрастом 12—4 млн лет (где следует искать окаменелости) редко встречаются вблизи от земной поверхности. Тем не менее поиски продолжаются; недавно найдены фрагменты конечностей и несколько зубов существа, жившего 6 млн лет назад.

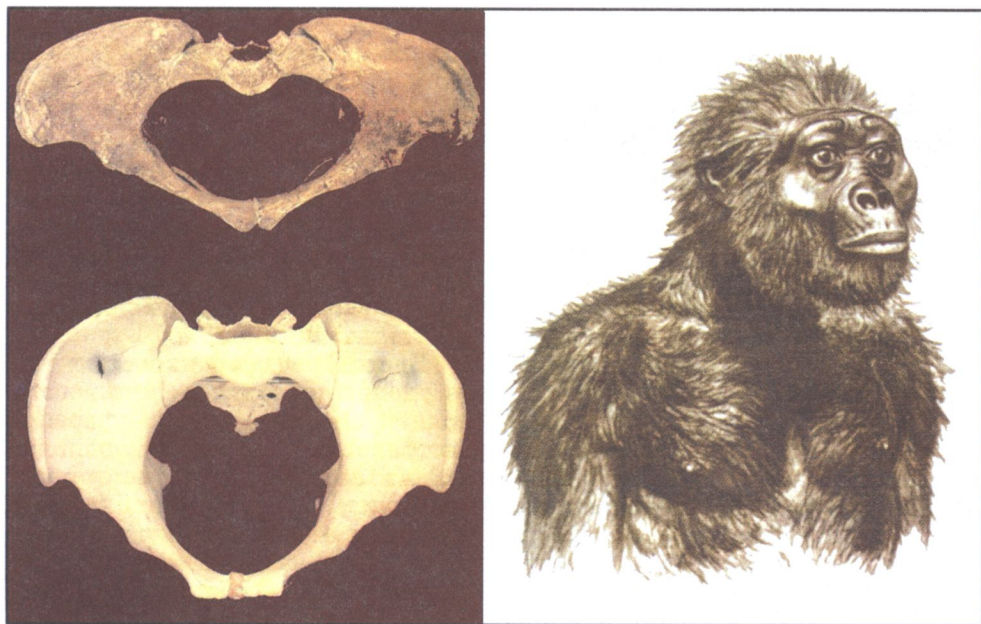
В промежуток времени 25—5 млн лет назад произошли значительные географические изменения. Антарктика покрылась ледяным щитом. Уровень Мирового океана понизился. Климат стал более холодным и сухим. Примерно 8 млн лет назад в земной коре образовалась грандиозная трещина, идущая от Антарктики к Мертвому морю в Азии и пересекающая Африку. Вследствие этих событий восточная часть Африки, представлявшая ранее высокое лесистое плато, опустилась и превратилась в саванну — открытую местность, заросшую высокой травой, с изредка встречающимися деревьями.

Геологический катаклизм разделил древних человекообразных обезьян на две группы. Те обезьяны, которые остались на возвышенности, продолжали жить на деревьях. Их потомки — современные горилла и шимпанзе.

Другая группа обезьян оказалась в саванне. Они стали приспосабливаться к существованию на открытой местности. Это были *австралопитеки* — обезьяноподобные существа, впервые появившиеся в Восточной Африке.

Австралопитеки. В 1924 г. профессор анатомии Йоханнесбургского университета Реймонд Дарт обнаружил на юге Африки череп с полным набором молочных зубов и с начавшими прорезываться коренными зубами. По расположению затылочного отверстия череп должен был принадлежать прямоходящему существу. Однако по ряду анатомических особенностей он не мог принадлежать ни человеку, ни детенышу современных обезьян. Дарт назвал обладателя черепа *Australopithecus africanus* — южной (от лат. «аустралис») обезьяной (греч. «питекус») из Африки.

С тех пор в различных местах Африканской саванны были обнаружены останки австралопитеков, принадлежавшие не менее чем 500 особям. Самая древняя окаменелость — фрагмент челюсти австралопитека, обнаруженный в Кении. Его возраст 5,5 млн лет. Анализ найденных окаменелостей показал, что на территории Африки существовало несколько видов австралопитеков.



А

Б

Рис. 93. Австралопитек афарский.

А — таз самки австралопитека (вверху) в сравнении с тазом современной женщины (внизу); Б — реконструкция внешнего облика

Афарский австралопитек. Наиболее известное и богатое окаменелостями австралопитеков место — это пустыня Афар в Эфиопии. Найденные там окаменелости, по мнению исследователей, принадлежат одному виду, получившему название *Australopithecus afarensis* (австралопитек из Афара). Предполагаемое время существования этого вида 4—3 млн лет назад.

Самой известной находкой окаменелостей афарского австралопитека считается скелет взрослой женской особи. Скелет был обнаружен американскими учеными в ноябре 1974 г. на севере Эфиопии. Его возраст примерно 3,5 млн лет. Особое значение находки связано с тем, что сохранилось 40% костей скелета. Это самый древний наиболее полный скелет из всех останков прямоходящих предков человека, которые когда-либо были найдены.

Расположение костей таза, строение тазобедренного и коленного суставов австралопитека свидетельствуют о том, что он постоянно ходил на двух ногах (рис. 93, А). Вероятно, прямохождение сформировалось 4 млн лет назад, а возможно, и несколько раньше. Предположение подтверждается окаменевшими отпечатками стоп прямоходящего примата, обнаруженными в 1977 г. в Танзании, где примерно 3,7 млн лет назад по слою свежесвалившегося пепла после

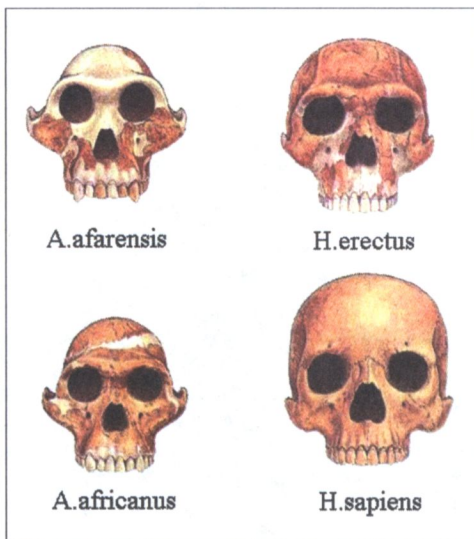


Рис. 94. Строение черепа австралопитеков (слева) и людей (справа)

австралопитеков были характерны обезьяньи черты — низкий лоб, надглазничный валик, плоский нос, выступающие вперед челюсти (рис. 93, Б).

Афарские австралопитеки были всеядными существами. Об этом свидетельствуют особенности их зубов: большие резцы и клыки (рис. 94), щербины в передних зубах, сильно стертая эмаль коренных зубов. Австралопитеки использовали в пищу плоды, клубни, семена растений, а также мясо животных. Питание мясом играло важную роль в засушливые периоды, когда растительная пища становилась скудной. Австралопитеки, возможно, использовали в пищу то, что оставалось от добычи хищников, — кости и черепа с головным мозгом. Хищники были не в состоянии раздробить эти кости зубами. Чтобы извлечь костный или головной мозг, австралопитеки вынуждены были пользоваться камнями. Это подтверждается найденными костями животных, на поверхности которых есть следы как от зубов хищников, так и от ударов камнями.

Другие виды австралопитеков. Примерно 3 млн лет назад по территории Африки расселился вид *Australopithecus africanus*. Большинство окаменелостей этого вида обнаружено в Южной Африке. Внешне африканские австралопитеки были похожи на афарских: рост 1—1,3 м, масса 20—40 кг. От афарских африканские австралопитеки отличались прежде всего увеличенными коренными зубами и уменьшенными клыками (рис. 94). По-видимому, они питались преимущественно растительной пищей. Вид *Australopithecus africanus* прекратил свое существование около 2 млн лет назад.

извержения вулкана прошли два гоминида, оставив цепочку следов длиной 23 м.

Находясь на земле, австралопитеки передвигались на двух ногах. Однако немало времени они проводили на деревьях. Об этом свидетельствуют длинные руки, слегка изогнутые кости пальцев рук и ног. Вероятно, австралопитеки спасались на деревьях от наземных хищников.

Благодаря сохранности скелета удалось довольно точно восстановить внешний облик афарских австралопитеков. Они были похожи на небольших прямоходящих шимпанзе, ростом 1—1,3 м и массой в среднем 30 кг. Объем мозга был немного больше, чем у шимпанзе, и составлял в среднем 410 см³. Самцы были крупнее самок. Для лица афарских

Одновременно с изящно сложенным африканским австралопитеком 2,5—1 млн лет назад существовали два вида массивных австралопитеков. Это были *Australopithecus robustus* (австралопитек могучий) в Южной Африке и *Australopithecus boisei* (австралопитек Бойса), названный в честь английского предпринимателя, финансировавшего экспедиции ученых в Восточной Африке. Рост массивных австралопитеков достигал 1,8 м, масса — 80 кг. Объем мозга был около 550 см³. Характерный признак найденных черепов — высокий черепной гребень, к которому крепились мощные жевательные мышцы и массивные челюсти. Эти особенности свидетельствуют о том, что массивные австралопитеки были травоядными существами. Внешне они были похожи на прямоходящих горилл.

Эволюция австралопитеков. Строение зубов и челюстей разных видов австралопитеков показывает, что их эволюция шла в направлении приспособления к растительной пище. Главными конкурентами поздних австралопитеков, вероятнее всего, были другие травоядные животные саванны. Немалую опасность представляли хищники, охотившиеся на травоядных животных. Таким образом, австралопитеки оказались зажатыми между более приспособленными к жизни на открытой местности четвероногими травоядными животными, с одной стороны, и более жизнеспособными всеядными организмами — с другой. Австралопитеки не выдержали конкуренции и вымерли около 1 млн лет назад.

Наименее специализированными в отношении питания были афарские австралопитеки. Этот факт, а также ряд особенностей ископаемых костей позволяют предполагать, что афарские австралопитеки могли быть предками первых представителей человеческого рода.

- 1. Назовите основные этапы эволюции приматов.
- 2. Охарактеризуйте окаменелости австралопитеков. Что известно об образе жизни этих существ?
- 3. Почему вымерли австралопитеки? Какой из видов австралопитеков — вероятный предок рода *Номо*?

§ 64. Первые представители рода *Номо*

Сравнение окаменелостей прямоходящих приматов не позволяет провести точную грань между австралопитеками и первыми людьми. Поскольку человек отличается от животных тем, что создает и активно использует разнообразные орудия труда, общепризнанным критерием «человечности» ископаемых двуногих приматов служат следы их орудийной деятельности.

Человек умелый. В 1959 г. в ущелье Олдувай (Танзания) были обнаружены простейшие орудия — камни со следами искусственной обработки (рис. 95, 1). Хотя они были найдены в том же слое горных пород, в котором сохранились окаменелости поздних австралопитеков, анализ строения кисти австралопитеков вызвал сомнения относительно их способности к обработке камней.

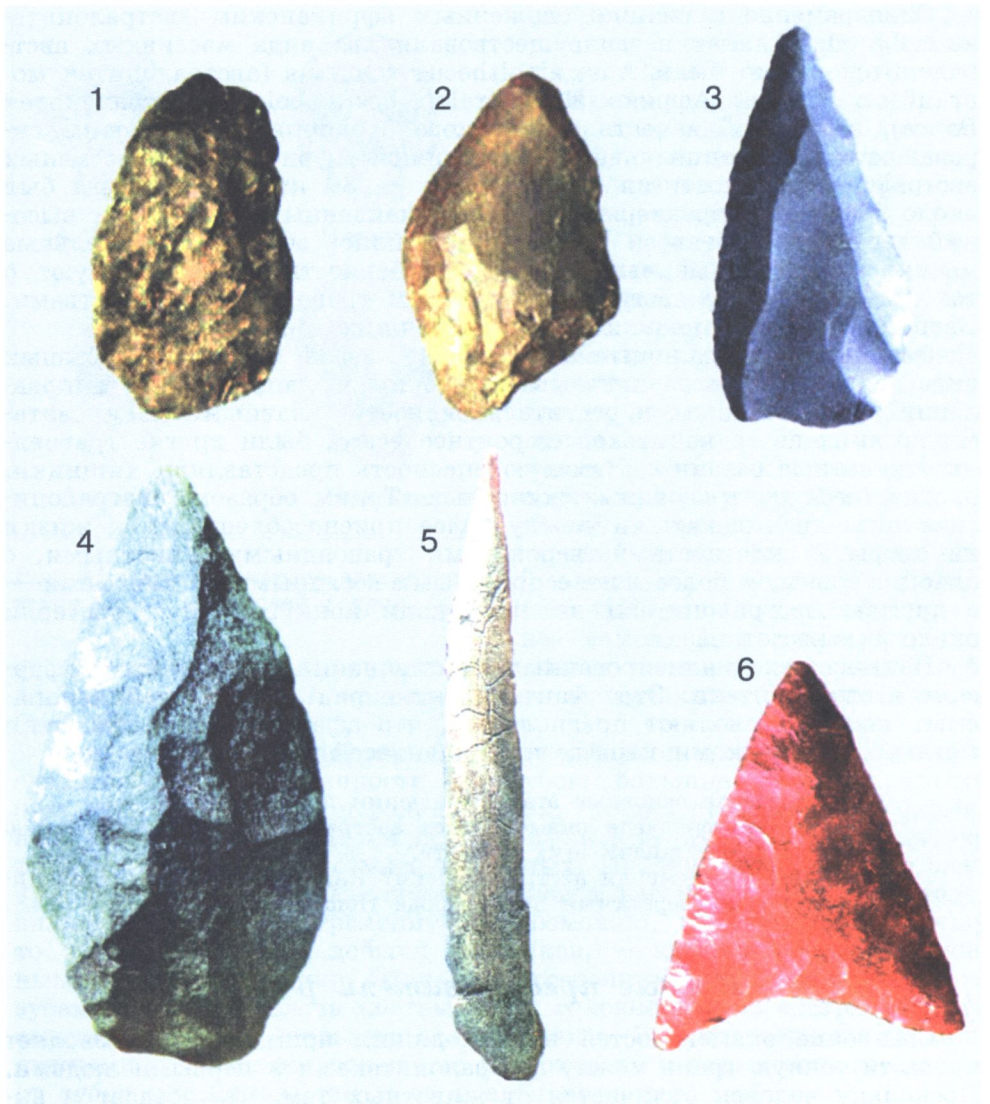


Рис. 95. Каменные орудия древних людей.

1 — рубило человека умелого; 2 — рубило человека прямоходящего; 3 — неандертальский остроконечник; 4—6 — кроманьонские наконечники

Окаменелые останки создателей олдувайских орудий были обнаружены в 60-х гг. XX в. английским исследователем Луисом Лики. Чтобы подчеркнуть, что найденные существа являлись творцами древнейших каменных орудий, им дали название *Homo habilis* — чело-

век умелый. С тех пор обнаружено около 60 ископаемых останков этого вида. Их возраст 1,5—2 млн лет.

Человек умелый был ростом не более 1,5 м и имел массу около 50 кг. Надглазничный валик, плоский нос, выступающие вперед челюсти по-прежнему придавали его лицу обезьяньи черты. Но по сравнению с австралопитеками голова человека умелого стала более округлой, мозг увеличился и занимал объем в среднем 650 см³ (объем мозга современного человека 1000—2000 см³). Анализ внутренней поверхности найденных черепов показал, что увеличение объема мозга было связано прежде всего с увеличением размеров лобных и теменных долей больших полушарий. Мозг человека умелого уже содержал структуры, которые у современного человека контролируют речь, но гортань, по-видимому, еще не была способна производить разнообразные звуки, свойственные современному человеку.

В отличие от австралопитеков человек умелый стал сооружать себе простейшие хижины. Об этом свидетельствует найденный в Олдувае круг из камней диаметром 4 м. Камни, по-видимому, прижили к земле ветки, служившие каркасом хижины. Возраст этого простейшего укрытия 1,8 млн лет.

На стоянках человека умелого обнаружено множество камней со следами искусственной обработки. Древние мастера использовали твердые горные породы, которые хорошо расщеплялись при ударе камнем о камень. Из них люди делали грубые рубила для резки мяса и дробления костей, скребла для обработки шкур, каменные молотки.

Таким образом, примерно 2 млн лет назад двуногие приматы стали систематически изготавливать каменные орудия труда. С этого момента и до 5 тыс. лет назад камень доминировал в человеческой технологии. Следует сказать, что, для того чтобы создать даже примитивное каменное орудие, необходимо предварительно мысленно представить его себе. А это уже шаг на пути к развитию абстрактного мышления. Человека умелого по праву считают первым представителем рода Homo и непосредственным предшественником вида человек прямоходящий.

Человек прямоходящий. Вскоре после опубликования книги Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» Эрнст Геккель, страстный популяризатор дарвинизма, на основе теоретических рассуждений составил эволюционное древо человека. На нем в качестве промежуточного звена на пути от обезьяны к человеку Геккель указал существо под названием питекантроп (от греч. «питекантропус» — обезьяночеловек).

Голландский ученый Эжен Дюбуа, увлеченный идеями Дарвина и находившийся под влиянием работ Геккеля, решил найти останки недостающего звена. Он отправился в Юго-Восточную Азию, где в 1891 г. на острове Ява обнаружил окаменелости питекантропа, жившего 700 тыс. лет назад. Эта находка явилась первым подтверждением гипотезы Дарвина о происхождении человека от ископаемой человекообразной обезьяны.



ЭЖЕН ДЮБУА (1858—1940) — голландский антрополог. В возрасте 29 лет, будучи преподавателем Амстердамского университета, отправился в Индонезию, где положил начало крупнейшим розыскам в истории науки — розыскам существа, которое объединяло бы в себе черты человекообразной обезьяны и человека. В 1891 г. усилия Дюбуа увенчались успехом: на берегу реки Соло (о. Ява) были найдены первые окаменелости человека прямоходящего.

В XX в. останки питекантропов были обнаружены не только на Яве, но и в Китае, Европе, Восточной Африке. В зависимости от места обнаружения окаменелости называли явантропами, синантропами, гейдельбергским человеком и др. По мере накопления окаменелостей ученые пришли к выводу, что все останки принадлежат одному ископаемому виду, получившему название *Homo erectus* — человек прямоходящий.

Прямоходящий человек был ростом 1,5—1,8 м, имел массу 40—70 кг. Обнаруженные черепа имеют надглазничный валик, низкий покатый лоб, но значительно большие размеры черепной коробки (рис. 94). Объем мозга варьировал от 800 до 1400 см³. Судя по рельефу внутренней поверхности черепов, в левом полушарии выделялись те участки коры, которые у современного человека контролируют способность говорить и понимать речь.

Человек прямоходящий впервые появился в Восточной Африке. Период его существования (1,6 млн — 200 тыс. лет назад) совпал с неоднократно происходившими оледенениями значительной части территории Северной Америки и Евразии. Во время оледенений поверхность морей опускалась более чем на 100 м ниже их современного уровня. Обнажались сухопутные перешейки между материками и островами. По ним прямоходящий человек распространился из Африки в Европу, Восточную и Юго-Восточную Азию. Самые древние его окаменелости, обнаруженные на Яве, имеют возраст 1,5 млн лет. Найденные в Европе окаменелости датируют 200—500 тыс. лет, но обнаруженные каменные орудия говорят о том, что прямоходящий человек появился в Европе гораздо раньше, примерно 1,5 млн лет назад.

Древнейшие люди жили группами, занимались охотой и собирательством растительной пищи, сооружали укрытия в виде шалашей или заселяли пещеры. Самые крупные жилища вмещали до 20 человек.

Человек прямоходящий первым начал систематически использовать огонь для обогрева жилищ, приготовления пищи, защиты от хищников, охоты. Но искусственно добывать огонь он, по-видимому, не умел. Человек получал огонь во время лесных пожаров, извержений вулканов, а затем заботливо поддерживал его в течение многих лет.

Усложнилась технология изготовления орудий труда. Каменные орудия стали более разнообразными и более тщательно обработанными (рис. 95, 2). Находки, обнаруженные на нескольких стоянках прямоходящего человека, дают представление о приемах охоты и животных, которые были ее объектом. Так, в Центральной Испании в долине между двумя холмами обнаружены скопления каменных орудий, костей животных, а также следы сгоревшей травы. Примерно 400 тыс. лет назад в этой долине группы людей поджидали появления крупных животных, мигрировавших на зиму на юг. Поджигая траву, охотники загоняли слонов, диких быков, лошадей, оленей, носорогов в естественную ловушку — болотистый овраг. Там охотники убивали животных. Следует отметить, что коллективная охота требовала от людей умения общаться между собой. Это стимулировало развитие речи, хотя на первых порах средством общения могли быть мимика и жесты.

Таким образом, в период существования первых представителей человеческого рода стали проявляться новые социальные закономерности, которые в дальнейшем станут главными факторами развития человеческого общества. Мышление, речь, хотя и в примитивной форме, изготовление орудий труда, использование огня, сооружение жилищ, возможно, изготовление одежды из шкур позволили древнейшим людям выжить в суровых климатических условиях и даже заселить холодные районы Евразии.

- 1. Охарактеризуйте окаменелые останки человека умелого.
- 2. Где и когда были найдены окаменелости человека прямоходящего? Каковы их особенности?

§ 65. Появление человека разумного

Заключительный этап формирования человека современного типа проходил 300—30 тыс. лет назад. Темпы эволюции популяций формирующихся людей были различными в разных местах. Они определялись как биологическими факторами (миграция, изоляция одних популяций, смешение других), так и набиравшими силу социальными факторами.

Неандертальский человек. Неандертальцы получили свое название по месту первой находки их окаменелых останков в долине Неандерталь близ Дюссельдорфа (Германия). Окаменелости были обнаружены в 1856 г., и поначалу к ним отнесли как к останкам современного человека, страдавшего рахитом, артритом и получившего при жизни несколько сильных ударов по голове (таково было за-



Рис. 96. Реконструкция внешнего облика древних людей.
Слева — неандерталец, справа — кроманьонка

ключение патологоанатома). Лишь после опубликования работ Дарвина окаменелости привлекли внимание ученых.

К настоящему времени в Европе и Юго-Западной Азии найдены останки около 200 неандертальцев. Возраст окаменелостей 30—300 тыс. лет. Наиболее хорошо изучены западноевропейские неандертальцы, которых называют классическими. Они жили 70—30 тыс. лет назад. Классические неандертальцы были мускулистыми и коренастыми людьми ростом 1,7 м и массой 70 кг. Плотное телосложение помогало им сохранять тепло в условиях холодного климата Европы ледникового периода. Обнаруженные черепа европейских неандертальцев имеют покатый лоб, надглазничные валики, затылочный бугор с большим основанием. Объем мозга составлял в среднем 1500 см^3 (рис. 96). Черепа неандертальцев, обитавших в Юго-Западной Азии, менее массивны, имеют высокий лоб, подбородочный выступ, слабо выраженные надглазничные валики.

Европейские неандертальцы жили в пещерах, служивших естественными укрытиями от холода суровых зим. Азиатские неандертальцы сооружали шалаши, покрывая их шкурами животных. Следы очагов говорят об использовании огня для обогрева жилищ. Неандертальцы умели разводить огонь, высекая искры из кусков колчедана.

В эпоху неандертальцев усложнилась технология обработки камня. Тщательно обрабатывая отщепы, неандертальцы создавали более разнообразные и более специализированные орудия по сравнению с орудиями своих предшественников (рис. 95, 3). Наличие среди орудий каменных и костяных игл свидетельствует о том, что неандер-

тальцы шили себе одежду из шкур. В качестве ниток они использовали сухожилия животных.

Неандертальцы, по-видимому, были весьма ловкими охотниками, так как их существование в холодный период напрямую зависело от успешности охоты. Объектами охоты были как мелкие (лисицы, зайцы, птицы), так и довольно крупные животные (северные олени, лошади, медведи, зубры и даже мамонты).

Неандертальцы первыми среди представителей человеческого рода стали систематически хоронить умерших. Могилы устраивались в полу пещер. Мертвых клали в позу спящего на боку человека и снабжали предметами, которые по представлению неандертальцев должны были сопутствовать умершему (оружие, орудия труда и др.). Существовал также культ животных, на которых велась охота.

Об искусстве неандертальцев известно крайне мало. Найдены костный амулет, испещренная царапинами галька, куски красного оксида железа, растертые в порошок соли марганца, возможно применявшиеся для раскрашивания тела.

Таким образом, физические данные и передовые по тем временам технические приемы сделали возможным выживание неандертальцев в условиях ледникового периода. Захоронения, ритуалы, зачатки искусства и религиозных верований говорят о достижении неандертальцами более высокого уровня развития самосознания, эмоций, абстрактного мышления по сравнению с их предшественниками.

Место неандертальцев в эволюции человека. Неандертальцы были тупиковой ветвью в эволюции человека. В Европе, Африке, Восточной Азии и Индонезии обнаружены черепа, большой объем (1300 см³), округлый затылок, выпрямленная лицевая часть, мелкие ровные зубы которых позволяют считать их принадлежащими древнейшим формам человека разумного. Возраст найденных черепов 100—300 тыс. лет, что говорит о существовании человека разумного задолго до появления классических неандертальцев.

По-видимому, человек прямоходящий, живший около 500 тыс. лет назад в Северной Африке, дал начало человеку современного физического типа (древнейшая форма *Homo sapiens*), который в результате нескольких волн миграций заселил сначала Юго-Западную Азию, а затем Европу. В Европе потомками первых миграционных волн человека прямоходящего явились классические неандертальцы. Ученые рассматривают их как высоко специализированный, адаптированный к холодному климату подвид человека разумного — *Homo sapiens neanderthalensis*. Классические неандертальцы достигли вершины своего развития во время последнего оледенения и исчезли около 30 тыс. лет назад.

Из окаменелостей неандертальцев удалось выделить и расшифровать несколько фрагментов митохондриальной ДНК. Сравнение нуклеотидной последовательности митохондриальной ДНК неандертальцев и современных людей подтвердило предположение, что неандертальцы — генетически отдельная, хотя и близкородственная современному человеку, ветвь. По этим данным, последний общий

предок современного человека и неандертальцев существовал 500 тыс. лет назад.

Примерно 30 тыс. лет назад морфологические изменения человека в основном завершились, и мир населили люди современного типа (подвид *Homo sapiens sapiens*).

Кроманьонцы. Впервые окаменелые останки человека современного физического типа, жившего в доисторическую эпоху, были найдены в 1868 г. на юго-западе Франции близ города Лез-Эзи. Во вре-

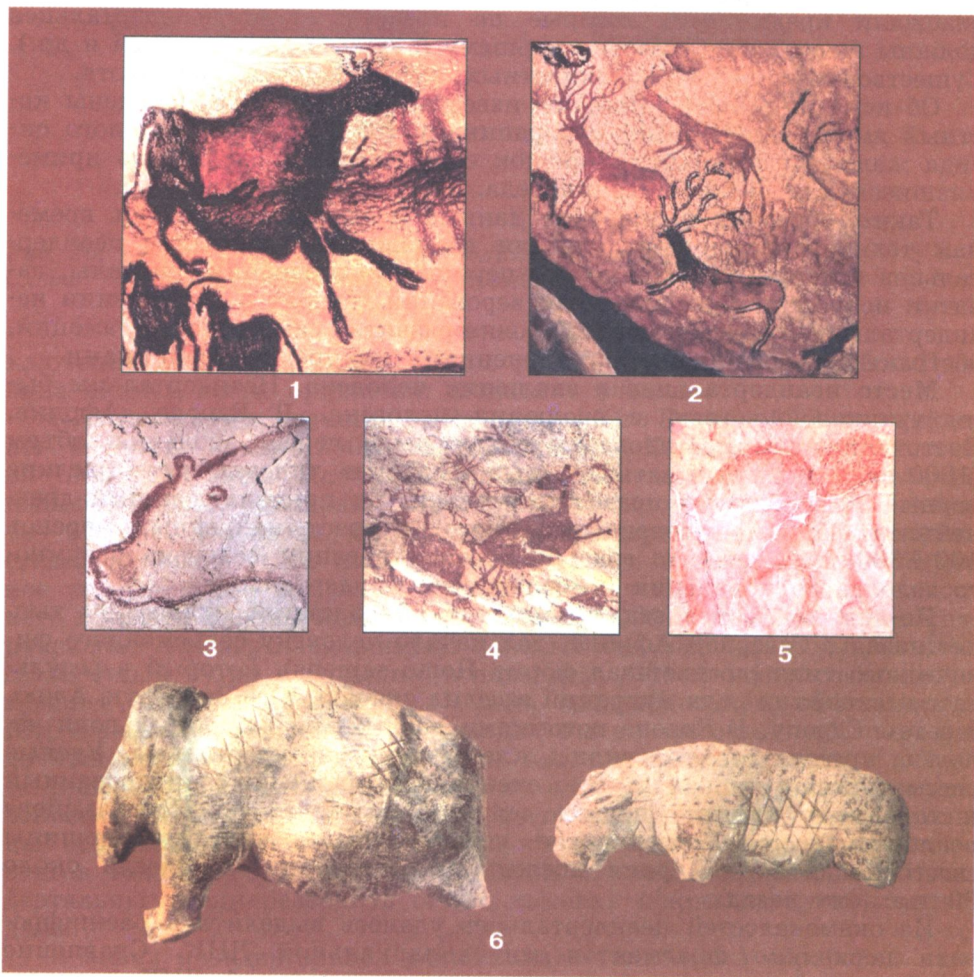


Рис. 97. Кроманьонское искусство — пещерные росписи во Франции (1—3), Южной Америке (4), на Южном Урале (5), скульптурные изображения животных (6)

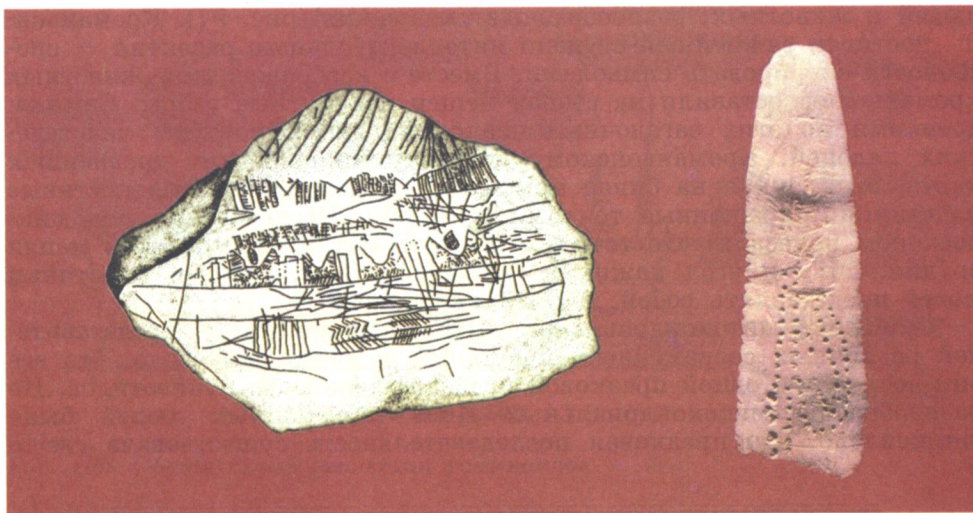


Рис. 98. Древнейшая карта, вырезанная на бивне мамонта, и костяная пластинка, возможно являющаяся лунным календарем

мая строительных работ в гроте Кро-Маньон были обнаружены четыре человеческих скелета, кремневые орудия, множество морских раковин и зубов животных с просверленными отверстиями. Людей, которым принадлежали окаменелости, назвали кроманьонцами.

Кроманьонцы были несколько ниже среднего нынешнего европейца. Рост мужчины составлял в среднем 170 см, масса — около 70 кг. Для черепов кроманьонцев характерны высокий лоб, прямая (не выступающая вперед) лицевая часть, отсутствующие или слабо развитые надглазничные валики, небольшие челюсти с мелкими ровными зубами, хорошо развитый подбородочный выступ. Объем мозга кроманьонца в среднем был равен 1400 см^3 . По мнению лингвистов и анатомов, расположение полостей носа и рта, удлиненная глотка позволяли кроманьонцам издавать звуки, гораздо более четкие и разнообразные, чем звуки, доступные их предшественникам. В целом по своему физическому строению кроманьонцы не отличались от современных людей (рис. 96).

Кроманьонцы жили во время последнего ледникового периода. Как и неандертальцы, они населяли пещеры либо сооружали жилища в виде шатров из шкур животных. На стоянках кроманьонцев обнаружены разнообразные, тщательно изготовленные из камня и костей животных орудия труда (рис. 95, 4—6). Были найдены иглы с ушками, крючки для ловли рыб, гарпуны, луки.

Кроманьонский человек был первым создателем музыки (найжены костяные дудочки) и, самое главное, художником. В пещерах обнаружены наскальные рисунки, на которых изображены отдельные животные и целые охотничьи сценки. Найжены костяные статуэтки

людей и животных, разнообразные украшения (рис. 97). Кроманьонцы достигли важнейшей ступени интеллектуального развития — способности оперировать символами. Вместе с изображениями животных кроманьонцы оставили на стенах пещер непонятные узоры. Самыми древними из этих загадочных знаков являются контуры человеческих ладоней. Кроманьонскому человеку принадлежит древнейшая карта, вырезанная на бивне мамонта, а также загадочные костяные пластинки, украшенные точками (рис. 98). Исследования под микроскопом показали, что тот, кто вырезал метки, многократно менял орудия, силу и угол нажима. Ученые считают, что эти пластинки могут представлять собой лунный календарь.

Сравнение митохондриальных ДНК, полученных от представителей различных современных популяций человека, показало, что все они восходят к одной предковой последовательности нуклеотидов. По разнообразию митохондриальных ДНК современных людей было установлено, что предковая последовательность существовала где-то

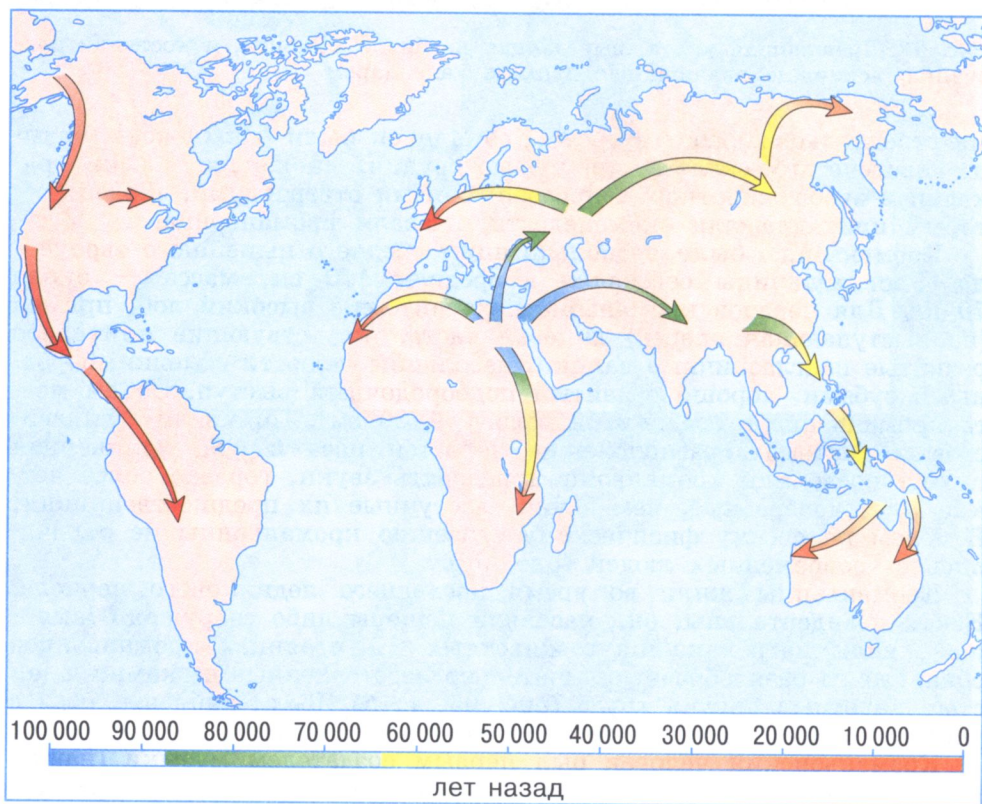


Рис. 99. Расселение современного человека за последние 100 тыс. лет



Рис. 100. Общая схема эволюции гоминоидов

в Восточной Африке около 200 тыс. лет назад. Таким образом, несмотря на то что представители австралопитеков и людей видов человек прямоходящий, человек умелый и человек разумный подвид неандертальский к этому времени широко расселились по Земле, они не стали родоначальниками современных людей. Кроманьонцы, вероятнее всего, произошли от небольшой группы древней формы человека разумного, жившего в Африке около 200 тыс. лет назад.

Раселение людей современного типа началось примерно 100 тыс. лет назад. Оно шло из Африки через Суэцкий перешеек в двух направлениях (рис. 99). Одна ветвь расселения была направлена в Юго-Восточную, Восточную и Северо-Восточную Азию, другая — в Западную Азию и Европу. Было несколько волн миграций доисторических людей из Северо-Восточной Азии через Берингов перешеек в Северную и далее в Южную Америку (40 тыс., 14—12 тыс., 9 тыс. лет назад). В Австралию и на острова Океании человек проник из Юго-Восточной Азии около 50 тыс. лет назад. 40 тыс. лет назад современный человек заселил Европу. В расселении человека существенную роль играли циклические изменения климата, происходившие с интервалом в десятки тысяч лет.

Общая схема истории возникновения и эволюции гоминоидов изображена на рисунке 100. На нем видно, что линии, ведущие к современным человекообразным обезьянам и человеку, разделились более 6 млн лет назад. Путь развития от животного до человека не был прямым и однозначным. Некоторые из предшественников человека не смогли его завершить и вымерли. Лишь одной небольшой группе доисторических людей развитие интеллекта, речи, социальных отношений, трудовой деятельности позволило не только успешно конкурировать с другими приматами, но и дать начало современному человечеству.

- 1. Охарактеризуйте окаменелые останки неандертальского человека. Что вам известно о жизни этих людей? Каково их место в эволюции человека?
- 2. Какие факты свидетельствуют о высоком развитии интеллекта кроманьонцев?
- 3. Какой континент можно считать прародиной современного человека? Почему?

§ 66. Факторы эволюции человека

Качественное своеобразие эволюции человека заключается в том, что ее движущими силами были не только биологические, но и социальные факторы, причем именно последние имели решающее значение в процессе становления человека и продолжают играть ведущую роль в развитии современного человеческого общества.

Биологические факторы эволюции человека. Человек, как любой другой биологический вид, появился на Земле в результате взаимосвязанного действия факторов эволюции живого мира. Каким же образом естественный отбор способствовал закреплению тех морфологических особенностей человека, которыми он отличается от ближайших родственников среди животных?

Основными причинами, заставившими некогда древесных животных перейти к жизни на земле, были сокращение площади тропических лесов, соответственное уменьшение кормовой базы и, как следствие, укрупнение размеров тела. Дело в том, что увеличение размеров тела сопровождается возрастанием абсолютных, но снижением относительных (т. е. на единицу массы тела) потребностей в пище. Крупные животные могут позволить себе питание менее калорийной пищей. Сокращение площади тропических лесов усилило конкуренцию между обезьянами. Разные виды по-разному подошли к решению вставших перед ними проблем. Некоторые научились быстро бегать на четырех конечностях и освоили открытую местность (саванну). Примером служат павианы. Гориллам их огромная физическая мощь позволила остаться в лесу, находясь при этом вне конкуренции. Шимпанзе оказались менее специализированными из всех человекообразных обезьян. Они могут ловко лазить по деревьям и довольно быстро бегать по земле. И только гоминиды решили вставшие перед ними проблемы уникальным способом: они освоили передвижение на двух ногах. Почему этот способ передвижения оказался для них выгодным?

Одним из следствий увеличения размеров тела является удлинение продолжительности жизни, что сопровождается удлинением периода беременности и замедлением темпов размножения. У человекообразных обезьян один детеныш рождается раз в 5—6 лет. Его гибель в результате несчастного случая оказывается очень дорогой потерей для популяции. Двуногим человекообразным обезьянам удалось избежать подобной критической ситуации. Гоминиды научились заботиться одновременно о двух, трех, четырех детенышах. Но это

потребовало больше времени, сил и внимания, которые самка должна была уделять своему потомству. Она вынуждена была отказаться от многих других форм активности, в том числе и от поиска пищи. Этим занимались самцы и бездетные самки. Освобождение передних конечностей от участия в передвижении позволило приносить больше пищи для самок и детенышей. В сложившейся ситуации передвижение на четырех конечностях стало ненужным. Напротив, прямохождение дало гоминидам ряд преимуществ, самым ценным из которых оказалась спустя 2 млн лет возможность изготовления орудий труда.

Социальные факторы эволюции человека. Создание и использование орудий труда повысило приспособленность древнего человека. С этого момента любые наследственные изменения в его организме, оказывавшиеся полезными в орудийной деятельности, закреплялись естественным отбором. Эволюционным преобразованием подвергались передние конечности. Судя по окаменелостям и орудиям труда, постепенно менялась рабочая позиция руки, способ захвата, положение пальцев, силовое напряжение. В технологии изготовления орудий сокращалось число сильных ударов, увеличивалось количество мелких и точных движений кисти и пальцев, фактор силы стал уступать фактору точности и ловкости.

Следствием использования орудий при разделке туш и приготовления пищи на огне стало уменьшение нагрузки на жевательный аппарат. На черепе человека постепенно исчезли те костные выступы, к которым у обезьян крепятся мощные жевательные мышцы. Череп стал более округлым, челюсти — менее массивными, лицевой отдел — выпрямленным (рис. 101).

Орудие труда может быть сделано только в том случае, если в воображении его создателя складывается мысленный образ и осознанная цель труда. Трудовая деятельность человека помога-



Рис. 101. Изменение пропорций черепа в ходе эволюции гомининов

ла развитию способности воспроизводить в уме связанные представления о предметах и манипуляциях с ними.

Предпосылкой к развитию речи должен был служить достаточно развитый мозг, позволивший человеку ассоциировать разнообразные звуки и представления. Речь обязана своим происхождением подражанию и видоизменению различных естественных звуков (голосов животных, инстинктивных криков самого человека). Преимущества сплочения сообщества с помощью речевых сигналов становились очевидными. Тренировка и подражание делали речь все более членораздельной и совершенной.

Таким образом, отличительные особенности человека — мышление, речь, способность к орудийной деятельности — возникли в ходе и на основе его биологического развития. Благодаря этим особенностям человек научился противостоять неблагоприятным воздействиям среды в такой мере, что его дальнейшее развитие стало определяться не столько биологическими факторами, сколько умением создавать совершенные орудия труда, устраивать жилища, добывать пищу, разводить скот и выращивать съедобные растения. Формирование этих навыков происходит путем обучения и возможно только в условиях человеческого общества, т. е. в социальной среде. Поэтому орудийную деятельность наряду с общественным образом жизни, речью и мышлением называют социальными факторами эволюции человека. Дети, выросшие изолированно от людей, не умеют говорить, не способны к умственной деятельности, к общению с другими людьми. Их поведение больше напоминает поведение животных, среди которых они оказались вскоре после рождения.

Формирование человека неразрывно связано с формированием человеческого общества. Другими словами, антропогенез неотделим от социогенеза. Вместе они составляют единый процесс становления человечества — антропосоциогенез.

Соотношение биологических и социальных факторов в эволюции человека. Биологические факторы играли решающую роль на ранних этапах эволюции гоминид. Почти все они продолжают действовать в настоящее время. Мутационная и комбинативная изменчивость поддерживают генетическую разнокачественность человечества. Колебания численности людей во время эпидемий, войн случайным образом меняет частоты генов в популяциях человека. Перечисленные факторы совместно поставляют материал для естественного отбора, который действует на всех стадиях развития человека (выброска гамет с хромосомными перестройками, мертворождения, бесплодные браки, смерть от болезней и др.).

Единственным биологическим фактором, утратившим свое значение в эволюции современного человека, является изоляция. В эпоху совершенных технических средств передвижения постоянная миграция людей привела к тому, что почти не осталось генетически изолированных групп населения.

За последние 40 тыс. лет физический облик людей почти не изменился. Но это не означает прекращения эволюции человека как

биологического вида. Следует заметить, что 40 тыс. лет — это всего лишь 2% от времени существования человеческого рода. Уловить морфологические изменения человека за столь короткий в геологическом масштабе отрезок времени крайне сложно.

По мере становления человеческого общества возникла особая форма связи между поколениями в виде преемственности материальной и духовной культуры. По аналогии с системой наследования генетической информации можно говорить о системе наследования культурной информации. Их отличия заключаются в следующем. Генетическая информация передается от родителей к потомкам. Культурная информация доступна любому человеку. Смерть человека приводит к безвозвратному исчезновению уникальной комбинации его генов. Напротив, опыт, накопленный человеком, вливается в общечеловеческую культуру. Наконец, скорость распространения культурной информации гораздо больше скорости передачи генетической информации. Следствием указанных различий является то, что современный человек как социальное существо развивается гораздо быстрее, чем как существо биологическое.

В ходе эволюции человек приобрел величайшее преимущество. Он научился поддерживать гармонию между своим неизменяющимся телом и изменяющейся природой. В этом заключается качественное своеобразие эволюции человека.

Человеческие расы. В современном человечестве выделяют три основные расы: *европеоидную, монголоидную и экваториальную (негро-австралоидную)*. Расы — это большие группы людей, отличающиеся некоторыми внешними признаками, такими, как цвет кожи, глаз и волос, форма волос, черты лица. Формированию расовых признаков способствовало то, что расселение человека по Земле 100—10 тыс. лет назад проходило немногочисленными группами, составлявшими небольшую часть исходной популяции. Это привело к тому, что вновь образовавшиеся изолированные популяции отличались друг от друга концентрациями тех или иных генов. Так как народонаселение Земли в течение этого периода было очень невелико (не более 3 млн человек 15 тыс. лет назад), вновь образовавшиеся популяции в разных частях света развивались изолированно друг от друга.

В разных климатических условиях под действием естественного отбора на основе отличающихся генофондов сформировались характерные внешние черты человеческих рас. Однако это не привело к образованию разных видов, и представителей всех рас относят к одному биологическому виду — человек разумный. По способности к познанию, к трудовой деятельности, творческим способностям все расы одинаковы. В настоящее время расовые признаки не являются приспособительными. Увеличение народонаселения, резкое снижение уровня изоляции популяций, постепенное исчезновение расовых, этнических и религиозных предрассудков приводят к размыванию межрасовых различий. По-видимому, в будущем эти различия должны исчезнуть.

- 1. Что подразумевают под биологическими и социальными факторами эволюции человека?
- 2. Антропогенез неотделим от социогенеза. Обоснуйте это утверждение.
- ▶ 3. На конкретных примерах покажите, что уникальные биологические формы (какой, бесспорно, является человек) могут формироваться в результате действия обычных биологических факторов.
- ▶ 4. Подводя итоги обсуждению возможных способов развития человека из некоторой низшей формы, Ч. Дарвин в своей книге «Происхождение человека и половой отбор» сделал вывод, что «имеющиеся у человека физические признаки приобретены в результате действия естественного отбора, а некоторые — полового отбора». Герцог Аргайль заметил, что в целом «организация человека отклонилась от организации животных в сторону большей физической беспомощности и слабости — уклонение, которое из всех других всего меньше можно приписать естественному отбору». Дарвин блестяще вышел из этой ситуации. А что бы ответили вы с позиций современных знаний об эволюции человека?
- ▶ 5. Продолжается ли эволюция человека как биологического вида? Как вы считаете, останется ли человек разумный единым видом?
- ▶ 6. Приведите примеры, доказывающие, что культурное развитие человечества идет гораздо быстрее, чем биологическое. Почему?

Глава XV. ЭКОСИСТЕМЫ

§ 67. Предмет экологии. Экологические факторы среды

Живые организмы и их неживое окружение неразрывно связаны друг с другом и находятся в постоянном взаимодействии. Совместно живущие организмы различных видов обмениваются веществом и энергией между собой и окружающей их физической средой. Эта сеть вещественно-энергетических взаимосвязей объединяет живые организмы и окружающую их среду в сложные *экологические системы*.

Предмет экологии. *Экология* (от греч. «ойкос» — жилище, убежище и «логос» — наука) — это наука о взаимоотношениях живых организмов и среды их обитания. Экология занимается отдельными организмами, популяциями (состоящими из особей одного вида), сообществами (состоящими из популяций) и экосистемами (включающими сообщества и окружающую их среду). Экологи изучают, как среда влияет на живые организмы и как организмы воздействуют на среду. Исследуя популяции, экологи решают вопросы об отдельных видах, об устойчивых изменениях и колебаниях численности популяций. При изучении сообществ рассматривается их состав или структура, а также прохождение через сообщества энергии и вещества, т. е. то, что называют *функционированием сообществ*.

Экология занимает значительное место среди других биологических дисциплин и связана с генетикой, эволюционным учением, этологией (наукой о поведении), физиологией.

Самая тесная связь существует между экологией и теорией эволюции. Благодаря естественному отбору в процессе исторического развития органического мира оставались лишь те виды, популяции и сообщества, которые в борьбе за существование выживали и приспособлялись к меняющейся среде обитания.

Понятие «экология» распространено очень широко. Под экологией в большинстве случаев понимают любое взаимодействие человека и природы или, чаще всего, ухудшение качества окружающей нас среды, вызванное хозяйственной деятельностью. В этом смысле экология касается каждого из членов общества.

Экология, понимаемая как качество окружающей среды, воздействует на экономику и определяется ею, вторгается в социальную жизнь, влияет на внутреннюю и внешнюю политику государств и зависит от политики.

В обществе растет беспокойство по поводу ухудшающегося состояния окружающей среды и начинает формироваться чувство ответственности за состояние природных систем Земли. *Экологическое мышление*, т. е. анализ всех принимаемых хозяйственных решений с точки зрения сохранения и улучшения качества окружающей среды, стало абсолютно необходимым при разработке любых проектов освоения и преобразования территорий.

Экологические факторы. Природа, в которой обитает живой организм, является *средой его обитания*. Окружающие условия многообразны и изменчивы. Не все факторы среды с одинаковой силой воздействуют на живые организмы. Одни могут быть необходимы для организмов, другие, наоборот, вредны; есть такие, которые вообще безразличны для них. Факторы среды, которые воздействуют на организм, называют *экологическими факторами*.

По происхождению и характеру действия все экологические факторы разделяют на *абиотические*, т. е. факторы неорганической (неживой) среды, и *биотические*, связанные с влиянием живых существ. Эти факторы подразделяют на ряд частных факторов.

Экологические факторы

Факторы	
абиотические	биотические
<p>Свет, температура, влага, ветер, воздух, давление, течения, долгота дня и т. д.</p> <p>Механический состав почвы, ее водопроницаемость и влагоемкость</p> <p>Содержание в почве или воде элементов питания, газовый состав, соленость воды, естественный фон радиоактивности</p>	<p>Влияние растений на других членов биоценоза</p> <p>Влияние животных на других членов биоценоза</p> <p>Антропогенные факторы, возникающие в результате деятельности человека, например выбросы тяжелых металлов, радионуклидов</p>

Биологический оптимум. Часто в природе бывает так, что одни экологические факторы находятся в изобилии (например, вода и свет), а другие (например, азот) — в недостаточных количествах. Факторы, снижающие жизнеспособность организма, называют *ограничивающими*. Например, ручьевая форель живет в воде с содержанием кислорода не менее 2 мг/л. При содержании в воде кислорода менее 1,6 мг/л форель гибнет. Кислород — ограничивающий фактор для форели.

Ограничивающим фактором может быть не только его недостаток, но и избыток. Тепло, например, необходимо всем растениям. Однако если продолжительное время летом стоит высокая темпера-

тура, то растения даже при увлажненной почве могут пострадать из-за ожогов листьев.

Следовательно, для каждого организма существует наиболее подходящее сочетание абиотических и биотических факторов, оптимальное для его роста, развития и размножения. Наилучшее сочетание условий называют *биологическим оптимумом*.

Выявление биологического оптимума, знание закономерностей взаимодействия экологических факторов имеют большое практическое значение. Умело поддерживая оптимальные условия жизнедеятельности сельскохозяйственных растений и животных, можно повышать их продуктивность.

Приспособленность организмов к среде обитания. В процессе эволюции организмы приспособились к конкретным условиям среды обитания. У них выработались специальные приспособления, позволяющие избежать или преодолеть действие неблагоприятного фактора. Например, растения пустыни могут переносить длительную засуху, так как они обладают различными приспособлениями к добыванию воды и уменьшению испарения. Одни растения имеют глубокие и разветвленные корневые системы, более эффективно поглощающие воду, другие (например, кактусы) накапливают воду в тканях. У некоторых растений листья имеют восковой налет и поэтому меньше испаряют влагу. В сухой сезон многие растения уменьшают листовую поверхность, а отдельные кустарники сбрасывают все листья и даже целые ветки. Чем мельче листья, тем меньше испарение и тем меньше надо воды, чтобы выжить в жару и засуху.

Характерная черта приспособлений организмов — поселение в такой среде, где условия для жизнедеятельности ближе всего к их биологическому оптимуму. Организмы всегда приспосабливаются ко всему комплексу экологических факторов, а не к одному какому-либо фактору.

- 1. Какую роль различные абиотические факторы (температура, влажность) играют в жизни высших растений и животных?
- ▶ 2. Приведите примеры использования человеком знаний о взаимоотношениях организмов в своей практической деятельности.
- ▶ 3. Приведите примеры биологического оптимума для известных вам растений, животных, грибов.
- ▶ 4. Объясните, как изменения экологического фактора влияют на урожай.

§ 68. Взаимодействие популяций разных видов

В природе существуют сложные и очень разные связи между популяциями, так как все они вступают в те или иные пищевые и территориальные взаимоотношения. Невзаимодействующих популяций и видов в сообществе нет.

Конкуренция. Явление конкуренции мы уже разбирали, говоря о естественном отборе (см. § 47). Популяции, принадлежащие к раз-

ным видам, могут конкурировать между собой за жизненные ресурсы: воду и пищу, убежища, места кладки яиц и т. д. Конкуренция возникает в том случае, если различные виды обладают *сходными потребностями* в условиях жизни, пище, пространстве. Такие отношения, угнетающие оба вида, возникают, например, между культурными растениями и сорняками. Конкуренция проявляется тем резче, чем более сходны потребности взаимодействующих видов. В результате конкуренции наименее приспособленные организмы погибают.

Хищничество. Связь жертвы и хищника — одна из самых тесных и распространенных связей в сообществе. *Хищничеством* называют такие отношения, при которых особи одного вида поедают особей другого. Например, растительноядных насекомых поедают хищные насекомые (хищные осы, жуки, муравьи). Мелких хищных насекомых поедают крупные (муравьиный лев поедает муравьев).

Хищничество возможно не только между животными, но и между животными и растениями. Так, насекомоядные растения (например, росянка) являются хищниками по отношению к насекомым.

Хищничество практически никогда не приводит к полному истреблению жертвы. Волки, например, ежегодно убивают лишь 25% оленей. Приблизительно такую же величину имеет прирост популяции оленей в результате размножения.

Хищники, истребляя наиболее ослабленных особей, поддерживают состав и численность популяции на оптимальном уровне. В результате взаимосвязи хищник — жертва в природе осуществляется естественный отбор.

Паразитизм. *Паразитизм* — такая форма связи популяций, при которой паразит получает необходимые питательные вещества от организма хозяина, принося ему обычно вред, но не вызывая немедленной гибели. Смерть хозяина привела бы и к гибели паразита. Совместная эволюция паразита и хозяина выработала некоторое равновесие между этими организмами, при сохранении которого выживают оба. А вот новые паразиты вызывают обычно резкое снижение численности или даже гибель популяции хозяев. Например, американский каштан обитал в горных лесах Северной Америки, имел своих паразитов и благополучно с ними сосуществовал. Произраставший в Китае каштан тоже имел своих паразитов, в том числе паразитический гриб, поражающий кору деревьев. Этот гриб случайно в 1904 г. был завезен в США. Популяции американского каштана оказались неустойчивыми к новому паразиту, и к 1952 г. все крупные деревья погибли.

Паразитами могут быть грибы, животные, растения. Растения-паразиты используют в качестве хозяев другие растения. Типичными растениями-паразитами являются повилика, заразиха и др. Повилика, например, почти полностью лишена способности к фотосинтезу и все необходимые ей питательные вещества получает от хозяина.

Симбиотические связи организмов. *Симбиозом* называют такую форму существования популяций, при которой каждый вид извле-

кает пользу из связи с другим видом. Примером симбиоза являются азотфиксирующие клубеньковые бактерии, которые снабжают растения органическим азотом, получая от них сахара. Лишайники — это симбиоз гриба и водорослей. Водоросли снабжают гриб сахарами и получают от гриба минеральные соли, которые тот извлекает из древесины, породы, почвы и др.

Организмы, входящие в симбиоз, настолько приспособлены к совместному существованию, что часто не могут жить самостоятельно, а если некоторые симбионты живут отдельно, то не выдерживают конкуренции с другими видами.

Самые различные взаимоотношения и их совокупность приводят в конечном счете к обеспечению продолжения жизни сообщества.

- ▶ 1. В чем заключается сущность явления конкуренции? Какова его биологическая роль?
- ▶ 2. Приведите примеры конкуренции между организмами вашей местности.
- ▶ 3. Какое биологическое значение в природе имеют взаимоотношения между хищником и жертвой?
- ▶ 4. Почему в процессе эволюции возникли симбиотические взаимоотношения организмов?
- ▶ 5. К каким последствиям может привести полное уничтожение хищников в сообществе?

§ 69. Сообщества. Экосистемы

Понятие о сообществе и экосистеме. Группа популяций разных видов, населяющая определенную территорию, образует *сообщество*. Представление о любом ландшафте в первую очередь связывается с его растительностью. Тундра, тайга, листопадные леса, луга, степи, пустыни состоят из разнообразных растительных сообществ. Березовые леса отличаются от дубрав не только древесным составом, но и подлеском и травяным покровом. Каждое растительное сообщество населено свойственными ему сообществами животных, грибов и микроорганизмов.

Все сообщества растений, животных, микроорганизмов, грибов находятся в теснейшей связи друг с другом, создавая неразрывную систему взаимодействующих организмов и их популяций — *биоценоз*, который также называют *сообществом*. Можно выделить сообщества любого размера и уровня. Например, в сообществе степей — сообщество луговых степей, а в нем — сообщества растений, позвоночных и беспозвоночных животных, микроорганизмов.

Среда и сообщество, а также члены сообщества между собой обмениваются веществами и энергией: живые организмы из среды или друг от друга получают вещества и энергию и возвращают их обратно в окружающую среду. Благодаря этим процессам обмена, организованным в виде потока энергии и круговорота веществ, сообщество (биоценоз) и окружающая его среда представляют собой неразрывное единство, одну сложную систему. Такую систему называют



Рис. 102. Экосистема хвойного (сверху) и смешанного лесов

экосистемой или биогеоценозом (рис. 102). В последнее время термин «экосистема» употребляется чаще.

Функциональные группы организмов в сообществе. Любое сообщество состоит из совокупности организмов, которые по типу питания можно разделить на три функциональные группы. Зеленые растения — автотрофы. Они способны аккумулировать солнечную энергию в процессе фотосинтеза и синтезировать органические вещества. Автотрофы — это *продуценты*, т. е. *производители* органического вещества, первая функциональная группа организмов биоценоза.

Любое сообщество включает в себя также гетеротрофные организмы, которым для питания необходимы уже готовые органические вещества. Различают две группы гетеротрофов: *консументы*, или *потребители*, и *редуценты*, т. е. *разрушители*. К консументам относят животных. Травоядные животные употребляют растительную пищу, а плотоядные — животную. К редуцентам относят микроорганизмы — бактерии и микроскопические грибы. Редуценты разлагают выделения животных, остатки мертвых растений, животных и микроорганизмов и другие органические вещества. Разрушители питаются органическими соединениями, образующимися при разложении. В процессе питания редуценты минерализуют органические вещества до воды, ди-

оксида углерода и минеральных элементов. Продукты минерализации вновь используются продуцентами.

Следовательно, в экосистеме пищевые и энергетические связи идут в направлениях



Все три перечисленные группы организмов существуют в любом сообществе. В каждую группу входит множество популяций, населяющих экосистему. Только совместная работа всех трех групп обеспечивает функционирование экосистемы.

Примеры экосистем. Разные экосистемы отличаются друг от друга как по видовому составу организмов, так и по свойствам среды их обитания. Рассмотрим в качестве примеров листопадный лес и пруд.

В состав листопадных лесов входят буки, дубы, грабы, липы, клены, березы, осины, рябины и другие деревья, чья листва осенью опадает. В лесу выделяется несколько ярусов растений: высокий и низкий древесный, кустарников, трав и мохового напочвенного покрова. Растения верхних ярусов более светолюбивы и лучше приспособлены к колебаниям температуры и влажности, чем растения нижних ярусов. Кустарники, травы и мхи в лесу теневыносливы, летом они существуют в полумраке, который образуется после полного разветывания листвы деревьев. На поверхности почвы лежит подстилка, состоящая из полуразложившихся остатков опавшей листвы, веточек деревьев и кустарников, мертвых трав (рис. 103).



Фауна листопадных лесов богата. Много норных грызунов (мыши, полевки), землероющих насекомоядных (землеройки), хищников (лисица, барсук, медведь). Встречаются млекопитающие, живущие на деревьях (рысь, белка, бурундук). В группу крупных травоядных входят олени, лоси, косули. Широко распространены кабаны.

Рис. 103. Экосистема листопадного леса

Птицы гнездятся в различных ярусах леса: на земле, в кустарниках, на стволах или в дуплах и на вершинах деревьев. Много насекомых, которые питаются листьями (например, гусеницы) и древесиной (короеды). В подстилке и верхних горизонтах почвы, кроме насекомых, обитает громадное количество и других беспозвоночных животных (дождевые черви, клещи, личинки насекомых), масса грибов и бактерий.

Пример экосистемы, где средой жизни организмов служит вода, — известные всем пруды. На мелководье прудов поселяются укоряющиеся или крупные плавающие растения (камыш, рогоз, кувшинки). По всей толще воды на глубину проникновения света распространены мелкие плавающие растения, в основной массе водоросли, называемые *фитопланктоном*. Когда водорослей много, вода становится зеленой, как говорят «цветет». В фитопланктоне много диатомовых и зеленых водорослей, а также цианобактерий.

Личинки насекомых, головастики, ракообразные, растительноядные рыбы и моллюски питаются живыми растениями или растительными остатками, хищные насекомые и рыбы поедают разнообразных мелких животных, а крупные хищные рыбы охотятся и за растительноядными и за хищными, но более мелкими рыбами.

Организмы, разлагающие органические вещества (бактерии, жгутиковые, грибы), распространены по всему пруду, но особенно их много на дне, где накапливаются остатки мертвых растений и животных.

Мы видим, как непохожи и по внешнему виду, и по видовому составу популяций экосистемы леса и пруда. Среда обитания видов разная: в лесу — воздух и почва; в пруду — воздух и вода. Однако функциональные группы живых организмов однотипны. Продуценты в лесу — деревья, кустарники, травы, мхи; в пруду — плавающие растения, водоросли и синезеленые. В состав консументов в лесу входят звери, птицы, насекомые и другие беспозвоночные животные (последние населяют почву и подстилку). В пруду к консументам относятся насекомые, разные земноводные, ракообразные, растительноядные и хищные рыбы. Редуценты (грибы и бактерии) представлены в лесу наземными, в пруду водными формами.

Эти же функциональные группы организмов существуют во всех наземных (тундры, хвойные и лиственные леса, степи, луга, пустыни) и водных (океаны, моря, озера, реки, пруды) экосистемах.

- 1. Дайте определение сообщества, биогеоценоза, продуцентов, редуцентов, консументов. Приведите примеры биогеоценозов (экосистем) вашей местности.
- ▶ 2. Перечислите важнейшие компоненты экосистемы и раскройте роль каждого из них.
- ▶ 3. Как и почему изменится жизнь дубравы в тех случаях, если там: а) вырубил весь кустарник; б) химическим способом уничтожили растительноядных насекомых?

§ 70. Поток энергии и цепи питания

Поток энергии. Для осуществления любых жизненных процессов необходима энергия. Единственным источником энергии для зеленых растений является Солнце. В экосистемах, где солнечная энергия недоступна (например, дно океана), источником энергии для организмов служит окисление неорганических веществ.

Солнечная энергия, падающая на фотосинтезирующие органы растений, аккумулируется во вновь образующихся органических соединениях. Эта энергия используется продуцентами по-разному. Часть ее тратится на дыхание, т. е. на биологическое окисление (см. § 12, 13), часть запасается в виде вновь возникшей биомассы. *Биомасса* — это масса организмов определенной группы или сообщества в целом.

Некоторую долю созданной продуцентами биомассы съедают травоядные животные. Хищники потребляют травоядных животных и получают долю энергии. Часть энергии, полученной консументами с пищей, тратится на процессы, происходящие в клетках, а также выводится с продуктами жизнедеятельности в окружающую среду. Другая часть энергии идет на увеличение массы тела, рост и размножение и рассеивается в виде тепла.

Часть биомассы продуцентов, не съеденная животными, отмирает, и с отмершей биомассой аккумулированная в ней энергия поступает в почву в виде растительного опада.

Растительный опад, трупы и экскременты животных служат источником питательных веществ для редуцентов. Определенное количество энергии запасается в биомассе редуцентов, а часть рассеивается. Редуценты отмирают, и их клетки также разлагаются. Из продуктов разложения состоят органические вещества почвы.

Таким образом, энергия аккумулируется на уровне продуцентов, проходит через консументы и редуценты, входит в состав органических веществ почвы и рассеивается при разрушении ее разнообразных соединений.

Разобраный пример относится к наземным экосистемам. Подобным же образом происходят процессы и в водных экосистемах. Через любую экосистему проходит поток энергии, определенная часть которой используется каждым живым существом.

Цепи питания. Перенос энергии от ее источника (растений) через ряд организмов называют *пищевой цепью*.

Все живые организмы связаны между собой энергетическими отношениями, поскольку являются объектами питания других организмов. Травоядные животные (потребители первого порядка) поедают растения, первичные хищники (потребители второго порядка) поедают травоядных, вторичные хищники (потребители третьего порядка) поедают хищников помельче. Таким образом создаются пищевые цепи из продуцентов и консументов, которые на разных этапах, как это было показано в § 70, смыкаются с сообществом редуцентов (рис. 104).

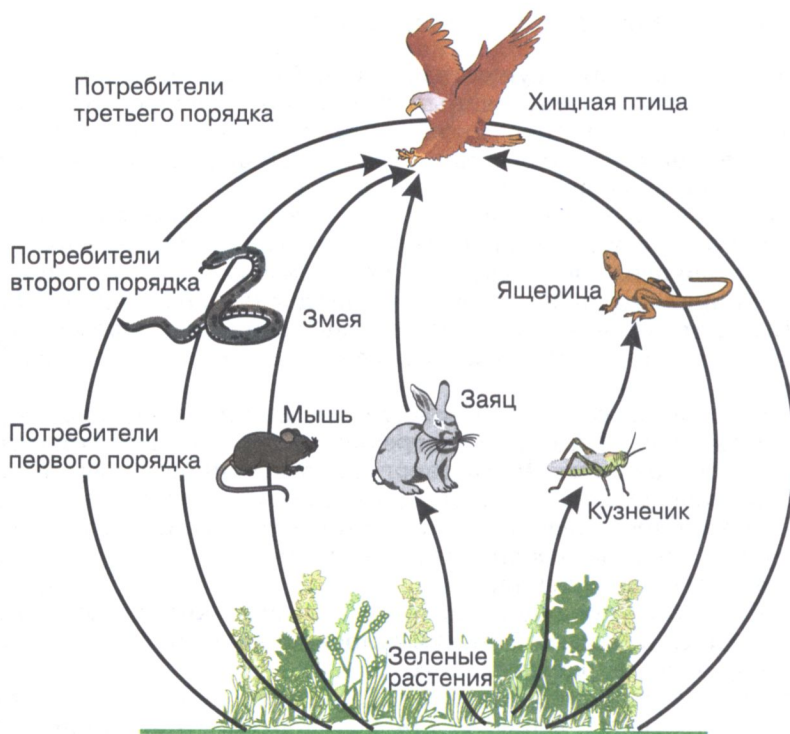


Рис. 104. Пищевые цепи в наземных экосистемах

Пищевые цепи разделяют на два типа. Один тип пищевой цепи начинается с растений и идет к растительноядным животным и далее к хищникам. Это так называемая *цепь выедания* (*пастбищная*). Другой тип начинается от растительных и животных остатков, экскрементов животных и идет к мелким животным и микроорганизмам, которые ими питаются. В результате деятельности микроорганизмов образуется полуразложившаяся масса — детрит. Такую цепь называют *цепью разложения* (*детритной*).

На суше пищевые цепи первого типа состоят обычно из 3—5 звеньев, например: растения → овца → человек — трехзвенная цепь; растения → кузнечики → ящерицы → ястреб — четырехзвенная цепь; растения → кузнечики → лягушки → змеи → орел — пятизвенная цепь. Через пищевые цепи биогеоценозов суши подавляющее количество прироста растительной биомассы поступает через опад в цепи разложения.

В морях и океанах обнаружено несколько типов пищевых цепей. В морях, расположенных на шельфе (например, Баренцево море), это: фитопланктон → мелкие рачки → рыбы, питающиеся мелкими рачками (сельдь, мойва) → хищные рыбы (треска) → морские мле-

копитающие (гренландский тюлень); в открытых районах океана: фитопланктон → зоопланктон (инфузории, рачки) → кальмары и рыбы, питающиеся мелкими рачками (макрель) → хищные рыбы (тунец) → крупные акулы и дельфины. В редких случаях, например в зонах подъема к поверхности глубинных вод (зоны апвеллинга), пищевая цепь сокращается до трех основных звеньев: фитопланктон → мелкие рыбы (анчоус) → хищные рыбы. В водах Антарктики и некоторых других районах Мирового океана конечным звеном наравне с млекопитающими выступают хищные птицы. В районах открытого океана основная часть фитопланктона проходит через цепь выедания. На шельфе (до глубины в среднем 200 м), наоборот, большая часть биомассы, накопленной фитопланктоном, оседает на дно, где включается в детритную пищевую цепь (рис. 105).

Все типы пищевых цепей всегда существуют в сообществе таким образом, что член одной цепи является также членом другой. Соединение цепей образует *пищевую сеть* экосистемы. Угнетение или разрушение любого звена экосистемы с неизбежностью отразится на экосистеме в целом. Поэтому вмешиваться в жизнь экосистем надо с большой осторожностью и осмотрительностью.

Экологическая пирамида. Пищевые сети внутри каждой экосистемы имеют хорошо выраженную структуру. Она характеризуется количеством и размером организмов на каждом уровне цепи питания. Как правило, при переходе с одного пищевого уровня на другой численность особей уменьшается, а их размер увеличивается. Например, в приведенной выше четырехзвенной цепи на 1 га травяной экосистемы насчитывается около 9 млн растений (первый пищевой уровень), свыше 700 тыс. растительноядных насекомых (второй уровень), больше 350 тыс. хищных насекомых и пауков (третий уровень) и всего три птицы (четвертый уровень). Как мы видим, образуется *пирамида чисел*, основание которой в 3 млн раз шире, чем вершина.

Только часть энергии, поступившей на определенный уровень биоценоза, передается организмам, находящимся на более высоком пищевом уровне. С уровня на уровень переходит около 10% энергии. Можно подсчитать, что энергия, которая доходит до пятого уровня (например, до орла в цепи: растения → кузнечики → лягушки → змеи → орел), составляет всего 0,01% энергии, поглощенной продуцентами. Таким образом, передача энергии с одного пищевого уровня на другой происходит с очень малым КПД. Это объясняет уменьшение числа и массы организмов на каждом последующем уровне и ограниченность количества звеньев в пищевой цепи.

Продукция экосистем. Любую экосистему характеризуют два важных параметра — *биомасса* и ее *прирост* за год, т. е. урожай. Прирост биомассы, созданной за единицу времени, называют *продуктивностью экосистемы*. Экосистемы суши имеют различную биомассу и продуктивность. Самой низкой биомассой растений и продуктивностью обладают тундры и пустыни, самой высокой — тропические дождевые леса. В тундре растениям не хватает тепла, в пустыне —

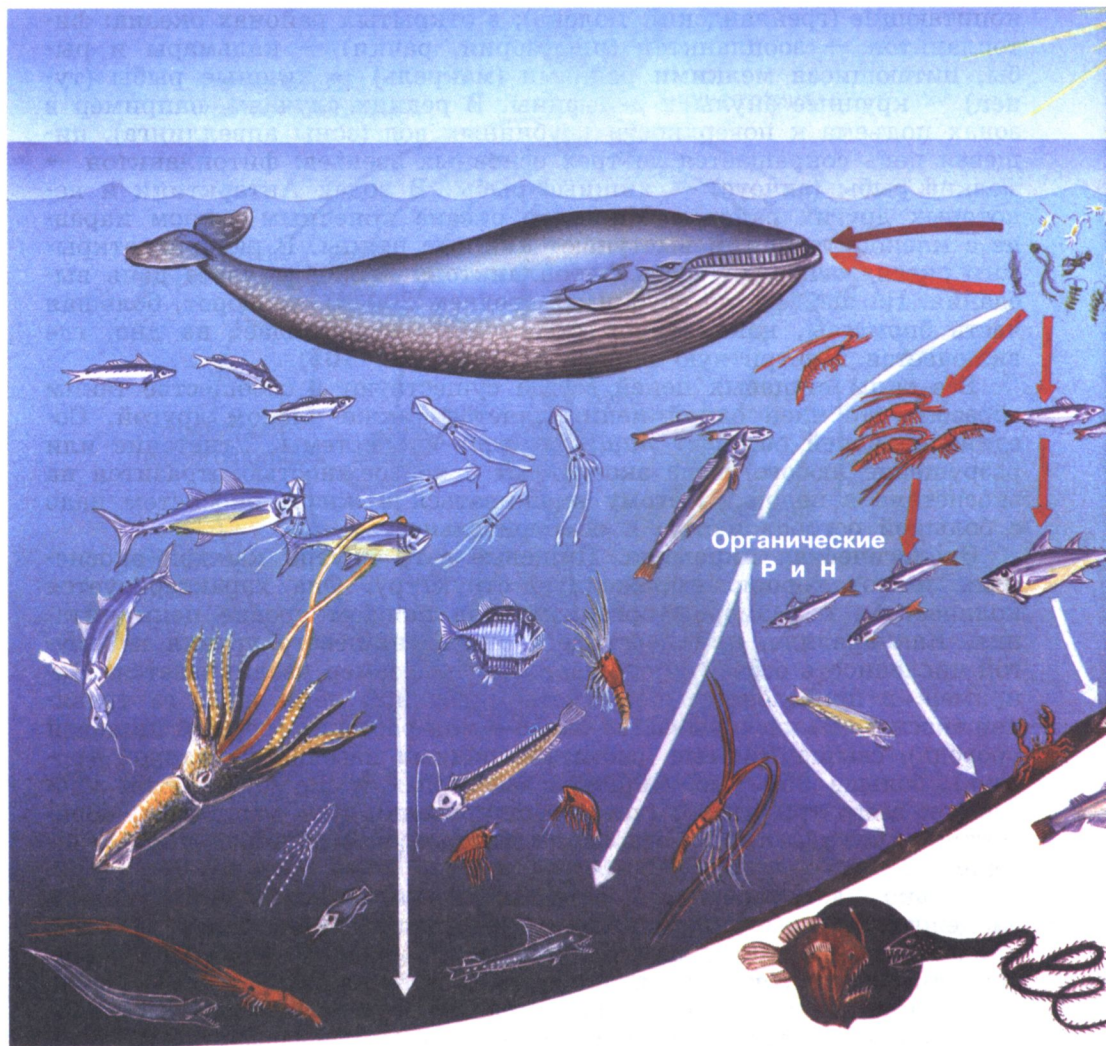
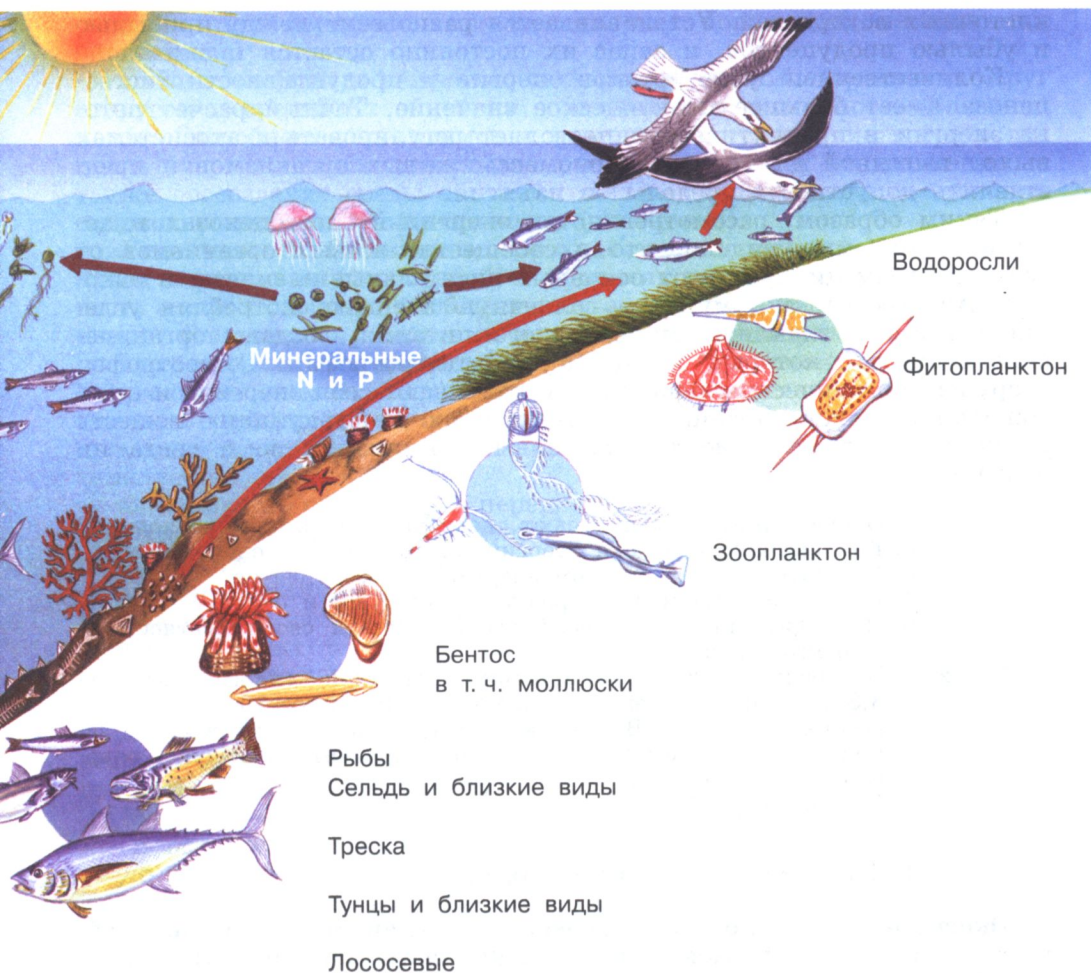


Рис. 105. Пищевые цепи в океане

воды. В лесном поясе тропиков много тепла и влаги. В открытом океане биомасса водорослей очень мала (продуктивность 1—2 т/га в год): их рост ограничен недостатком питательных элементов и света. Там, где света и питательных веществ много, например в прибрежных областях, биомасса значительно выше.

Несмотря на то что океан занимает 71% площади нашей планеты, его продуктивность в 3 раза, а биомасса водорослей в 10 тыс. раз меньше, чем продуктивность и биомасса растений суши.



Такая громадная разница в биомассе растений суши и океана объясняется следующей причиной. Основные продуценты суши — деревья, а океана — мелкие одноклеточные водоросли. Деревья растут медленно (низкий прирост), а живут долго, их биомасса накапливается за десятки и сотни лет. Водоросли в океане быстро размножаются. За год их поколения могут смениться десятки и сотни раз. Практически каждый день в океане создается масса водорослей, равная их запасу. Однако отмирание и оседание фитопланктона на дно вместе с поеданием его консументами быстро снижают массу одно-

клеточных водорослей. Устанавливается равновесие между прибылью и убылью продуцентов, и запас их постоянно остается низким.

Количественный учет потоков энергии и продуктивности биогеоценоза имеет большое практическое значение. Точный расчет потока энергии и продуктивности позволяет регулировать в экосистемах выход выгодной для человека биомассы живых организмов и представлять допустимые пределы ее изъятия.

Таким образом, рассмотрев поток энергии в биогеоценозах и цепи питания, мы увидели, что в сообществе живых организмов от звена к звену циркулируют основные питательные элементы и энергия. Автотрофы, аккумулируя солнечную энергию, потребляя углекислый газ и элементы минерального питания, создают органические вещества, которые служат пищей гетеротрофам. Гетеротрофы, разрушая органические вещества, обеспечивают себя энергией и освобождают элементы питания для автотрофов. В циркуляцию веществ и энергии включены не только живые организмы, но и среда их обитания.

- 1. Откуда организмы получают энергию и как они ее расходуют?
- 2. Как связаны в потоке энергии продуценты и консументы?
- 3. Что является источником энергии для редуцентов?
- ▶ 4. В чем разница между продуцентами суши и океана?
- ▶ 5. Приведите пример экологической системы своей местности и охарактеризуйте ее.
- ▶ 6. В средних широтах приток солнечной энергии за год $3,8 \cdot 10^{10}$ кДж/га. Гектар леса производит за год 10 тыс. кг древесины и листьев. В каждом грамме производимых веществ заключено в среднем 19 кДж. Сколько процентов падающей энергии использует лес?
- Повторите § 25.

§ 71. Свойства экосистем

Экосистема — целостная самовоспроизводящаяся система. Сообщество живых организмов и абиотическая среда влияют друг на друга, обе части биогеоценоза необходимы для поддержания жизни. Абиотические факторы регулируют существование и жизнедеятельность популяций. В то же время эти факторы находятся под постоянным влиянием самих живых организмов. Важные для жизни химические элементы (С, Н, О, N, P) и органические соединения образуют непрерывный поток между живым и неживым: потребление и выделение углекислого газа, кислорода, воды, образование и разложение растительного и животного опада, образование почвенных органических соединений. Живые организмы черпают из среды жизненные ресурсы (например, кислород из атмосферы в процессе дыхания и углекислый газ в процессе фотосинтеза). Они поставляют в среду продукты жизнедеятельности (например, кислород в процессе фотосинтеза и углекислый газ в процессе разложения органических веществ и дыхания). Солнечная энергия аккумулируется зелеными

растениями и передается организмам всех популяций, населяющих биогеоценоз.

Потоки энергии и вещества, связывающие живые организмы друг с другом и средой их обитания, обеспечивают целостность биогеоценозов. Способность организмов к размножению, наличие в среде пищи и энергии, необходимых для роста, развития и размножения, а также воссоздание среды обитания живыми организмами — условия самовоспроизводства биогеоценозов (экосистем).

Устойчивость. Сложившиеся в ходе эволюции биогеоценозы находятся в равновесии со средой и проявляют *устойчивость*. Устойчивость — это свойство сообщества и экосистемы выдерживать изменения, создаваемые внешними воздействиями. Например, если количество осадков понизилось на 50% по сравнению со средним количеством за много лет, а количество органического вещества, созданного продуцентами, упало лишь на 25%, численность травоядных консументов — только на 10%, то можно сказать: эта экосистема устойчива.

Способность организмов переносить неблагоприятные условия и высокий потенциал размножения обеспечивают сохранение популяций в экосистеме, что гарантирует ее устойчивость.

Саморегуляция. Поддержание определенной численности популяций основано на взаимодействии организмов в звеньях хищник — жертва, паразит — хозяин на всех уровнях пищевых цепей. Если по каким-либо причинам один из членов пищевых цепей исчезает, то виды, питавшиеся в основном исчезнувшим видом, начинают в большем количестве поедать ту пищу, которая раньше была для них второстепенной. Вследствие подобной замены пищи численность видов-потребителей сохраняется.

Массовое размножение вида в биогеоценозе регулируется *прямыми и обратными связями*, существующими в пищевых цепях. Нередко благодаря хорошим погодным условиям создается высокий урожай растений, которыми питается определенная популяция травоядных животных, например зайцев. В связи с хорошим питанием численность популяции возрастает. Травоядные сами могут быть пищей для хищников, например волков. Чем многочисленнее жертвы, тем более обеспечен едой хищник и тем интенсивнее он размножается. Следовательно, чем больше в нынешнем году жертв, тем больше на следующий год будет хищников. Возрастание количества хищников приводит к снижению численности жертв. Снижение численности жертв ведет к тому, что размножение хищника замедляется и количество хищника и жертвы возвращается к нормальному — исходному соотношению.

Колебания количества растительной пищи, травоядных животных и хищников, питающихся этими животными, сопряжены друг с другом. Классический пример — циклы изменения численности леммингов в тундре. Раз в несколько лет на огромной территории тундры их численность резко возрастает, вслед за тем, часто за один сезон, столь же резко падает. В соответствии с этим численность пес-

цов, лис и сов, питающихся леммингами, либо увеличивается, либо уменьшается.

Колебания численности леммингов связаны с их кормовой базой. В годы повышения численности леммингов они сильно объедают растительность. Большое количество частей растений, содержащих питательные элементы, поступает в детрит. На следующий год из-за значительного повреждения растительного покрова пищи становится меньше и питательная ценность ее уменьшается. В связи с этим рост и выживание молодых леммингов снижается. Год становится мало-кормным для хищников, и они почти не размножаются.

В течение последующих лет растительные остатки, богатые питательными веществами, минерализуются; питательные элементы поглощаются растениями; количество пищи леммингов и ее питательная ценность возрастают; численность леммингов вновь стремительно идет вверх; хищники, хорошо питаясь, начинают быстро размножаться. Таким образом, в биогеоценозе популяции организмов взаимно ограничивают свою численность, благодаря чему данная экосистема существует длительное время.

Каково значение саморегуляции численности, мы понимаем особенно хорошо, сталкиваясь с явлениями, когда саморегуляция нарушается. Это обычно происходит в тех случаях, когда человек нарушает сложившуюся структуру сообществ. Примером может служить история с кроликами в Австралии.

Когда человек из Европы стал переселяться на другие континенты, он повез с собой и домашних животных, в том числе кроликов. В 1859 г. на одной из ферм Австралии выпустили 12 пар привезенных зверьков. В биогеоценозах Австралии было слишком мало хищников, чьей пищей могли бы быть кролики. Через 40 лет численность кроликов достигла нескольких сот миллионов особей. Они расселились почти по всему континенту, разоряя луга и пастбища, выедавая проростки местной сосны, и нанесли урон экономике страны.

Таким образом, численность особей в природных экосистемах саморегулируется. Нарушение естественных цепей питания под воздействием антропогенного фактора, неразумное вмешательство в экосистемы может привести к неконтролируемому росту численности особей отдельных популяций и к нарушению природных экологических сообществ.

- ▶ 1. Любой биогеоценоз — устойчивая система, так как в ней существует равновесие между приходом и расходом необходимых веществ и энергии. Подумайте, каким образом загрязнение токсическими веществами или тепловое загрязнение может нарушить это равновесие.
- ▶ 2. Как осуществляется саморегуляция биогеоценоза?
- 3. Почему на границах государств существует санитарно-биологический контроль?

§ 72. Смена экосистем

Конкретный биогеоценоз не существует вечно. Рано или поздно он сменяется другим. Смены происходят под влиянием изменения среды самими живыми организмами, при смене климатических условий, в процессе эволюции жизни на Земле, под влиянием человека.

Саморазвитие и смена экосистемы. Как пример изменения среды под влиянием самих живых организмов рассмотрим заселение растительностью скальных пород. На первых стадиях заселения большое значение имеет выветривание горных пород; разрушение, частичное растворение и изменение химических свойств минералов.

Уже на самых начальных стадиях велика роль первых поселенцев: различных бактерий, водорослей, накипных лишайников. Цианобактерии, свободноживущие водоросли и водоросли в составе лишайников являются продуцентами — создателями органического вещества. Многие цианобактерии фиксируют из воздуха азот и обогащают им среду, еще малоприспособленную для жизни. Лишайники выделениями органических кислот растворяют скальную породу и способствуют накоплению элементов минерального питания. Бактерии и грибы разрушают органические вещества, созданные продуцентами.

Органические вещества минерализуются не полностью. Постепенно накапливается смесь из различных органических и минеральных соединений и растительных остатков, обогащенных азотом. Создаются условия для поселения мхов и кустистых лишайников. Процесс накопления органического вещества и азота ускоряется, формируется тонкая почвенная прослойка.

Образуется примитивное сообщество, способное существовать в неблагоприятной обстановке.

Первые поселенцы хорошо приспособлены к суровым условиям голых скал — они выдерживают и сушь, и жару, и мороз. Медленно, но неуклонно они изменяют среду своего обитания и тем самым создают условия для внедрения других популяций. С приходом травянистых растений (осоки, злаки, клевер, колокольчик и др.) конкуренция за воду, свет, питательные элементы ужесточается. Пионеры-поселенцы в этой борьбе вытесняются новыми пришельцами. За травами поселяются кустарники, которые скрепляют корнями образующуюся почву. Травяно-кустарниковые сообщества сменяются лесными.

В ходе длительного развития и смены экосистемы число видов живых организмов, входящих в нее, постепенно растет. Сообщество становится более сложным, его пищевая сеть все более разветвленной. Разнообразие связей между организмами увеличивается, сообщество все полнее использует ресурсы среды. Наступает этап зрелого сообщества, наиболее хорошо приспособленного к окружающим условиям и обладающего саморегуляцией. Популяции видов в зрелом сообществе хорошо воспроизводятся и не замещаются другими видами.



Рис. 106. Влияние антропогенного фактора на изменение березового леса (сравните с рисунком 103)

родов, которые используются для отдыха горожан. Растительность такой территории постоянно вытаптывается людьми, гуляющими по лесу, собирающими ягоды и грибы. Надземные органы растений травмируются, почва уплотняется, снижается ее способность к удержанию влаги. Все эти факторы отрицательно влияют на лесные травы, у которых корневища располагаются прямо под лесной подстилкой.

Сильное вытаптывание повреждает подрост деревьев. У кустарников и взрослых деревьев начинают сохнуть верхушки, они легко поражаются грибами и вредителями. В результате лес изреживается, осветляется (рис. 106). Создаются благоприятные условия для внедрения луговых трав, которые светолюбивы и меньше боятся вытаптывания, так как образуют дернину. Лесные травы становятся неконкурентоспособными и выпадают из травостоя.

Очень сильно изменяет луговые, степные и пустынные экосистемы интенсивный выпас скота. Животные поедают определенные виды трав, что приводит к распространению непоедаемых растений. На пастбищах разрастаются чемерица, щавель, синеголовник, полынь. Снижается обилие ценных в кормовом отношении злаков. Многие растения не успевают зацвести и дать семена. Уменьшается количе-

Описанная смена экосистем длится тысячи лет. Однако есть смены, протекающие на глазах одного поколения людей, например зарастание мелких водоемов.

Смена экосистем под влиянием человека (антропогенного фактора). Мощным фактором изменения экосистем является хозяйственная деятельность человека. Воздействие человека на природные экосистемы началось давно. Оно все время усиливалось вместе с увеличением населения Земли. В последнем столетии в связи с быстрым развитием промышленности, сельского хозяйства, ростом городов влияние человека приобрело решающее значение.

Большие изменения происходят, например, в зеленых зонах вокруг го-

ство видов, упрощается сообщество. Многолетние травы замещаются однолетними растениями, корневые системы которых развиты слабее. Почва, не сдерживаемая корнями, начинает размываться потоками воды или развеваться ветром. Разрушение почвы приводит к обеднению среды питательными элементами и водой, что резко ухудшает условия жизни растений и снижает их продуктивность. Богатые разнотравные высокопродуктивные луга и степи при неумеренном выпасе превращаются в бедные пустоши.

Смена биогеоценозов под воздействием антропогенного фактора самая быстрая. Она происходит за несколько лет, а часто скачком. К таким скачкообразным сменам относятся вырубка лесов, распашка земель с созданием агроценозов, строительство водохранилищ, когда сухопутные экосистемы превращаются в водные.

Смена экосистем под влиянием абиотических факторов. Климат земного шара неоднократно менялся. При потеплении в экосистемах вследствие естественного отбора начинали преобладать более теплолюбивые виды растений, животных и микроорганизмов, при похолодании — холодоустойчивые. Периоды с малым количеством осадков характеризовались увеличением численности организмов, устойчивых к недостатку влаги. Периоды с обильными атмосферными осадками приводили к расцвету организмов с повышенными требованиями к содержанию влаги.

При климатогенных сменах экосистем в результате естественного отбора численность одних видов организмов сокращается, сокращается их ареал, они испытывают биологический регресс. Другие виды, оказавшиеся более устойчивыми в борьбе за существование, увеличивают численность, расширяют ареал обитания, т. е. испытывают биологический прогресс.

- ▶ 1. Подумайте, почему на старых зданиях можно увидеть лишайники, мхи, березы.
- ▶ 2. Какой пример смены экосистем под воздействием антропогенного фактора вы наблюдали?
- ▶ 3. Какие меры по охране экосистем осуществляются в вашей местности?
- Повторите § 48.

§ 73. Агроценозы

Структура агроценоза. Леса, тундры, степи, пустыни, реки, моря и т. д. — естественные экосистемы. Поля, огороды, сады, парки, лесные насаждения, пастбища — созданные человеком экосистемы. Их называют *агроценозами*.

Агроценозы — такие экосистемы, структуру и функцию которых создает, поддерживает и контролирует человек в своих интересах.

Пример агроценоза — поле пшеницы. Его растительный покров состоит в основном из растений пшеницы с примесью сорняков. Животных значительно меньше, чем в естественных экосистемах, но они есть (личинки мух, жуки, дождевые черви и др.). Иногда резко по-



Рис. 106. Влияние антропогенного фактора на изменение березового леса (сравните с рисунком 103)

родов, которые используются для отдыха горожан. Растительность такой территории постоянно вытаптывается людьми, гуляющими по лесу, собирающими ягоды и грибы. Надземные органы растений травмируются, почва уплотняется, снижается ее способность к удержанию влаги. Все эти факторы отрицательно влияют на лесные травы, у которых корневища располагаются прямо под лесной подстилкой.

Сильное вытаптывание повреждает подрост деревьев. У кустарников и взрослых деревьев начинают сохнуть верхушки, они легко поражаются грибами и вредителями. В результате лес изреживается, осветляется (рис. 106). Создаются благоприятные условия для внедрения луговых трав, которые светолюбивы и меньше боятся вытаптывания, так как образуют дернину. Лесные травы становятся неконкурентоспособными и выпадают из травостоя.

Очень сильно изменяет луговые, степные и пустынные экосистемы интенсивный выпас скота. Животные поедают определенные виды трав, что приводит к распространению непоедаемых растений. На пастбищах разрастаются чемерица, щавель, синеголовник, полынь. Снижается обилие ценных в кормовом отношении злаков. Многие растения не успевают зацвести и дать семена. Уменьшается количе-

Описанная смена экосистем длится тысячи лет. Однако есть смены, протекающие на глазах одного поколения людей, например зарастание мелких водоемов.

Смена экосистем под влиянием человека (антропогенного фактора). Мощным фактором изменения экосистем является хозяйственная деятельность человека. Воздействие человека на природные экосистемы началось давно. Оно все время усиливалось вместе с увеличением населения Земли. В последнем столетии в связи с быстрым развитием промышленности, сельского хозяйства, ростом городов влияние человека приобрело решающее значение.

Большие изменения происходят, например, в зеленых зонах вокруг го-

ство видов, упрощается сообщество. Многолетние травы замещаются однолетними растениями, корневые системы которых развиты слабее. Почва, не сдерживаемая корнями, начинает размываться потоками воды или развеваться ветром. Разрушение почвы приводит к обеднению среды питательными элементами и водой, что резко ухудшает условия жизни растений и снижает их продуктивность. Богатые разнотравные высокопродуктивные луга и степи при неумеренном выпасе превращаются в бедные пустоши.

Смена биогеоценозов под воздействием антропогенного фактора самая быстрая. Она происходит за несколько лет, а часто скачком. К таким скачкообразным сменам относятся вырубка лесов, распашка земель с созданием агроценозов, строительство водохранилищ, когда сухопутные экосистемы превращаются в водные.

Смена экосистем под влиянием абиотических факторов. Климат земного шара неоднократно менялся. При потеплении в экосистемах вследствие естественного отбора начинали преобладать более теплолюбивые виды растений, животных и микроорганизмов, при похолодании — холодоустойчивые. Периоды с малым количеством осадков характеризовались увеличением численности организмов, устойчивых к недостатку влаги. Периоды с обильными атмосферными осадками приводили к расцвету организмов с повышенными требованиями к содержанию влаги.

При климатогенных сменах экосистем в результате естественного отбора численность одних видов организмов сокращается, сокращается их ареал, они испытывают биологический регресс. Другие виды, оказавшиеся более устойчивыми в борьбе за существование, увеличивают численность, расширяют ареал обитания, т. е. испытывают биологический прогресс.

- ▶ 1. Подумайте, почему на старых зданиях можно увидеть лишайники, мхи, березы.
- ▶ 2. Какой пример смены экосистем под воздействием антропогенного фактора вы наблюдали?
- ▶ 3. Какие меры по охране экосистем осуществляются в вашей местности?
- Повторите § 48.

§ 73. Агроценозы

Структура агроценоза. Леса, тундры, степи, пустыни, реки, моря и т. д. — естественные экосистемы. Поля, огороды, сады, парки, лесные насаждения, пастбища — созданные человеком экосистемы. Их называют *агроценозами*.

Агроценозы — такие экосистемы, структуру и функцию которых создает, поддерживает и контролирует человек в своих интересах.

Пример агроценоза — поле пшеницы. Его растительный покров состоит в основном из растений пшеницы с примесью сорняков. Животных значительно меньше, чем в естественных экосистемах, но они есть (личинки мух, жуки, дождевые черви и др.). Иногда резко по-

вышается численность насекомых-вредителей. Живут в норках полевки, за ними охотятся немногочисленные лисы, прилетают зерноядные и хищные птицы. Осенью урожай зерна с поля вывозят. На поле остаются солома и корневые остатки, которые разлагаются грибами и бактериями, населяющими почву.

В агроценозе, как и в любой природной экосистеме, существуют те же самые группы организмов: продуценты, консументы и редуценты. В агроценозе пшеничного поля продуцентами являются пшеница и сорняки. Насекомые, птицы, полевки, лисы поедают растения или животных, т. е. принадлежат к консументам. Грибы и бактерии минерализуют органические вещества, выполняя работу редуцентов. В агроценозе складываются пищевые цепи, как и в природной экосистеме. Обязательным звеном этой пищевой цепи является человек, возделывающий поля и собирающий урожай зерна.

Энергия и питательные вещества, аккумулированные растениями, проходят по всей пищевой цепи агроценоза. Часть энергии растрачивается в процессе дыхания организмов, часть ее выносится вместе с зерном из агроценоза, часть закрепляется в органическом веществе почвы. Питательные вещества частично удаляются с урожаем, частично возвращаются в почву. Как видно из этого описания, структура и функции сообщества в агроценозе и естественном биогеоценозе похожи. Агроценоз является такой же сложной экологической системой, как лес или луг.

Отличия агроценоза от биогеоценоза. Однако между агроценозом и биогеоценозом имеются и большие различия. Первое различие состоит в разном направлении отбора. Естественный отбор, отменяя неустойчивые, нежизненные формы организмов и их сообществ в биогеоценозе, формирует основное его свойство — устойчивость. В условиях недостаточного обеспечения растений светом, теплом, влагой, питательными элементами выживают только конкурентоспособные виды. Выжить в сообществе — это значит пройти жизненный цикл и оставить потомство.

В агроценозах действие естественного отбора ослаблено. Здесь действует искусственный отбор, направленный прежде всего на повышение урожайности сельскохозяйственных культур. В биогеоценозе естественный отбор направлен на создание организмов, устойчивых к действию неблагоприятных факторов среды. В агроценозах человек путем искусственного отбора создает организмы с максимальной продуктивностью. Следовательно, в биогеоценозах и агроценозах действуют различные виды отбора.

Второе отличие агроценоза от биогеоценоза заключается в использовании энергии. Биогеоценозы используют единственный источник энергии — Солнце. Агроценозы получают наряду с солнечной энергией дополнительную энергию, которую вносит человек. Чтобы получить удобрения, препараты против вредителей и сорняков, провести искусственный полив или осушить заболоченные почвы, надо затратить энергию. Агроценозы могут существовать и обеспечивать человека урожаем только при такой дополнительной затрате энергии.

Самое существенное различие между биогеоценозами и агроценозами заключается в балансе питательных элементов. В биогеоценозе все элементы, потребленные растениями, со временем возвращаются в почву. Из агроценозов часть питательных элементов, в первую очередь таких важных для жизни, как азот и фосфор, выносятся с урожаем. Чтобы возместить потери, человек постоянно вносит в почву агроценозов минеральные и органические удобрения.

Природные биогеоценозы — саморегулирующиеся экосистемы, агроценозы регулируются человеком. Для того чтобы получить урожай и сохранить агроценоз, человек контролирует и изменяет влияние природных факторов, орошая засушливые земли и осушая переувлажненные. Он борется с сорняками и вредителями сельскохозяйственных культур, создавая преимущества лишь для посеянных или посаженных им растений. Он меняет сорта, добываясь все более высоких и устойчивых урожаев, и применяет удобрения для поддержания и повышения плодородия почвы.

Если агроценоз не поддерживать, то он быстро разрушится и исчезнет. Во-первых, устойчивость любой экосистемы обуславливается разнообразием видов, а число видов, входящих в агроценоз, очень невелико. Во-вторых, культурные растения не выдержат конкуренции с дикими видами и будут вытеснены. На месте агроценоза в засушливом климате возникнет степь, в более холодном и влажном — лес.

Агроценозы производят ежегодно около 2400 млн т сельскохозяйственной продукции. Около половины этого количества составляют пшеница, рис, кукуруза, картофель. Агроценозами занято 10% суши Земли. Освоение новых земель потребует значительных затрат труда и средств, так как наиболее удобные для земледелия почвы уже распаханы человеком.

- ▶ 1. Какие, на ваш взгляд, глобальные изменения на нашей планете могут возникнуть в связи с увеличением площади агроценозов? Как их можно предотвратить?
- ▶ 2. Приведите примеры агроценозов, выделив продуцентов, консументов и редуцентов.
- ▶ 3. Действует ли борьба за существование на полях, распространяется ли она на породы животных, выращиваемых на фермах, в зверосовхозах и т. д.?

§ 74. Применение экологических знаний в практической деятельности человека

Биологические методы борьбы с вредителями. Для борьбы с вредителями сельскохозяйственных растений и с сорняками у нас в стране и во всем мире применяются органические синтезированные соединения, которые называют пестицидами. Все пестициды ядовиты для тех или иных организмов и способны вызывать их быстрое отравление и гибель. Пестициды позволили решить во многих слу-

чаях проблемы защиты растений: например, численность мигрирующей саранчи сейчас успешно контролируется. Если численность ее популяции начинает резко возрастать, то эти места обрабатывают пестицидами и тушат опасный очаг. Однако применение пестицидов сопровождается многими нежелательными последствиями. Они оказывают часто губительное действие не только на вредителя, но и на многие другие организмы, в том числе и на естественных врагов этого вредителя. Нарушается биологическое равновесие и саморегуляция численности особей в биоценозе.

Загрязнение окружающей среды и нарушение экологического равновесия побудило ученых разработать новые способы борьбы с вредителями. Такими способами являются биологические методы борьбы. *Биологическими методами* называют приемы сокращения численности нежелательных в хозяйстве организмов с помощью других видов. Сократить численность вредителя можно, повысив его смертность или снизив рождаемость. Именно такой метод применили в борьбе с кроликами в Австралии. Популяцию кроликов заразили одним из вирусов, близких к вирусу оспы, который был обнаружен у южноамериканских кроликов. При первой же эпидемии в зараженных популяциях погибло 99,8% кроликов, что на определенный срок снизило их численность.

В прошлом веке вредитель фруктовых садов — австралийская щитовка случайно попала из Австралии в Северную Америку, а затем в Европу. Численность этого вредителя резко возросла, поскольку он не имел естественных врагов в новом для него местообитании. Уничтожить щитовку удалось только после внедрения в Европе и Америке ее природного врага — божьей коровки.

Можно вести биологическую борьбу не только с насекомыми, но и с растениями-сорняками. Кактус опунция попал в Австралию как комнатное растение. Проникновение его из цветочного горшка в природные условия сопровождалось таким буйным размножением, что кактус занял миллионы гектаров пахотных и пастбищных земель. Он стал настоящим бедствием Австралии. Покончить с ним удалось, также используя биологические методы борьбы. В начале 30-х годов из Аргентины ввезли бабочек, гусеницы которых питаются опунцией. Гусеницы справились с кактусом за короткое время.

Применение экологических знаний в лесоводстве. Лесной покров нашей планеты постоянно уменьшается, так как вырубка древесины превышает ее годовой прирост. Рационально использовать лесные богатства означает вырубать не больше того количества древесины, которое прирастает. По мере исчезновения природных лесов все больше распространяются искусственные лесные насаждения. Перед лесным хозяйством стоит вопрос: что лучше — искусственный лес из одной культуры (монокультура), смешанные посадки или естественный лес? Монокультура выгоднее в хозяйственном отношении. При использовании она может давать больший годовой прирост древесины и удобнее в эксплуатации.

Однако лес — это не только древесина. Он выполняет много других полезных функций. Лес — местообитание диких животных, защита воздуха, воды и почвы, место отдыха для человека и т. д. Всем этим целям удовлетворяют естественные леса, которые дают хотя и низкие, но непрерывные урожаи древесины, а кроме древесины — ягоды, орехи, грибы, целебные травы.

Следовательно, оптимальный вариант — создать такую структуру, в которую входили бы и леса, и посадки. Соотношение между этими типами лесных древостоев, подбор площадей для посадок, стратегия рубок, правила многостороннего использования леса, меры его охраны — вот задачи прикладной экологии в организации лесных хозяйств.

Применение экологических знаний в рыболовстве и рыбоводстве. Для любого вида животного существует оптимальный уровень его добычи, который обеспечивает максимальную прибыль без ущерба для популяции. Экологически правильная организация промысла требует соблюдения равновесия между количеством ежегодно вылавливаемой рыбы и той частью популяции, которая вступает в репродуктивный период. Использование сведений о возрастном составе популяции рыб позволяет без ущерба для численности вида вылавливать и незрелых особей.

Превышение максимально возможной добычи приводит сначала к уменьшению размеров разового улова, а затем к перелову, т. е. к сокращению численности популяции. Понятно, что знание закономерностей изменения численности потомков очень важно для рациональной эксплуатации любой популяции животных.

Продуктивность рыбы в озерах и искусственных водоемах зависит от того, беден или богат водоем пищевыми ресурсами, от температуры воды, вида рыб и положения вида в цепи питания. Есть рыбы (например, лосось), которые обитают в холодных водах, где кормовые запасы малы. Понятно, что продуктивность этого вида низка. Низка продуктивность также тех рыб, которые образуют четвертое или пятое звено в цепи питания. Пятое звено (например, щука) питается рыбой, которая, в свою очередь, поедает мелкую рыбу, кормящуюся зоопланктоном (маленькими беспозвоночными животными, обитающими в водоемах). Пищей зоопланктону служат водоросли. Как мы знаем, при переходе от одного звена пищевой цепи к другому звену энергия растрачивается и биомасса на каждом последующем уровне уменьшается. Именно поэтому продуктивность четвертого и пятого звеньев низка. Наибольшей продуктивностью обладают рыбы, которые кормятся водорослями и зоопланктоном, т. е. ближе всего стоят к продуцентам.

Знания пищевой цепи и кормовых запасов водоема помогают решить вопрос, каких рыб и в каком количестве целесообразно разводить в данных условиях и какая совокупность различных популяций будет наиболее эффективно использовать кормовые ресурсы.

Экология и космос. Одно из самых увлекательных приложений экологии — создание замкнутых искусственных экосистем для жиз-

необеспечения человека во время длительных исследований внеземной среды. В замкнутой искусственной экосистеме происходит круговорот веществ, который можно регулировать биологическими механизмами. Фотосинтез водорослей или наземных растений — «космический огород» — обеспечивает утилизацию углекислого газа и снабжение человека кислородом. Короткая цепь редуцентов (микроорганизмов) минерализует все отходы человеческого организма. Освободившиеся минеральные вещества и вода используются «космическим огородом», поставляющим пищу для космонавтов. Такие экспериментальные закрытые экосистемы уже созданы.

Разработки подобных систем чрезвычайно важны не только для космоса, но и, прежде всего, для Земли, так как это идеальные безотходные системы. Принципы их организации войдут в технологию безотходных производств.

- ▶ Экологические знания находят широкое применение в практической деятельности человека. Докажите это. Какие проблемы решает экология?
- Повторите § 11.

Глава XVI. БИОСФЕРА. ОХРАНА БИОСФЕРЫ

Эволюция земной поверхности особенно быстро протекала со времени возникновения жизни. Геохимическая роль жизни проявляется в поддержании в равновесном состоянии газового состава атмосферы, состава морских и пресных вод, во влиянии на климат и плодородие почв.

Вмешательство человека в систему поддержания равновесия приводит к катастрофическим последствиям, меняющим облик нашей планеты.

§ 75. Состав и функции биосферы

Совокупность всех биогеоценозов (экосистем) Земли представляет собой большую экологическую систему — *биосферу*. Биогеоценоз является элементарной структурой биосферы.

Компоненты биосферы. Биосфера состоит из живого и неживого компонентов. Совокупность всех живых организмов нашей планеты образует *живое вещество биосферы*. Основная масса живых организмов сосредоточена на границе трех геологических оболочек Земли: газообразной (атмосфера), жидкой (гидросфера) и твердой (литосфера). К неживым компонентам относится та часть атмосферы, литосферы и гидросферы, которая связана сложными процессами миграции веществ и энергии с живым веществом биосферы. Границы жизни на планете являются одновременно и границами биосферы. Таким образом, *биосфера* — оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяются совокупной деятельностью живых организмов.

ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ ВЕРНАДСКИЙ (1863—1945) — отечественный естествоиспытатель, философ, минералог, основоположник биогеохимии и учения о биосфере.



Учение о биосфере было создано выдающимся русским ученым В. И. Вернадским. Он показал, что биосфера отличается от других сфер Земли тем, что в ее пределах проявляется геологическая деятельность всех живых организмов. Живые организмы, преобразуя солнечную энергию, являются мощной силой, влияющей на геологические процессы. Специфическая черта биосферы как особой оболочки Земли — непрерывно происходящий в ней круговорот веществ, регулируемый деятельностью живых организмов. Так как биосфера получает энергию извне — от Солнца, ее называют *открытой системой*.

Начальный этап миграции веществ и энергии в биосфере — преобразование энергии солнечного излучения автотрофными организмами в процессе фотосинтеза. Поэтому, согласно Вернадскому, живые организмы, обитающие на Земле, представляют собой сложную систему преобразования энергии солнечных лучей в энергию геохимических процессов. Живые организмы, регулируя круговорот веществ, служат мощным геологическим фактором, преобразующим поверхность нашей планеты.

Функции живого вещества. Живое вещество выполняет в биосфере следующие биогеохимические функции: *газовую* — поглощает и выделяет газы; *окислительно-восстановительную* — окисляет, например, углеводы до углекислого газа и восстанавливает его до углеводов; *концентрационную* — организмы-концентраторы накапливают в своих телах и скелетах азот, фосфор, кремний, кальций, магний. В результате выполнения этих функций живое вещество биосферы из минеральной основы создает природные воды и почвы, оно создало в прошлом и поддерживает в равновесном состоянии атмосферу. При участии живого вещества идет процесс выветривания, и горные породы включаются в геохимические процессы.

Газовая и окислительно-восстановительная функции живого вещества тесно связаны с процессами фотосинтеза и дыхания. В результате биосинтеза органических веществ автотрофными организмами

было извлечено из древней атмосферы огромное количество углекислого газа. По мере увеличения биомассы зеленых растений изменялся газовый состав атмосферы — уменьшалось содержание углекислого газа и увеличивалась концентрация кислорода. Весь кислород атмосферы образован в результате процессов жизнедеятельности автотрофных организмов. В свою очередь, кислород используется организмами для процесса дыхания, в результате чего в атмосферу вновь поступает углекислый газ. Таким образом, живые организмы создали в прошлом и поддерживают миллионы лет атмосферу нашей планеты. Увеличение концентрации кислорода в атмосфере планеты повлияло на скорость и интенсивность окислительно-восстановительных реакций в литосфере.

Многие микроорганизмы непосредственно участвуют в окислении железа, что приводит к образованию осадочных железных руд, или восстанавливают сульфаты, образуя биогенные месторождения серы.

Несмотря на то что в состав живых организмов входят те же химические элементы, соединения которых образуют атмосферу, гидросферу и литосферу, организмы не повторяют полностью химического состава среды. Живое вещество, активно выполняя концентрационную функцию, выбирает из среды обитания те химические элементы и в том количестве, которые ему необходимы. Благодаря осуществлению концентрационной функции живые организмы создали многие осадочные породы.

Таким образом, живое вещество биосферы, выполняя геохимические функции (газовую, концентрационную, окислительно-восстановительную), создает и поддерживает компоненты биосферы.

- ▶ 1. Сравните биосферу с другими оболочками Земли. В чем заключается ее своеобразие?
- ▶ 2. Приведите примеры влияния биосферы на другие оболочки Земли. Влияют ли изменения, происходящие в атмосфере, литосфере и гидросфере, на биосферу? Ответ обоснуйте.

§ 76. *Круговорот химических элементов*

В биосфере, как и в каждой экосистеме, постоянно осуществляется круговорот углерода, азота, водорода, кислорода, фосфора, серы и других химических элементов.

Круговорот углерода. Углекислый газ поглощается растениями-продуцентами и в процессе фотосинтеза преобразуется в углеводы, белки, липиды и другие органические соединения. Эти вещества с пищей используют животные-консументы. Одновременно с этим в природе происходит обратный процесс. Все живые организмы дышат, выделяя углекислый газ, который поступает в атмосферу. Мертвые растительные и животные остатки и экскременты животных разлагаются (минерализуются) микроорганизмами-редуцентами. Конечный продукт минерализации — углекислый газ — выделяется из почвы или водоемов в атмосферу. Часть углерода накапливается в почве в виде органических соединений (рис. 107).

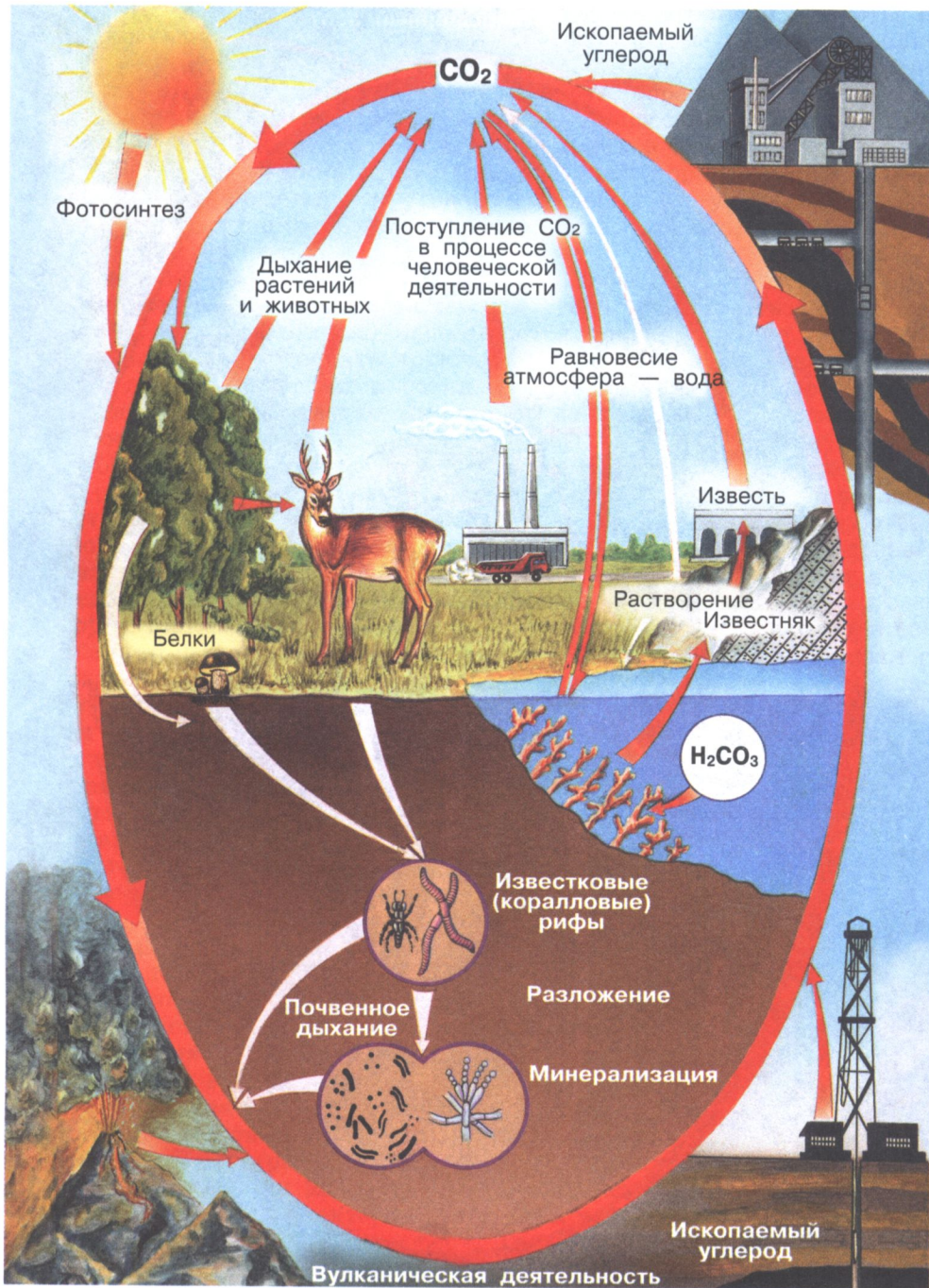


Рис. 107. Круговорот углерода

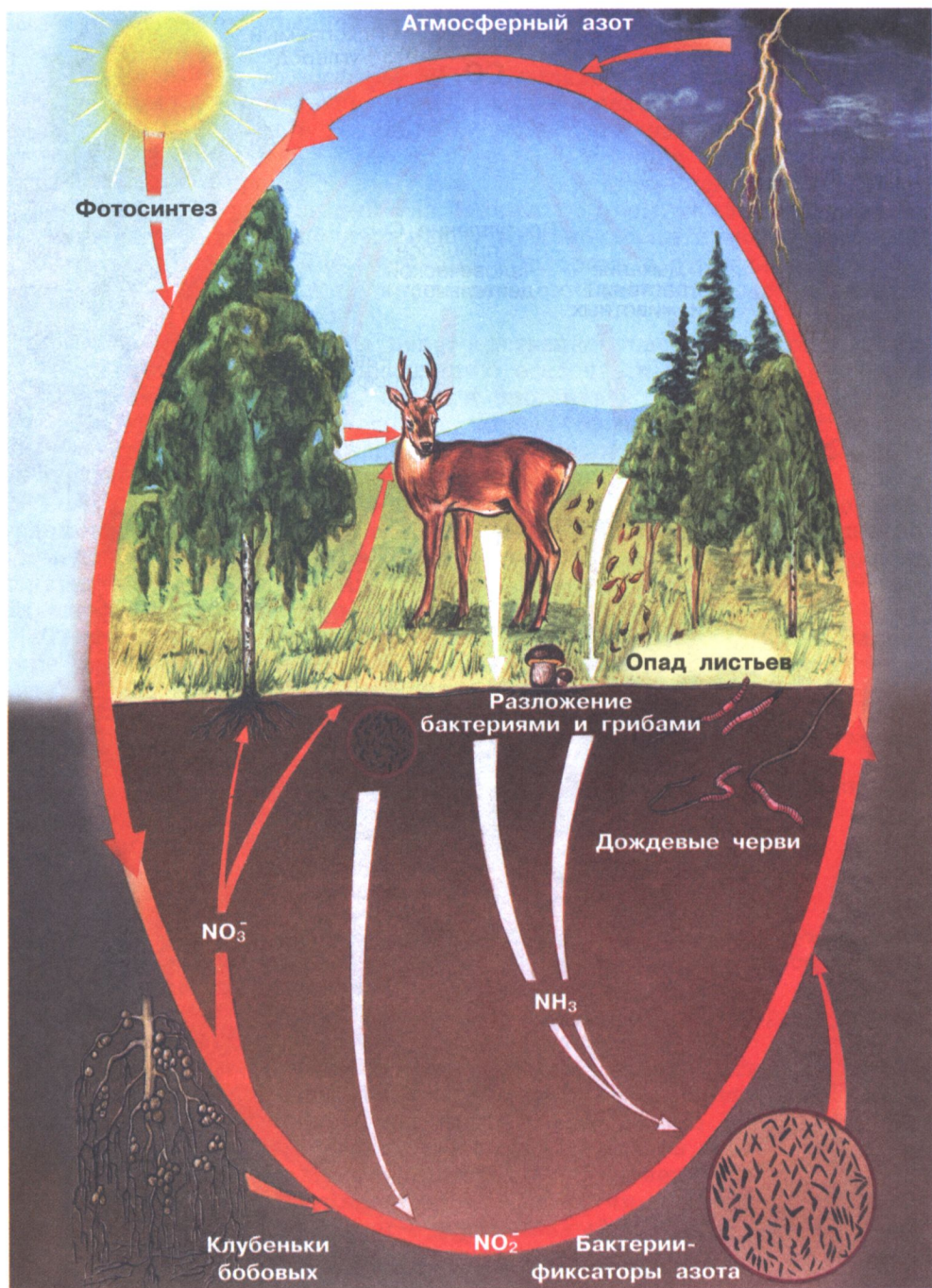


Рис. 108. Круговорот азота

В морской воде углерод содержится в виде угольной кислоты и ее растворимых солей, но накапливается он в форме карбоната кальция CaCO_3 (мел, известняки, кораллы). Часть углерода в виде карбонатов надолго исключается из круговорота, образуя осадки на дне водоемов. Однако с течением времени в процессах горообразования осадочные массы поднимаются на поверхность в виде горных пород. В результате химических преобразований этих пород углерод карбонатов вновь вовлекается в круговорот. Углерод поступает в атмосферу также с выхлопными газами автомашин, с дымовыми выбросами заводов и фабрик.

В процессе круговорота углерода в биосфере образуются энергетические ресурсы — нефть, каменный уголь, горючие газы, торф и древесина, которые широко используются человеком. Все эти вещества произведены фотосинтезирующими растениями за разное время. Возраст лесов — десятки и сотни лет; торфяников — тысячи лет; угля, нефти, газов — сотни миллионов лет. Следует учитывать, что древесина и торф — возобновляемые ресурсы, т. е. воспроизводимые за относительно короткие промежутки времени, а нефть, горючий газ и уголь — ресурсы невозобновляемые. Ограниченность и невозможность органического топлива ставят перед человеком сложную задачу овладения новыми источниками энергии — тепловой энергией земных недр, энергией ветра и океанических приливов и, разумеется, энергией Солнца.

Круговорот азота. Азот — незаменимый элемент. Он входит в состав белков и нуклеиновых кислот. Круговорот азота тесно связан с круговоротом углерода. Частично азот поступает из атмосферы благодаря образованию оксида азота (IV) из азота и кислорода под действием электрических разрядов во время гроз. Однако основная масса азота поступает в воду и почву благодаря фиксации азота воздуха свободноживущими бактериями и бактериями-симбионтами растений.

В почве и воде живут фиксаторы азота — цианобактерии. Они обогащают почву азотом, когда их отмершие клетки минерализуются. Благодаря этому в почву ежегодно поступает около 25 кг азота на гектар. Самые эффективные фиксаторы азота — клубеньковые бактерии, живущие в корнях бобовых растений (рис. 108). Азот из разнообразных источников поступает к корням растений, поглощается ими и транспортируется в стебли и листья, где в процессе биосинтеза строятся белки.

Белки растений служат основой азотного питания животных. После отмирания организмов белки под действием бактерий и грибов разлагаются с выделением аммиака. Аммиак частично потребляется растениями, а частично используется бактериями-редуцентами. В результате процессов жизнедеятельности некоторых бактерий аммиак превращается в нитраты. Нитраты, как и аммонийные ионы, потребляются растениями и микроорганизмами. Часть нитратов под действием особой группы бактерий восстанавливается до элементарного азота, выделяющегося в атмосферу. Так замыкается круговорот азота в природе.

- ▶ 1. Какова роль продуцентов, консументов и редуцентов в круговороте углерода?
- 2. Почему перед человечеством стоит проблема овладения новыми источниками энергии?
- 3. Как связаны организмы со средой в процессах круговорота азота?
- ▶ 4. Что произойдет, если в круговоротах углерода и азота редуценты перестанут функционировать?

§ 77. Биогеохимические процессы в биосфере

Роль живых организмов в создании осадочных пород. Первым этапом образования осадочных пород является выветривание горных пород, которое всегда сопровождается процессами их растворения. Просачиваясь по трещинам скал, вода растворяет породы и уносит с собой растворенные элементы. Растворяющая способность природной воды зависит от ее газового и солевого составов. Содержание газов и солей в природных водах является результатом взаимодействия с живым веществом и почвами. Таким образом происходит растворение горных пород, которое косвенно определяется деятельностью живых организмов.

Живые организмы оказывают на породу и прямое разрушающее действие. Например, корни растений, проникая в трещины, раздвигают куски породы, что способствует проникновению воды и усилению процессов растворения горных пород. Лишайники, поселяющиеся на скалах, выделяют органические кислоты и разрушают минералы химически. Горные породы начинают крошиться и механически разрушаться. Таким образом образуется осадочная горная порода.

По своему происхождению все осадочные породы делятся на обломочные, химические и органические. Последние созданы живыми организмами. Из накоплений известковых скелетов организмов в водоемах образуются известняки. Ежегодно 10^8 т кальция отлагается в виде известняка на дне водоемов планеты. Эту громадную работу производят организмы, обитающие на всех глубинах и по всей площади морей и океанов. При жизни они накапливают кальций в скелетах, панцирях, раковинах, которые после гибели организмов опускаются на дно. Основные концентраторы (накопители) кремния — одноклеточные диатомовые водоросли и простейшие — радиолярии. Отложения панцирей этих организмов создают диатомовые и радиоляриевые илы, покрывающие сотни тысяч квадратных километров морского дна.

Таким образом, на геологические процессы формирования литосферы непосредственно влияет живое вещество биосферы.

Роль живых организмов в создании почвы. Почва — это особое природное тело, образующее верхнюю рыхлую оболочку земной коры и обладающее свойством плодородия. Почва образуется из продуктов разрушения поверхностных слоев горных пород под воздействием растений, микроорганизмов и животных. Растения, поглощая из атмосферы углекислый газ, а из почвы азот, калий и другие

биологически важные элементы, строят сложные органические соединения. Растения частично поедаются животными, а в основной массе отмирают. В виде мертвых корней, надземных растительных остатков, трупов и экскрементов животных органические соединения поступают в почву. Вся масса отмерших остатков организмов, накопившаяся в результате жизнедеятельности растений и животных, служит источником существования микроорганизмов, населяющих почву.

Под действием микроорганизмов, осуществляющих окислительную функцию, органические вещества минерализуются, превращаясь в углекислый газ, воду, аммиак, органические кислоты и другие вещества. Органические соединения, образующиеся на первых стадиях минерализации, являются энергетическим материалом для других групп микроорганизмов. Так идет многоступенчатая реакция минерализации. Сами микроорганизмы с течением времени отмирают, их тела также либо полностью минерализуются, либо распадаются на соединения, содержащие азот. Из этих соединений и других промежуточных продуктов образуется особое органическое вещество почвы — гумус (перегной). Чем богаче почва гумусом, тем она плодороднее. Но и гумус со временем разрушается под действием микроорганизмов. Таким образом, живые организмы входят в состав почвы и управляют процессами, происходящими в ней.

- ▶ 1. В чем заключается биологическая роль живых организмов в создании почвы?
- 2. Как проявляется концентрационная функция живого вещества в образовании осадочных пород?
- ▶ 3. Какое влияние на создание современной атмосферы оказали живые организмы?

Глава XVII. ВЛИЯНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА НА БИОСФЕРУ

Человек — элемент биосферы. Все жизненные ресурсы — воздух, пищу, воду и значительную часть энергетических и строительных ресурсов — он получает из биосферы. В биосферу же человек сбрасывает отходы — бытовые и промышленные. Долгое время такой тип человеческой деятельности не нарушал равновесия биосферы. Однако в последние два столетия, расширяя промышленную деятельность, человечество активно вторглось в живой мир Земли.

Человек воздействует на биосферу локально — в сотнях миллионов мест выбрасываются загрязняющие вещества в реки и воздух, сносится плодородный слой почвы, вырубаются леса, разрушаются местообитания растений и животных. Однако биосфера — единая система, охваченная круговоротами веществ, и миллионы локальных воздействий, сливаясь и усиливая друг друга, вызывают глобальные изменения во всех компонентах биосферы. Реки текут в моря и оке-

аны и вносят туда загрязнения, сброшенные промышленностью и сельским хозяйством на всем пути водотоков. Вырубка лесов и деградация почв ведут к климатическим изменениям, утрате почвенного плодородия и разрушению природных экосистем на всей планете. Загрязнения, выброшенные в воздух в одной точке, немедленно распространяются на тысячи километров.

Насколько быстро совершаются атмосферные переносы, человечество узнало на примере чернобыльской катастрофы. Во время взрыва реактора часть ядерного топлива была выброшена наружу. Взрыв освободил радиоактивные газы и твердые частицы, подняв их на высоту 6 км. Образовалось радиоактивное облако, которое в первый день после взрыва распространилось над территорией Украины и Белоруссии, а затем разделилось на два облака. Одно из них начало двигаться на северо-запад, достигло Польши и Швеции (второй — четвертый дни), затем повернуло на юго-восток, пересекло Европу (пятый — шестой дни) и достигло Греции, Турции, Ливана, Сирии (седьмой — десятый дни). Другое облако пересекло Европу к востоку, направляясь к Азии, прошло над Сибирью (пятый — шестой дни), Японией (двенадцатый день), северной частью Тихого океана, достигнув на восемнадцатый день после аварии Северной Америки.

Этот пример показывает, как быстро мощное локальное воздействие приводит к глобальному эффекту. И точно так же огромное количество мелких локальных воздействий приводит к глобальной деградации окружающей среды: истощению природных ресурсов, гибели ряда видов растений и животных, загрязнению и отравлению среды промышленными и бытовыми отходами, ядохимикатами, разрушению естественных экосистем (озер, лесов). Все неблагоприятные изменения в биосфере воздействуют как на животный и растительный мир, так и на человека.

Загрязнители попадают в почву и водоемы, накапливаются в тканях растений и животных, а через них — в организме человека. Различные химические вещества часто усиливают мутационный процесс у человека. Понятно, что это может приводить к возникновению различных врожденных и наследственных аномалий. Экологические проблемы на национальном и глобальном уровне тесно связаны с экономическими и социальными проблемами, являясь часто их следствием или причиной.

§ 78. Глобальные экологические проблемы

Климатические изменения. Потепление на Земле связывают с добавочным парниковым эффектом. С 1860 г. средняя температура на земном шаре повысилась на 0,5—0,7 °С. Некоторые газы, подобно стеклу, поглощают инфракрасное излучение, испускаемое земной поверхностью, и тем самым способствуют сохранению тепла в атмосфере. Этот эффект и называют *парниковым*, а газы, молекулы которых способствуют накоплению тепла, — парниковыми газами. К ним относят диоксид углерода, метан, оксид азота (I) и фреоны, которые

в XX в. начали широко применять для распыления лаков, красителей и в качестве хладагентов в холодильниках и кондиционерах.

До развития промышленности природные парниковые газы обеспечивали нагрев земной поверхности до $+15^{\circ}\text{C}$. С конца XVIII в. содержание CO_2 и CH_4 в атмосфере начало увеличиваться. Так, с 1960 по 1990 г. концентрация CO_2 возросла с 315 до 350 ppm¹, концентрация CH_4 с начала XIX в. почти удвоилась. Добавочное поступление CO_2 связано в основном со сжиганием топлива, а также со сведением лесов и минерализацией гумуса пахотных почв. Возрастание концентрации метана в атмосфере объясняют увеличением поголовья скота (CH_4 — один из продуктов метаболизма жвачных животных), переувлажнением земель при культивации риса и возрастанием добычи угля, в залежах которого этот газ накапливается.

Является ли добавочный парниковый эффект причиной повышения температуры Земли? Большинство климатологов отвечают на этот вопрос утвердительно. Глобальный нагрев атмосферы, по мнению ученых, на 50% связан с CO_2 , на 18% — с CH_4 , на 14% — с фреонами и на 18% — с другими газами, включая N_2O .

По прогнозам, если концентрация CO_2 в атмосфере достигнет 600 ppm, температура биосферы повысится на 1°C к 2025 г. и на 3°C к концу XXI столетия.

Ученые сегодня не могут сказать точно, с какой скоростью и как изменится климат, но определенные предсказания климатических сдвигов имеются. Наибольшие изменения наблюдаются в погоде: увеличение числа экстремально жарких дней, длительные засухи, сменяющиеся проливными дождями, страшные ураганы, штормы и смерчи, причудливые, непредсказуемые смены погоды. Потепление может изменить привычную, частично прогнозируемую схему зарождения тайфунов, привести к уменьшению количества осадков в основных зерновых районах — в США, Китае, Казахстане, к резкому уменьшению урожая риса в Азии (в этом регионе 60% населения потребляют рис как основной продукт), вызвать усиление опустынивания в Африке и на Среднем Востоке, стать причиной гибели тропических лесов в Африке и Южной Азии.

Частичное таяние льдов и подъем уровня Мирового океана, вызванные потеплением, страшны тем, что большинство людей живет на побережьях. Подъем моря на 1 м приведет к затоплению 25% культивируемой дельты Нила в Египте, а в Бангладеш под водой может оказаться от 12 до 28% территории страны. Под угрозой находятся огромные прибрежные города США, Индии, Китая.

Таким образом, изменение климата, обусловленное изменением газового режима атмосферы, неизбежно вызовет сдвиги экологического и социального характера в биосфере и мировом сообществе.

Нарушение озонового слоя. Озон содержится во всех слоях атмосферы. Максимальных величин его концентрация достигает на высоте 20—25 км над поверхностью Земли. Слой атмосферы с наиболь-

¹ ppm — одна миллионная часть, как % — одна сотая часть.

шим количеством этого вещества называется *озоновым*. Роль озонового слоя для биосферы исключительная: он поглощает, не пропуская к поверхности Земли, ультрафиолетовое излучение, смертоносное для живых организмов.

Уже ряд лет отмечается ослабление озонового слоя, что, вероятно, связано с попаданием в верхние слои атмосферы оксида азота (II) и фреонов.

В 80-е гг. появился новый тревожный феномен — образование озоновых дыр (в 1982 г. такая дыра была обнаружена над Антарктидой, а в 1987 г. — над Северным полюсом). Ученые опасаются, что озоновые дыры могут в ближайшее время возникнуть над Скандинавией, Россией, Канадой. Возрастание дозы ультрафиолетового излучения вызывает увеличение числа заболевших раком кожи, катарактой, приводит к уменьшению продукции моря, повреждению лесов. Возникла необходимость принятия мер по защите озонового слоя. В 1987 г. 50 стран подписали в Монреале соглашение, предусматривающее снижение производства фреонов на 50%.

Загрязнение атмосферы. Загрязняющие вещества поступают изначально в атмосферу, водоемы и почвы. Из атмосферы они могут попасть в воду и почвы, из воды — в почвы, из почв — в воду. Две трети массы загрязнителей поступают в атмосферу. Основные загрязнители воздуха — оксиды серы, азота, твердые частицы и оксид углерода (I). В 1996 г. в течение года в атмосферу было выброшено около 100 млн т оксидов серы, 70 млн т оксидов азота, около 180 млн т оксида углерода (I) и 60 млн т твердых частиц. Основная часть выбросов приходится на развитые страны. За период 1970—1990 гг. отмечается слабая тенденция к снижению выбросов SO_2 , SO_3 и CO. Главные источники выбросов в атмосферу — это потребители энергии, сжигающие ископаемое топливо: промышленность, коммунальное хозяйство и транспорт.

Особую тревогу вызывает загрязнение воздуха сернистым газом, порождающее кислотные дожди. Последствия кислотных дождей для биосферы исключительно тяжелые. Они превращают озера, реки и пруды в безжизненные водоемы, уничтожая сообщества животных и растений. В США около 200 озер лишились рыбы, в Швеции приблизительно 20% озер уже мертвы или умирают. Кислотные дожди — одна из главных причин гибели лесов. Уменьшение загрязнения атмосферы в месте выбросов происходит за счет переноса загрязнений по всему земному шару, что угрожает здоровью людей и природным ресурсам всех наций.

Загрязнение водных систем. За последние 50 лет оказались разрушенными водоемы и водоносные системы многих стран мира. Отмечается истощение подземных вод. Бесконтрольное потребление воды для полива и промышленных предприятий, уничтожение водохранимых лесных массивов и осушение верховых болот привели к массовой гибели малых рек. Сокращается объем стока крупных рек.

Черезмерное расширение поливных площадей оказалось одной из причин гибели Аральского моря. За последние годы высохли сотни

естественных водоемов и озер Приаралья. Аридизация (опустынивание) и острый недостаток воды обусловили деградацию природных экосистем района.

Загрязнение водоемов отходами промышленности превращает их в сточные каналы. Обитатели рек и даже морей погибают под слоем нефтепродуктов, которые препятствуют поглощению кислорода из воздуха. Загрязненными оказались и океаны.

Выбросы нефти могут резко замедлить газовый обмен атмосферы с гидросферой, нарушить сложившиеся равновесные процессы, убить планктонные организмы океана, а вместе с ними — жизнь океанских глубин.

Смыв удобрений, сбросы отходов животноводства и канализационных вод приводят к загрязнению водоемов избыточными концентрациями азота и фосфора. Высокое содержание этих элементов стимулирует быстрый рост водорослей. Начинается «цветение» водоемов. После отмирания большой массы водорослей они быстро разлагаются. Запасы кислорода в воде истощаются. Обитатели водоемов начинают задыхаться без кислорода, в результате чего рыба гибнет.

Около 70% загрязнения морской среды связано с наземными источниками, включая большие и малые города, промышленность, строительство, сельское хозяйство, лесное хозяйство и туризм. Загрязняющими веществами, которые создают главную угрозу для морской среды обитания, являются сточные воды, химические вещества, мусор и пластмассы, тяжелые металлы, радиоактивные отходы и нефть. Некоторые из этих материалов ядовиты, они медленно разлагаются в окружающей среде и накапливаются в живых существах. Загрязнения возникают также в результате судоходства и сброса отходов в море. Около 600 т нефти ежегодно попадает в океаны и моря в результате обычных морских перевозок, аварий и незаконного слива.

Прибрежные воды испытывают особую нагрузку в связи с интенсификацией добычи рыбы и моллюсков, что приводит к деградации шельфовых и морских экосистем.

Уничтожение лесов. Лесам принадлежит важная роль в сохранении почвы и воды, поддержании растительного и животного мира. Кроме того, леса являются источником промышленной древесины, топлива и других продуктов.

Ныне леса по всему миру оказались под угрозой вырождения и уничтожения в результате возрастающих нагрузок со стороны человека. За счет лесов расширяются сельскохозяйственные поля и пастбища, продолжается хищнический лесоповал, леса страдают от пожаров и загрязнения атмосферы. Особое беспокойство вызывает разрушение тропических лесов, среднегодовой процент гибели которых достигает 1% от их площади. Оценки, полученные Продовольственной и сельскохозяйственной организацией ООН (ФАО) в 62 странах (что представляет 78% мировых площадей, занимаемых тропическими лесами), свидетельствуют о том, что в период 1980—1990 гг. леса сводились со скоростью 16,8 млн га/год (рис. 109).

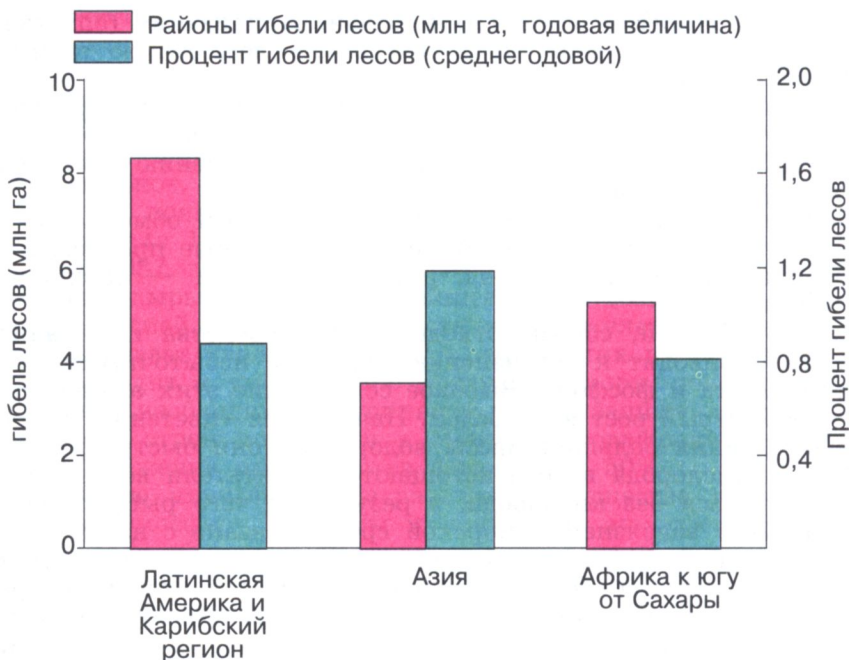


Рис. 109. Гибель лесов в развивающихся регионах, 1980—1990 гг.

Оставшиеся 800 млн га тропических лесов вырубаются и разрушаются с такой скоростью, что к 2030 г., по различным оценкам, уцелеет всего от 200 до 370 млн га. Последствия сведения тропических лесов — это вымирание видов, деградация почв, снижение водостока на водоразделах и увеличение накопления осадков в водоемах, снижение буферной роли лесных болот, снижение запасов углерода в наземной биомассе, рост содержания CO_2 в атмосфере, уменьшение количества атмосферных осадков.

Леса гибнут не только в тропиках. Началось массовое заболевание и гибель лесов Европы и Северной Америки из-за загрязнения атмосферы, вод и почв. Вследствие интенсивных рубок практически уничтожены хвойные леса Центральной России, неуклонно сводятся наиболее ценные и доступные для техники массивы лесов в Сибири и на Дальнем Востоке.

Уничтожение северных лесов, так же как и тропических, вызывает изменение климатических условий, водного режима, состояния почв.

Состояние почв. Почва является не только основным средством сельскохозяйственного производства, но и важнейшим компонентом экосистем, регулирующим состав атмосферы и гидросферы, и надежным барьером на путях миграции загрязняющих веществ. И эта тончайшая оболочка Земли — педосфера — претерпевает значительную

деградацию под воздействием человека. Деградация используемых человеком почв в процентах от всей их площади характеризуется следующими цифрами: крайняя степень деградации — 1%, сильная — 15%, умеренная — 46%, легкая — 38%. Наиболее широко распространенный процесс разрушения почвенного покрова — эрозия.

Кроме эрозии — потери верхнего плодородного слоя почвы в результате его сноса текущими водами или ветром — неблагоприятное воздействие на почвы оказывает их полив при плохой системе дренажа. При неправильном регулировании режимов полива и сброса дренажных вод грунтовые воды, часто несущие соли, поднимаются к поверхности почв и засоляют ее верхние горизонты (химическая деградация). Часть почв подвергается физической деградации — очень сильно уплотняется под влиянием тяжелых сельскохозяйственных машин.

Главные причины деградации почв: перевыпас на пастбищах, оскудение и вырубка лесов, сельскохозяйственная деятельность.

Опустынивание. Опустынивание — это процесс деградации экосистем, вызванный изменением климата и хозяйственной деятельностью человека. Опустыниванию подвержены прежде всего засушливые земли. Причины антропогенного опустынивания: перевыпас на пастбищах, интенсивное использование пахотных земель, расширение неполивного земледелия в аридные области, нарушение лесных массивов, длительное или технологически неправильное искусственное орошение, приводящее к засолению почв.

От деградации почвы уже пострадало 3,6 млрд га засушливых земель, что составляет около четверти площади земной суши. Засоление почв, связанное с неправильным дренажом, поражает огромные пространства поливных земель. Засоление в засушливых областях обусловлено сильным испарением, в результате которого растворенные соли поднимаются к поверхности почвы и здесь накапливаются. Концентрации солей могут быть такими высокими, что рост растений становится невозможным. Яркий пример упадка сельского хозяйства в древние времена — Верхняя Месопотамия. Там 4000 лет назад ирригационные воды, забираемые из Евфрата, вначале обеспечивали хорошие урожаи, но постепенно привели к засолению почвы.

В наше время приблизительно 280 млн людей, населяющих сельские местности, находятся в той или иной степени под влиянием опустынивания. Опустынивание и засухи являются причинами бедности и голода. В странах Африки к югу от Сахары в засуху в середине 80-х гг. от голода погибло около 3 млн человек.

Потеря биоразнообразия. Ученые считают, что на Земле обитает от 5 до 30 млн видов, хотя описано около 1,7 млн. Совокупность всех видов составляет *биоразнообразие* Земли. От половины до 80% (по разным оценкам) видов планеты живет в тропических лесах, хотя последние занимают всего 7% территории Земли. Так, в дождевом лесу Панамы на площади 50 га ученые обнаружили около 300 видов деревьев и кустарников, в Малайзии на такой же площади — 835 видов деревьев. По направлению к Северному полюсу

биоразнообразие снижается. Например, в штате Вашингтон на 50 га растет около 40 видов деревьев, а в Западной Сибири — 5—6.

Разрушение тропических лесов уже привело к гибели около 6000 видов. Тропические леса в основном принадлежат бедным государствам с быстрым ростом народонаселения. Эти страны вынуждены экспортировать древесину, сжигать леса, чтобы построить дороги и города, вырастить урожай. К сожалению, почвы тропических лесов очень бедны, за 2—3 года они истощаются и вновь требуется вырубка лесов.

Виды гибнут не только в тропиках. Везде, где разрушаются экосистемы или сильно сокращается их площадь, исчезают виды. И это невосполнимая потеря для биосферы и человечества.

Люди научились использовать всего 0,1% видов. Мы употребляем в пищу лишь около 50 видов растений, в то время как 75 тыс. растений имеют съедобные части и гораздо богаче питательными веществами, чем употребляемая сейчас растительная пища. Растения не только пища, но и строительный материал, источник энергии, составная часть лекарств.

Биотехнология тоже зависит от биоразнообразия: селекция — от генов диких растений, производство антибиотиков — от микроскопических грибов, продукция ферментов — от дрожжей и бактерий. Биотехнологи надеются создать природные удобрения и пестициды, сорта культурных растений, которые устойчивы к засухе, заморозкам и разным болезням.

Вот некоторые примеры социально-экологических выгод биологического разнообразия:

- Стоимость лекарств, производимых в мире из дикорастущих растений и естественных продуктов, составляет около 40 млрд долларов США в год.
- В 1960 г. только один ребенок из пяти больных лейкемией имел шанс выжить. Теперь четверо из пяти имеют такой шанс. Это стало возможным благодаря лечению лекарственным препаратом, содержащим активные вещества, обнаруженные в тропическом лесном растении *Catharantus*, родина которого — Мадагаскар.
- В Азии к середине 70-х годов генетические улучшения привели к росту производства пшеницы на 2 млрд и риса на 1,5 млрд долларов США в год. Эти результаты были достигнуты за счет выведения и использования низкорослых сортов зерновых культур.
- Один ген эфиопского ячменя защищает сейчас от вируса желтой карликовости урожай всего калифорнийского ячменя стоимостью 160 млн долларов США в год.

Биоразнообразие — основа устойчивости экосистем.

Проблемы энергетики. Для производства материальных благ, обогрева, освещения, работы транспорта необходима энергия.

Самый распространенный вид топлива — каменный уголь. Одновременно это и наименее энергетически эффективное и наиболее опас-

ное топливо. При сгорании угля образуется гораздо больше диоксида углерода на единицу произведенной энергии, чем при сгорании остальных видов ископаемого топлива. А это означает, что сжигание угля для получения единицы энергии приводит к усилению парникового эффекта в большей степени, чем сжигание нефти и газа. Кроме того, более 70% выбросов диоксида серы и около 25% выбросов оксидов азота вызвано сжиганием угля, особенно на электростанциях. Природный газ выделяет больше тепла при сжигании и в меньшей степени загрязняет воздух, чем уголь и нефть.

Энергия, получаемая на гидроэлектростанциях, является чистой, но общество платит за эту энергию плодороднейшими пойменными землями, уходящими под воду при строительстве водохранилищ.

Первоначально ядерная энергия рассматривалась как источник чистой, безопасной и дешевой энергии. Предполагалось, что к 2000 г. 1800 атомных электростанций будут поставлять 21% мировой дополнительной энергии. Однако к 1990 г. на ядерную энергию приходилось лишь 5% общего производства энергии.

С момента аварии на Чернобыльской АЭС в 1986 г. многие страны пересмотрели планы строительства новых АЭС в сторону уменьшения или вовсе отказались от них. Кроме опасности аварий на АЭС, существует проблема удаления и хранения радиоактивных отходов. По мере того как вводятся в эксплуатацию новые и выводятся из эксплуатации старые атомные электростанции, количество таких отходов растет. После 40 лет исследований и дискуссий ученые все еще не пришли к согласию относительно безопасных методов хранения радиоактивных отходов.

Итак, фактически любое производство энергии приводит к загрязнению окружающей среды. Но человек не может жить без энергии. Решение энергетических проблем лежит в повышении эффективности использования энергии любого типа, в новых экологических более безопасных технологиях использования ископаемого топлива, в получении энергии за счет солнца, ветра, текущей воды, геотермальных источников, ежегодно возобновляющейся биомассы и органических отходов.

- 1. Каковы недостатки и преимущества тепловых, атомных и гидроэлектростанций? По какому пути следует развивать энергетику?
- 2. Какие вы знаете вещества, загрязняющие воздух? Какие предприятия в вашей местности загрязняют воздух?
- 3. Каковы основные проблемы и причины загрязнения Мирового океана?
- 4. Почему важно сохранять биоразнообразие Земли и какие виды человеческой деятельности приводят к его сокращению?
- 5. Что вы знаете об уничтожении лесов в вашей местности? Достаточно ли в ней лесов сейчас? Если леса были истреблены ранее, то по какой причине?

§ 79. Общество и окружающая среда

Рост численности населения. Если нанести на график численность населения, оцененную в определенные промежутки времени, то мы получим экспоненциальную кривую (рис. 110).

В течение нескольких первых миллионов лет люди жили небольшими группами и добывали себе пищу охотой на диких животных и собирательством съедобных частей растений. Численность населения росла очень медленно — со средней скоростью 0,002% в год. На рисунке 110 это длинная, почти горизонтальная, часть кривой. С тех пор скорость ежегодного прироста существенно увеличилась, достигла максимума в 2,06% в 1970 г. и затем колебалась на уровне 1,75%. В результате столь большого увеличения скорости кривая роста численности населения пошла почти вертикально вверх, достигнув к 1993 г. более 5,5 млрд человек. По прогнозам, к 2020 г. население Земли составит около 8 млрд человек. Большая часть прироста населения приходится на бедные развивающиеся страны.

Судя по состоянию окружающей среды, наша планета уже перенаселена. Перенаселение бывает двух типов. Первый тип перенаселения возникает там, где людей больше, чем их может прокормить принадлежащая им земля, где появляется нехватка пищи и воды. Перенаселение данного типа возникает и там, где скорость прироста населения превышает скорость экономического роста и население катастрофически беднеет. При этом типе перенаселения численность населения и соответствующая деградация потенциально возобновляемых почв, пастбищ, лесов и дикой природы являются ключевыми факторами, определяющими воздействие на окружающую среду. В наиболее бедных странах перенаселение вызывает преждевременную смерть 20 млн, а может быть, и 40 млн человек ежегодно.

В промышленно развитых странах наблюдается второй тип перенаселения — перепотребление. Оно проявляется, когда небольшое по численности население использует природные ресурсы в таких масштабах, что возникают значительное загрязнение, деградация окружающей среды и истощение ресурсов.

Таким образом, как высокая численность населения, так и перепотребление при низкой численности приводят к одному и тому же результату — к деградации природы и истощению жизненно необходимых ресурсов: чистого воздуха, воды, плодородных почв и топлива.

Индустриально-потребительское общество. У многих людей, особенно в промышленно развитых странах, сложилось мировоззрение расточителей, которое основывается на представлении, что ресурсы безграничны и чем больше мы их используем, чем больше производим и потребляем, тем лучше мы живем. В то же время беднейшая часть человечества не в состоянии удовлетворить свои потребности в области питания, жилищ, здравоохранения и образования. Разрыв между потреблением в богатых и бедных странах огромен. Человек в развивающихся странах потребляет в восемь раз меньше молока

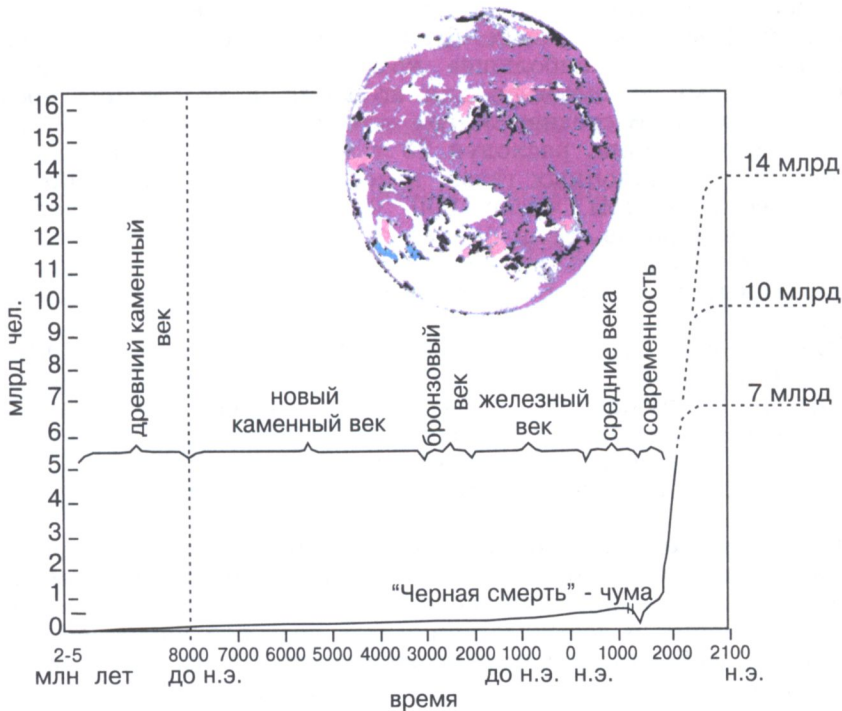


Рис. 110. График экспоненциального роста численности населения в прошлом и прогноз на 2100 г.

и в шесть раз меньше мяса, чем в развитых странах. Потребление же металлов в расчете на душу населения в бедных странах меньше в 13—19 раз.

Неравенство развитых и развивающихся стран усугубляется тем, что подавляющее большинство вредных выбросов в атмосферу и океан, представляющих угрозу для всех жителей Земли, производится развитыми странами.

Чем выше уровень потребления, тем интенсивнее использование ресурсов и больше загрязнение окружающей среды. На долю США, например, население которых составляет 5,5% от всего населения Земли, приходится около 40% всех потребляемых ресурсов планеты и свыше 70% вредных выбросов в атмосферу. Опасность необратимой деградации среды все усиливается, так как не только жители промышленно развитых стран не желают отказаться от потребительской идеологии и перейти к умеренному потреблению, но и население развивающихся стран и России стремится к западному образу жизни с его постоянными покупками новых моделей машин, домашних электроприборов, средств связи, с бесконечной рекламой и огромными свалками выброшенных вещей.

Особое беспокойство вызывает неуклонное увеличение парка автомобилей. Среди различных транспортных средств именно автомобили выбрасывают наибольшее количество вредных компонентов. Даже легковому автомобилю для сгорания 1 кг бензина требуется 2,5 кг кислорода. В среднем за год автомобиль проезжает 10 тыс. км, сжигает 10 т бензина, расходует 25 т кислорода и выбрасывая в атмосферу 160 т выхлопных газов, в которых обнаружено 200 различных веществ, в том числе 800 кг CO, 40 кг оксидов азота, 200 кг углеводородов. Если бензин этилирован, то в выбросы поступает 3,5 кг ядовитого свинца. Кроме того, каждый автомобиль, стирая шины, поставляет в атмосферу 5—8 кг резиновой пыли ежегодно.

Люди во всех странах не желают ограничивать свои личные потребности и создают в целом такую структуру потребления, которая вредна для окружающей среды, экономически неэффективна и разорительна для самого потребителя. Стратегия индустриально-потребительского общества ведет человечество к катастрофе, на смену ей должна прийти другая стратегия — стратегия устойчивого развития.

Международное сотрудничество и борьба с бедностью. Для обеспечения устойчивости общества в течение длительного времени планы экономического развития должны принимать в расчет необходимость сохранения и защиты природных ресурсов на нашей планете. Для этого необходимо партнерство между всеми странами мира. И тут во весь рост поднимается проблема богатства и бедности.

Бедность развивающихся стран с огромным населением не дает им возможности вкладывать деньги в охрану окружающей среды. Богатые же страны, загрязняя глобально среду, не хотят делать капиталовложений в природоохранные мероприятия развивающихся стран.

Для того чтобы создать условия для равного партнерства в деле сохранения окружающей среды, мир должен предоставить финансовую помощь многим развивающимся странам, в особенности наиболее бедным, и помочь им в рациональном управлении природными ресурсами.

Устойчивое развитие. За последние десятилетия XX в. люди начали понимать, что экономическое развитие не может остановиться, но оно должно пойти по другому пути, перестав столь активно разрушать окружающую среду. В 1992 г. в Рио-де-Жанейро была проведена встреча на высшем уровне по проблемам планеты Земля. На этой встрече была поддержана идея устойчивого развития, выдвинутая Международной комиссией в 1983 г., и принята «Декларация Рио-де-Жанейро по окружающей среде и развитию», раскрывающая сущность и цели *концепции устойчивого развития*, на которые должны ориентироваться все страны мира при разработке своих национальных стратегий развития. Под устойчивым развитием понимается такая модель развития, при которой удовлетворяются основные жизненные потребности как нынешнего, так и всех последующих по-

колений, создаются условия для самореализации всем людям независимо от того, в какой стране они живут и к какой социальной группе принадлежат.

Принципы, сформулированные на конференции в Рио-де-Жанейро, основаны на гуманистических идеях, среди которых отметим следующие:

- Люди имеют право на здоровую и плодотворную жизнь в гармонии с природой.
- Сегодняшнее развитие не должно осуществляться во вред интересам будущих поколений.
- Для достижения устойчивого развития защита окружающей среды должна составлять неотъемлемую часть процесса развития и не может рассматриваться в отрыве от него.
- Искоренение нищеты и неравенства в уровнях жизни в различных частях мира необходимо для обеспечения устойчивого роста и удовлетворения потребностей большинства населения.
- Мир, развитие и охрана окружающей среды взаимосвязаны и неразделимы.

Основным документом встречи стала «Повестка дня на XXI век» — программа того, как сделать развитие устойчивым с социальной, экономической и экологической точки зрения.

Этот документ отражает всемирное согласие и политические обязательства, взятые на себя государствами, по вопросам развития и экономического сотрудничества.

К сожалению, за годы, прошедшие после конференции в Рио-де-Жанейро, стало ясно, что многие научные, технологические, социальные и политические проблемы оказались чрезвычайно сложными, а принятые рекомендации — трудными в реализации. Интересы могущественных международных корпораций, политические интересы стран, социальные и этнические разногласия, стремление граждан к расширенному потреблению оказались сильнее доброй воли мирового сообщества, закрепленной в решениях встречи на высшем уровне в Рио-де-Жанейро.

Однако продолжать развивать экономику, не считаясь с природой, — это значит идти к гибели человечества. Чтобы предотвратить катастрофу, надо всем: народам, государствам, огромным промышленным корпорациям, среднему и малому бизнесу, коллективам людей и каждому человеку — шаг за шагом двигаться в сторону, указанную принципами устойчивого развития.

Замечательными словами закончил свою прекрасную книгу «Жизнь в окружающем мире» Тайлер Миллер: «Еще не поздно, еще есть время решить стоящие перед нами сложные взаимосвязанные проблемы и совершить скорее плавный, а не скачкообразный переход к устойчивому земному обществу, если это действительно заботит достаточно много людей. Решать не „им“, решать „нам“, и решать как можно быстрее».

- ▶ 1. Оцените приблизительно, во сколько раз возрастет общая нагрузка на нашу планету к 2030 г., если население развивающихся стран поднимет свое потребление до уровня развитых стран. Сегодня на одну пятую часть населения Земли, проживающего в развитых странах, приходится 83% годового дохода. В развивающихся странах живет в четыре раза больше людей, чем в развитых, и к 2030 г. это количество удвоится.
- 2. Какие основные тенденции развития в стране и в мире вы видите сегодня? Как связаны в них экологические, экономические и социальные проблемы? Какие проблемы, по вашему мнению, надо решать в первую очередь? Составьте список приоритетных целей для вашего города или области, России и мира. Обсудите эти вопросы коллективно в классе.
- 3. Какие природоохранные организации вы знаете? Как вы думаете, активисты Гринписа делают полезное дело? Как, по вашему мнению, надо защищать окружающую среду?

РЕШЕНИЕ ЗАДАЧ

Задание 5 к § 27.

1. Запишем условие в виде схемы:

<i>P</i>	♀	серый цвет	×	♂	черный цвет
			↓		
<i>F₁</i>		16 серых	:	14 черных	

2. Около каждого фенотипа запишем те аллели, которые его определяют. Очевидно, что черный цвет определяется генотипом *aa*, так как он рецессивен, а серый цвет должен определяться аллелем *A*, так как он доминантен. Второй аллель пока неизвестен. Итак, получаем:

<i>P</i>	♀	серый цвет	×	♂	черный цвет
		A-	↓		aa
<i>F₁</i>		16 серых	:	14 черных	
		A-		aa	

Знак «-» обозначает, что второй аллель пока неизвестен.

3. Так как потомство получает по одному аллелю от каждого родителя, то по генотипу черного потомства определяем генотип матери как *Aa*. Задача решена.

Задание 6 к § 28.

1. Запишем условие в виде схемы:

<i>P</i>	♀	округлые красные плоды	×	♂	грушевидные желтые плоды
			↓		
<i>F₁</i>		1 окр. красн.	:	1 груш. красн.	:
		:		:	1 окр. желт. : 1 груш. желт.

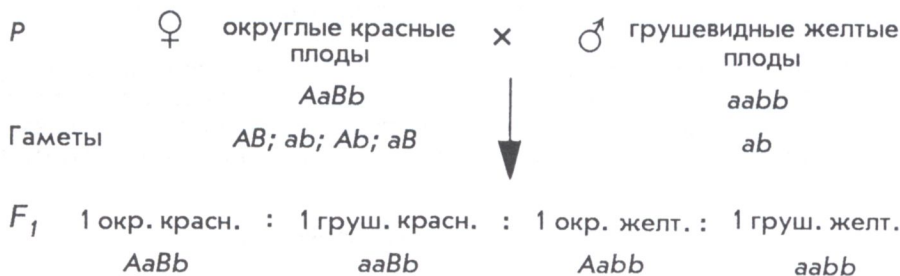
2. Около каждого фенотипа напишем те аллели, которые его определяют, получим:

<i>P</i>	♀	округлые красные плоды	×	♂	грушевидные желтые плоды
		A-B-	↓		aabb
<i>F₁</i>		1 окр. красн.	:	1 груш. красн.	:
		A-B-		aaB-	:
				A-bb	:
				aabb	1 окр. желт. : 1 груш. желт.

Знак «-» обозначает, что второй аллель может быть как доминантным, так и рецессивным при данном фенотипе.

3. Неизвестные аллели в генотипе матери определяем по грушевидному желтому потомству, исходя из того соображения, что один аллель в каждой паре приходит от матери, следовательно, в генотипе матери должны быть аллели *a* и *b*.

4. Теперь, зная генотипы обоих родителей, можно написать генотипы всех потомков:



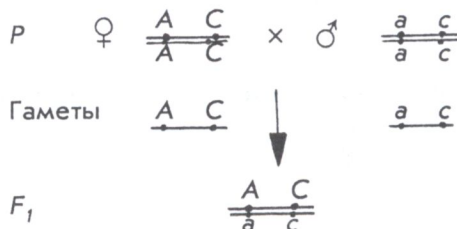
5. То, что наблюдается расщепление 1:1:1:1, подтверждает правильность решения задачи. Так как в данном случае имеется всего один тип мужских гамет, то расщепление в *F₁* определяется соотношением типов женских гамет, которое равно 1*AB*:1*ab*:1*Ab*:1*aB* (см. третий закон Менделя).

Задание 2 к § 29.

1. Запишем условие задачи в виде схемы, используя для наглядности хромосомный способ записи генотипа. Получим:

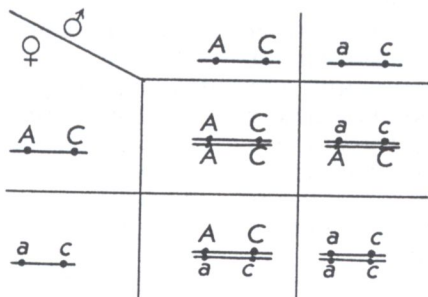


2. Определяем гаметы родителей и получим *F₁*:



т. е. все растения гладкосеменные и с усиками.

3. Определяем гаметы у F_1 и получаем F_2 . При отсутствии перекреста хромосом в F_1 будет только два типа гамет — AC и ac . Следовательно, получаем F_2 , используя решетку Пеннета:



т. е. в F_2 получаем расщепление $1AACC:2AaCc:1aacc$, что соответствует расщеплению по фенотипу: 3 гладкосеменных с усиками к 1 морщинистому без усиков.

Задание 1 к § 79.

Предполагаем, что доход прямо пропорционален нагрузке на окружающую среду. Делим 83% дохода, получаемого в развитых странах двадцатью процентами населения Земли, на 17% (доход 80% населения Земли). Получаем 4,9 — во столько раз $\frac{1}{5}$ часть населения имеет больше, чем остальные $\frac{4}{5}$. Так как в развивающихся странах проживает в четыре раза больше людей и количество их удвоится за 30 лет, то умножаем 4,9 на 8. В итоге получится, что общий доход, а следовательно, нагрузка на среду увеличится приблизительно в 40 раз.

ЛАБОРАТОРНЫЙ ПРАКТИКУМ

Лабораторная работа 1

Тема: «Строение растительной, животной, грибной и бактериальной клеток под микроскопом»

Цель: закрепить умение готовить микропрепараты и рассматривать их под микроскопом, находить особенности строения клеток различных организмов, сравнивать их между собой.

Оборудование: микроскопы, предметные и покровные стекла, стаканы с водой, стеклянные палочки, лук репчатый, разведенные дрожжи, культура сенной палочки, микропрепараты клеток многоклеточных животных.

Ход работы

1. Приготовьте микропрепараты кожицы лука, дрожжевых грибов, бактерии сенной палочки. Под микроскопом рассмотрите их, а также готовый микропрепарат клеток многоклеточного организма.

2. Сопоставьте увиденное с изображением объектов на таблицах. Зарисуйте клетки в тетрадах и обозначьте видимые в световой микроскоп органоиды.

3. Сравните между собой эти клетки. Ответьте на вопросы: в чем заключается сходство и различие клеток? Каковы причины сходства и различия клеток разных организмов? Попытайтесь объяснить, как шла эволюция бактерий, животных, растений, грибов.

Лабораторная работа 2

Тема: «Плазмолиз и деплазмолиз в клетках кожицы лука»

Цель: сформировать умение проводить опыт по получению плазмолиза, закрепить умение работать с микроскопом, проводить наблюдение и объяснять полученные результаты.

Оборудование: микроскопы, предметные и покровные стекла, стеклянные палочки, стаканы с водой, фильтровальная бумага, раствор поваренной соли, репчатый лук.

Ход работы

1. Приготовьте препарат кожицы лука, рассмотрите клетки под микроскопом. Обратите внимание на расположение цитоплазмы относительно клеточной оболочки.

2. Удалите с микропрепарата воду, приложив фильтровальную бумагу к краю покровного стекла. Нанесите на предметное стекло каплю раствора поваренной соли. Наблюдайте за изменением положения цитоплазмы.

3. Фильтровальной бумагой удалите раствор поваренной соли. Капните на предметное стекло 2—3 капли воды. Наблюдайте за состоянием цитоплазмы.

4. Объясните наблюдаемое явление. Ответьте на вопросы: куда двигалась вода (в клетки или из них) при помещении ткани в раствор соли? Чем можно объяснить такое направление движения воды? Куда двигалась вода при помещении ткани в воду? Чем это

объясняется? Как вы думаете, что бы могло произойти в клетках, если бы их оставили в растворе соли на длительное время? Можно ли использовать раствор соли для уничтожения сорняков?

Лабораторная работа 3 (в двух вариантах)

Тема: «Каталитическая активность ферментов в живых тканях»

Цель: сформировать знания о роли ферментов в клетках, закрепить умение работать с микроскопом, проводить опыты и объяснять результаты работы.

Вариант I

Оборудование: свежий 3%-ный раствор пероксида водорода, пробирки, пинцет, ткани растений (кусочки сырого и вареного картофеля) и животных (кусочки сырого и вареного мяса или рыбы), песок, ступка и пестик.

Ход работы

1. Приготовьте пять пробирок и поместите в первую пробирку немного песка, во вторую — кусочек сырого картофеля, в третью — кусочек вареного картофеля, в четвертую — кусочек сырого мяса, в пятую — кусочек вареного мяса. Капните в каждую из пробирок немного пероксида водорода. Пронаблюдайте, что будет происходить в каждой из пробирок.

2. Измельчите в ступке кусочек сырого картофеля с небольшим количеством песка. Перенесите измельченный картофель вместе с песком в пробирку и капните туда немного пероксида водорода. Сравните активность измельченной и целой растительной ткани.

3. Составьте таблицу, показывающую активность каждой ткани при различной обработке.

4. Объясните полученные результаты. Ответьте на вопросы: в каких пробирках проявилась активность фермента? Объясните почему. Как проявляется активность фермента в живых и мертвых тканях? Объясните наблюдаемое явление. Как влияет измельчение ткани на активность фермента? Различается ли активность фермента в живых тканях растений и животных? Как бы вы предложили измерить скорость разложения пероксида водорода? Как вы считаете, все ли живые организмы содержат фермент каталазу, обеспечивающий разложение пероксида водорода? Ответ обоснуйте.

Вариант II

Оборудование: микроскопы, предметное и покровное стекла, стаканы с водой, стеклянные палочки, пероксид водорода, лист элодеи.

Ход работы

1. Приготовьте препарат листа элодеи, рассмотрите его под микроскопом и зарисуйте несколько клеток листа.

2. Капните на микропрепарат пероксид водорода и снова наблюдайте за состоянием клеток.

3. Объясните наблюдаемое явление. Ответьте на вопросы: какой газ выделяется из клеток листа? Почему происходит его выделение?

4. Капните каплю пероксида водорода на предметное стекло, рассмотрите ее под микроскопом, опишите наблюдаемую картину. Сравните состояние пероксида водорода в листе элодеи и на стекле. Сделайте выводы.

Лабораторная работа 4

Тема: «Морфологические особенности растений различных видов»

Цель: обеспечить усвоение учащимися понятия морфологического критерия вида, закрепить умение составлять описательную характеристику растений.

Оборудование: живые растения или гербарные материалы растений разных видов.

Ход работы

1. Рассмотрите растения двух видов, запишите их названия, составьте морфологическую характеристику растений каждого вида, т. е. опишите особенности их внешнего строения (особенности листьев, стеблей, корней, цветков, плодов).

2. Сравните растения двух видов, выявите черты сходства и различия. Чем объясняются сходства (различия) растений?

Лабораторная работа 5

Тема: «Изменчивость организмов»

Цель: сформировать понятие изменчивости организмов, продолжить выработку умений наблюдать натуральные объекты, находить признаки изменчивости.

Оборудование: раздаточный материал, иллюстрирующий изменчивость организмов (растения 5—6 видов, по 2—3 экземпляра каждого вида, наборы семян, плодов, листьев и др.).

Ход работы

1. Сравните 2—3 растения одного вида (или их отдельные органы: листья, семена, плоды и др.), найдите признаки сходства в их строении. Объясните причины сходства особей одного вида.

2. Выявите у исследуемых растений признаки различия. Ответьте на вопрос: какие свойства организмов обуславливают различия между особями одного и того же вида?

3. Раскройте значение этих свойств организмов для эволюции. Какие, на ваш взгляд, различия обусловлены наследственной изменчивостью, какие — ненаследственной изменчивостью? Объясните, как могли возникнуть различия между особями одного вида.

Лабораторная работа 6

Тема: «Приспособленность организмов к среде обитания»

Цель: сформировать понятие приспособленности организмов к среде обитания, закрепить умение выявлять черты приспособленности организмов к среде обитания.

Оборудование: гербарные образцы растений или комнатные растения, чучела или рисунки животных различных мест обитания.

Ход работы

1. Определите среду обитания растения и животного, предложенного вам для исследования.
2. Выявите черты приспособленности к среде обитания.
3. Выявите относительный характер приспособленности.
4. На основании знаний о движущих силах эволюции объясните механизм возникновения приспособлений.

Лабораторная работа 7

Тема: «Ароморфозы (у растений) и идиоадаптации (у насекомых)»

Цель: сформировать умение выявлять ароморфозы и идиоадаптации у растений и животных, объяснять их значение.

Оборудование: гербарные материалы водорослей, мхов, папоротникообразных, цветковых растений, веточки сосны или ели, коллекции насекомых.

Ход работы

1. Рассмотрите растения: водоросль, мох, папоротник, веточку сосны или ели, цветковое растение. Назовите имеющиеся у них органы.
2. Выявите черты усложнения в строении растений этих отделов и раскройте их значение. Определите, по какому направлению шла эволюция растений от водорослей до покрытосеменных.
3. Рассмотрите насекомых разных отрядов (чешуекрылые, прямокрылые, двукрылые и др.), выявите в их строении черты сходства и различия. Сделайте вывод о направлении эволюции насекомых.
4. Опишите идиоадаптации у насекомых рассматриваемых отрядов, раскройте их эволюционное значение.

Лабораторная работа 8

Тема: «Фенотипы местных сортов растений»

Цель: сформировать знания о модификационной изменчивости, умение описывать растения по фенотипу и сравнивать их между собой.

Оборудование: гербарные экземпляры различных сортов растений (пшеница, рожь, ячмень и др.).

Ход работы

1. Рассмотрите два экземпляра растений пшеницы (ржи, ячменя и др.) одного сорта. Сравните эти растения.
2. Опишите фенотип каждого растения (особенности строения листьев, стеблей, цветков). Выявите признаки, возникшие в результате модификационной изменчивости и обусловленные генотипом.
3. Раскройте причины модификационной изменчивости, ее значение.

Лабораторная работа 9 (в двух вариантах)

Тема: «Изменчивость, построение вариационного ряда и вариационной кривой»

Цель: познакомить учащихся со статистическими закономерностями модификационной изменчивости, выработать умение строить вариационный ряд и график изменчивости изучаемого признака.

Вариант I

Оборудование: семена фасоли, бобов, колосья пшеницы, ржи, клубни картофеля, листья акации, клена (по 10 экземпляров одного вида на парту).

Ход работы

1. Рассмотрите несколько растений (семян, клубней, листьев и др.) одного вида, сравните их размеры (или посчитайте количество листовых пластинок у листьев) или другие параметры. Данные запишите.

2. Полученные данные занесите в таблицу, в которой по горизонтали сначала расположите ряд чисел, отображающих последовательное изменение признака (например, число колосьев в колоске, размер семян, длина листовой пластинки), ниже — частоту встречаемости каждого признака. Определите, какие признаки встречаются наиболее часто, какие — редко.

3. Отобразите на графике зависимость между изменением признака и частотой его встречаемости.

4. Сделайте вывод о том, какая закономерность модификационной изменчивости вами обнаружена.

Вариант II

Оборудование: линейка или сантиметр.

Ход работы

1. Измерьте рост каждого школьника в классе с точностью до сантиметра, округлив цифры. Например, если рост составляет 165,7 см, запишите, что рост 166 см.

2. Сгруппируйте полученные цифры, которые отличаются друг от друга на 5 см (150—155 см, 156—161 см и т. д.), и подсчитайте количество учеников, входящих в каждую группу. Полученные данные запишите:

Количество учащихся ... 2

Рост, в см145—150

3. Постройте вариационный ряд изменчивости роста учеников, а также вариационную кривую, откладывая по горизонтальной оси рост учащихся в миллиметрах, а на вертикальной оси количество учащихся определенного роста.

4. Вычислите средний рост учеников вашего класса путем деления суммы всех измерений на общее число измерений.

5. Вычислите и отметьте на графике средний рост девочек и мальчиков.

6. Ответьте на вопросы: какой рост учеников в вашем классе встречается наиболее часто, какой — наиболее редко? Какие отклонения встречаются в росте учеников? Каков средний рост девочек и мальчиков в вашем классе? Каковы причины отклонений в росте?

Полевая работа (может быть выполнена осенью и весной)

Тема: «Воздействие человека на водную среду и загрязнение берегов водоемов»

Цель: сформировать у учеников понимание, что все мы загрязняем среду, как непосредственно, так и косвенно, и все мы можем что-то сделать для уменьшения этого загрязнения.

Основная информация: качество воды в водоеме в определенной степени зависит от того, что происходит на площади водосбора; эрозия почв может вызвать помутнение воды; сбросы промышленных предприятий, коммунальных хозяйств вызывают загрязнения; свалки и мусор на берегу водоема не только портят ландшафт, но могут быть источником вредных веществ, вымываемых из отходов и попадающих в водоемы.

Ход работы

1. Ученики делятся на группы, и каждая группа готовит сообщение: что им известно о местной реке или озере; откуда водоем собирает воду; протекает ли река через города; как используются земли, окружающие водоем; какие источники загрязнения могут влиять на качество воды.

2. Полевой выход к водоему.

Побережье реки или озера делится между группами. Размер участка от 100 до 200 м.

3. Каждая группа описывает свой участок, принимая во внимание все возможные источники загрязнения, идущего из населенного пункта, бытовые и промышленные отходы на берегу. Группа оценивает роль источников загрязнения и свалок (велики или малы, постоянны или временны, длительно действующие или вновь появившиеся и т. д.).

4. Планы участков выполняют в установленном масштабе, чтобы затем можно было составить единый план. На планы наносят полученные данные.

5. Происходит обсуждение результатов в классе. Принимаются во внимание: источники загрязнения, их местонахождение, влияние на реку как по ее течению, так и против него.

6. Группа выступает с предложениями: что можно сделать, чтобы уменьшить загрязнение водоема; что могут сделать местные власти и что могут сделать сами ученики для того, чтобы уменьшить будущие загрязнения и исправить существующее положение дел. Каждая группа должна предложить меры спасения прежде всего для своего участка.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

- Аллель** — вариант гена, контролирующий одно из проявлений признака.
- Альтернативный** — взаимоисключающий.
- Антигены** — вещества, воспринимающиеся организмом как чужеродные и вызывающие специфическую иммунную реакцию.
- Антитела** — глобулярные белки, специфически связывающиеся с чужеродными веществами (антигенами) и обеспечивающие иммунитет.
- Антропоиды** — человекообразные.
- Ареал вида** — территория, на которой обитают представители данного вида.
- Ароморфоз** — возникновение в ходе эволюции признаков, которые существенно повышают сложность уровня организации живых организмов.
- Ассимиляция (пластический обмен)** — совокупность реакций биосинтеза высокомолекулярных соединений из более простых.
- Аутосомы** — неполовые хромосомы, одинаковые у обоих полов.
- Бластоцель** — полость, заполненная жидкостью, внутри бластулы.
- Вегетативное размножение** — вид бесполого размножения; размножение с помощью отделения части тела взрослого организма (черенки, почкование) или с помощью видоизмененных частей организма (клубни, луковицы, корневища).
- Вектор** — в генной инженерии искусственная генетическая конструкция для переноса генетической информации в чужеродную клетку; в качестве вектора используются плазмиды бактерий, вирусы.
- Влагоемкость почвы** — способность почвы поглощать и удерживать определенное количество влаги.
- Водопроницаемость почвы** — способность почвы пропускать воду; выражается в миллиметрах профильтровавшейся воды за определенное время.
- Гаплоидный** — имеющий один набор хромосом (n).
- Ген** — элементарная единица наследственности; участок ДНК, кодирующий одну полипептидную цепь или одну молекулу РНК.
- Геном** — совокупность молекул ДНК гаплоидного набора хромосом; полный набор генов определенного вида организмов.
- Гетерозигота** — организм или клетка, у которых гомологичные хромосомы несут различные аллели одного и того же гена.
- Гибрид** — организм, полученный в результате объединения отличающихся друг от друга геномов.
- Гомеостаз** — способность биологических систем поддерживать постоянство своего состава и свойств.
- Гомозигота** — диплоидная или полиплоидная клетка или организм, у которых гомологичные хромосомы несут идентичные аллели одного гена.

- Гомологичные хромосомы** — пара хромосом диплоидной клетки, содержащих одинаковый набор генов и имеющих одинаковую морфологию.
- Гомология** — сходство между представителями разных видов, обусловленное общностью их происхождения.
- Гормоны** — биологически активные вещества, синтезируемые специализированными клетками и оказывающие целенаправленное действие на другие органы и ткани.
- Детрит** — мелкие органические частицы (остатки разложившихся животных, растений и грибов вместе с бактериями), осевшие на дно водоема или взвешенные в толще воды.
- Дивергенция** — расхождение признаков у родственных видов за счет приспособления к разным условиям среды.
- Диплоидный** — имеющий двойной набор хромосом ($2n$).
- Дискретный** — состоящий из отдельных частиц.
- Диссимиляция** (энергетический обмен) — совокупность реакций расщепления и окисления органических веществ, в ходе которых образуются органические соединения с высокоэнергетическими химическими связями, чаще всего АТФ.
- Дрейф генов** — случайные ненаправленные изменения частоты генов в популяциях ограниченного размера.
- Дренаж** — система подземных каналов (дрен), посредством которых осуществляется осушение сельскохозяйственных земель, отвод подземной (грунтовой) воды и понижение ее уровня.
- Дробление** — последовательные митотические деления оплодотворенной яйцеклетки (или неоплодотворенной яйцеклетки при партеногенезе).
- Идиоадаптация** — частное приспособление к местным условиям среды.
- Интерфаза** — стадия клеточного цикла между двумя делениями.
- Ирригация** (орошение) — подвод воды на поля, испытывающие недостаток влаги, для создания сельскохозяйственным растениям оптимального режима.
- Карты хромосом** — схема порядка расположения и относительных расстояний между генами определенных хромосом.
- Клеточный цикл** — промежуток жизни клетки от одного митотического деления до другого.
- Клон** — совокупность клеток или особей, происходящих от одного предка путем бесполого размножения.
- Кодон** (или триплет) — последовательность трех нуклеотидов, кодирующая включение в синтезируемый белок строго определенной аминокислоты.
- Конвергенция** — схождение признаков у неродственных видов вследствие приспособления к сходным условиям среды.
- Лейкемия** — злокачественное заболевание крови.
- Липиды** — жиры и жироподобные вещества, входящие в состав биологических мембран. Все липиды гидрофобны и плохо растворимы в воде.

- Мезодерма** — средний зародышевый листок у большинства многоклеточных животных.
- Механический состав почвы** — процентное содержание в почве гранул (агрегатов, зерен) определенного размера.
- Мимикрия** — подражательное сходство незащищенного организма с защищенным (ядовитым, несъедобным), один из типов покровительственной окраски и формы.
- Модификация** — ненаследственное изменение.
- Мутаген** — физический или химический фактор, увеличивающий частоту мутаций.
- Мутация** — наследственное изменение; изменение гена.
- Онтогенез** — индивидуальное развитие особи.
- Оперон** — единица транскрипции у прокариот, содержащая один или несколько генов, кодирующих белки, принимающие участие в одной биохимической цепи реакций.
- Организаторы** — определенные участки эмбриона, оказывающие влияние на соседние участки и обеспечивающие их развитие в определенном направлении.
- Органоиды** — постоянные клеточные структуры, обеспечивающие выполнение специфических функций в процессе жизнедеятельности клеток. Мембранные органоиды — плазматическая мембрана, ядерная оболочка, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии, пластиды. Немембранные органоиды — хромосомы, рибосомы, центриоли, цитоскелет, реснички, жгутики.
- Партеногенез** — форма полового размножения, при которой женские половые клетки развиваются без оплодотворения.
- Педосфера** — почвенный покров земли.
- Перекрест** — обмен идентичными участками гомологичных хромосом во время профазы мейоза.
- Плазмиды** — внехромосомные молекулы ДНК, не являющиеся жизненно необходимыми для клетки.
- Подвесок** — часть зародыша цветковых растений, поддерживающая собственно зародыш в составе семени и служащая для доставки питательных веществ в зародыш.
- Подлесок** — кустарники и часть деревьев, не достигающих высоты древесного яруса лесного сообщества.
- Полиплоидия** — кратное увеличение числа хромосом.
- Полисахариды** — высокомолекулярные углеводы, полимеры, мономерами которых являются простые сахара.
- Почкование** — способ бесполого размножения, при котором на материнском организме образуется вырост — почка. Из почки развивается новая особь.
- Превращение** — преобразование организма в процессе постэмбрионального развития, в результате которого личинка превращается во взрослый организм.
- Природные ресурсы (естественные ресурсы)** — компоненты природы, используемые человеком. Главные виды П. р. — минеральные, земельные, климатические, водные, биологические.

- Промотор** — узнаваемый РНК-полимеразой участок ДНК, с которого начинается синтез РНК.
- Радионуклиды** — радиоактивные ядра и атомы.
- Регуляторные гены** — участки ДНК, специфически включающие или выключающие транскрипцию структурных генов в разных органах и тканях, на разных стадиях развития организма.
- Редукция** — недоразвитие или полное исчезновение органа, который был нормально развит у предковых форм или на более ранних стадиях онтогенеза.
- Рекомбинация** — перераспределение родительского генетического материала в потомстве в результате перекреста и расхождения гомологичных хромосом в мейозе.
- Скорость ежегодного прироста** — ежегодный прирост, отнесенный к численности населения и выраженный в процентах.
- Споры** — специализированные клетки некоторых растений и грибов, служащие для бесполого размножения.
- Стволовые клетки** — родоначальные клетки в органах и тканях животных; способны размножаться, заменяя погибшие или поврежденные клетки.
- Структурные гены** — гены, в которых закодированы белки.
- Таксон** — группировка организмов, принятая в систематике (например, вид, род, семейство).
- Терминатор** — участок ДНК, на котором завершается синтез РНК.
- Трансгенез** — внесение чужеродной или измененной генетической информации в геном животных, растений или микроорганизмов.
- Трансплантация** — пересадка тканей или органов.
- Трансформизм** — система представлений об изменяемости видов.
- ФАО** — продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН.
- Фенотип** — совокупность всех признаков организма.
- Фермент** — белок, катализирующий биохимическую реакцию в клетке, в организме.
- Фотопериодизм** — изменения в процессах роста и развития организмов, связанные с изменением длины светового дня.
- Хитин** — опорный полисахарид беспозвоночных и грибов.
- Хлорофиллы** — зеленые пигменты растений, с помощью которых они улавливают энергию солнечного света.
- Хроматида** — половина хромосомы после удвоения ДНК; одна хроматида содержит одну молекулу ДНК.
- Хромосомы** — немембранные органоиды клеточного ядра, состоящие из ДНК и упаковочных белков и являющиеся носителями генетической информации.
- Целлюлоза (или клетчатка)** — основной опорный полисахарид клеточных стенок растений, один из самых распространенных природных полимеров.
- Центромера** — участок хромосомы, к которому прикрепляются нити веретена во время митоза и мейоза.
- Чистая линия (или клон)** — потомки одной особи, размножающейся с помощью самооплодотворения, гомозиготные по большинству генов.

- Шельф** — прибрежная часть дна Мирового океана с глубиной воды 100—200 м. В шельфовых водах добывается около 90% рыбы.
- Эволюция** — историческое изменение формы, организации и поведения живых существ в ряду поколений.
- Экскременты** — твердые и жидкие испражнения животных.
- Эктодерма** — наружный зародышевый листок у многоклеточных животных.
- Энтодерма** — внутренний зародышевый листок у многоклеточных животных.
- Эритроциты** — красные клетки крови у позвоночных, содержащие гемоглобин ($2 \cdot 10^8$ молекул в каждой), переносящие кислород от легких к тканям и углекислоту от тканей к легким.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Как пользоваться учебником	3
Введение	4

РАЗДЕЛ I. КЛЕТКА — ЕДИНИЦА ЖИВОГО

Глава I. Химический состав клетки	7
§ 1. Неорганические соединения	—
§ 2. Биополимеры. Углеводы, липиды	11
§ 3. Биополимеры. Белки, их строение	14
§ 4. Функции белков	20
§ 5. Биополимеры. Нуклеиновые кислоты	22
§ 6. АТФ и другие органические соединения клетки	25
Глава II. Структура и функции клетки	27
§ 7. Клеточная теория	28
§ 8. Цитоплазма. Плазматическая мембрана. Эндоплазматическая сеть. Комплекс Гольджи и лизосомы	31
§ 9. Цитоплазма. Митохондрии, пластиды, органоиды движения, включения	37
§ 10. Ядро. Прокариоты и эукариоты	39
Глава III. Обеспечение клеток энергией	44
§ 11. Фотосинтез. Преобразование энергии света в энергию химических связей	45
§ 12. Обеспечение клеток энергией за счет окисления органических веществ без участия кислорода	50
§ 13. Биологическое окисление при участии кислорода	52
Глава IV. Наследственная информация и реализация ее в клетке	55
§ 14. Генетическая информация. Удвоение ДНК	—
§ 15. Образование информационной РНК по матрице ДНК. Генетический код	58
§ 16. Биосинтез белков	62
§ 17. Регуляция транскрипции и трансляции	64
§ 18. Вирусы	67
§ 19. Генная и клеточная инженерия	71

РАЗДЕЛ II. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Глава V. Размножение организмов	75
§ 20. Деление клетки. Митоз	—
§ 21. Бесполое и половое размножение	78
§ 22. Мейоз	80
§ 23. Образование половых клеток и оплодотворение	84

Глава VI. Индивидуальное развитие организмов	87
§ 24. Зародышевое и постэмбриональное развитие организмов	—
§ 25. Организм как единое целое	91
РАЗДЕЛ III. ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ	96
Глава VII. Основные закономерности явлений наследственности	
§ 26. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя	100
§ 27. Генотип и фенотип. Аллельные гены	103
§ 28. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя	106
§ 29. Сцепленное наследование генов	109
§ 30. Генетика пола	
§ 31. Взаимодействие генов. Внеядерная наследственность	112
§ 32. Взаимодействие генотипа и среды при формировании признака	113
Глава VIII. Закономерности изменчивости	116
§ 33. Модификационная и наследственная изменчивость. Комбинативная изменчивость	—
§ 34. Мутационная изменчивость	119
§ 35. Наследственная изменчивость человека	122
§ 36. Лечение и предупреждение некоторых наследственных болезней человека	126
Глава IX. Генетика и селекция	128
§ 37. Одомашнивание как начальный этап селекции	—
§ 38. Методы современной селекции	131
§ 39. Полиплоидия, отдаленная гибридизация, искусственный мутагенез и их значение в селекции	134
§ 40. Успехи селекции	137
РАЗДЕЛ IV. ЭВОЛЮЦИЯ	
Глава X. Развитие эволюционных идей. Доказательства эволюции	142
§ 41. Возникновение и развитие эволюционных представлений	—
§ 42. Чарлз Дарвин и его теория происхождения видов	144
§ 43. Доказательства эволюции	149
§ 44. Вид. Критерии вида. Популяция	157
Глава XI. Механизмы эволюционного процесса	161
§ 45. Роль изменчивости в эволюционном процессе	—
§ 46. Естественный отбор — направляющий фактор эволюции	164
§ 47. Формы естественного отбора в популяциях	166

§ 48. Дрейф генов — фактор эволюции	169
§ 49. Изоляция — эволюционный фактор	171
§ 50. Приспособленность — результат действия факторов эволюции	172
§ 51. Видообразование	175
§ 52. Основные направления эволюционного процесса	176
Глава XII. Возникновение жизни на Земле	180
§ 53. Развитие представлений о возникновении жизни	—
§ 54. Современные взгляды на возникновение жизни	182
Глава XIII. Развитие жизни на Земле	185
§ 55. Развитие жизни в криптозое	—
§ 56. Развитие жизни в раннем палеозое (кембрий, ордовик, силур)	190
§ 57. Развитие жизни в позднем палеозое (девон, карбон, пермь)	192
§ 58. Развитие жизни в мезозое	196
§ 59. Развитие жизни в кайнозое	201
§ 60. Многообразие органического мира. Принципы систематики	205
§ 61. Классификация организмов	210
Глава XIV. Происхождение человека	216
§ 62. Ближайшие «родственники» человека среди животных ...	—
§ 63. Основные этапы эволюции приматов	223
§ 64. Первые представители рода Homo	227
§ 65. Появление человека разумного	231
§ 66. Факторы эволюции человека	238
 РАЗДЕЛ V. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ	
Глава XV. Экосистемы	243
§ 67. Предмет экологии. Экологические факторы среды	—
§ 68. Взаимодействие популяций разных видов	245
§ 69. Сообщества. Экосистемы	247
§ 70. Поток энергии и цепи питания	251
§ 71. Свойства экосистем	256
§ 72. Смена экосистем	259
§ 73. Агроценозы	261
§ 74. Применение экологических знаний в практической деятельности человека	263
Глава XVI. Биосфера. Охрана биосферы	266
§ 75. Состав и функции биосферы	—
§ 76. Круговорот химических элементов	268
§ 77. Биогеохимические процессы в биосфере	272

Глава XVII. Влияние деятельности человека на биосферу	273
§ 78. Глобальные экологические проблемы	274
§ 79. Общество и окружающая среда	282
Решение задач	287
Лабораторный практикум	290
Краткий словарь терминов	296

Учебное издание

Серия «Академический школьный учебник»

Беляев Дмитрий Константинович

Бородин Павел Михайлович

Воронцов Николай Николаевич и др.

БИОЛОГИЯ

Общая биология

10—11 классы

Учебник

для общеобразовательных учреждений

Базовый уровень

ЦЕНТР ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ

Руководитель Центра *В. И. Егудин*

Редакторы *Э. И. Кранс, Л. Н. Кузнецова*

Художники *Б. А. Гомон, С. Ф. Лухин, В. Д. Овчининский, В. С. Юдин*

Художественный редактор *Е. А. Михайлова*

Технический редактор *О. Е. Иванова*

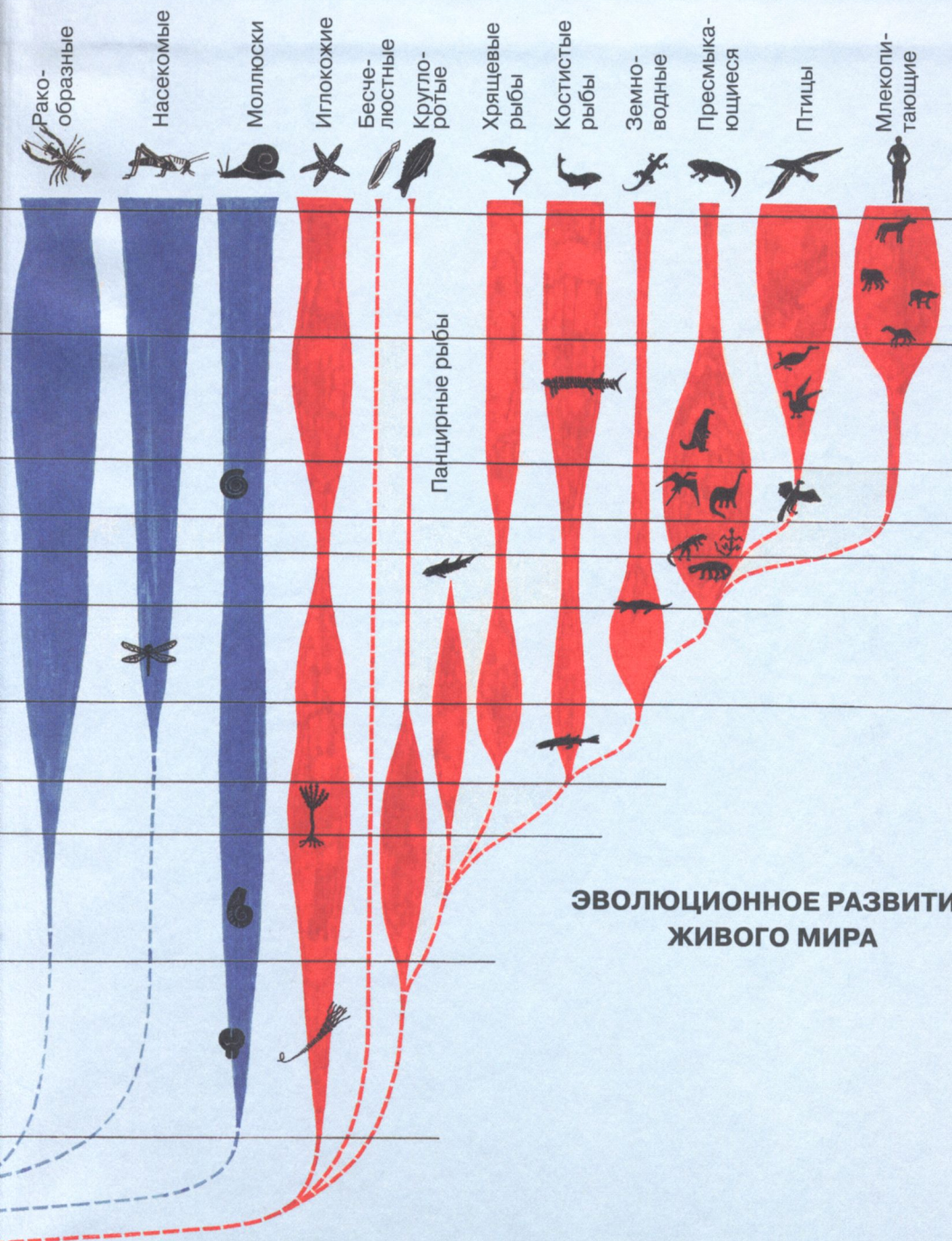
Корректор *Г. М. Махова*

Налоговая льгота — Общероссийский классификатор продукции ОК 005-93—953000.
Изд. лиц. Серия ИД № 05824 от 12.09.01. Подписано в печать 06.04.12. Формат
70×90^{1/16}. Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Печать офсетная. Уч.-изд. л.
20,52 + 0,45 форз. Тираж 20 000 экз. Заказ № 31385 (ц-гз).

Открытое акционерное общество «Издательство «Просвещение».
127521, Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных материалов
в ОАО «Смоленский полиграфический комбинат».

214020, г. Смоленск, ул. Смольянинова, д. 1.



**ЭВОЛЮЦИОННОЕ РАЗВИТИЕ
ЖИВОГО МИРА**

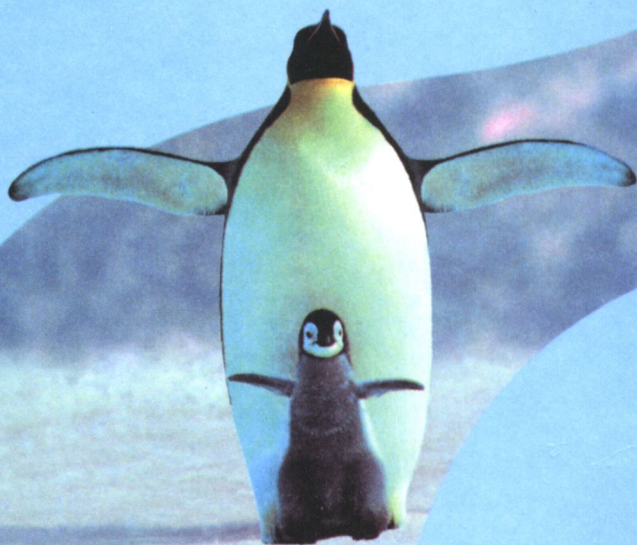
A

Российская академия наук
Российская академия образования
Издательство «Просвещение»

Академический школьный учебник



БАЗОВЫЙ
УРОВЕНЬ



ISBN 978-5-09-028906-1



9 785090 289061



ПРОСВЕЩЕНИЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВО