

СРЕДНЕЕ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ

В.М.КОНСТАНТИНОВ, А.Г.РЕЗАНОВ, Е.О.ФАДДЕЕВА

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Под редакцией
д-ра биол. наук, проф. **В. М. Константинова**

Допущено
Министерством образования Российской Федерации
в качестве учебника для студентов образовательных учреждений
среднего профессионального образования

Издание 5-е, стереотипное

Ф.,

БИБЛИОТЕКА |
РМК г. Ставрополь |
^/£1 |

ACADEM'A

Москва

Издательский центр «Академия»
2008

УДК 57(075.32)
ББК 28Юя723
К6К

Рецензенты:

доц. кафедры зоологии и экологии Московского педагогического государственного университета, канд. биол. наук *С. П. Шаталова*;
учитель биологии и экологии высшей квалификационной категории гимназии № 1527 г. Москвы *А.И.Зотова*

Константинов В. М.

К64 Общая биология : учебник для студ. образоват. учреждений сред. проф. образования / В. М. Константинов, А. Г. Резанов, Е.О.Фадеева; под ред. В.М.Константинова. — 5-е изд., стер. — М. : Издательский центр «Академия», 2008. — 256 с.
ISBN 978-5-7695-4859-8

Учебник посвящен общим вопросам современной биологии. В нем приведены основные сведения о структуре живой материи и общие законы ее функционирования. Изложены темы учебного курса: происхождение, эволюция и многообразие жизни на Земле. Показаны взаимосвязи между организмами и условиями их существования, закономерности устойчивости экологических систем.

Для студентов образовательных учреждений среднего профессионального образования.

УДК 57(075.32)
ББК 28.0я723

Учебное издание

**Константинов Владимир Михайлович, Резанов Александр Геннадиевич,
Фадеева Елена Олеговна**

Общая биология
Учебник

Редактор *Т. Ф. Сашина*. Технический редактор *Е. Ф. Коржуева*

Компьютерная верстка: *Н. Н. Лопашова*. Корректор *Г. Н. Петрова*

Изд. № 105103428. Подписано в печать 20.12.2007. Формат 60х90/16. Гарнитура «Тайме».

Печать офсетная. Бумага офсетная № 1. Усл. печ. л. 16,0. Тираж 4000 экз. Заказ №6739.

Издательский центр «Академия», www.academia-moscow.ru

Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004. 117342, Москва, ул. Бултерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (495)330-1092, 334-8337.

Отпечатано с электронных носителей издательства.

ОАО "Тверской полиграфический комбинат", 170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5.

Телефон: (4822) 44-52-03, 44-50-34, Телефон/факс (4822) 44-42-15

Home page - www.tverpk.ru Электронная почта (E-mail) - sales@tverpk.ru Ж

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом
без согласия правообладателя запрещается*

© Константинов В.М., Резанов А. Г., Фадеева Е.О., 2007

© Образовательно-издательский центр «Академия», 2007

ISBN 978-5-7695-4859-8

© Оформление. Издательский центр «Академия», 2007

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий учебник, по своему содержанию соответствующий одноименному заключительному и обобщающему курсу среднего биологического образования, создан на основе современной учебной программы, отвечающей требованиям государственного образовательного стандарта.

В книгу включены следующие разделы курса «Общая биология»: учение о клетке, основы генетики и селекции, эволюционное учение, основные этапы развития жизни на Земле, происхождение человека, основы экологии, биосфера, бионика и геновая инженерия. Для лучшего понимания сложного текста учебник хорошо иллюстрирован (частично использованы рисунки из опубликованных ранее учебных пособий). В конце каждого параграфа имеются контрольные вопросы, позволяющие студентам ориентироваться, насколько успешно они усвоили основное его содержание.

В зависимости от профиля среднего учебного заведения и его материальной базы желательнее при изучении курса «Общая биология» предусмотреть выполнение лабораторных (практических) работ, проведение экскурсий в биологические учреждения и лаборатории, краеведческие музеи. Важное значение имеет проведение наблюдений в природе.

»

ВВЕДЕНИЕ

Биология (от греч. *bios* — жизнь + *logos* — учение) — комплекс наук о живой природе. Она изучает все проявления жизни: строение и жизнедеятельность живых организмов (бактерий, грибов, растений и животных) и их сообществ, распространение, происхождение, индивидуальное и историческое развитие, взаимоотношения друг с другом и со средой обитания. Биология раскрывает сущность жизни, выявляет закономерности жизненных проявлений, изучает и систематизирует живые организмы.

Название науки «биология» было предложено в 1802 г. независимо друг от друга известным ученым-эволюционистом Ж.Б.Ламарком (1744—1829) и зоологом Г.Р.Тревиранусом (1776-1837).

Разнообразие живых организмов на Земле огромно. К настоящему времени известны 500 тыс. видов растений, около 1,5 млн видов животных, сотни тысяч видов грибов и множество прокариот. Специалисты постоянно открывают и описывают новые виды как современных организмов, так и вымерших, существовавших в прежние геологические эпохи. Полагают, что число еще не открытых видов живых организмов сопоставимо с числом уже известных и составляет не менее 2 млн.

Задачи общей биологии следующие: изучение общих закономерностей биологических явлений и процессов, характерных для живых организмов, причин их многообразия, выяснение законов возникновения и развития жизни на Земле.

Признаки живых организмов. Наиболее важно определить общие, присущие всем живым организмам черты — дать определение *живого*. Существенно, что все живые организмы объединяет комплекс общих признаков. Однако среди них нет ни одного такого, который бы отдельно не существовал в неживой природе. Поэтому необходимо знать общие признаки, присущие всем живым организмам.

1. Живой организм представляет собой единое образование, обладающее сложным строением, тело его составляет множество сложных взаимодействующих молекул, образующих упорядоченные структуры.

2. Каждая составная часть организма имеет особое строение и выполняет определенную функцию. Это относится не только к клеткам, тканям, органам, системам органов, но и к внутриклеточным структурам и органическим молекулам.

3. Живые организмы способны извлекать, преобразовывать и использовать вещества и энергию окружающей среды. Благодаря этому они поддерживают целостность, упорядоченность строения и функций своего организма (гомеостаз), возвращают в среду продукты распада и преобразованную энергию. Следовательно, они обладают способностью к обмену веществ и превращению энергии.

4. Организмы могут реагировать на изменения окружающей среды, на внешние раздражения и отвечать на них. Большинство биологических процессов имеют цикличность: суточную, сезонную, годовую и многолетнюю.

5. Строением, физиологией, биологией, поведением живые организмы приспособлены к среде обитания и соответствуют своему образу жизни. Особенности строения и поведения, связанные с определенным образом жизни, называются *адаптациями*.

6. Живые организмы способны к самовоспроизведению (размножению). Потомство всегда сходно с родителями в связи с передачей от родителей детям наследственной информации о строении и функциях организма. В этом проявляется свойство наследственности живых организмов. Однако потомки всегда чем-то отличаются от своих родителей, т.е. проявляется изменчивость организмов, закономерности которой общие для них всех. Таким образом, живые организмы обладают способностью к размножению, наследственностью и изменчивостью.

7. Организмы способны к росту и индивидуальному развитию (онтогенезу) от рождения до смерти.

8. Организмы способны к историческому развитию (филогенезу), к изменению от простого к сложному. Этот процесс усложнения организмов называется *эволюцией*. В результате длительной эволюции возникло все многообразие живых организмов, приспособленных к определенным условиям существования.

Биологию подразделяют на составляющие ее науки по объектам исследования: зоология изучает животных, ботаника — растения, микробиология — микроорганизмы. В пределах зоологии сформировались более узкие дисциплины — энтомология (изучает насекомых), ихтиология (рыб), орнитология (птиц), териология (зверей) и т.д. Многообразие и классификацию организмов рассматривает систематика. Историю развития органического мира изучают палеонтология и ее подразделения: палеозоология, палеоботаника. Форму и строение организмов исследуют цитология, анатомия. Общие свойства живых организмов рассматривают разные биологические науки: закономерности наследственности (генетика), жизнедеятельность (функционирование) растений, животных и человека — физиология этих групп живых организмов. Превращения органических веществ в клетках растений и животных рассматриваются в биохимии этих

царств, взаимоотношения между организмами и средой обитания — в экологии.

В последнее время возросло значение дисциплин, возникших на границе биологических наук с физикой, химией, математикой; успешно развиваются биофизика, биохимия, бионика.

Для живой природы характерны разные уровни организации, поэтому существуют специальные биологические дисциплины, которые изучают эти уровни жизни: молекулярная биология, цитология, гистология, анатомия, экология и т.д.

Самый нижний и наиболее древний уровень жизни — молекулярный. Именно на этом уровне проходит граница между живым и неживым. Следующий — клеточный уровень жизни. Клетка и находящиеся в ней структуры в основных чертах организации похожи у всех живых организмов. Важно отметить, что у представителей подцарства «простейшие» клетка представляет собой целостный организм. Организменный уровень жизни объединяет то, что тело всех организмов состоит из клеток. У многоклеточных организмов имеются ткани, органы и системы органов. Поэтому выделяют еще органно-тканевый уровень организации. Над ним расположен надорганизменный популяционно-видовой уровень жизни. Для этого уровня характерны законы, действующие в видовых популяциях: пространственно-временная, половая и возрастная структуры, сезонная и многолетняя динамика численности и др.

Биоценотический уровень жизни связан с определенными сообществами (биоценозами), и здесь действуют законы межвидовых отношений. Самый высокий биоценотический уровень — биосферный — составляет совокупность всех живых организмов, населяющих Землю вместе с окружающей их средой.

В биосфере действуют общие для всех живых организмов законы, однако это не исключает действие закономерностей, присущих более низким уровням организации.

В общей биологии рассматриваются биологические законы, свойственные всем уровням организации жизни.

Значение биологии. Биологические знания нужны для практической деятельности, в первую очередь для обеспечения продуктами питания растущей популяции людей. Необходимые для питания белки, жиры, углеводы, витамины человек получает в основном от культурных растений и домашних животных. Поэтому важно знание законов генетики и селекции, особенностей анатомии, физиологии животных для выведения высокопродуктивных пород домашних животных и сортов культурных растений, совершенствования агротехники и зоотехники. Законы генетики применяются и в селекции микроорганизмов при производстве антибиотиков. Биологические знания широко используются в лесном и охотничьем хозяйствах, в рыболовстве и рыборазведении. Раскрытие молекулярного строения генов послужило созданию нового направления

в биологии — генной инженерии, обеспечившей получение организмов с определенными, нужными человеку признаками. Совершенно новые перспективы в выведении продуктивных пород открывают возможности клонирования животных. Биологические знания необходимы для разработки и совершенствования методов профилактики и лечения болезней человека, так как успехи медицины и здравоохранения базируются на достижениях биологии. Они особенно важны для предупреждения распространения природно-очаговых болезней: малярии, таежного энцефалита, сибирской язвы, холеры и др.; для лечения сердечно-сосудистых, онкологических заболеваний, СПИДа.

Биохимические исследования, в частности установление родства ДНК близких видов и групп животных, позволили создать биохимическую систематику. По родству ДНК определяют близость между породами домашних животных, родство между людьми.

Большое значение для развития человечества имеет рациональное природопользование и охрана природы. Иллюзии людей о неисчерпаемости природных ресурсов и устойчивости природы в последнее время сменились пессимистическими прогнозами о разрушении природных экосистем и катастрофическом загрязнении окружающей среды. Поэтому крайне важно не только знание биологических законов, но и их соблюдение при природопользовании.

К началу XXI в. биология стала реальной производительной силой, научной основой взаимоотношений общества и природы. Только при знании и соблюдении биологических законов возможно длительное устойчивое развитие биосферы и человечества.

If/.



Глава 1

УЧЕНИЕ О КЛЕТКЕ

Клетка — элементарная живая система (бактерий, простейших, одноклеточных, водорослей, грибов) и основная структурно-функциональная единица всех живых организмов.

Термин «клетка» используется в науке более 300 лет. Впервые его применил в середине XVII в. президент Британского Королевского общества Роберт Гук (1635—1712). С помощью микроскопа он рассмотрел тонкий слой пробки и установил, что пробка состоит из ячеек-клеток.

Около ста лет назад исследования строения, функций, состава, развития клеток оформились в особую биологическую науку — цитологию (от греч. *cytos* — клетка + *logos* — наука). Современная комплексная наука «цитология» изучает строение и химический состав клеток, их функции у одноклеточных и многоклеточных организмов, строение, значение и деятельность внутриклеточных структур, размножение и развитие клеток, их связь с окружающей средой.

1.1. Химическая организация клетки

Клетки всех организмов сходны по своему химическому составу, что служит доказательством единства живой природы. Вместе с тем нет ни одного химического элемента, содержащегося в живых организмах, который не был бы найден в неживой природе. Это одно из доказательств общности живой и неживой природы. Однако соотношение химических элементов в живой и неживой материи различно.

В состав клетки входит более 70 химических элементов периодической системы Д. И. Менделеева, некоторые из которых представлены ниже.

Элементы, входящие в состав клетки, %

Кислород — 65—75	Сера-0,15-0,20	Цинк — 0,0003
Углерод — 15—18	Хлор-0,05-0,10	Медь - 0,0002
Водород — 8—10	Кальций —0,04—2,00	Иод - 0,0001
Азот- 1,5-3,0	Магний - 0,02-0,03	Фтор - 0,0001
Фосфор-0,20-1,00	Натрий - 0,02-0,03	
Калий - 0,15-0,40	Железо-0,01-0,015	

Химические элементы в зависимости от содержания их в живом организме подразделяют на *макроэлементы* и *микроэлементы*. Поскольку кислород, углерод, водород, азот, магний, натрий, кальций, железо, калий, сера, фосфор и хлор встречаются в клетках в большом количестве, их часто называют макроэлементами. Среди них кислород, углерод, водород и азот — группа элементов, которыми живые существа богаче всего (около 98 % массы клетки). Другие 8 элементов этой группы представлены десятными и сотыми долями процента. Их общая масса — около 1,9 % и каждый из них выполняет важную функцию в клетке. К микроэлементам относят элементы, которых в живой клетке очень мало (около 0,02 % массы клетки), но и они совершенно необходимы для ее нормального функционирования.

В живых организмах все эти элементы входят в состав неорганических и органических соединений, которые и образуют живую материю. В основном клетки живых существ построены из органических веществ.

Неорганические соединения существуют и в неживой природе, в то время как органические соединения характерны только для живых организмов и продуктов их жизнедеятельности. В этом заключается главное различие между живой и неживой природой.

Соотношение воды, органических и неорганических веществ в клетке (%) распределяется следующим образом: вода — 70—85; белки — 10—20; жиры — 1—5; углеводы — 0,2—2,0; нуклеиновые кислоты — 1—2; АТФ и другие низкомолекулярные органические вещества — 0,1—0,5; неорганические вещества (кроме воды) — 1-1,5.

1.1.1. Органические и неорганические вещества, входящие в состав клетки

Органические вещества называют углеродсодержащими соединениями, потому что в их состав входят атомы углерода. Молекулы их часто называют биологическими молекулами. Органические вещества, входящие в состав клетки, — это белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и другие соединения, которых нет в неживой природе.

Большое значение в жизнедеятельности клетки имеет вода. В среднем в многоклеточном организме вода составляет около 80 % массы тела. Прежде всего она является растворителем. В качестве растворителя вода обеспечивает приток веществ в клетку и удаление из нее продуктов жизнедеятельности, поскольку большинство химических соединений может проникнуть через наружную клеточную мембрану только в растворенном виде. Вода играет важную роль во многих реакциях, происходящих в организме. Например, в

реакциях гидролиза, при которых высокомолекулярные органические вещества (белки, жиры, углеводы) расщепляются благодаря присоединению к ним воды. С помощью воды обеспечивается процесс переноса необходимых веществ от одной части организма к другой. Чем выше биохимическая активность клетки или ткани, тем выше содержание в них воды. Велика ее роль и в тешгорегуляции клетки и организма в целом. Вода обладает хорошей теплопроводностью и большой теплоемкостью, поэтому температура внутри клетки остается неизменной или ее колебания оказываются значительно меньшими, чем в окружающей клетку среде. Другие неорганические вещества — соли — находятся в клетке в виде анионов и катионов в растворах и в виде соединений с органическими веществами. Наиболее важны для клетки анионы HPO_4^- , H_2PO_4^- , CO_3^{2-} , Cl^- , HCO_3^- и катионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} . В соединении с органическими веществами особое значение имеют сера, входящая в состав многих белков, фосфор как обязательный компонент нуклеотидов ДНК и РНК, железо, находящееся в составе белка крови гемоглобина, и магний, содержащийся в молекуле хлорофилла. Кроме того, фосфор в форме нерастворимого фосфорнокислого кальция составляет основу костного скелета позвоночных и раковин моллюсков.

1.1.2. Функции белков и липидов в клетке

Белки — основная составная часть любой живой клетки. На их долю приходится 50—80 % сухой массы клетки. Белки — это полимеры, их составными единицами (мономерами) являются *аминокислоты*. Всего известно 20 различных аминокислот, входящих в состав белков; каждая из них имеет карбоксильную группу (COOH), аминогруппу (NH_2) и радикал (R). Различаются они только радикалами, которые крайне разнообразны по структуре. Аминогруппа придает аминокислоте щелочные свойства, карбоксил — кислотные; этим определяются амфотерные свойства аминокислот. Каждая аминокислота может соединиться с другой посредством пептидных связей ($-\text{CO}-\text{NH}-$), в которых углерод карбоксильной группы одной аминокислоты соединяется с азотом аминогруппы последующей аминокислоты. При этом от аминогруппы отделяется ион H^+ , а от карбоксила — радикал OH с образованием молекулы воды. Соединение, состоящее из двух или большего числа аминокислотных остатков, называется *полипептидом*. В нем между мономерами существуют самые прочные ковалентные связи. В молекуле того или иного белка одни аминокислоты могут многократно повторяться, а другие совсем отсутствовать. Общее число аминокислот, составляющих одну молекулу белка, иногда достигает нескольких сот тысяч. В результате молекула белка представляет собой макромолекулу, т. е. молекулу с очень большой молекулярной массой.

Молекулярная масса белков огромна. Например, у белка яйца — яичного альбумина — она составляет 36000, у гемоглобина — 65 000, у сократительного белка мышц (актомиозина) — 1 500 000, в то время как молекулярная масса углевода глюкозы равна 180.

Специфические биологические функции белков зависят от их пространственной конфигурации, нарушение которой ведет к потере биологической активности. У белков имеется четыре уровня структурной организации. Последовательность аминокислот в полипептидной цепи определяет первичную структуру молекулы белка, от которой, в свою очередь, зависят последующие уровни пространственной организации и биологические свойства белка. Химические и физиологические свойства белков определяются не только тем, какие аминокислоты входят в их состав, но и тем, какое место в длинной цепочке белковой молекулы занимает каждая из аминокислот. Так достигается огромное разнообразие *первичной структуры* белковой молекулы. Следующий уровень организации белка — *вторичная структура*. Она имеет вид спирали. Между изгибами спирали возникают водородные связи, которые слабее ковалентных, но повторенные многократно они создают довольно прочное сцепление. *Третичная структура* достигается тем, что спирализованная молекула белка еще многократно и закономерно сворачивается, образуя компактный шарик, в котором звенья спирали соединяются еще более слабыми дисульфидными связями ($-\text{S}-\text{S}-$). Объединяясь в агрегаты постоянного состава, молекулы белка могут образовывать *четвертичную структуру* (например, гемоглобин).

Под влиянием термических, химических и других факторов в белке нарушаются дисульфидные и водородные связи, что приводит к нарушению сложной структуры — денатурации. При денатурации молекула разветвляется и теряет способность выполнять свою обычную биологическую функцию. Это изменение может носить временный или постоянный характер, но последовательность аминокислот в молекуле белка остается неизменной.

Белки выполняют в клетке чрезвычайно разнообразные функции. На первом месте стоит каталитическая функция. Все биологические реакции в клетке протекают при участии особых биологических катализаторов — *ферментов*, а любой фермент — белок. Ферменты локализованы во всех органоидах клеток и не только направляют ход различных реакций, но и ускоряют их в десятки и сотни тысяч раз. Каждую химическую реакцию обуславливает свой биокатализатор. В цитоплазме клетки осуществляется очень много всевозможных реакций, столь же много и биокатализаторов, контролирующих ход этих реакций. Так, распад крахмала и превращение его в сахар (мальтозу) вызывает фермент дисахараза, тростниковый сахар расщепляет только фермент инвертаза. Многие ферменты уже давно применяют в медицинской и пищевой (хлебопечение, пивоварение и др.) промышленности.

Одна из важнейших функций белков — строительная (структурная). Белки входят в состав всех клеточных мембран и органоидов клетки, а также внеклеточных структур. В соединении с ДНК белок составляет тело хромосом, а в соединении с РНК — рибосом. Растворы низкомолекулярных белков входят в состав жидких фракций клеток. Двигательная (сократительная) функция белка состоит в том, что все виды двигательных реакций клетки выполняются особыми сократительными белками, которые обуславливают сокращение мускулатуры животных, движение жгутиков и ресничек у простейших, перемещение хромосом при делении клетки, движение растений. Транспортная функция белков выражается в способности специфических белков крови обратимо соединяться с органическими и неорганическими веществами и доставлять их в разные органы и ткани. Так, гемоглобин соединяется с кислородом и диоксидом углерода; сывороточный белок альбумин связывает и переносит вещества липидного характера, гормоны и др.

Белки выполняют и защитную функцию. В организме в ответ на проникновение в него чужеродных веществ вырабатываются антитела — особые белки, которые связывают и обезвреживают несвойственные организму вещества (антигены) — это защитная функция. Белки служат и одним из источников энергии в клетке, т. е. выполняют энергетическую функцию. Расщепляясь в клетке до аминокислот и далее до конечных продуктов распада — диоксида углерода, воды и азотосодержащих веществ, они выделяют энергию, необходимую для многих жизненных процессов в клетке.

Углеводы (сахара) встречаются как в животных, так и растительных клетках, причем в растительных клетках их значительно больше. Углеводы являются соединениями углерода, водорода и кислорода. Различают полисахариды — $C_6H_{10}O_{5n}$ (крахмал, гликоген, целлюлоза), дисахариды — C^HNgO_n , (мальтоза, лактоза, сахароза) и простые сахара — моносахариды — $C_6H_{12}O_6$ (рибоза, глюкоза, фруктоза, галактоза). Из двух молекул моносахарида образуется одна молекула дисахариды. Полисахариды — сложные углеводы, образованные из многих молекул моносахарида. Главными углеводами клеток являются глюкоза, гликоген (у животных), целлюлоза (клетчатка) и крахмал (у растений). Некоторые углеводные полимеры служат опорным материалом жестких клеточных стенок (целлюлоза, хитин) или выполняют функции цементирующего материала в межклеточном пространстве (пектины, мукополисахариды). Кроме того, углеводы служат своеобразным «топливом» в живой клетке: окисляясь, они высвобождают химическую энергию, которая расходуется клеткой на процессы жизнедеятельности.

Липиды — также обязательные компоненты любой живой клетки. Большинство липидов — производные высших жирных кислот, спиртов или альдегидов. Простые липиды включают вещества, молекулы которых состоят только из остатков жирных кислот (или

альдегидов) и спиртов. Именно этим кислотным остаткам липиды обязаны своим важным биологическим свойством — крайне малой растворимостью в воде. Этим же определяется и их роль в биологических мембранах клетки. Будучи одним из основных компонентов биологических мембран, липиды влияют на проницаемость клеток. Средний, липидный, слой мембран препятствует свободному перемещению воды из клетки и в клетку. Самые распространенные из липидов — жиры и воски. Жиры представляют собой эфиры трехатомного спирта глицерина и жирных кислот.

Содержание жиров в клетках составляет 5— 15 % сухой массы, а в клетках жировой ткани — до 90 %. Жиры используются клеткой как источник энергии: калорийность липидов выше энергетической ценности углеводов. Жиры служат источником воды, которая выделяется при их окислении; они плохо проводят тепло и могут поэтому выполнять функцию теплоизоляции. Подкожный жир играет важную теплоизоляционную роль у животных, особенно у водных млекопитающих. У животных, впадающих зимой в спячку, жиры обеспечивают организм необходимой энергией. Они составляют запас питательных веществ в семенах и плодах растений.

Воски обладают водоотталкивающими свойствами и приобретают пластичность при незначительном нагревании. Воск используется у растений и животных в качестве защитного покрытия. Из воска пчелы строят соты.

1.1.3. Нуклеиновые кислоты и их роль в клетке

Нуклеиновые кислоты — это высокомолекулярные органические соединения. Впервые они были обнаружены в ядрах клеток, отсюда и получили соответствующее название (нуклеус — ядро). Значение нуклеиновых кислот в клетке очень велико. Они хранят и передают наследственную информацию. Существует два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК). ДНК образуется и содержится преимущественно в ядре клетки, РНК, возникшая в ядре, выполняет свои функции в цитоплазме и ядре. Нуклеиновые кислоты — это полимеры, построенные из огромного числа мономерных единиц, называемых *нуклеотидами*. Каждый нуклеотид — химическое соединение, состоящее из азотистого основания, пятиуглеродного сахара (пентозы) и остатка фосфорной кислоты (рис. 1.1). Последний и определяет принадлежность нуклеиновых к классу кислот. Два типа нуклеиновых кислот выделяют, исходя из разных видов пентозы, присутствующей в нуклеотиде: рибонуклеиновые кислоты (РНК) содержат рибозу, а дезоксирибонуклеиновые (ДНК) — дезоксирибозу. В обоих типах нуклеиновых кислот содержатся азотистые основания четырех разных видов: аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) и тимин (Т), а в РНК вместо тимина — урацил.

Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, свитых вместе вокруг одной продольной оси, в результате чего образуется *двойная спираль*. Две цепи ДНК соединены в одну молекулу азотистыми основаниями. При этом аденин соединяется только с тимином, а гуанин — с цитозином (рис. 1.2). В связи с этим последовательность нуклеотидов в одной цепочке жестко определяет их последовательность в другой. Строгое соответствие нуклеотидов друг другу в парных цепочках молекулы ДНК получило название *комплементарное™*. В полинуклеотидной цепочке соседние нуклеотиды связаны между собой через сахар (дезоксирибозу) и остаток фосфорной кислоты. В молекуле ДНК последовательно соединены многие тысячи нуклеотидов, молекулярная масса этого соединения достигает десятков и сотен миллионов. Роль ДНК заключается в хранении, воспроизведении и передаче из поколения в поколение наследственной информации. ДНК несет в себе закодированную информацию о последовательности аминокислот в белках, синтезируемых клеткой. Клетка обладает необходимым механизмом синтеза ДНК. Процесс самоудвоения, или репликации (редупликации, ауторепликации), идет поэтапно: сначала под действием специального фермента разрываются водородные связи между азотистыми основаниями, затем в результате этого исходная двойная цепочка молекулы ДНК постепенно распадается на две одинарные. Одна нить ДНК отходит от другой, затем каждая из них синтезирует новую путем присоединения свободных комплементарных нуклеотидов, находящихся в цитоплазме (аденин к тимину, гуанин к цитозину). Так восстанавливается двойная цепь ДНК — точная копия «материнской» молекулы ДНК (рис. 1.3). Но теперь таких двойных молекул уже две. Поэтому синтез ДНК и получил название репликации (удвоения): каждая молекула ДНК как бы сама себя удваивает. Иными словами, каждая нить ДНК служит матрицей, а ее удвоение называется матричным синтезом. В живых клетках в результате удвоения новые молекулы ДНК имеют ту же структуру, что и первоначальные: одна нить была исходной, а вторая собрана заново. В связи с этим в дочерних клетках сохраняется та же наследственная информация. В этом заключается глубокий биологический смысл, потому что нарушение структуры ДНК сделало бы невозможными сохранение и передачу по наследству генетической информации, обеспечивающей развитие присущих организму признаков.

Молекулярная структура РНК близка к таковой ДНК. Но РНК в отличие от ДНК в большинстве случаев бывает одноцепочечной. В состав молекулы РНК входят также 4 типа нуклеотидов, но один из них иной, чем в ДНК: вместо тимина в РНК содержится урацил. Кроме того, во всех нуклеотидах молекулы РНК находится не дезоксирибоза, а рибоза. Молекулы РНК не столь велики, как молекулы ДНК. Существует несколько форм РНК. Названия их связаны с выполняемыми функциями или расположением в клетке. В

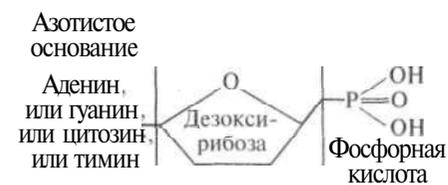


Рис. 1.1. Строение нуклеотида

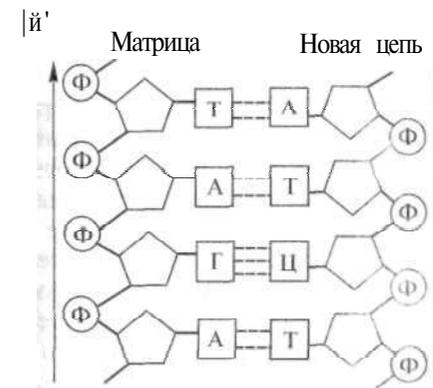


Рис. 1.2. Участок молекулы ДНК. Комплементарное соединение нуклеотидов разных цепей

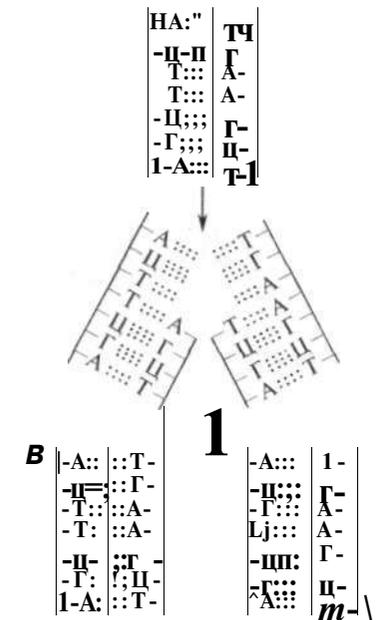


Рис. 1.3. Редупликация молекул ДНК:

А — исходная молекула ДНК; *Б* — разделение двух цепей ДНК и «подстраивание» по принципу комплементарное™ отдельных нуклеотидов к каждой из цепей «материнской» молекулы ДНК; *В* — две дочерние молекулы ДНК

рибосомах содержится рибосомальная РНК (рРНК). Молекулы рРНК относительно невелики и состоят из 3 — 5 тыс. нуклеотидов. Информационные (иРНК), или матричные (мРНК), РНК переносят информацию о последовательности нуклеотидов в ДНК, хранящуюся в ядре, к месту синтеза белка. Размер этих РНК зависит от длины участка ДНК, на котором они были синтезированы. Молекулы мРНК могут состоять из 300 — 30 000 нуклеотидов.

Молекулы транспортных РНК (тРНК) самые короткие и состоят из 76 — 85 нуклеотидов. Транспортные РНК доставляют аминокислоты к месту синтеза белка, причем каждая аминокислота имеет свою тРНК. Все виды РНК синтезируются в ядре клетки по тому же принципу комплементарное™ на одной из цепей ДНК. Значение РНК состоит в том, что они обеспечивают синтез в клетке специфических для нее белков.

Аденозтрифосфат (АТФ) входит в состав любой клетки, где выполняет одну из важнейших функций — накопителя энергии. Это

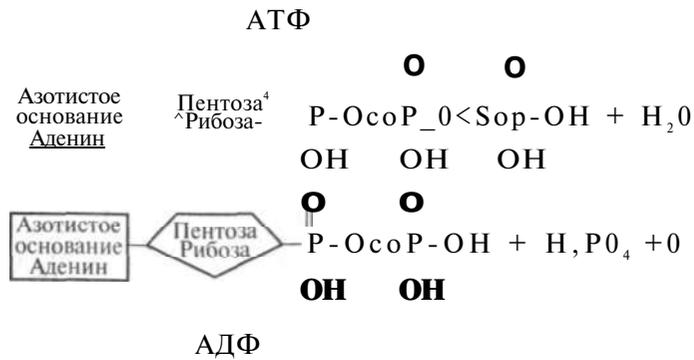


Рис. 1.4. Структура АТФ и превращение его в АДФ, при котором выделяется энергия, накопленная в макроэргических связях

нуклеотид, состоящий из азотистого основания аденина, сахара рибозы и трех остатков фосфорной кислоты. Неустойчивые химические связи, которыми соединены молекулы фосфорной кислоты в АТФ, очень богаты энергией (макроэргические связи). При разрыве этих связей энергия высвобождается и используется в живой клетке, обеспечивая процессы жизнедеятельности и синтеза органических веществ. Отрыв одной молекулы фосфорной кислоты сопровождается выделением около 40 кДж энергии. При этом АТФ переходит в аденозиндифосфат (АДФ), а при дальнейшем отщеплении остатка фосфорной кислоты от АДФ образуется аденозинмонофосфат (АМФ) (рис. 1.4). Следовательно, АТФ — главное макроэргическое соединение клетки, используемое для осуществления различных процессов, на которые затрачивается энергия.

Контрольные вопросы

1. Какие химические элементы входят в состав клетки?
2. Какие неорганические вещества входят в состав клетки?
3. В чем заключается значение воды для жизнедеятельности клетки?
4. Какие органические вещества входят в состав клетки?
5. Назовите функции белков.
6. Чем отличается строение молекул ДНК и РНК?

1.2. Структура и функции клетки

В настоящее время выделяют два уровня клеточной организации: прокариотический и эукариотический. Прокариотические клетки типичны для одноклеточных организмов — прокариот, тогда как эукариотические клетки характерны для эукариот, большинство которых является многоклеточными организмами.

Рис. 1.5. Структура прокариотической клетки:

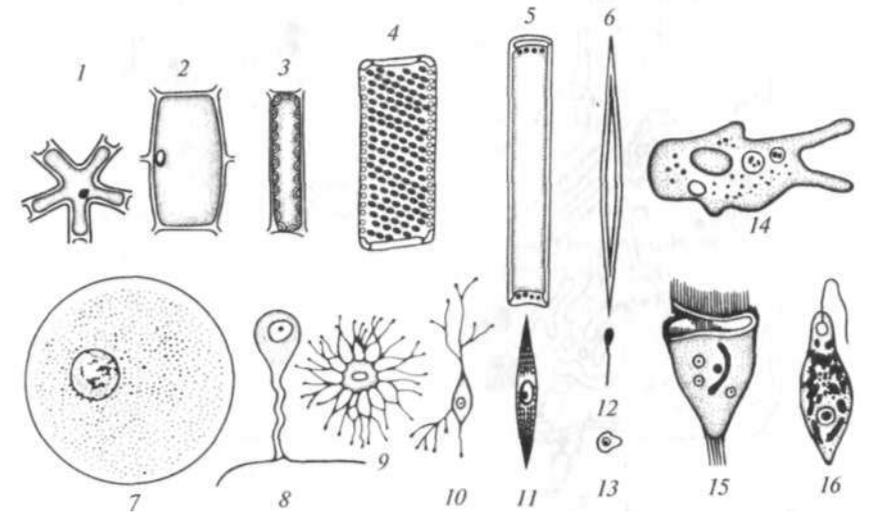
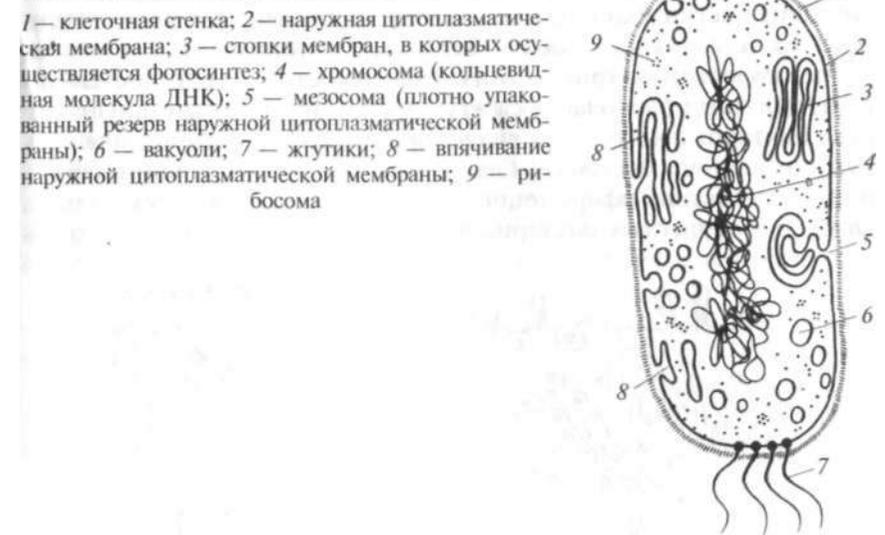


Рис. 1.6. Разнообразие форм эукариотических клеток.

Растительные клетки: 1,2 — паренхимные; 3 — из палисадной ткани; 4 — клетки сосуда; 5 — клетка ситовидной трубки; 6 — клетки механической ткани. *Клетки многоклеточных животных:* 7 — яйцеклетка; 8 и 10 — нервные клетки; 9 — клетка костной ткани — остеоцит; 11 — мышечная клетка (гладкой мышцы); 12 — сперматозоид; 13 — лейкоцит. *Простейшие:* 14 — амеба; 15 — ИвкИ4ф(ф1е|га|н1|рф|й1 класса инфузорий; 16 — эвглена зеленая

Прокариотическая клетка. Бактерии — это типичные прокариотические клетки. Бактериальная клетка окружена клеточной стенкой, представляющей собой «мешок», в котором заключено клеточное содержимое (рис. 1.5). На поверхности клеточной стенки у бактерий могут располагаться жгутики. Отличительным признаком ряда бактериальных видов является капсула, расположенная снаружи от клеточной стенки. Главная особенность строения бактерий — отсутствие оформленного ядра, ограниченного оболочкой. Основное вещество бактериальных клеток представлено цито-

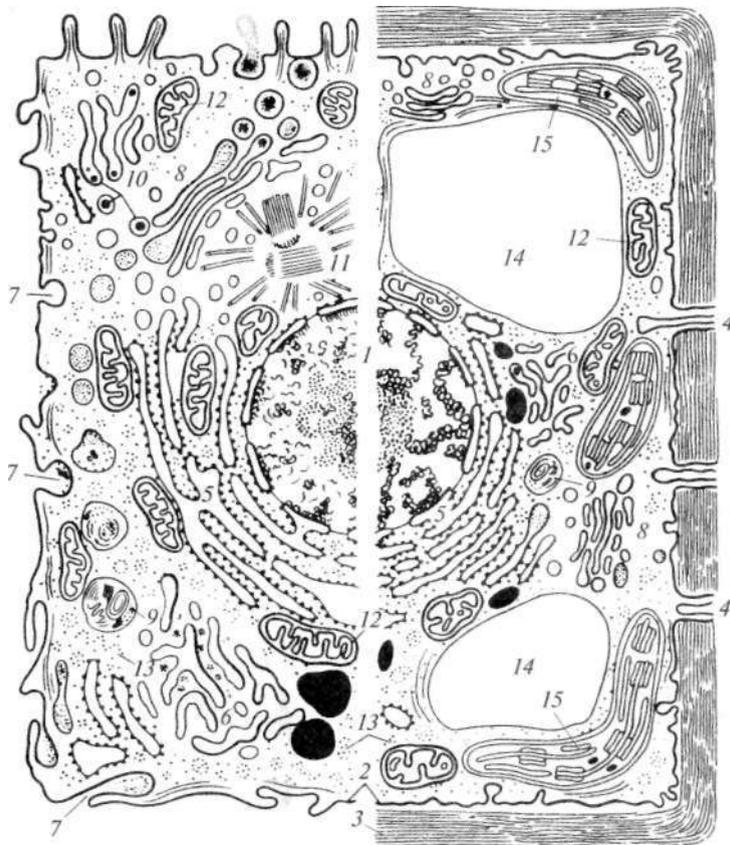


Рис. 1.7. Комбинированная схема строения эукариотической клетки: А — клетка животного организма; В — растительная клетка; 1 — ядро с хроматином и ядрышком; 2 — цитоплазматическая мембрана; 3 — клеточная стенка; 4 — плазмодесма; 5 — шероховатая эндоплазматическая сеть; 6 — гладкая эндоплазматическая сеть; 7 — пиноцитозная вакуоль; 8 — аппарат Гольджи; 9 — лизосома; 10 — жировые включения; 11 — центриоль; 12 — митохондрия; 13 — полирибосома; 14 — вакуоль; 15 — хлоропласт

плазмой. Цитоплазма имеет собственную цитоплазматическую мембрану, впячивания которой называют мезосомами. В цитоплазме располагаются ядерная область, рибосомы, осуществляющие синтез белков, и различные включения в виде гранул гликогена, липидов, метакроматина, серы. Наследственная информация у бактерий заключена в одной хромосоме. Бактериальная хромосома состоит из одной молекулы ДНК, имеет форму кольца, погружена в цитоплазму и представляет собой ядерную область бактериальной клетки. Все ферменты, обеспечивающие процессы жизнедеятельности бактерий, диффузно рассеяны по цитоплазме или прикреплены к внутренней поверхности мембраны.

Эукариотическая клетка. Наиболее сложная организация свойственна эукариотическим клеткам (рис. 1.6).

Так называемой типичной клетки в природе не существует, но у тысяч различных видов клеток можно выделить общие черты строения (рис. 1.7). Каждая клетка состоит из двух важнейших, тесно взаимосвязанных частей — цитоплазмы и ядра.

1.2.1. Цитоплазма и клеточная мембрана

От внешней среды цитоплазма отграничена наружной клеточной мембраной (цитоплазматической мембраной, плазматической мембраной, плазмалеммой). *Плазматическая мембрана* — плотная ультрамикроскопическая пленка (толщина 7–10 нм), состоящая из нескольких слоев. Центральный слой представлен двумя рядами липидов, в которые на разную глубину с наружной и внутренней стороны погружены многочисленные и разнообразные молекулы белка (рис. 1.8). У большинства растительных клеток помимо мембраны снаружи имеется еще толстая целлюлозная оболочка — клеточная стенка. Она выполняет опорную функцию за счет жесткого наружного слоя, придающего клеткам четкую форму.

Наружная цитоплазматическая клеточная мембрана выполняет ряд очень важных биологических функций. Отграничивая клетку

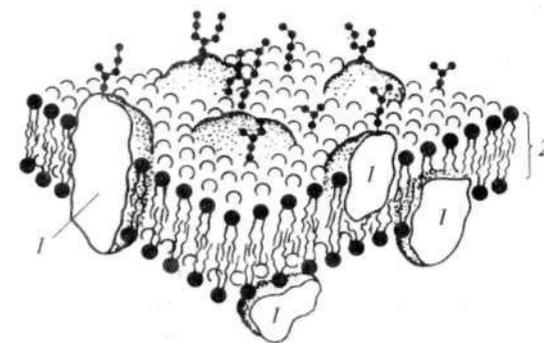


Рис. 1.8. Мозаичная модель биологической мембраны:

1 — белки; 2 — слой липидов, состоящий из двух рядов молекул

1.2.2. Органоиды клетки

от окружающей среды, мембрана осуществляет транспорт веществ внутрь клетки. В цитоплазматической мембране есть многочисленные мельчайшие отверстия — поры, через которые с помощью ферментов внутрь клетки могут проникать ионы и мелкие молекулы. Кроме того, ионы и мелкие молекулы могут проникать в клетку непосредственно через мембрану. Транспорт веществ носит избирательный характер. Клеточная мембрана легко проницаема для одних веществ и непроницаема для других. За счет этого свойства мембраны концентрация ионов калия, кальция, магния, фосфора в цитоплазме выше, а концентрация натрия и хлора ниже, чем в окружающей среде. Избирательная проницаемость клеточной мембраны носит название полупроницаемости и является одним из основных свойств клеточных мембран. Химические соединения и твердые частицы могут проникать в клетку путем пиноцитоза и фагоцитоза. Наружная мембрана клеток образует выпячивания в месте контакта с твердой частицей или каплей жидкого вещества, края выпячиваний смыкаются, увлекая захваченное вещество в глубь цитоплазмы, где оно подвергается ферментативному расщеплению.

На поверхности клеток мембрана образует удлинённые выросты — микроворсинки, складки, что во много раз увеличивает всасывающую или выделительную поверхность. С помощью мембранных выростов клетки соединяются друг с другом в тканях и органах многоклеточных организмов; на складках мембран располагаются разнообразные ферменты, участвующие в обмене веществ.

Цитоплазма содержит целый ряд структур (органелл, или органоидов), каждая из которых имеет свои особенности строения и выполняет определенную функцию. Органоиды взвешены в жидкой среде цитоплазмы, которую называют цитоплазматическим матриксом, или гиалоплазмой. Это наименее плотная часть клетки, на 85 % состоящая из воды, на 10 % — из белков, остальной объем приходится на долю липидов, углеводов, нуклеиновых кислот и минеральных соединений. Все эти вещества образуют коллоидный раствор, близкий по консистенции к глицерину. Коллоидное вещество клетки в зависимости от ее физиологического состояния и характера воздействия внешней среды способно загустевать и превращаться в твердый студень (гель), который, в свою очередь, при определенных условиях разжижается и вновь превращается в жидкость (золь). Гиалоплазма играет значительную роль в клетке. Благодаря вязкости и способности к перемещению гиалоплазма обеспечивает непрерывное передвижение продуктов обмена веществ в клетке. Кроме того, примыкая к наружной клеточной мембране, она обеспечивает обмен веществами между клетками.

К органоидам, свойственным всем клеткам, относятся эндоплазматическая сеть, рибосомы, комплекс Гольджи, митохондрии, лизосомы, клеточный центр.

Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум) — это сложная система мембран, пронизывающих цитоплазму. Мембраны, образующие стенки эндоплазматической сети, по структуре сходны с наружной клеточной мембраной. Существуют два типа эндоплазматической сети — гладкая (агранулярная) и шероховатая (гранулярная). На мембранах первого типа находятся ферменты жирового и углеводного обмена, т.е. на них происходит синтез липидов и углеводов. На мембранах второго типа располагаются мельчайшие зернышки — гранулы, называемые рибосомами, которые покрывают поверхность уплощенных мембранных мешочков (цистерн) эндоплазматической сети, придающих мембранам шероховатый вид, за что эта сеть и получила свое название. В рибосомах синтезируются белки, которые накапливаются в каналах и полостях эндоплазматической сети и затем по ним транспортируются к различным органоидам клетки. Внутренняя полость канальцев заполнена матриксом — бесструктурной жидкостью, содержащей продукты жизнедеятельности клетки. Синтезируемые на мембранах эндоплазматической сети белки, липиды и углеводы используются в обмене веществ, либо накапливаются в цитоплазме качестве включений, либо выводятся наружу.

Рибосомы представляют собой округлые тельца, лишенные мембранной структуры и состоящие из рибонуклеиновой кислоты (РНК) и белков почти в равном соотношении. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц различной величины, соединенных между собой. Субъединицы формируются в ядре в зоне ядрышка и затем поступают в цитоплазму, где осуществляется сборка рибосом. В цитоплазме рибосомы могут располагаться свободно или быть рикрепленными к поверхности мембран эндоплазматической сети, а мембране они могут располагаться поодиночке или объединяться в комплексы — полирибосомы (полисомы). Основная функция рибосом — синтез белков.

Комплекс (аппарат) Гольджи состоит из диктиосом, представляющих собой стопки из 5—20 параллельных плоских мешочков — цистерн, ограниченных мембраной. Синтезированные на мембранах эндоплазматической сети белки, полисахариды, жиры транспортируются к комплексу Гольджи, где они химически перерабатываются, уплотняются, а затем переходят в цитоплазму и либо спользуются самой клеткой, либо выводятся из нее. В растительных клетках комплекс Гольджи является центром синтеза, накопления и секреции полисахаридов клеточной стенки.

Митохондрии — микроскопические структуры разнообразной формы: от сферических глыбок (зернышек) до цилиндрических елец; могут иметь нитевидную форму. Митохондрии имеют двухмембранное строение. Между наружной и внутренней мембранами

находится бесструктурная жидкость — матрикс. В матриксе митохондрий содержатся молекулы ДНК, специфические РНК и рибосомы, более мелкие, чем в цитоплазме. Здесь происходит автономный синтез белков, входящих во внутреннюю мембрану митохондрий, а также окисление и синтез жирных кислот.

Наружная мембрана гладкая, а внутренняя образует складки (кristы). На мембранах крист располагаются многочисленные окислительные ферменты, с помощью которых осуществляется синтез высокоэнергетического вещества — АТФ. Следовательно, митохондрии можно назвать энергетическими центрами клетки.

Лизосомы — небольшие овальные тельца. Они окружены мембраной и заполнены густозернистым матриксом. Одна из особенностей функции лизосом — участие во внутриклеточном переваривании пищевых веществ. Лизосомы содержат пищеварительные (гидролитические) ферменты, которые могут расщеплять белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие вещества. Расщепление веществ с помощью ферментов называют *лизисом*, откуда и происходит название органоида (от греч. *лизис* — разложение, распад, растворение). Кроме того, лизосомы могут переваривать части самой клетки (автолиз) при их старении, в ходе эмбрионального развития, когда происходит замена зародышевых тканей на постоянные, в случае отмирания содержимого живой клетки, например, при формировании сосудов и трахеид у растений. Лизосомы могут участвовать в удалении целых клеток и межклеточного вещества: рассасывании хвоста у головастика, образовании лизосомы в цитоплазму, где они включаются в состав новых молекул. При разрыве лизосомной мембраны ферменты поступают и переваривают ее содержимое, вызывая гибель клетки. Лизосомы образуются из эндоплазматической сети или из комплекса Гольджи.

Клеточный центр состоит из двух маленьких телец — *центриолей*. Это органоиды цилиндрической формы, расположенные под прямым углом друг к другу. Стенка центриоли построена из девяти триплетов микротрубочек. Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Клеточный центр играет важную роль в клеточном делении: предполагается, что от центриолей начинается рост веретена деления.

Ядро — важная составная часть клетки. Это органоид, где хранится и воспроизводится наследственная информация (рис. 1.9). Кроме того, ядро является центром управления обменом веществ клетки, контролирующим деятельность всех других органоидов. Поэтому с удалением ядра клетка прекращает свои функции и гибнет.

Ядро окружено оболочкой, которая состоит из двух мембран, разделенных бесструктурным содержимым (матриксом), сходным с матриксом каналов эндоплазматической сети. Поверхность наружной мембраны оболочки ядра покрыта рибосомами. Ядерная

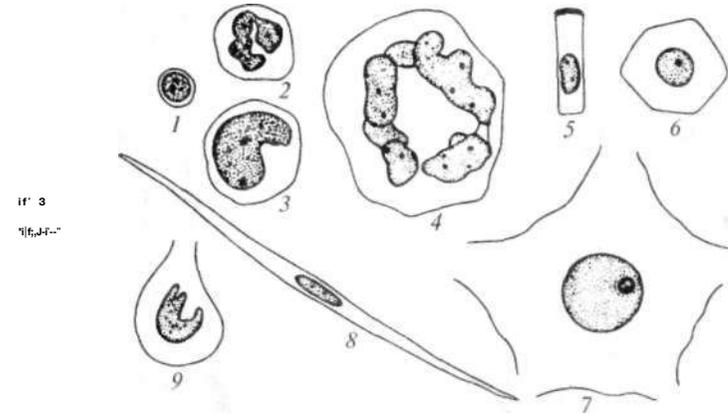


Рис. 1.9. Форма и размеры ядер в различных клетках млекопитающих: 1 — 4 — различные виды лейкоцитов; 5 — клетка кишечного эпителия; 6 — клетка печени; 7 — нервная клетка; 8 — гладкомышечная клетка; 9 — нейросекреторная клетка

оболочка пронизана порами, на краях которых наружная мембрана переходит во внутреннюю. Через поры происходит активный обмен молекулами между ядром и цитоплазмой, но при этом ядерная оболочка отграничивает ядерное содержимое от цитоплазмы. Это обеспечивает различия в химическом составе ядерного сока (кариоплазмы) и цитоплазмы (рис. 1.10).

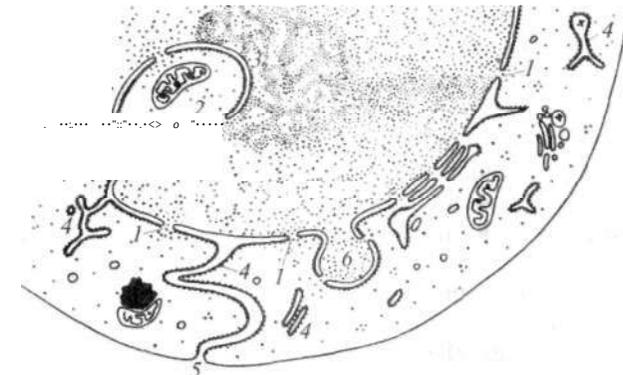


Рис. 1.10. Возможные пути обмена веществами между ядром и цитоплазмой:

1 — перемещение веществ через поры ядерной оболочки; 2 — втягивание цитоплазмы внутрь ядра; 3 — контакт ядерной оболочки с ядрышком; 4 — продолжение мембран ядерной оболочки в каналы эндоплазматической сети; 5 — часть каналов открывается в окружающую (внеклеточную) среду; 6 — выпячивание ядерной оболочки в цитоплазму

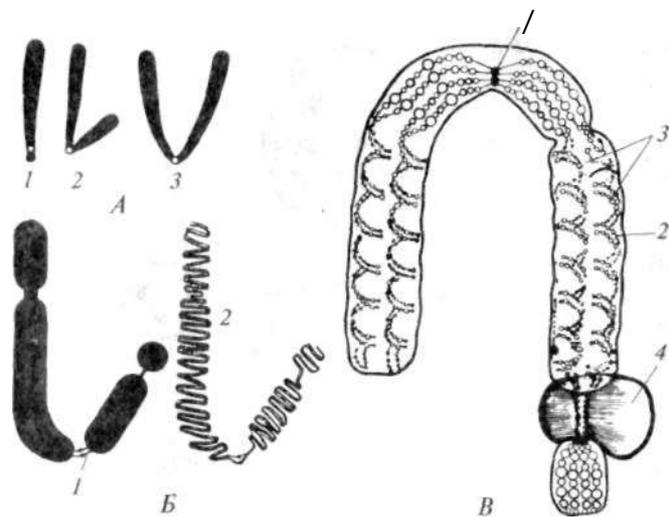


Рис. 1.11. Строение хромосом:

А — тип хромосом: / — палочковидная; 2 — неравноплечная; 3 — равноплечная; *Б, В* — тонкое строение хромосом: / — центромера; 2 — спирально закрученная нить ДНК; 3 — хроматиды; 4 — ядрышко

Хроматин ядра представляет собой глыбки, гранулы и сеть тонких длинных нитей. Основными структурными компонентами хроматина являются ДНК (30 — 45 %) и специальные белки, некоторые из которых (гистоны) образуют комплекс с ДНК и играют важную роль в ее упаковке. *Хроматин* представляет собой спирализованные (плотнупакованные) *хромосомы* (нити ДНК) — органоиды клеточного ядра, которые являются носителями генов и определяют наследственные свойства клеток и организмов. Хромосомы имеют форму палочек, нитей, петель. Каждая хромосома состоит из двух продольных копий — хроматид, скрепленных центромерой, — перетяжкой, к которой во время деления клетки (митоза) прикрепляются нити веретена деления. Центромера делит хромосому на два плеча (рис. 1.11). Число хромосом не является видоспецифическим признаком, однако характеристика хромосомного набора в целом видоспецифична. Совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки называют *кариотипом*. Число хромосом в кариотипе большинства видов живых организмов четное. Передача генетической информации хромосомами осуществляется только в деспирализованном (раскрученном) состоянии. В этом «разрыхленном» состоянии они обычно не видимы в световой микроскоп. В делящихся клетках все хромосомы сильно спирализуются, приобретают компактные размеры и форму и ста-

новятся заметными в световой микроскоп. После завершения деления клетки хромосомы деспирализуются и в образовавшихся ядрах снова становятся видимыми только тонкая сеть и мелкие гранулы хроматина.

Ядрышко — плотное округлое тельце внутри ядра. Ядрышко не окружено мембраной. В состав ядрышка входят сложные белки — рибонуклеопротеиды. Формируется ядрышко на определенных участках хромосом (ядрышковых организаторах), где находятся гены, кодирующие рибосомную РНК. Кроме накопления рРНК в ядрышке происходит формирование прерибосомных гранул — предшественников субъединиц рибосом, которые затем через поры в ядерной оболочке перемещаются в цитоплазму, где и заканчивается их объединение в рибосомы. Таким образом, ядрышки играют важнейшую роль в процессах, предшествующих биосинтезу белков клетки.

Ядерный сок (кариоплазма, кариолимфа) представляет собой бесструктурную массу, заполняющую промежутки между структурами ядра. В состав ядерного сока входят различные белки, в том числе большинство ферментов ядра. Основная функция ядерного сока — осуществление взаимосвязи ядерных структур (хроматина и ядрышка).

Кроме органоидов, свойственных всем клеткам, есть специальные структуры органеллы, выполняющие функцию движения. К ним относятся реснички и жгутики, представляющие собой миниатюрные выросты клеток в виде волосков, выполняющие функцию движения. Они широко распространены как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов. Среди простейших с помощью жгутиков перемещаются жгутиконосцы, а с помощью ресничек — инфузории. У многоклеточных животных и растений с помощью жгутиков передвигаются сперматозоиды и зооспоры.

Целый ряд одноклеточных организмов (корненожек, слизевиков), а также некоторые клетки многоклеточных животных (лейкоцитов) движутся с помощью псевдоподий (ложноножек) — временных цитоплазматических выростов. Такой способ передвижения называется *амебоидным*. Псевдоподии возникают и втягиваются в различных местах клетки, поэтому ее форма при амебоидном движении постоянно меняется.

1.2.3. Особенности строения растительной клетки

Наряду с общими чертами строения растительных и животных клеток выделяют особенности, характерные исключительно для клеток растительных организмов. Растительная клетка, как и животная, окружена цитоплазматической мембраной, но у большинства растительных клеток имеется еще и прочная клеточная стенка значительной толщины.

В растительной клетке помимо органоидов, встречающихся и в животных клетках, есть органоиды, характерные исключительно для растительных клеток. Это особые органоиды — *пластиды*, в которых происходит первичный синтез органических веществ из минеральных. Каждая пластида ограничена двумя элементарными мембранами. Для многих характерна сложная система внутренних мембран, погруженных в матрикс. Пластиды разнообразны по форме, размерам, строению, функции. Различают три вида пластид: *лейкопласты* — бесцветные пластиды, в которых происходит синтез и накопление запасных продуктов питания — в первую очередь крахмала, реже белков и жиров; *хлоропласты* — зеленые пластиды, содержащие зеленый пигмент хлорофилл и являющиеся органоидами фотосинтеза; *хромoplastы*, содержащие различные пигменты группы каротиноидов, придающие лепесткам и плодам яркую оранжевую и красную окраску. Все три группы пластид связаны общим происхождением от пропластид в клетках образовательных тканей. Возможны взаимные превращения пластид друг в друга. Пример превращения хлоропластов в хромопласты: при старении листьев и стеблей, созревании плодов хлоропласты вследствие разрушения хлорофилла утрачивают зеленую окраску и превращаются в хромопласты. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты, реже в хромопласты. Обычно в клетке встречается только один из указанных трех пластидов. Совокупность всех пластид клетки называется *пластидомой*.

Помимо наличия клеточной стенки и пластид структура растительной клетки отличается особой системой вакуолей. *Вакуоли* — это полости в цитоплазме, ограниченные мембраной и заполненные жидкостью. Они встречаются не только в растительных клетках: в цитоплазме простейших находятся пищеварительные и сократительные вакуоли, в клетках многоклеточных животных имеются пищеварительные и аутофагирующие (участвующие в переваривании частей самой клетки) вакуоли. У растений вакуоли являются производными эндоплазматической сети, окружены полупроницаемой мембраной — тонопластом и образуют развитую систему, называемую вакуумом. В молодой клетке эта система представлена канальцами и пузырьками, которые по мере роста клетки увеличиваются и сливаются в одну большую вакуоль, занимающую 70—95 % объема зрелой клетки. Вакуоли растительной клетки заполнены клеточным соком — водянистой жидкостью, содержащей в растворенном виде белки, углеводы, различные соли. Осмотическое давление, создаваемое веществами, растворенными в клеточном соке вакуолей, приводит к тому, что в клетку поступает вода, которая обуславливает *тургор* — напряженное состояние клеточной оболочки. Благодаря тургору ткани обладают упругостью, сохраняется вертикальное положение стеблей, обеспечивается прочность растений к различным нагрузкам.

»»*,!!'

1.2.4. Неклеточные формы жизни. Вирусы

Вирусы — неклеточная форма жизни на Земле. Вирусы резко отличаются от всех других форм жизни. Они не имеют клеточного строения, у них нет цитоплазмы, ядра и митохондрий, вырабатывающих энергию, отсутствуют рибосомы, синтезирующие белки. Вирусы лишены и таких специфических свойств живого, как обмен веществ и энергия.

Вирусы существуют в двух формах: покоящейся, или внеклеточной (вирусные частицы, или вирионы), и внутриклеточной (комплекс «вирус — клетка»). В активном состоянии вирусы пребывают только находясь внутри клетки. Вирусы способны проникать в определенные живые клетки и размножаться только внутри этих клеток. Таким образом, вирусы — это внутриклеточные паразиты. Вирусы, подобно всем другим организмам, обладают собственным генетическим аппаратом, который кодирует синтез вирусных частиц из биохимических предшественников, но активизируется только при проникновении вируса в клетку-хозяина.

Вирусы открыты в 1892 г. русским ученым Д.И.Ивановским, который описал необычные свойства возбудителя болезни табака, получившего название вируса табачной мозаики. Термин «вирус» (от лат. *virus* — яд) предложен в 1899 г. голландским ботаником и микробиологом М.Бейеринком. Все вирусы условно разделяют на простые и сложные. Просто организованные вирусы состоят из нуклеиновой кислоты и нескольких белков, образующих оболочку — капсид (от лат. *capsa* — вместилище) вокруг нуклеиновой кислоты (рис. 1.12). Белки защищают нуклеиновую кислоту. Сложно организованные вирусы помимо белков капсида и нуклеиновой кислоты могут содержать липопротеидную мембрану (дополнительную оболочку), углеводы и неструктурные белки — ферменты (рис. 1.13). В отличие от всех клеточных организмов, у кото-

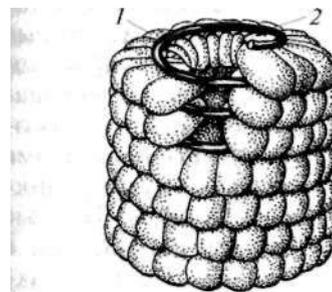


Рис. 1.12. Структура вируса табачной мозаики:
/ — капсид; 2 — РНК

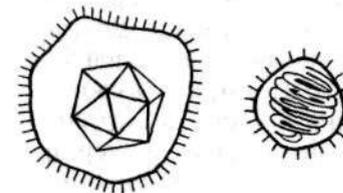


рис. [13. Форма вирусных частиц (слева — вирус герпеса, справа — вирус гриппа)

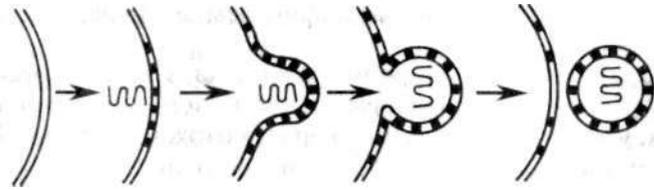


Рис. 1.14. Упаковка вирусного генома при проникновении вирусной частицы в животную клетку: прикрепление вируса к клеточной поверхности; участок поверхности клетки, к которому присоединился вирус, погружается в цитоплазму и превращается в вакуоль

рых обязательно имеются две нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК, вирусы содержат только одну из них (либо ДНК, либо РНК). На этом основании все вирусы делят на ДНК-содержащие и РНК-содержащие. Формы нуклеиновых кислот многообразны: наряду с двухцепочечными ДНК и одноцепочечными РНК геном вирусом может быть представлен одноцепочечной ДНК и двухцепочечной РНК. Размножение вирусов принципиально отличается от размножения остальных организмов. Проникновение вирусной частицы в животную клетку начинается с ее прикрепления к клеточной поверхности. Участок поверхности клетки, к которому присоединился вирус, погружается в цитоплазму и превращается в вакуоль (рис. 1.14). В растительные клетки вирусы проникают через повреждения в клеточной стенке. После проникновения вируса внутрь клетки капсид разрушается, освобождая нуклеиновую кислоту. Она включается в обмен веществ клетки, направляя всю ее деятельность на редупликацию вирусного генома и самосборку капсида, т.е. на производство вирусной нуклеиновой кислоты и вирусных белков. После синтеза новой молекулы нуклеиновой кислоты она одевается синтезированными в цитоплазме клетки-хозяина вирусными белками, образуя капсид. Накопление «размножившихся» вирусных частиц приводит к выходу из клетки-хозяина. Некоторые вирусные частицы выходят из клеток одновременно, что происходит путем «взрыва», в результате чего целостность клетки нарушается и она погибает. Другие вирусы выходят постепенно, способом, напоминающим почкование. В этом случае клетки организма могут долго сохранять свою жизнеспособность. Иной путь проникновения в клетку у вирусов бактерий — *бактериофагов*. Толстые клеточные стенки бактерий не позволяют вирусу погружаться в цитоплазму, как это происходит в клетках животных. Поэтому бактериофаг вводит полый стержень в клетку и выталкивает через него ДНК (или РНК), находящуюся в его головке. Геном бактериофага попадает в цитоплазму, а капсид остается снаружи. Нуклеиновая кислота, введенная в бактериальную клетку, управляет кле-

точными механизмами и программирует синтез фагового материала: редупликацию генома бактериофага, синтез его белков и формирование капсида. Через определенное время бактериальная клетка гибнет и зрелые фаговые частицы выходят в окружающую среду. Таким образом, паразитизм вирусов носит особый характер — паразитизм на генетическом уровне.

Вирусы распространены в природе повсеместно и поражают все группы живых организмов. Описано около 500 вирусов, поражающих теплокровных позвоночных, и более 300 — высшие растения. Вирусы вызывают самые разнообразные болезни человека: грипп, оспу, полиомиелит, бешенство, энцефалит, гепатит, корь, свинку и др. Некоторые виды раковых опухолей у животных и, возможно, у человека имеют вирусную природу. Большой урон сельскому хозяйству приносят многочисленные вирусы животных и растений. Массовую гибель животных вызывают ящур, чума свиней и птиц, инфекционная анемия лошадей. Крупные убытки наносят растениеводству мозаичная болезнь табака, томатов, огурцов, X-вирус картофеля, различные виды желтухи, карликовости. Бактериофаги нередко подавляют развитие полезных микроорганизмов при производстве антибиотиков или молочнокислом брожении.

Вирусы очень устойчивы. Они переносят высушивание и низкие температуры. При нагревании до 55—60 °С часть вирусов погибает, часть выдерживает температуры до 90 °С. Многие вирусы длительно устойчивы к действию спиртов, эфиров и других сильно влияющих на бактерии химических веществ. Под действием ультрафиолетовых лучей большинство вирусов погибает.

Будучи автономными генетическими структурами, вирусы обладают рядом признаков, свойственных живым организмам, в том числе таким важным, как способность к эволюции. Пути и механизмы эволюции вирусов окончательно не установлены. О происхождении вирусов существует много гипотез. Основная из них: вирусы и бактериофаги — обособившиеся генетические элементы клеток, которые эволюционировали вместе с клеточными формами жизни.

Р

Контрольные вопросы

1. На чем основано современное деление клеточной организации на два уровня?
2. Какие функции выполняет наружная цитоплазматическая мембрана?
3. Какие органоиды входят в состав системы цитоплазмы?
4. Каковы строение и функции эндоплазматической сети?
5. Каковы строение и функции митохондрий?
6. В чем проявляется действие вирусов на клетку?

1.3. Обмен веществ и превращение энергии в клетке

В клетках постоянно осуществляются обмен веществ (метаболизм) — многообразные химические превращения, обеспечивающие их рост, жизнедеятельность, постоянный контакт и обмен с окружающей средой. Благодаря обмену веществ белки, жиры, углеводы и другие вещества, входящие в состав клетки, непрерывно расщепляются и синтезируются. Реакции, составляющие эти процессы, происходят с помощью специальных ферментов в определенном органоиде клетки и характеризуются высокой организованностью и упорядоченностью. Благодаря этому в клетках достигается относительное постоянство состава, образование, разрушение и обновление клеточных структур и межклеточного вещества. Обмен веществ неразрывно связан с процессами превращения энергии. В результате химических превращений потенциальная энергия химических связей преобразуется в другие виды энергии, используемой на синтез новых соединений, для поддержания структуры и функции клеток и т.д. Обмен веществ складывается из двух взаимосвязанных, одновременно протекающих в организме процессов — пластического и энергетического обменов.

Пластический обмен (анаболизм, ассимиляция) — совокупность всех реакций биологического синтеза. Эти вещества идут на построение органоидов клетки и создание новых клеток при делении. Пластический обмен всегда сопровождается поглощением энергии.

Энергетический обмен (катаболизм, диссимиляция) — совокупность реакций расщепления сложных высокомолекулярных органических веществ — белков, нуклеиновых кислот, жиров, углеводов на более простые, низкомолекулярные. При этом выделяется энергия, заключенная в химических связях крупных органических молекул. Освобожденная энергия запасается в форме богатых энергией фосфатных связей АТФ.

Реакции пластического и энергетического обменов взаимосвязаны и в своем единстве составляют обмен веществ и превращение энергии в каждой клетке и в организме в целом.

1.3.1. Пластический обмен

Суть пластического обмена заключается в том, что из простых веществ, поступающих в клетку извне, образуются вещества клетки. Рассмотрим этот процесс на примере образования важнейших органических соединений клетки — белков.

В синтезе белка — этом сложном, многоступенчатом процессе — участвуют ДНК, мРНК, тРНК, рибосомы, АТФ и разнообразные ферменты. Начальный этап белкового синтеза — образование по-

липептидной цепи из отдельных аминокислот, расположенных в строго определенной последовательности. Главная роль в определении порядка расположения аминокислот, т.е. первичной структуры белка, принадлежит молекулам ДНК. Последовательность аминокислот в белках определена последовательностью нуклеотидов в молекуле ДНК. Участок ДНК, характеризующийся определенной последовательностью нуклеотидов, называется геном. *Ген* — это участок ДНК, являющийся элементарной частицей генетической информации. Таким образом, синтез каждого определенного специфического белка определяется геном. Каждой аминокислоте в полипептидной цепочке соответствует комбинация из трех нуклеотидов — *триплет*, или *кодон*. Именно три нуклеотида определяют присоединение к полипептидной цепи одной аминокислоты. Например, участок ДНК с триплетом ААЦ соответствует аминокислоте лейцину, триплет ТТТ — лизину, ТГА — треонину. Данная корреляция между нуклеотидами и аминокислотами называется *генетическим кодом*. В состав белков входит 20 аминокислот и всего 4 нуклеотида. Только код, состоящий из трех последовательно расположенных оснований, мог бы обеспечить задействование всех 20 аминокислот в структурах белковых молекул. Всего в генетическом коде 64 разных триплета, представляющих возможные сочетания из четырех азотистых оснований по три, что с избытком достаточно для кодирования 20 аминокислот. Каждый триплет шифрует одну аминокислоту, но большинство аминокислот кодируется более чем одним кодоном. В настоящее время код ДНК расшифрован полностью. Для каждой аминокислоты точно установлен состав кодирующих ее триплетов. Например, аминокислоте аргинин могут соответствовать такие триплеты нуклеотидов ДНК, как ГЦА, ГЦГ, ГЦТ, ГЦЦ, ТЦТ, ТЦЦ.

Синтез белка осуществляется на рибосомах, а информация о структуре белка зашифрована в ДНК, расположенной в ядре. Для того чтобы синтезировался белок, информация о последовательности аминокислот в его первичной структуре должна быть доставлена к рибосомам. Этот процесс включает два этапа: транскрипцию и трансляцию.

Транскрипция (буквально — переписывание) протекает как реакция матричного синтеза (рис. 1.15). На Цепи ДНК, как на матрице, по принципу комплементарности синтезируется цепь мРНК, которая по своей нуклеотидной последовательности точно копирует (комплементарна) последовательность нуклеотидов мат-

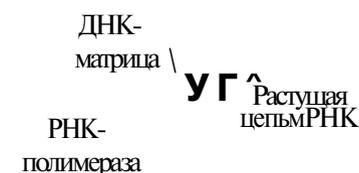


Рис. 1.15. Синтез мРНК (транскрипция). В месте синтеза мРНК цепи ДНК расходятся (расплетаются)

ДНК (фрагмент)	Г Ц А	Т Ц	Т А Т	Г Т А Т Т Т Т Г Г
	Ц if Т	А Г Г	А t А	Ц А Т! А А Я! А Ц Ц
мРНК (фрагмент)	Г Ц А	У Ц Ц	У А У	Г У А У У У У Г Г
			1	
Полипептид (фрагмент)	аланин	серин	тирозин	валин фенилаланин триптофан

Рис. 1.16. Соотношение последовательности триплетов ДНК, РНК и аминокислот в белковой молекуле

рицы — полинуклеотидной цепи ДНК, причем тимину в ДНК соответствует урацил в РНК (рис. 1.16). Информационная РНК — это копия не всей молекулы ДНК, а только части ее — одного гена, несущего информацию о структуре белка, сборку которого необходимо произвести. Существуют специальные механизмы «узнавания» начальной точки синтеза, выбора цепи ДНК, с которой считывается информация, а также механизмы завершения процесса, в которых участвуют специальные кодоны (табл. 1.1). Так образуется матричная РНК. Молекула мРНК, несущая ту же информацию, что и гены, выходит в цитоплазму. Перемещение РНК через ядерную оболочку в цитоплазму происходит благодаря специальным белкам, которые образуют комплекс с молекулой РНК. В цитоплазме на один из концов молекулы мРНК нанизывается рибосома; аминокислоты в цитоплазме активизируются с помощью ферментов и присоединяются опять же с помощью специальных ферментов к тРНК (специальному участку связывания с этой аминокислотой). Для каждой аминокислоты существует своя тРНК, один из участков которой (антикодон) представляет собой триплет нуклеотидов, соответствующий определенной аминокислоте и комплементарный строго определенному триплету мРНК (рис. 1.17).

Начинается следующий этап биосинтеза — *трансляция*: сборка полипептидных цепей на матрице мРНК (рис. 1.18). По мере сборки белковой молекулы рибосома перемещается по молекуле мРНК, причем перемещается не плавно, а прерывисто, триплет за триплетом. По мере перемещения рибосомы по молекуле мРНК сюда же с помощью тРНК доставляются аминокислоты, соответствующие триплетам мРНК. К каждому триплету, на котором останавливается в своем передвижении по нитевидной молекуле мРНК рибосома, строго комплементарно присоединяется тРНК. При этом аминокислота, связанная с тРНК, оказывается у активного центра рибосомы. Здесь специальные ферменты рибосомы отщепляют

Генетический код (триплет и РНК)

Первая буква (5)	Вторая буква				Третья буква (3)
	У(А)	Ц(Г)	А(Т)	П(Ц)	
У(А)	Фен Фен Лей Лей	Сер Сер Сер Сер	Тир Тир	Цис Цис Трп	У(А) Ц(Г) А(Т) Г(Ц)
Ц(П)	Лей Лей Лей Лей	Про Про Про Про	Гис Гис Глн Глн	Арг Арг Арг Арг	У(А) Ц(Г) А(Т) Г(Ц)
А(Т)	Иле Иле Иле Мет	Тре Тре Тре Тре	Асн Асн Лиз Лиз	Сер Сер Арг Арг	У(А) Ц(Г) А(Т) Г(Ц)
Г(Ц)	Вал Вал Вал Вал	Ала Ала Ала Ала	Асп Асп Глу Глу	Гли Гли Гли Гли	У(А) Ц(Г) А(Т) Г(Ц)

Примечание. В скобках — комплементарные основания ДНК. Триплеты УАА, УАГ, УГА не кодируют аминокислоты, а являются стоп-сигналами при считывании.

аминокислоту от тРНК и присоединяют к предыдущей аминокислоте. После установки первой аминокислоты рибосома передвигается на один триплет, а тРНК, оставив аминокислоту, мигрирует в цитоплазму за следующей аминокислотой. С помощью такого механизма шаг за шагом наращивается белковая цепь. Аминокислоты соединяются в ней в строгом соответствии с расположением кодирующих триплетов в цепи молекулы мРНК. Чем дальше продвинулась рибосома по мРНК, тем больший отрезок белковой молекулы «собран». Когда рибосома достигнет противоположного конца мРНК, синтез окончен. Нитевидная молекула белка отделяется от рибосомы. Молекула мРНК может использоваться для синтеза полипептидов многократно, как и рибосома. На одной молекуле мРНК может размещаться несколько рибосом (полирибосома). Их число определяется длиной мРНК.

Биосинтез белков — сложный многоступенчатый процесс, каждое звено которого катализируется определенными ферментами и снабжается энергией за счет молекул АТФ.

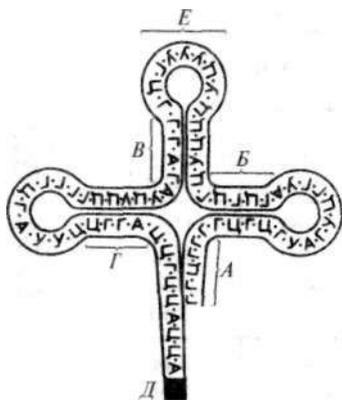


Рис. 1.17. Строение тРНК:
A — Г — участки комплементарного соединения внутри одной цепочки РНК; *Д* — участок (активный центр) соединения с аминокислотой; *Е* — участок комплементарного соединения с молекулой мРНК

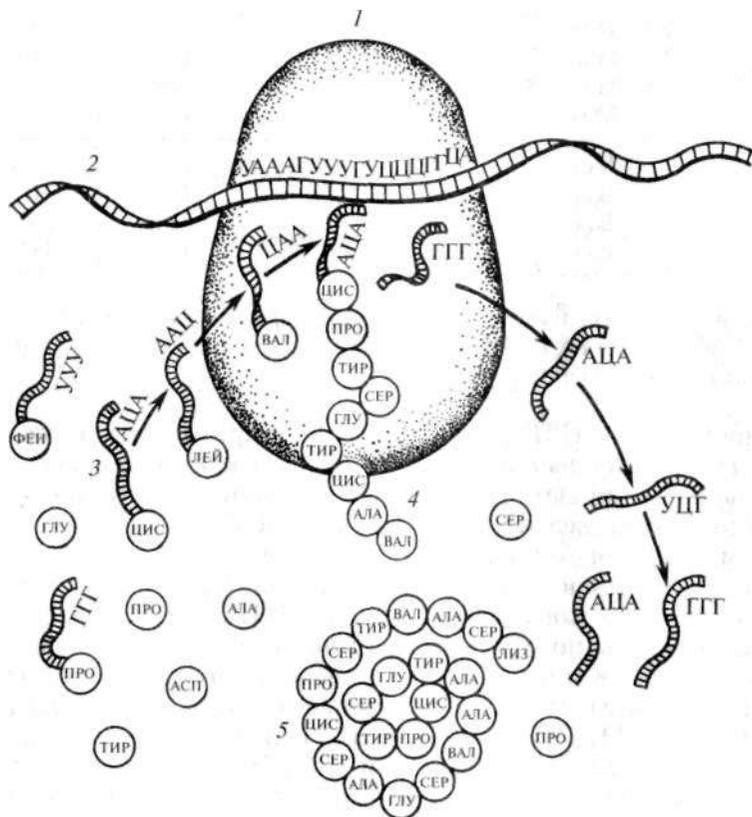


Рис. 1.18. Синтез белка в рибосоме (трансляция):
 / — рибосома; 2 — мРНК; 3 — тРНК с аминокислотой; 4 — синтезируемая полипептидная цепь; 5 — готовая белковая молекула

1.3.2. Энергетический обмен

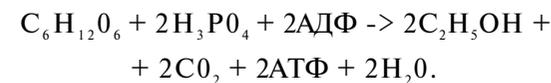
Процессом, противоположным синтезу, является *диссимиляция* — совокупность реакций расщепления. В результате диссимиляции освобождается энергия, заключенная в химических связях пищевых веществ. Эта энергия используется клеткой для осуществления различной работы, в том числе и ассимиляции. При расщеплении пищевых веществ энергия выделяется поэтапно при участии ряда ферментов. В энергетическом обмене обычно выделяют три этапа.

Первый этап — подготовительный. На этом этапе сложные высокомолекулярные органические соединения расщепляются ферментативно, путем гидролиза, до более простых соединений — мономеров, из которых они состоят: белки — до аминокислот, углеводы — до моносахаридов (глюкозы), нуклеиновые кислоты — до нуклеотидов и т.д. На данном этапе выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде теплоты.

Второй этап — бескислородный, или анаэробный. Он называется также анаэробным дыханием (гликолизом) или брожением. Гликолиз происходит в клетках животных. Он характеризуется ступенчатостью, участием более десяти различных ферментов и образованием большого числа промежуточных продуктов. Например, в мышцах в результате анаэробного дыхания шестиуглеродная молекула глюкозы распадается на 2 молекулы пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$), которые затем восстанавливаются в молочную кислоту ($C_3H_6O_3$). В этом процессе принимают участие фосфорная кислота и АДФ. Суммарное выражение процесса следующее:
 $C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4 + 2АДФ \rightarrow 2C_3H_6O_3 + 2АТФ + 2H_2O$.

В ходе расщепления выделяется около 200 кДж энергии. Часть этой энергии (около 80 кДж) расходуется на синтез двух молекул АТФ, благодаря чему 40% энергии сохраняется в виде химической связи в молекуле АТФ. Оставшиеся 120 кДж энергии (более 60%) рассеиваются в виде теплоты. Процесс этот малоэффективный.

При спиртовом брожении из одной молекулы глюкозы в результате многоступенчатого процесса в конечном счете образуются две молекулы этилового спирта, две молекулы CO_2



В этом процессе выход энергии (АТФ) такой же, как и при гликолизе. Процесс брожения — источник энергии для анаэробных организмов.

Третий этап — кислородный, или аэробное дыхание, или кислородное расщепление. На этой стадии энергетического обмена про-

исходит последующее расщепление образовавшихся на предыдущем этапе органических веществ путем окисления их кислородом воздуха до простых неорганических, являющихся конечными продуктами — CO_2 и H_2O . Кислородное дыхание сопровождается выделением большого количества энергии (около 2600 кДж) и аккумуляцией ее в молекулах АТФ.

В суммарном виде уравнение аэробного дыхания выглядит так:



Таким образом, при окислении двух молекул молочной кислоты за счет выделившейся энергии образуется 36 энергоемких молекул АТФ. Следовательно, основную роль в обеспечении клетки энергией играет аэробное дыхание.

1.3.3. Автотрофные и гетеротрофные организмы

По способу получения энергии все организмы делятся на две группы: автотрофные и гетеротрофные.

Автотрофные организмы (автотрофы) — это организмы, синтезирующие из неорганических соединений органические вещества с использованием энергии солнца (фототрофы) или энергии, освобождающейся при химических реакциях (хемотрофы). К автотрофным организмам относятся наземные зеленые растения, водоросли, фототрофные бактерии, источником энергии для которых является свет, а также некоторые бактерии, использующие окисление неорганических веществ. Автотрофы — единственные создатели первичных веществ — основной массы органического вещества в биосфере и главные накопители энергии. Созданные ими вещества — основа для большинства химических превращений, источник всей жизни на Земле, что определяет существование всех других организмов.

Гетеротрофные организмы (гетеротрофы) — организмы, не способные синтезировать органические соединения из неорганических, а потому использующие в виде пищи уже готовые органические вещества, созданные автотрофами. К гетеротрофам относятся все животные, грибы, большинство бактерий, а также бесхлорофилльные наземные растения и водоросли. Гетеротрофные организмы вместе с автотрофами составляют единую биологическую систему, связанную пищевыми отношениями.

1.3.4. Фотосинтез. Хемосинтез

Фотосинтез. Слово «фотосинтез» буквально означает соединение, создание под действием света. Фотосинтез — это образование клетками высших растений, водорослей и некоторыми бактерия-

ми органических веществ из воды и углекислого газа при участии энергии света. С помощью хлорофилла (или других пигментов), содержащегося в хлоропластах и хроматофорах, они осуществляют преобразование световой энергии в энергию химических связей. Это сложный, многоступенчатый процесс, протекающий с участием многих ферментов.

Различают световую и темновую фазы фотосинтеза (рис. 1.19). В *световую фазу* реакции происходят в мембранах хлоропластов на свету. Кванты света — фотоны — взаимодействуют с молекулами хлорофилла, переводя некоторые его электроны со стабильного энергетического уровня на более высокий. Так возникают возбужденные светом электроны (\tilde{e}), а сами молекулы на очень короткое время переходят в более богатое энергией «возбужденное» состояние. Возбужденные светом электроны способны отрываться от молекул хлорофилла и попадать на молекулы веществ — переносчиков электронов. Перемещаясь по замкнутой цепи сложных органических соединений, электроны возвращаются на свой основной уровень, но отдав энергию, расходуемую на синтез АТФ и иных молекул — носителей энергии. АТФ синтезируется с использованием энергии света из АДФ и фосфата без участия кислорода (фотосинтетическое фосфорилирование). Это очень эффективный процесс: в хлоропластах образуется в 30 раз больше АТФ, чем в митохондриях тех же растений с участием кислорода.

Одновременно происходит фотолиз воды — процесс разложения воды под влиянием света. В клетках листа и в межклетниках всегда есть некоторое количество ионов H^+ и OH^- , образующихся в результате диссоциации воды, происходящей под влиянием света. Некоторые возвращающиеся на свой стабильный уровень электроны захватываются ионами водорода и превращаются в атомы: $\text{H}^+ + \tilde{e} = \text{H}$. Атомы водорода присоединяются к находящемуся в клетке органическому веществу НАДФ (никотинамидаденинди-

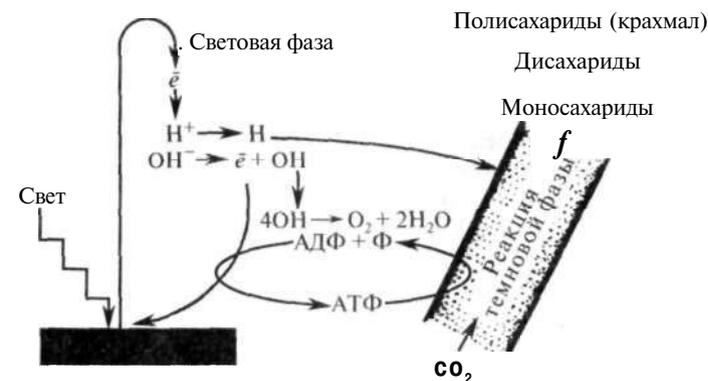


Рис. 1.19. Фотосинтез

нуклеотидфосфат), переводя его в восстановленное состояние — НАДФН₂. Ионы гидроксила (ОН⁻), потеряв свой противоион, отдают электроны молекулам других веществ и превращаются в свободные радикалы ОН (ОН[•] - \dot{e} = ОН). Радикалы ОН активны и взаимодействуют друг с другом, в результате чего образуется перекись водорода (Н₂О₂) — нестойкое соединение, на свету разлагающееся на воду и атомарный кислород. Атомы кислорода соединяются в молекулы кислорода. Свободный кислород частично используется для внутриклеточного дыхания, но значительно большая его часть выделяется во внешнюю среду через устьица листа. Следовательно, источником молекулярного кислорода, образующегося в процессе фотосинтеза и выделяющегося в атмосферу, является фотолит воды.

Таким образом, синтез АТФ, фотолит воды и восстановление НАДФ до НАДФ • Н₂ составляют световую фазу процесса фотосинтеза. Энергия квантов света превращается в химическую энергию макроэргических связей АТФ и НАДФН₂. Таким путем накапливается энергия, необходимая для процессов, происходящих в темновой фазе фотосинтеза. В комплексе химических реакций *темновой фазы*, для течения которой свет не нужен, ключевое место занимает процесс карбоксилирования диоксида углерода и образование органических веществ, происходящее за счет энергии, накопленной в химических связях АТФ и НАДФН₂ в световой фазе.

Восстановленные молекулы НАДФН₂ участвуют в карбоксилировании СО₂, поступающего через устьица из воздуха. При этом СО₂, соединяясь с водородом, образует карбоксильные группы СООН. Из них (с поглощением энергии) получается первичное органическое вещество (например, С₆Н₁₂О₆ — глюкоза). Все эти ферментативные реакции завершаются получением фосфоглицериновой кислоты (ФГК), которая восстанавливается, присоединяя атомы водорода, в фосфоглицериновый альдегид (ФГА). При участии ферментов ФГА образует глюкозу, превращающуюся в первичный крахмал. Днем крахмал накапливается в хлорофилловых зернах, а ночью при действии фермента диастазы первичный крахмал переходит в сахар, который оттекает по проводящим путям из листьев в корень, стебель, плоды, семена и здесь откладывается в виде запасного питательного вещества — вторичного крахмала. В процессе фотосинтеза кроме углеводов образуются также и другие органические вещества. Так энергия солнечного света преобразуется в энергию химических связей сложных органических соединений.

Хемосинтез. Некоторые бактерии, лишённые хлорофилла, тоже способны к синтезу органических соединений, при этом они используют энергию, извлеченную в ходе химических реакций, окисления неорганических соединений (аммиака, сероводорода), идущих с выделением тепла.

Преобразование энергии химических реакций в химическую энергию синтезируемых органических соединений называется хемосинтезом. К группе автотрофов-хемосинтетиков (хемотрофов) относятся нитрифицирующие бактерии, аммонифицирующие бактерии, серобактерии. Фиксируя атмосферный кислород, переводя нерастворимые минералы в форму, пригодную для усвоения растениями, хемосинтезирующие бактерии играют важную роль в круговороте веществ в природе.

Контрольные вопросы

1. Что называют пластическим обменом в клетке? Дайте определение ассимиляции. Приведите примеры.
2. Где происходит синтез белка? Расскажите, как осуществляется биосинтез белка.
3. Что такое диссимиляция? Охарактеризуйте этапы диссимиляции на примере расщепления глюкозы.
4. Приведите примеры автотрофных и гетеротрофных организмов.
5. Охарактеризуйте световую и темновую фазы фотосинтеза.
6. Что такое хемосинтез? Приведите примеры организмов, относящихся к группе автотрофов-хемосинтетиков.

1.4. Деление клетки

Деление клетки — основа размножения и индивидуального развития организмов. Увеличение числа клеток происходит в результате их деления. Деление клеток лежит в основе развития и роста организмов, их размножения, а также обеспечивает самообновление тканей на протяжении жизни многоклеточного организма и восстановление их целостности после повреждения.

У одноклеточных организмов и соматических клеток многоклеточных организмов воспроизведение клеток представлено такими формами, как простое и митотическое, а также множественное деление.

Простое деление (путем образования перетяжки) клетки с формированием при этом из одного родительского организма двух дочерних характерно для бактерий и синезеленых водорослей. Воспроизведение клеток бурых и зеленых водорослей, одноклеточных организмов (саркодовые, жгутиковые, инфузории), а также соматических клеток многоклеточных организмов происходит путем сложного деления, представленного в зависимости от групп организмов тремя способами: амитоз (прямое деление), митоз (непрямое деление) и мейоз.

Митоз — наиболее широко распространенная форма воспроизведения клеток. Возникшие в результате митоза дочерние клетки

подобны исходным, отличаясь от них лишь меньшими размерами. Вскоре вслед за делением дочерние клетки растут, быстро достигая размеров материнской клетки. Посредством такого деления одиночные клетки репродуцируют себя, а многоклеточные организмы растут, обновляются их ткани.

1.4.1. Жизненный цикл клетки. Митотический цикл

Клетки многоклеточного организма разнообразны по форме и выполняемым функциям. В соответствии со специализацией клетки имеют неодинаковую продолжительность жизни. Например, нервные и мышечные клетки после завершения эмбрионального периода развития перестают делиться и функционируют на протяжении всей жизни организма. Клетки других тканей (костного мозга, эпидермиса, эпителия тонкого кишечника) в процессе выполнения своей функции быстро погибают и поэтому быстро размножаются, чтобы восполнить утраченные.

Таким образом, *жизненный цикл клетки* — это ее развитие от момента возникновения в результате предшествующего деления до ее гибели или до следующего деления (рис. 1.20). У непрерывно делящихся клеток (клетки костного мозга, эпителия кишки и др.) жизненный цикл совпадает с митотическим циклом.

Митотическим циклом называют совокупность процессов, происходящих в клетке от одного деления до другого. Этот цикл состоит из двух стадий — стадии покоя, или *интерфазы*, и стадии деления, или *митоза*.

В интерфазе осуществляется подготовка к митозу, заключающаяся главным образом в удвоении (редупликации) ДНК. Различают три периода интерфазы — пресинтетический, синтетический и постсинтетический.

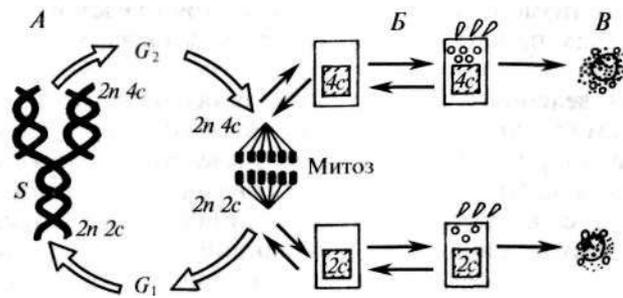


Рис. 1.20. Жизненный цикл клетки многоклеточного организма: А — митотический цикл; В — переход в дифференцированное состояние; В — гибель

Пресинтетический период (G_1), который еще называют первым интервалом (от англ. *gap* — интервал), является начальным периодом интерфазы. В этот период ДНК еще не синтезируется, однако в клетке усиленно синтезируются РНК и белки, повышается активность ферментов, участвующих в синтезе ДНК. В хлоропластах и митохондриях идет синтез АТФ, накапливается энергия. Обычно этот период длится 12—24 ч.

Синтетический период (S) следует за периодом (G_1) и характеризуется тем, что в ядре клетки происходит синтез ДНК. Две спирали старой молекулы ДНК расходятся и каждая становится матрицей для синтеза новых цепей ДНК. В результате каждая из двух дочерних молекул обязательно включает одну старую спираль и одну новую. В синтезе ДНК участвуют специальные «расплетающие» белки, которые, двигаясь вдоль двойной спирали, расплетают ее, а фермент ДНК-полимераза на каждой из цепей ДНК из свободных нуклеотидов достраивает комплементарную ей вторую цепь. Новая молекула абсолютно идентична старой. В этом заключается глубокий биологический смысл: таким путем в бесчисленных клеточных поколениях сохраняется и передается по наследству генетическая информация.

Продолжительность синтеза ДНК — фазы S митотического цикла — в разных клетках неодинакова: от нескольких минут у бактерий до 6—12 ч в клетках млекопитающих. Число молекул ДНК в каждой хромосоме удваивается, при этом число хромосом в ядре не изменяется.

В постсинтетическом периоде (G_2) клетка заканчивает подготовку к предстоящему делению: синтез ДНК приостанавливается, накапливается энергия, синтезируются белки ахроматинового веретена, удваиваются центриоли.

1.4.2. Митоз. Цитокинез

Митоз — это способ деления клеток, при котором генетический материал точно распределяется между дочерними клетками. Митоз длится 2—8 ч и занимает около 1/25 времени всего митотического цикла. В непрерывном процессе митотического деления различают четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 1.21).

В *профазе* происходит перестройка всей структуры ядра для деления. Ядро увеличивается в объеме, хромосомы становятся видимыми вследствие спирализации, постепенно исчезает ядрышко, растворяется ядерная оболочка, центриоли попарно расходятся к полюсам. Между полюсами протягиваются нити ахроматинового веретена — формируется аппарат, обеспечивающий расхождение хромосом к полюсам клетки. Считывание генетической информации с молекул ДНК становится невозможным: синтез РНК прекра-

щается, ядрышко исчезает. После окончательного распада ядерной оболочки хромосомы беспорядочно размещаются в цитоплазме.

В *метафазе* спирализация хромосом достигает максимума. Отчетливо видна структура хромосом, их легко сосчитать и изучить их индивидуальные особенности. На этой стадии видно, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединенных между собой только в области центромеры. Хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки. Образуется экваториальная (метафазная) пластинка. Веретено деления уже полностью сформировано и состоит из нитей, соединяющих полюса с центромерами хромосом.

В *анафазе* вязкость цитоплазмы уменьшается, центромеры разъединяются и каждая хроматида становится самостоятельной хромосомой. Нити веретена, прикрепленные к центромерам, тянут хромосомы к полюсам клетки. Таким образом, в анафазе хроматиды,

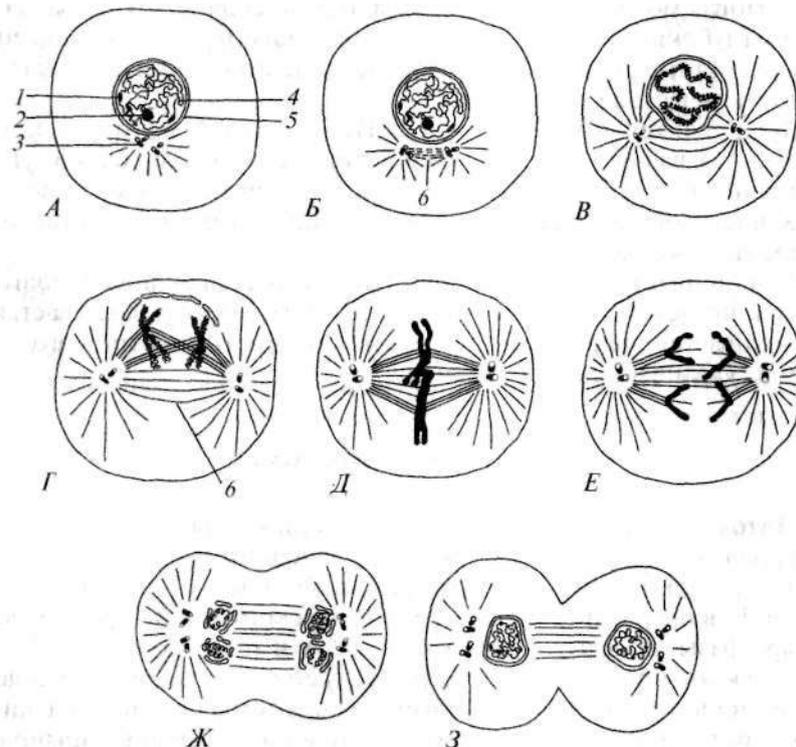


Рис. 1.21. Схема митоза:

А, Б — интерфаза; В, Г — профаза; Д — метафаза; Е — анафаза; Ж, З — телофаза; / — центромера; 2 — ядрышко; 3 — центриоль; 4 — хромосома; 5 — ядерная оболочка; 6 — веретено

удвоенных еще в интерфазе хромосом, точно расходятся к полюсам клетки. В этот момент в клетке находятся два двойных набора хромосом.

Число хромосом в соматических клетках всегда парное (*диплоидное*). Оно образуется после слияния двух половых клеток, в которых всегда бывает одинарное (*гаплоидное*) число хромосом. Каждый гаплоидный набор обозначается через n , а диплоидный — через $2n$. Количество ДНК, соответствующее диплоидному набору хромосом, обозначается как $2c$. Два диплоидных набора хромосом, образовавшиеся на стадии анафазы, обозначаются как $4n4c$.

Телофаза — заключительная фаза митоза. Хромосомы деспирализуются, становятся плохо заметными, но не исчезают. На каждом полюсе клетки вокруг хромосом образуются ядерная оболочка из мембранных структур цитоплазмы. Воссоздаются ядрышки.

На заключительном этапе клеточного деления происходит цитокинез — деление цитоплазматической части клетки. Этот процесс заканчивается образованием в экваториальной зоне клетки перетяжки, которая разделяет делящуюся клетку на две дочерние меньших размеров. В отличие от соматических клеток животных в середине клеток растений формируется поперечная пластинка (цитоплазматическая мембрана), разделяя клетку пополам. На каждой из сторон этой пластинки откладывается целлюлоза и формируется целлюлозная стенка. Так, из одной клетки к концу телофазы возникают две новые (дочерние), наследственная информация которых точно копирует информацию, содержащуюся в материнской клетке. Все дочерние клетки имеют одинаковое количество ДНК и одинаковый диплоидный набор хромосом. Биологический смысл митоза состоит в том, что он обеспечивает образование генетически равноценных клеток и сохраняет преемственность в ряду клеточных поколений.

Наряду с митозом для соматических клеток известен *амитоз* (от греч. *a* — отрицание, *mitos* — деление ядра) — прямое деление интерфазного ядра путем перетяжки без образования хромосом, вне митотического цикла. Амитоз может сопровождаться делением клетки, но может ограничиваться делением ядра без разделения цитоплазмы, что приводит к образованию дву- и многоядерных клеток. Амитоз встречается иногда в скелетной мускулатуре,жном эпителии, соединительной ткани в клетках, обреченных на гибель, особенно в клетках зародышевых оболочек млекопитающих. Клетка, претерпевающая амитоз, в дальнейшем не способна вступить в нормальный митотический цикл. В размножении клеток амитоз считается редким и аномальным механизмом.

Мейоз (от греч. *meiosis* — понижать) представляет собой способ редукционного деления клеток, в результате которого происходит редукция (уменьшение) числа хромосом в ядре и переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное. Мейоз происходит в спе-

анализированных клетках репродуктивных органов (семенников и яичников) живых существ, размножающихся половым путем. Подробно мейоз рассматривается в параграфе о половом размножении организмов.

1.4.3. Клеточная теория строения организмов

Клеточная теория строения была сформулирована и опубликована немецким зоологом Т. Шванном в 1839 г. и в дальнейшем развита многими учеными. Современная клеточная теория включает следующие основные положения: клетка — основная структурно-функциональная единица всех живых организмов; клетки у всех организмов имеют мембранное строение; ядро — главная составная часть клетки; клетки размножаются только делением; клеточное строение живых организмов — свидетельство единства их происхождения.

Контрольные вопросы

1. Какие существуют типы деления клеток?
2. Чем отличается митоз от других типов деления клеток и для каких организмов он характерен?
3. Что такое жизненный цикл клетки? Дайте определение митотического цикла клетки.
4. Что такое митоз? В чем его биологический смысл?
5. Какие процессы происходят в ядре в интерфазе?
6. Изложите основные положения клеточной теории.

1.5. Размножение и индивидуальное развитие организмов

1.5.1. Бесполое и половое размножение

Бесполое размножение. Размножение, происходящее без участия половых клеток, называется бесполом. В таком размножении участвует только одна родительская особь. Поскольку клетки (или клетка), из которых развивается дочерний организм, делятся митозом, то дочерний организм по наследственным признакам сходен с материнской особью.

Существует несколько видов бесполого размножения. Так, при *простом делении* у одноклеточных животных и растений (амеб, инфузорий, одноклеточных водорослей) ядро вначале делится митозом надвое. Затем перетяжкой делится вся клетка на две одинаковые части, каждая из которых формирует дочерний организм. Дочерние клетки ничем не отличаются от родительских, получая тот же набор хромосом.

У водорослей, мхов, папоротников, грибов, некоторых одноклеточных животных образуются споры. Это специальные клетки, защищенные плотными оболочками, охраняющими их в неблагоприятных условиях (при похолодании, высыхании, перегреве). *Спорообразование* — один из механизмов, обеспечивающих бесполое размножение. При возникновении благоприятных условий среды болючка споры раскрывается, 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, образовавшиеся в результате вегетативного размножения, обладают всеми признаками материнского организма.

У некоторых грибов и отдельных животных, например гидр, на эле образуется выпячивание — почка, которая в дальнейшем отделяется и из которой развивается новый организм. Такой способ бесполого размножения называют *почкованием*. Почка может отделиться от родительской особи, и тогда новый организм становится самостоятельным. Часто дочерние особи не утрачивают связь с материнским организмом, так возникают крупные колонии.

Таким образом, в результате бесполого размножения воспроизводится большое число генетически идентичных организмов.

Половое размножение. В половом размножении принимают участие, как правило, две родительские особи, участвующие в образовании нового организма. Они производят половые клетки — *гаметы* (яйцеклетки или сперматозоиды), каждая из которых имеет вдвое меньшее число хромосом, чем соматические клетки родителей. В результате слияния гамет образуется оплодотворенная яйцеклетка — *зигота*, которая имеет наследственные задатки обоих родителей. При половом размножении у потомков резко увеличивается наследственная изменчивость. В этом заключается преимущество полового размножения над бесполом.

Низшие многоклеточные организмы могут также размножаться наряду с бесполом и половым путем. У нитчатых водорослей в одной из клеток происходит несколько делений, в результате которых образуются несколько маленьких подвижных гамет с вдвое меньшим числом хромосом, чем у материнского организма. Гаметы затем попарно сливаются и образуют одну клетку, из которой развиваются новые особи. У более высокоорганизованных растений и животных половые клетки неодинаковы по размеру. Одни гаметы богаты запасными питательными веществами и неподвижны — *яйцеклетки*; другие, маленькие, подвижные — *сперматозоиды*. Гаметы образуются в специализированных органах — *половых железах*. У высших животных женские гаметы (яйцеклетки) образуются в *яичниках*, мужские (сперматозоиды) — в *семенниках*.

Широко распространенным вариантом полового размножения является *партеногенез*, при котором развитие нового организма происходит из неоплодотворенной яйцеклетки.

У дафний (небольших пресноводных рачков) и тлей партеногенетически размножаются несколько летних поколений, 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 перезимовывают и переносят пересыхание водоема, высокие температуры. Весной из перезимовавших яиц развиваются самки, дающие летом многочисленные партеногенетические поколения самок.

Иногда можно искусственно вызвать партеногенез тех видов животных, у которых в природе он либо не происходит, либо происходит очень редко. Так, если уколоть иглой неоплодотворенное яйцо лягушки, то можно стимулировать его развитие и получить взрослую лягушку, которая возникнет только из одной яйцеклетки и будет обладать признаками матери.

Выдающийся отечественный генетик Б.Л.Астауров разработал метод получения партеногенетически особей тутового шелкопряда. Этот метод заключается в том, что неоплодотворенные яйца тутового шелкопряда подвергались непродолжительному нагреванию до 46 °С, благодаря чему было получено много ценных в генетическом отношении самок тутового шелкопряда, которые размножались партеногенетически.

Таким образом, знания о механизмах размножения и наследовании признаков широко используются в практической деятельности.

1.5.2. Мейоз

Половое размножение животных, растений и грибов связано с формированием специализированных половых клеток: сперматозоидов и яйцеклеток. Деления клеток, в результате которых образуются половые клетки, называется *мейозом* (рис. 1.22). В отличие от митоза, при котором у дочерних клеток сохраняется диплоидный (2n) родительский набор хромосом, при мейозе число хромосом в дочерних клетках уменьшается вдвое. У гамет имеется лишь половинный, или гаплоидный (n), набор хромосом.

В процессе мейоза происходит два последовательных клеточных деления — мейоз I (первое деление) и мейоз II (второе деление). Удвоение ДНК и хромосом происходит только перед мейозом I.

В результате первого деления мейоза, называемого *редукционным*, образуются клетки с вдвое уменьшенным числом хромосом. Второе деление мейоза заканчивается образованием половых клеток. Таким образом, все соматические клетки организма содержат



Рис. 1.22. Основные стадии мейоза

двойной, или диплоидный (2я), набор хромосом, где каждая имеет свою пару, гомологичную хромосому. Зрелые половые клетки имеют лишь одинарный, или гаплоидный («), набор хромосом и соответственно вдвое меньшее количество ДНК.

Фазы мейоза. Во время *профазы I* мейоза двойные хромосомы хорошо видны в оптический 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 *конъюгируют*. Хроматиды нередко перекрещиваются или перекручиваются одна вокруг другой. Затем гомологичные двойные хромосомы начинают отходить друг от друга. В местах перекреста хроматид происходят разрывы и обмен участками. Это явление называют *перекрестом хромосом* (рис. 1.23). Одновременно, как и при митозе, растворяется ядерная оболочка, исчезает ядрышко, образуются нити веретена. Профаза I мейоза отличается от профазы митоза тем, что в ней происходит конъюгация гомологичных хромосом и взаимный обмен участками при их перекресте.

В *метафазе I* гомологичные хромосомы, лежащие парами, располагаются в экваториальной плоскости клетки. Вслед за этим наступает *анафаза I*, во время которой гомологичные хромосомы, каждая состоящая из двух хроматид, отходят к противоположным полюсам клетки (при митозе к полюсам расходятся хроматиды). Важно отметить, что 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 их было в начале деления клетки. Затем наступает *телофаза I*, во время которой образуются две клетки с меньшим в два раза числом хромосом.

Интерфаза короткая, так как синтез ДНК не происходит. Далее следует второе мейотическое деление (мейоз II). Оно отличается от митоза тем, что количество хромосом в *метафазе II* вдвое меньше, чем количество хромосом в метафазе митоза у того же организма. 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 с диплоидным набором хромосом (2n) возникают четыре клетки с гаплоидным («) набором хромосом.

Биологическое значение мейоза.

Если бы в процессе мейоза не происходило уменьшения числа хро-

мосом, 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, поэтому при оплодотворении (слиянии ядерного материала сперматозоида и яйцеклетки) восстанавливается характерное для вида 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 признаков 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; 2) материнской; 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 или нерасхождения гомологичных хромосом половые клетки могут не иметь гомологичной хромосомы или, наоборот, иметь обе гомологичные хромосомы. Это приводит к тяжелым нарушениям в развитии организма или его гибели.

II-".

.. "

1.5.3. Образование половых клеток и оплодотворение

Половое размножение имеет важное эволюционное преимущество по сравнению с бесполом, так как потомки генетически обладают комбинацией признаков двух своих родителей. Это повышает возможности их приспособления к окружающей среде.

Сперматогенез и овогенез. В мужских половых железах по рассмотренной выше схеме мейоза идет образование мужских половых клеток — *сперматогенез* у животных и человека. В процессе образования половых клеток имеется несколько стадий.

Сперматогенез начинается с того, что незрелая (первичная) половая клетка увеличивается в размерах и приступает к первому делению мейоза. Из исходной образуются две клетки, которые претерпевают второе деление мейоза. В результате двух следующих друг за другом мейотических делений из каждой незрелой мужской половой клетки образуются четыре зрелые половые клетки с га-

Рис. 1.23. Перекрест хромосом

плоидным набором хромосом (n). Превращение этих клеток в сперматозоиды связано с их ростом и специализацией, но не сопровождается клеточным делением.

Образование женских половых гамет — яйцеклеток называется *овогенезом* и происходит в женских половых органах — яичниках по той же общей схеме, что и сперматогенез, но с существенными отличиями.

В результате неравномерного распределения цитоплазмы в дочерних клетках как при первом, так и при втором делениях мейоза только в одной клетке оказывается большой запас питательных веществ, необходимых для развития будущего зародыша. Образуется только одна зрелая яйцеклетка с гаплоидным (n) набором хромосом и три маленькие клеточки, которые впоследствии исчезают. При овогенезе, когда происходит созревание яйцеклетки, значительно увеличивается ее объем.

Описанное выше различие сперматогенеза и овогенеза обеспечивает образование во много раз большего числа сперматозоидов, чем яйцеклеток. Это необходимо для оплодотворения наибольшего числа яйцеклеток и, следовательно, для сохранения вида.

Строение половых клеток. Яйцеклетки разных животных различаются по своему строению и размерам. Так, у домового мыши яйцеклетка имеет диаметр около 60 мкм, у человека — 150—200 мкм, у страуса — несколько сантиметров. Форма яйцеклетки обычно округлая, в ее цитоплазме находятся митохондрии, рибосомы и много запасных питательных веществ в виде желточных зерен и белка.

Сперматозоиды намного мельче яйцеклеток. У большинства животных каждый сперматозоид имеет головку и хвостик. При созревании сперматозоидов после мейоза происходит уменьшение их размеров. Ядро уменьшается и перемещается в головку сперматозоида, большая часть цитоплазмы исчезает, остается лишь комплекс Гольджи, который участвует в растворении оболочки яйцеклетки при оплодотворении. Митохондрии сосредоточены у основания хвостика и поставляют энергию для его колебаний. Благодаря колебаниям хвостика зрелые сперматозоиды активно движутся 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 достигает громадной величины: белуга выметывает 8 млн икринок, треска — 10 млн, луна-рыба — до 30 млн икринок. У высших растений и животных образуется обычно небольшое количество яйцеклеток (до нескольких десятков), так как вероятность оплодотворения у

них 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 клетки зиготы, затем наступает дробление диплоидной клетки и дальнейшее развитие.

Рассмотрим, как происходит оплодотворение у животных на примере лягушки. Неоплодотворенная икринка (яйцеклетка) покрыта несколькими защитными оболочками, предохраняющими ее от неблагоприятных воздействий среды. Сперматозоиды активно двигаются в воде в сторону яйцеклетки и передним концом головки с помощью ферментов пробуравливают защитные оболочки яйцеклетки. Как только сперматозоид проник в яйцеклетку, ее оболочки приобретают свойства, препятствующие доступу других сперматозоидов. Это обеспечивает слияние ядра яйца с ядром только одного сперматозоида. У некоторых животных в яйцеклетку проникают два или несколько сперматозоидов, но в оплодотворении принимает участие лишь один, остальные погибают. В результате образуется оплодотворенная яйцеклетка, содержащая двойной, диплоидный ($2n$) набор хромосом.

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

Гаплоидное (n) ядро пыльцевого зерна делится на два: вегетативное и генеративное. В таком состоянии пыльца попадает на рыльце пестика и, образуя пыльцевую трубку, прорастает по направлению к завязи. В завязи находится зародышевый мешок с несколькими гаплоидными (n) клетками, одна из которых — яйцеклетка. В пыльцевой трубке генеративное ядро делится еще раз, образуя два спермия. Один из них сливается с ядром яйцеклетки, в результате чего образуется зигота с диплоидным ($2n$) набором хромосом. Из нее развивается диплоидный зародыш семени — зачаток будущего растения. Другой спермий сливается с двумя ядрами центральных клеток. В результате этого возникает триплоидный ($3n$) эндосперм, содержащий тройной набор хромосом. В клетках эндосперма содержится запас питательных веществ, необходимых для развития зародыша растения. Оплодотворение у растений открыл известный русский ботаник С. Г. Навашин, назвавший его *двойным оплодотворением*.

Биологическое значение оплодотворения состоит в том, что при слиянии женской и мужской половых клеток, происходящих от двух разных особей, образуется новый организм, несущий в себе признаки матери и отца. Половые клетки, образующиеся в результате мейоза, обладают разным сочетанием хромосом, поэтому воз-

никшие после оплодотворения дочерние организмы сочетают в себе признаки обоих родителей в различных комбинациях. В результате мейоза и оплодотворения колоссально возрастает наследственное разнообразие потомков.

1.5.4. Индивидуальное развитие организма

Индивидуальное развитие организма от возникновения зиготы после оплодотворения яйцеклетки до смерти называется *онтогенезом* (от греч. *on*, род. падеж *ontos* — сущее и *genesis* — происхождение). Этот термин был введен в науку известным немецким биологом Э. Геккелем (1866). Онтогенез включает все преобразования, которые происходят с организмом: рост, формирование, дифференцировка частей тела. По современным представлениям в клетке, с которой начинается онтогенез, заложена программа развития в виде кода наследственной информации. В процессе развития эта программа реализуется при взаимодействии между ядром и цитоплазмой в каждой клетке зародыша, между разными его клетками, клеточными комплексами, тканями, органами. В наследственной информации закодирован синтез специфических белковых молекул, определено общее направление развития, которое (в пределах наследственно закрепленной нормы реакции) реализуется при воздействии внешних условий.

Исследованием зародышевого этапа индивидуального развития многоклеточных организмов занимается *эмбриология* (от греч. *embryon* — зародыш и *logos* — наука).

Основателем современной эмбриологии был академик Российской Академии Карл Максимович Бэр (1792—1876), опубликовавший фундаментальный труд «История развития животных» (1828). Он подробно исследовал эмбриогенез цыпленка, эмбриональное развитие рыб, земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих. К. М. Бэр доказал, что человек развивается по тому же плану, что и другие позвоночные. Дальнейшее развитие науки и создание эволюционной эмбриологии связано с трудами известных отечественных ученых А.О.Ковалевского (1840—1901), И.И.Мечникова (1845—1916), установивших основные этапы эмбрионального развития. Вслед за Ч.Дарвином они на эмбриологическом материале блестяще доказали существование естественной эволюции организмов и подготовили почву для формулировки биогенетического закона последователями Ч.Дарвина — немецкими учеными Ф.Мюллером (1821 — 1897) и Э. Геккелем (1834—1919). Немецкий зоолог Ф.Мюллер в 1952 г. навсегда уехал из Европы в Бразилию. Он никогда не встречался ни с Э. Геккелем, ни с Ч.Дарвином. Однако в 1864 г. из Бразилии Мюллер прислал для публикации в Лейпциг небольшую книгу под названием «За Дарвина». В ней он особо выделил мысль о том, «что историческое развитие вида отражается в истории его индивидуального развития». Как отметил Э. Геккель, мнение Ф.Мюллера имело большое значение для формирования им в 1872 г. биогенетического закона. В 1874 г. он дает такую формулировку основного биогенетического закона: «онтогенез есть краткое повторение (рекапитуляция) филогенеза (его исторического развития)», которая в дальнейшем вошла в его книгу.

Существенный вклад в развитие идей о соотношении филогенеза (исторического развития вида) в онтогенезе конкретной особи, относящейся к этому виду, внес крупнейший отечественный ученый-эволюционист академик А. Н.Северцов (1866—1936). В 1931 г. он опубликовал в Германии свой основной теоретический труд «Морфологические закономерности эволюции», который на русском языке был издан в 1939 г. уже после смерти автора. О значении соотношений между онтогенезом и филогенезом А. Н.Северцов писал: «Биогенетический закон Мюллера—Геккеля не может считаться опровергнутым — в нем содержится весьма значительная доля истины, хотя и не полная истина: отношения между филогенезом и онтогенезом гораздо сложнее, чем думали до сих пор, и не исчерпываются отношениями, открытыми Мюллером и развитыми Геккелем». Северцов указал на различия в сроках появления новых признаков в онтогенезе и установил, что не всегда новые признаки «надстраивают» ряд последовательно проходимых организмом в онтогенезе стадий.

Онтогенез — одно из важнейших явлений жизни, присущее любому живому организму. Он подразделяется на два основных этапа: эмбриональный — от зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек; постэмбриональный — от рождения или выхода из яйцевых оболочек до смерти. Рассмотрим последовательно эти два этапа индивидуального развития организма.

1.5.5. Эмбриональный этап онтогенеза

Многоклеточные организмы в эмбриональном развитии проходят одни и те же стадии: дробление, гастрюляцию и органогенез.

Дробление зиготы. Развитие любого организма начинается с одной-единственной клетки — зиготы с диплоидным набором хромосом. Через несколько минут у одних организмов или часов у других после оплодотворения начинается дробление, в результате которого зигота митотически делится на две клетки. Образуется две клетки, называемые *бластомерами* (от греч. *bastos* — зародыш, *meros* — часть), которые не расходятся. Затем каждый бластомер продольно делится, образуется 4 клетки, далее происходит поперечное деление и образуется 8 клеток, потом 16, 32, 64, 128 и более бластомеров (клеток). В качестве модели эмбрионального развития обычно рассматривают развитие самого примитивного хордового животного — ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*). Описание развития этого животного используют потому, что в его яйце мало запасных питательных веществ (мало желтка) и дробление яйца полное и равномерное. Так поступим и мы, и дальнейшее описание относится к эмбриональному развитию ланцетника (рис. 1.24). У других животных (рыб, рептилий, птиц и др.) в яйце много желтка. Дробление клеток у них происходит только на анимальном полюсе, где образуется зародышевый диск. Дробление следует одно за другим и происходит очень быстро, и бластомеры становятся все более мелкими. Они отодвигаются от центра зародыша, образуют сферу, внутри которой возникает полость — *бластоцель* (от греч.

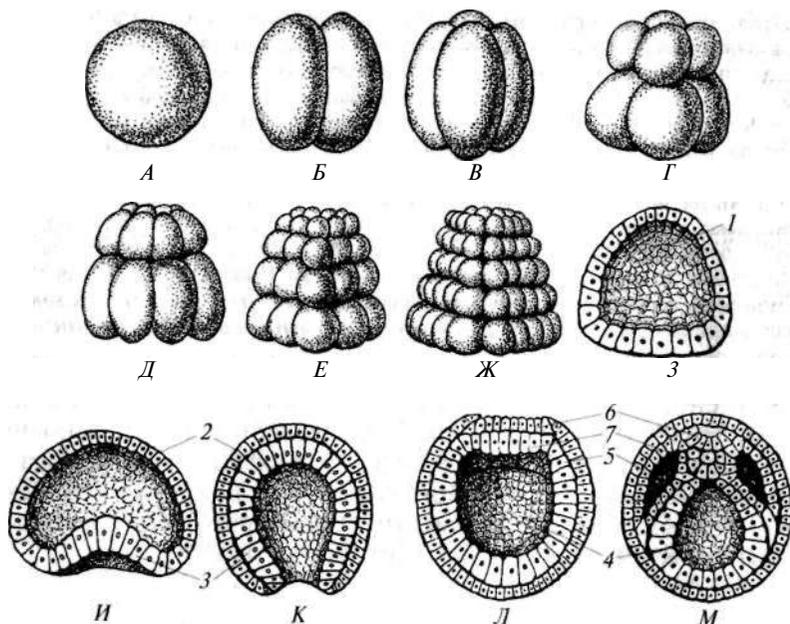


Рис. 1.24. Дробление и начало развития оплодотворенного яйца ланцетника: А — оплодотворенное яйцо; Б — стадия 2 клеток; В — 4 клеток; Г — 8 клеток; Д — 16 клеток; Е — 32 клеток; Ж — бластула; З — бластула в разрезе; И — начало образования гастрюлы; ИГ — гастрюла; Л — ранняя нейрула; Л/ — нейрула; / — бластоцель; 2 — эктодерма; 3 — энтодерма; 4 — полость первичной кишки; 5 — мезодерма; 6 — нервная пластинка; 7 — хорда

blastos — зародыш, *koilos* — полый). Эта шарообразная стадия эмбрионального развития зародыша, состоящего из сотен мелких клеток, расположенных сферически в один слой (у ланцетника около 3 тыс. клеток), называется бластулой. По своим размерам бластула почти не отличается от размеров зиготы. Естественно, что все клетки бластулы имеют диплоидный набор хромосом и несколько различаются по количеству питательных веществ.

Гастрюляция. Вслед за формированием однослойного зародыша наступает следующая стадия его развития — *гастрюла* (от греч. *gaster* — желудок). Продолжается митотическое деление клеток и образование второго внутреннего клеточного слоя. Зародыш становится двухслойным. У ланцетника и многих других многоклеточных организмов гастрюляция происходит путем впячивания части стенки бластулы в первичную полость тела (в бластоцель) зародыша. При этом наружный слой клеток гастрюлы называют *эктодермой* (от греч. *ekios* — вне, снаружи и *derma* — кожа), внутренний — *энтодермой* (от греч. *entos* — внутри и *derma* — кожа), образовавшаяся путем впячивания и ограниченная энтодермой полость (гаст-

роцель) представляет собой полость первичной кишки. Она открывается наружу первичным ртом (гастропором-бластопором). Эктодерму и энтодерму называют зародышевыми листками.

Дальнейшее развитие двухслойного зародыша связано с образованием третьего зародышевого листка — *мезодермы* (от греч. *mesos* — средний, промежуточный и *derma* — кожа), обособлением хорды, центральной нервной системы, кишечника.

Органогенез (от греч. *organou* — орудие, инструмент и *genesis* — происхождение, возникновение). Этот процесс, еще называемый дифференцировкой (от лат. *differentia* — различие), представляет собой нарастание структурных и функциональных различий между клетками и частями зародыша. Дифференцирование, обособление выражается в том, что в теле зародыша образуется несколько различных по строению и функции типов клеток. Функционально специализация клеток выражается в синтезе определенных белков, свойственных только типу клеток, которые становятся клетками кожи, синтезируется кератин, в островковых клетках энтодермы, формирующей стенки кишечника, образуется инсулин и т.д. У разных животных одни и те же зародышевые листки дают начало одним и тем же органам и тканям. Эти органы и ткани имеют сходное строение и общее происхождение — они гомологичны (от греч. *homologia* — согласие, сходство). Гомология органов свидетельствует о единстве животного мира.

Рассмотрим последовательно дальнейшее развитие зародыша. При завершении стадии гастрюлы клетки эктодермы, расположенные у первичного рта (гастропора), начинают быстро делиться и образуют нервную пластинку, которая тянется по всей спинной стороне зародыша. По краям нервной пластинки возникают нервные валики, развивающиеся в направленные вверх складки. Центральная часть нервной пластинки прогибается, образуя нервный желобок. Он углубляется, складки нарастают навстречу друг другу и смыкаются над ним. Нервный желобок превращается в лежащую над эктодермой нервную трубку — зачаток центральной нервной системы. Передний конец нервной трубки расширен. У позвоночных животных на последующих этапах развития он превращается в головной мозг. Остальная часть эктодермы служит основой для кожного эпителия. От спинной стороны энтодермы прямо под нервной трубкой отшнуровывается плотный упругий тяж — хорда, которая служит осевым скелетом. По бокам от зачатка хорды (у хордовых и иглокожих) в виде двух карманообразных выступов обособляется третий зародышевый листок — мезодерма. Из оставшейся части энтодермы формируется эпителий кишечника. Эта стадия развития зародыша носит название *нейрулы* (от лат. *neurula*, уменьшит, от греч. *neuron* — нерв). В это время меняется и внешний вид зародыша. Он удлиняется, обособляются головной и туловищные отделы. Кишечник сначала имеет вид прямой трубки.

На месте гастрофора возникает анальное отверстие; на противоположном ему конце формируется ротовое отверстие. У позвоночных животных из выростов стенок кишечной трубки развиваются желудок, печень и другие органы пищеварительной системы. В передней части кишечной трубки, в месте контакта энтодермы с эктодермой, прорываются жаберные щели, формируются жабры. У ланцетника и рыб жабры функционируют в течение всей жизни. У наземных позвоночных эмбриональные образования в процессе развития редуцируются. Легкие наземных позвоночных возникают как брюшные выросты переднего конца кишечной трубки.

Из мезодермы, составляющей значительную часть массы эмбриона на стадии нейрулы, формируются мускулатура, хрящевые и костные элементы скелета, кровеносная система, органы выделения и размножения.

Взаимодействие частей развивающегося зародыша. Развитие всех частей зародыша происходит согласованно и синхронно. На определенной стадии развития зародыша возникает специфичность деятельности клеток в зачатках органов. Прослежено, из каких групп клеток эктодермы, энтодермы и мезодермы формируются те или иные органы. Есть участки, которые способны влиять на развитие соседних органов. Сведения о таком взаимном влиянии были получены в результате пересадки участков одного зародыша другому. А вот культивирование изолированных клеток вне зародыша не приводит к образованию типичных тканей и органов, как в целом зародыша. Подобные опыты широко проводятся на лягушках, тритонах, аксолотлях. Были проведены такие эксперименты. На стадии ранней гастролы брался участок хорды с зачатком мезодермы у одного зародыша и пересаживался под эктодерму другого зародыша. В месте контакта пересаженного участка хорды и зачатка мезодермы с эктодермой второго зародыша в ней возникала дополнительная нервная трубка, а из пересаженного участка развивались хорда и мезодерма. В других опытах из пересаженного участка хорды и мезодермы возникал комплекс осевых органов.

Если на стадии ранней гастролы у зародыша полностью удалить зачаток хорды, то нервная трубка не развивается. И хорда, в свою очередь, для развития нуждается во влиянии зачатка нервной трубки. Такое влияние одного зачатка на другой называется эмбриональной индукцией.

Влияние внешних условий на эмбриональное развитие организма. Огромное влияние на развитие зародыша оказывают условия внешней среды: температура, свет, влажность, воздействие химических веществ и т.д.

Вредное воздействие на развитие зародыша человека оказывают употребление родителями алкоголя, наркотических веществ, курение табака — ядов, которые не только подрывают здоровье взрослых людей, но и могут вызвать необратимые изменения ДНК

хромосом половых клеток. Это влияет на жизнеспособность зародыша и вызывает его ненормальное развитие.

Употребление будущей матерью алкоголя, наркотиков, курение могут привести к нарушениям развития эмбриона будущего ребенка.

1.5.6. Постэмбриональное развитие

Постэмбриональный, или послезародышевый, период развития начинается со времени выхода развивающегося организма из яйцевых оболочек или после рождения у живородящих животных.

Различают два вида постэмбрионального развития: прямое и непрямое. При прямом развитии родившийся организм сходен со взрослым. При непрямом развитии эмбриогенез приводит к образованию личинки, которая отличается от взрослого организма по многим признакам. Прямое развитие возникло в процессе эволюции у ряда беспозвоночных: у пиявок, многоножек, пауков, некоторых насекомых, прямое развитие характерно для большинства позвоночных: пресмыкающихся, птиц, млекопитающих.

Непрямое развитие характерно для кишечнорастных, плоских, кольчатых червей, ракообразных, насекомых, некоторых других беспозвоночных, а из позвоночных — для амфибий. У этих животных из яйца появляются личинки, которые ведут отличный от взрослых образ жизни. Строение их более простое, чем у взрослых животных. У них развиваются особые личиночные органы, которых нет у взрослых. Так, у головастиков лягушек есть наружные жаберы — хвост. Превращение личинки во взрослое животное сопровождается глубокой перестройкой внешнего и внутреннего строения. При метаморфозе у головастиков развиваются конечности, исчезает хвост, они начинают дышать легкими. Сеголетки лягушки переходят к жизни на суше.

Непрямое развитие дает животным существенные преимущества. Личинка представляет такую стадию развития, которая приспособлена для активного питания и роста. Как правило, личинки и взрослые особи одного вида живут в разных условиях и поэтому не конкурируют друг с другом за место и пищу. У некоторых животных личинки обеспечивают распространение вида. Например, у многих сидячих и малоподвижных червей, моллюсков и оболочников личинки свободно плавают и занимают новые места обитания.

Контрольные вопросы

1. Назовите различия между бесполом и половым размножением.
2. Почему знания о различных формах размножения организмов имеют практическое значение? Как эти знания использует человек?

3. Какие формы бесполого размножения широко применяются в сельском хозяйстве?
4. В чем выгода практического использования партеногенеза?
5. Почему при половом размножении появляются организмы с наиболее разнообразными признаками?
6. Дайте определение мейоза, диплоидного набора хромосом, гаплоидного набора хромосом.
7. Какое значение имеет независимое расхождение гомологичных хромосом в первом делении мейоза?
8. В чем заключается биологическое значение мейоза?
9. Каковы различия в строении женских и мужских половых клеток?
10. В чем преимущество внутреннего оплодотворения по сравнению с наружным?
11. Что представляет собой редукционное деление?
12. Как развиваются сперматозоиды и яйцеклетки?
13. Что значит «двойное оплодотворение» у растений?
14. Какое значение имеет эндосперм у цветковых растений?
15. В чем биологическое значение оплодотворения?
16. Какие стадии проходит организм в своем развитии?
17. Чем отличаются следующие стадии эмбрионального развития: бластула, гастрюла, нейрула?
18. В чем принципиальное сходство начальных этапов эмбрионального развития всех живых организмов?
19. Какие органы называются гомологичными?
20. Какое развитие организма называется постэмбриональным?
21. Чем отличаются прямое постэмбриональное развитие от непрямого?
22. В чем биологическое значение непрямого развития?
23. Какой вред развивающемуся организму наносят курение, употребление алкоголя и наркотиков?



Глава 2

ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Генетика — наука о наследственности и изменчивости живых организмов. Как наука генетика существует с 1900 г., когда несколькими учеными (Х. Де Фриз, К. Корренс, Э. Чермак) независимо друг от друга были переоткрыты закономерности наследования родительских признаков, которые экспериментально установил еще в 1865 г. чешский естествоиспытатель Г. Мендель. На основе проведенного статистического анализа результатов скрещивания гороха с разными признаками он сформулировал несколько правил, которые впоследствии получили название законов Менделя. Тогда же вспомнили о работах В. Ру, О. Гертвига, Э. Страсбургера, А. Вейсмана, в которых была сформулирована «ядерная гипотеза» наследования признаков, ставшая в будущем основой хромосомной теории наследственности (Т. Морган и др.). Название науки «генетика» предложил в 1906 г. английский биолог У. Бэтсон.

Селекция — наука о методах создания сортов, гибридов растений и пород животных, штаммов микроорганизмов с нужными человеку признаками. Породой и сортом называют популяцию растений или животных, созданную человеком для удовлетворения своих потребностей; они характеризуются специфическим генофондом, наследственно закрепленными признаками. У микроорганизмов чистую культуру называют штаммом. Иногда они бывают чистыми линиями — генотипически однородным потомством, полученным за счет самооплодотворения. Теоретической основой селекции является генетика. Методы селекционной работы — отбор, гибридизация, полиплоидия, мутагенез.

2.1. Закономерности наследственности

2.1.1. Законы Менделя

Иоганн Грегор Мендель (1822—1884) — аббат монастыря в Брно (Чехия) по праву считается основателем генетики. В результате опытов над горохом он сформулировал законы наследственности, разработал концепцию доминантных и рецессивных генов.



Грегор Мендель

Г. Мендель является основоположником гибридологического анализа, изложенного им в фундаментальном труде «Опыты над растительными гибридами» (1866). В опытах над горохом Г. Мендель использовал *гибридологический метод*, суть которого заключается в получении гибридов (потомков от скрещивания организмов) и их сравнительном анализе в ряду поколений. Для эксперимента ученый использовал *чистые линии* (термин введен позже, в 1903 г.) таких растений гороха, в потомстве которых при самоопылении не было различий по анализируемому признаку. Другими словами, получалось генотипически однородное потомство. Г. Мендель, как правило, использовал контрастирующие признаки: гладкая поверхность семян и морщинистые горошины, растения высокие и низкие, белая и розовая окраска венчика и т.п.

Первый закон Менделя — закон единообразия гибридов первого поколения.

Свои опыты Г. Мендель начал с того, что скрещивал сорта гороха, которые различались лишь по одной паре альтернативных (наиболее контрастирующих) признаков. Такое скрещивание называется *моногибридным*. Для первого эксперимента естествоиспытатель выбрал сорта гороха, различающиеся по цвету семян: желтые и зеленые. Поскольку горох является самоопыляющимся растением, то у растений одного сорта все семена были зелеными, у другого — только желтые. В первой серии опытов все остальные признаки растения во внимание не принимались и при анализе не учитывались. Г. Мендель провел искусственное перекрестное опыление и скрестил сорта, различающиеся по цвету семян. Была выявлена интересная закономерность: к какому бы сорту не принадлежало материнское растение (с желтыми или с зелеными семенами), семена гибридного растения оказывались только желтыми. Во второй серии опытов ученый использовал сорта гороха, различающиеся по текстуре поверхности семян: гладкие и морщинистые. И здесь получилась сходная картина: при любых вариантах скрещивания у гибридных растений семена были только гладкими (рис. 2.1).

Мендель сделал вывод, что у гибридов первого поколения проявляются признаки только одного из родителей. Такие признаки были названы *доминантными*, а не проявляющиеся признаки — *рецессивными*. Обнаруженная закономерность была сформулирована как *единообразие гибридов первого поколения*. В опытах Менделя в результате скрещивания различных сортов гороха было обнаружено *полное доминирование*, когда гибридные растения имели *фенотип* (совокупность внешних признаков) только одного из родителей.

Доминантные аллели (см. ниже) принято обозначать прописными буквами: например, *A* (желтые семена), *B* (гладкие семена). Рецессивные аллели обозначают строчными буквами: например, *a* (зеленые семена), *b* (морщинистые семена). Сле-

довательно, схематически любая гомозиготная особь обозначается как *AA*, *aa*, *gB* *bb* и т.п. Гетерозиготные особи — *Aa*, *Bb* и т.п.

Гибриды различных поколений принято обозначать *F₁* (первое поколение), *f₂* (второе поколение) и т.д. Родителей обозначают *P*, материнскую особь — ? (зеркало Венеры), отцовскую особь — o* (щит и копье Марса). Знак скрещивания форм — x.

Более поздние исследования показали, что иногда наблюдается *неполное доминирование*, когда гибриды обладают промежуточным фенотипом. Так, при скрещивании растений ночной красавицы с красными цветками с растениями, имеющими белые цветки, все гибриды первого поколения имеют розовые цветки.

Элементарными единицами наследственности являются *гены*. Существование каких-то дискретных наследственных факторов в половых клетках было предположительно высказано Г. Менделем еще в 1865 г. В 1909 г. датский биолог Вильгельм Иогансен назвал дискретные наследственные факторы генами. Теперь стало известно, что ген представляет собой участок молекулы ДНК. Совокупность генов организма называют *генотипом*. Генотип и внешняя среда определяют и формируют *фенотип* организма — совокупность морфологических, физиологических, поведенческих и др. признаков и свойств организма. Совокупность всех генов гаплоидного набора хромосом называют *геномом*.

Гены, определяющие развитие альтернативных признаков и расположенные в идентичных участках гомологичных хромосом, т.е. парные гены, называют *аллелями*, или *аллельными генами*. При диплоидном наборе хромосом в любой клетке животного или растения всегда имеется по два аллеля любого гена. В половых клетках (*гаметах*) в результате мейоза содержится только гаплоидный набор хромосом (*n*) и только по одному аллелю.

При слиянии двух родительских гамет образуется клетка с диплоидным набором хромосом (2*n*) — *зигота*. Если у образовавшаяся зигота гомологичные хромосомы несут идентичные аллели

III «...»

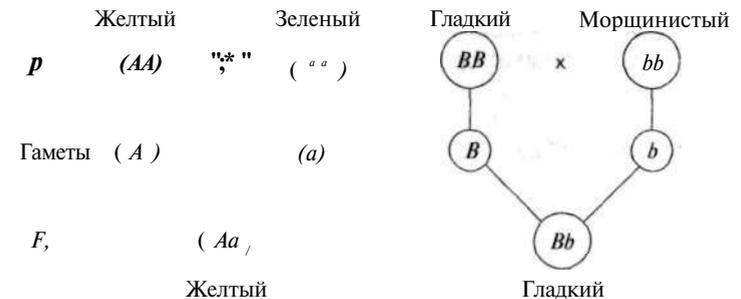


Рис. 2.1. Схема моногибридного скрещивания

ли, то это *гомозигота*. Этот термин был введен генетиком У. Бэтсоном в 1902 г. Под гомозиготностью понимают наследственно однородные организмы, в потомстве которых не происходит расщепления признаков. Горох, как самоопыляемое растение, гомозиготен. В отличие от гомозиготы, у *гетерозиготы* в гомологичных хромосомах локализованы разные аллели каждого гена, отвечающие за альтернативные признаки: например, горох с гладкими и морщинистыми семенами. Потомства *гетерозиготных особей* проявляют разные признаки. Как правило, гетерозиготные особи наиболее жизнеспособны.

Второй закон Менделя — расщепление признаков у гибридов второго поколения. Из гибридных семян гороха были выращены растения, которые затем были размножены естественным для гороха способом — путем самоопыления и таким образом получены семена второго поколения, не только желтые, но и зеленые. Соотношение желтых и зеленых семян в собранном урожае составило 6022 : 2001 соответственно, т.е. 3:1. Следовательно, при скрещивании гибридов первого поколения между собой во втором поколении произошло расщепление признаков по фенотипу 3:1. Аналогичные результаты были получены по паре признаков «гладкие и морщинистые семена», «пурпурная и белая окраска венчика». Данные экспериментов свидетельствовали о том, что у гибридов второго поколения проявляется рецессивный признак, скрытый в первом поколении.

Схему образования зигот второго поколения можно представить следующим образом (рис. 2.2). Из полученной последовательности зигот F_2 (AA , Aa , Aa , aa , или AA , $2Aa$, aa) видно, что соотношение 3:1 по фенотипу объясняется тем, что в гомозиготе AA представлен только доминантный аллель A , отвечающий за желтый цвет семян, в гетерозиготах Aa доминирует аллель A и подавляет проявление рецессивного (a) фенотипа, т.е. зеленого цвета семян. Только в зиготе aa в фенотипе проявляется рецессивный признак — зеленый цвет семян. И совершенно очевидно, что соотношение по генотипу соответствует соотношению 1:2:1 ($AA:2Aa:aa$).

Второй закон Менделя, или закон расщепления, формулируется следующим образом: *при скрещивании гибридов первого положе-*

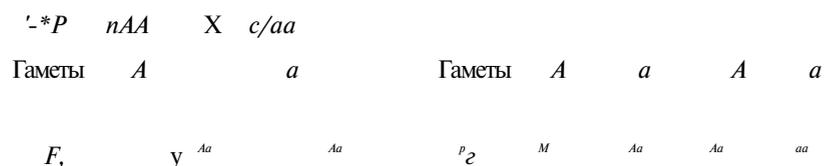
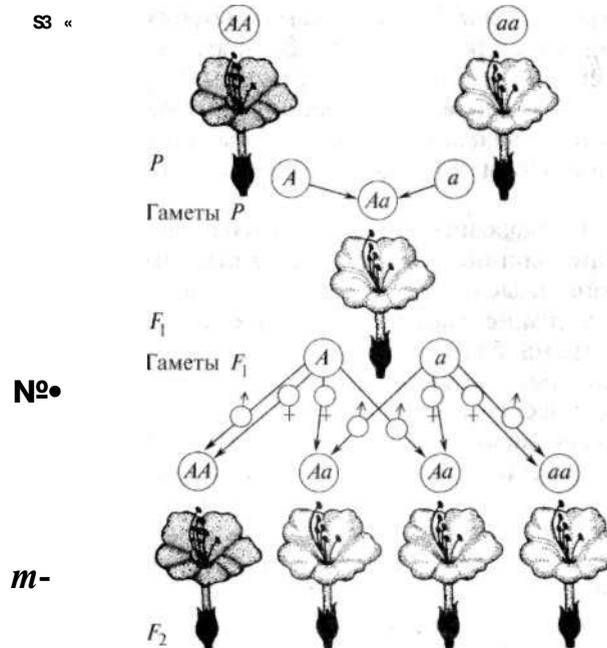


Рис. 2.2. Схема образования зигот при моногибридном скрещивании



Ша. 2.3. Наследование окраски цветков у ночной красавицы при неполном доминировании:
 AA — красная; Aa — розовая; aa — белая

ния между собой во втором поколении наблюдается расщепление в соотношении 3:1 по фенотипу и 1:2:1 по генотипу.

У растения ночная красавица при скрещивании гибридов первого поколения (F_1) получены гибриды второго поколения (F_2), дающие расщепление и по фенотипу, и по генотипу 1:2:1 (рис. 2.3). Следовательно, при неполном доминировании в потомстве F_2 расщепление по фенотипу и генотипу совпадает (1:2:1).

Правило, или принцип, чистоты гамет. Для того чтобы объяснить явление расщепления у гибридов второго поколения, Г. Мендель предложил *гипотезу чистоты гамет*. Через гаметы при половом размножении организмов осуществляется связь между поколениями. Через гаметы передаются материальные наследственные факторы — гены, определяющие и контролируемые тот или иной признак или свойство организма. Гаметы генетически чисты, т.е. несут только один ген из аллельной пары (например, A или a). В зиготе, образующейся при слиянии гамет, присутствует пара аллелей того или иного гена. Так, гетерозиготная форма Aa содержит доминантный (A) и рецессивный (a) аллели. Гаметы, участвующие в образовании гетерозиготы Aa , содержат толь-

ко по одному аллелю: A и a . Слияние гамет и образование гетерозиготы можно записать как: $A \times a = Aa$. В зиготе аллели не смешиваются и ведут себя как независимые единицы. Согласно гипотезе чистоты гамет, у гетерозиготной особи Aa будут с одинаковой вероятностью формироваться гаметы с геном A и гаметы с геном a , а гомозиготные особи AA или aa будут давать гаметы A и a , соответственно.

Таким образом, гетерозиготные организмы дают различающиеся по аллелям гаметы и поэтому в их потомстве наблюдается расщепление. Гомозиготные особи образуют один вид гамет и поэтому при самоопылении не дают расщепления.

В настоящее время благодаря исследованиям митоза, мейоза гипотеза чистоты гамет, предложенная Г. Менделем, получила неоспоримое цитологическое подтверждение.

Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя. С помощью моногибридного скрещивания Г. Мендель установил закономерности наследования одного отдельно взятого признака. В природных условиях могут скрещиваться особи, различающиеся по двум и более признакам. Для таких более сложных случаев существуют свои закономерности наследования признаков.

Вслед за опытами по моногибридному скрещиванию Мендель стал исследовать наследование признаков, за которые отвечают уже две пары аллелей. В частности, ученый наблюдал наследование не только окраски семян гороха (желтые — A , зеленые — a), но и одновременно с этим характер их поверхности (гладкая — B , морщинистая — b). Скрещивание особей, отличающихся по двум парам аллелей (Aa) контролирует окраску семян, другая пара (Bb) — характер их поверхности.

В рассматриваемой серии опытов Г. Мендель скрещивал растения гороха, с одной стороны, с желтыми (A), гладкими (B) семенами, с другой стороны — с зелеными (a) и морщинистыми семенами (b). В первом поколении все гибриды, как и ожидалось, имели желтые гладкие семена. Во втором поколении произошло независимое расщепление признаков — согласно гипотезе чистоты гамет, аллельные гены ведут себя как независимые, цельные единицы. Было получено: 315 желтых гладких семян (генотипы: $AABB$, $AaBb$, $AaBB$, $AABb$), 108 — зеленых гладких ($aaBB$, $aaBb$), 101 — желтых морщинистых ($AAbb$, $Aabb$), 32 — зеленых морщинистых ($aabb$). В целом расщепление по фенотипу дало 4 группы особей: с желтыми гладкими семенами — 9, с желтыми морщинистыми семенами — 3, с зелеными гладкими семенами — 3, с зелеными морщинистыми семенами — 1. Более кратко это можно записать как $9AB:3Ab:3aB:1ab$.

Доминирование по рассматриваемым признакам определяется доминантными аллелями A и B , наличие которых и обуслов-

ливает соответствующий фенотип. По этой причине различные генотипы могут дать один и тот же фенотип. Например, растения с желтыми гладкими семенами (один фенотип) образованы четырьмя различными генотипами (гомозигота $AABB$, гетерозигота по обоим парам аллелей $AaBb$, гетерозигота по признаку окраски семян $AaBB$, гетерозигота по признаку поверхности семян $AABb$). Растения с зелеными морщинистыми семенами могут быть получены лишь при соединении рецессивных аллелей в гомозиготе ($aabb$), т.е. такие растения всегда гомозиготны. Полученные при дигибридном скрещивании количественные соотношения между числом фенотипов и генотипов во втором поколении справедливы для аллелей с полным доминированием. При промежуточном характере наследования число фенотипов будет значительно больше. При неполном доминировании по обоим рассматриваемым признакам число фенотипов и генотипов равно между собой.

Результаты проведенных экспериментов показаны в таблице (рис. 2.4), известной под названием *решетки Пеннета*, названной так по имени английского генетика Реджиналда Пеннета (1875—1967). С помощью решетки Пеннета легко установить все возможные сочетания мужских и женских гамет. Гаметы родителей указываются по верхнему и левому краям решетки, а в ячейки решетки вписываются генотипы зигот, образовавшихся при слиянии гамет. Установлено, что при дигибридном скрещивании, так же как и при моногибридном скрещивании, каждая пара аллелей ведет себя независимо от другой пары.

Третий закон Менделя, или закон независимого комбинирования (наследования) признаков, формулируется следующим образом: *расщепление по каждой паре генов идет независимо от другой пары генов*. Из этого следует, что каждая пара альтернативных признаков ведет себя в ряду поколений независимо друг от друга. Среди потомков второго поколения появляются особи с новыми (по отношению к родительским) комбинациями признаков.

Статистический характер законов Г. Менделя. В опытах с горохом при моногибридном скрещивании Г. Мендель получил соотношение по изучаемому признаку 3,0095:1,0, т.е. близкое к теоретически ожидаемому 3:1. Ученый оперировал сравнительно крупными числами (им было проанализировано более 8 тыс. семян), поэтому его результат был близок к расчетному. Более или менее точное выполнение соотношения 9:3:3:1 при дигибридном скрещивании также возможно лишь при анализе большого фактического материала. В частности, Г. Менделем было получено соотношение 9,84:3,38:3,16:1,0. Результаты такого анализа не свидетельствуют о невыполнении законов Менделя. Законы генетики носят статистический характер. Из этого следует, что чем больше

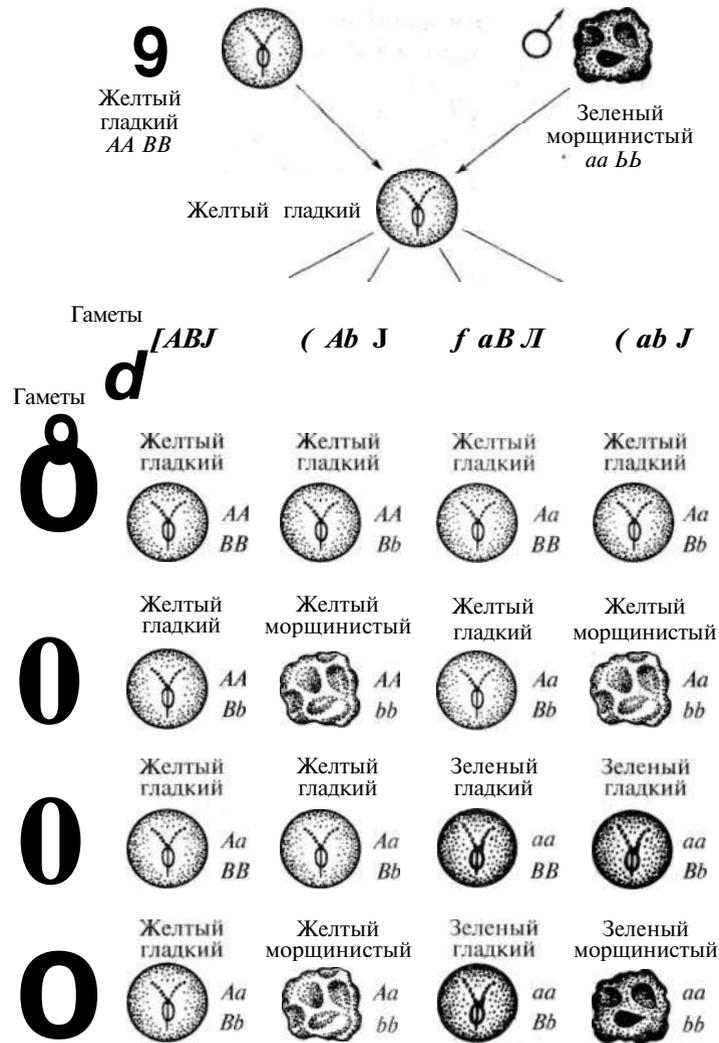


Рис. 2.4. Наследование окраски и формы семян у гороха:
A — желтая окраска, *a* — зеленая; *B* — гладкая форма, *b* — морщинистая

материала по расщеплению признаков будет рассмотрено и проанализировано, тем точнее будут выполняться данные статистические закономерности.

При локализации генов в половых хромосомах или в ДНК пластид, митохондрий и других органоидов, результаты скрещиваний могут не следовать законам Менделя.

2.1.2. Хромосомная теория Т.Моргана и сцепленное наследование

Дальнейшие многочисленные опыты над душистым горошком подтвердили справедливость законов Менделя. Этим был показан всеобщий характер законов Менделя. Но Г. Мендель изучал наследование только семи пар признаков у душистого горошка.

Позже было обнаружено, что окраска цветков и форма пыльцы душистого горошка полностью наследуются потомками, т.е. эти признаки не дают независимого распределения в потомстве. Со временем таких исключений из закона независимого распределения (комбинирования) признаков накапливалось все больше и больше. Явление независимого распределения генов базируется на том, что гены разных аллелей размещены в разных парах гомологичных хромосом. Однако известно, что число генов в любом организме значительно превышает количество хромосом и в одной хромосоме расположено много генов. Каковы же правила наследования признаков, если разные (неаллельные) гены локализованы в одной паре гомологичных хромосом?

Закономерности наследования неаллельных генов исследовал американский генетик Томас Гент Морган (1866—1945).

Т.Морган и его ученики проводили опыты по изучению наследственности на плодовой мушке дрозофиле. Выбор такого объекта был не случаен. Дрозофила легко разводится в лабораторных условиях, плодовита и через каждые 10—15 дней способна воспроизводить потомство. Дрозофила имеет большое разнообразие наследственных признаков (серое и темное тело, нормальные и рудиментарные крылья, окраска глаз и др.) и небольшое число хромосом ($2n = 8$). Все это позволяет считать плодую мушку одним из самых удобных объектов для генетических исследований. В результате изучения наследования неаллельных генов Т. Морганом и его сотрудниками была детально разработана *хромосомная теория наследственности* (впервые ее обосновали Т. Бовери и У. Сеттон) — учение о локализации наследственных факторов (генов) в хромосомах клеток. Следствием теории является то, что преемственность свойств организмов в ряду поколений определяется преемственностью их хромосом. В 1913 г. хромосомная теория наследственности была доказана блестящими опытами К. Бриджеса, который открыл явление нерасхождения хромосом в мейозе у самок дрозофилы и показал, что нарушение в распределении половых хромосом ведет к изменениям в наследовании признаков, сцепленных с полом.



Томас Гент Морган

Опытами над дрозофилой Т. Морганом было детально показано, что гены, локализованные в одной хромосоме, сцеплены между собой и наследуются совместно (сцеплено), а не распределяются независимо. Они составляют *группу сцепления*.

Количество групп сцепления соответствует числу парных хромосом, т.е. числу хромосом в гаплоидном наборе. Например, у человека 23 группы сцепления, у гороха — 7, а у дрозофилы — только 4. *Сцепленные гены* расположены в хромосоме в линейном порядке. Впервые явление сцепления обнаружили в 1906 г. У. Бэтсон и Р. Пеннет в опытах по скрещиванию душистого горошка. Сцепленные гены изображаются символами. Особь, обладающая генотипом AB/ab , производит в равных количествах гаметы AB и ab , а также некоторое число новых гамет aB и Ab , с комбинациями генов, отличающимися от родительских хромосом.

Причиной возникновения новых гамет являются *перекрест (кроссинговер) гомологичных хромосом* и взаимный обмен гомологичными участками (см. рис. 1.23). В результате явления кроссинговера происходит рекомбинация аллелей разных генов. Обычно этот перекрест гомологичных хромосом наблюдается при мейозе. В результате возникают новые хромосомы, качественно отличные от исходных. Частота кроссинговера между сцепленными неаллельными генами, расположенными в одной хромосоме, пропорциональна расстоянию между ними. Естественно, что чем ближе друг от друга расположены гены, тем они более тесно сцеплены и тем меньше вероятность их разделения при кроссинговере. Если же расстояние между генами в хромосоме велико, сцепление между ними ослаблено и вероятность кроссинговера существенно повышается.

Благодаря перекресту гомологичных хромосом происходит процесс *рекомбинации генов*. Перераспределение генетического материала родителей в потомстве приводит к наследственной *комбинативной изменчивости* живых организмов и служит важным материалом для дальнейших эволюционных преобразований. Биологическое значение кроссинговера, или перекреста, гомологичных хромосом заключается в возможности создания новых наследственных комбинаций генов и повышения тем самым уровня наследственной изменчивости.

Изучение групп сцепления привело ученых к построению схемы взаимного расположения в хромосоме генов, находящихся в одной группе сцепления. Такая схема получила название *генетической карты хромосомы*. Идея построения хромосомных карт организмов оказалась возможной благодаря исследованиям явления кроссинговера, проведенным Т. Морганом и его сотрудниками. Расстояние между генами на генетической карте хромосомы определяют по частоте (проценту) перекреста (кроссинговера) между ними. За единицу расстояния на генетической карте принята *морганида*, которая соответствует 1% кроссинговера. Самые полные генетические карты составлены для дрозофилы (изучено более 1000 мутантных генов) и кукурузы (более 400 генов в 10 группах сцепления). Составлены генетические карты для томата,



Рис. 2.5. Генетическая карта фрагмента хромосомы томата (буквами обозначены названия генов, цифрами — место их локализации)

пшеницы, гороха, лабораторной мыши, различных вирусов и пр. (рис. 2.5).

Генетические карты не только имеют огромное теоретическое значение (появилась возможность сравнения строения генома у различных видов), но и позволяют более обоснованно строить селекционную работу, проводить эволюционные исследования, вы-

яснять филогенетические связи групп организмов. Одним из основных методов такой работы является геномный анализ (определение совокупности генов гаплоидного набора хромосом) родственных групп организмов.

2.1.3. Генетика пола. Сцепленное с полом наследование

В природе для большинства видов раздельнополых организмов характерно приблизительно равное соотношение между особями мужского (самцами) и женского (самками) пола. Расщепление по признаку пола в потомстве происходит в соотношении 1:1.

Что же определяет появление особей того или иного пола? Оказывается хромосомный набор самцов и самок неодинаков. Например, в соматических клетках (т.е. в клетках тела) дрозофилы имеют четыре пары хромосом. Из них три пары у особей мужского и женского пола идентичные — это *аутосомы*. Аутосомы не отвечают за определение пола. По четвертой паре хромосом у самцов и самок плодовитых мушек видны четкие различия. Именно хромосомы этой пары отвечают за наследование того или иного пола. Такие хромосомы были названы *половыми хромосомами*.

В соматических клетках самок дрозофилы хромосомы четвертой пары (половые хромосомы) одинаковы и по форме напоминают букву X. Их называют *X-хромосомами* и обозначают как XX. В соматических клетках самца дрозофилы половые хромосомы различны по форме: одна A-хромосома и одна хромосома, похожая на латинскую букву Y и названная *Y-хромосомой*. Следовательно, набор половых хромосом самца обозначается как XY (рис. 2.6).

Поскольку диплоидный набор хромосом особей женского пола всегда представлен парными AA-хромосомами, яйцеклетки в результате мейоза получают по одному набору аутосом и одной половой X-хромосоме, т.е. гаплоидный набор хромосом. У самцов дрозофилы при мейозе образуются половые клетки (сперматозоиды) с гаплоидным набором хромосом и различающиеся по половым хромосомам: сперматозоиды с A'-хромосомой и сперматозоиды с Y-хромосомой. Яйцеклетка имеет одинаковую вероятность оплодотворения спермией с X-а

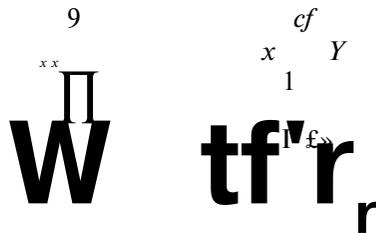


Рис. 2.6. Хромосомные комплексы самки и самца дрозофилы

хромосомами. Таким образом, реализуются две равновероятные комбинации (1:1) половых хромосом: XX (самки) и XY (самцы). Женский пол *гомогаметен* (дает только гаметы X), а мужской — *гетерогаметен* (дает гаметы двух ви-

дов: Xy Y). Для птиц, пресмыкающихся, некоторых бабочек наоборот характерна гетерогаметность самок и гомогаметность самцов.

Пол организма определяется при оплодотворении (при образовании зиготы) и зависит от хромосомного набора гаметы самца. Таков же механизм определения пола у человека. В диплоидном наборе у человека 46 хромосом, или 23 пары. Из них 22 пары — это аутосомы и одна пара — половые хромосомы: у мужчин XY, у женщин AA (рис. 2.7). У некоторых насекомых Y-хромосома отсутствует. У самцов насекомых присутствует только одна половая хромосома — X-хромосома. При оплодотворении яйцеклетки (в ней имеется одна X-хромосома) мужской гаметой с A'-хромосомой образуется зигота XX, из которой развивается самка, а гаметой без половой хромосомы — зигота X, из которой развивается самец (рис. 2.8).

Признаки, определяемые генами аутосом, наследуются независимо от того, кто из родителей является их носителем. Некоторые признаки контролируются генами, локализованными в половых хромосомах. Наследование таких признаков связано с полом. Наследование признаков, гены которых локализованы в X- и Y-хромосомах, называют *наследованием, сцепленным с полом*. Хрестоматийным примером сцепленного наследования служит пример наследования черепаховой окраски у кошек. Черепаховая окраска —

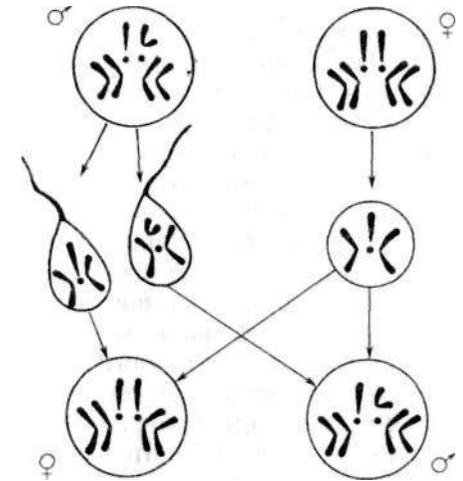
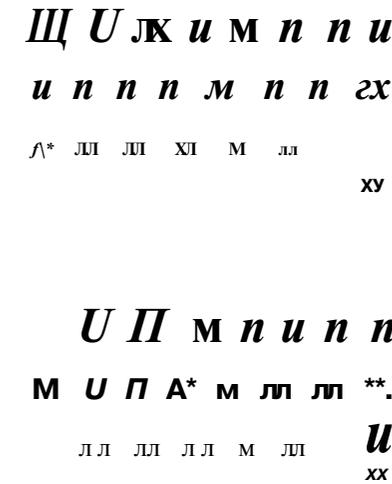


Рис. 2.8. Механизм определения пола у дрозофилы.

У самца образуются гаметы двух категорий: одни несут в гаплоидном наборе A'-хромосомы, другие — Y-хромосомы

сочетание черных и желтых участков — встречается только у кошек. Котов с черепаховой окраской нет. Этот факт смогли объяснить лишь после изучения явления наследования, сцепленного с полом. Установлено, что черная и рыжая окраска определяется аллелями, локализованными в ЛГ-хромосоме: черная окраска кошек определяется геном *B*, рыжая — геном *b*. В У-хромосоме эти гены отсутствуют. ЛГ-хромосома, несущая аллель *B*, обозначается как X^B , а Jf-хромосома, несущая аллель *b*, — X^b . Только сочетание $X^B X^b$ дает черепаховую окраску. Одновременно аллели *B* и *b* могут быть лишь при сочетании XX, т. е. только у кошек. Коты (XY) могут быть либо черными ($X^B Y$), либо рыжими ($X^b Y$).

Тяжелое наследственное заболевание человека — гемофилия (несвертываемость крови) — наследуется сцепленно с полом. Болеть гемофилией, за редчайшими исключениями, могут только мужчины. Заболевание обусловлено рецессивным геном *H*, локализованным в ЛГ-хромосоме. Ген нормальной свертываемости крови *H* также локализован в Л'-хромосоме. Поэтому даже гетерозиготные по этому признаку женщины ($X^H X^h$) обладают нормальной свертываемостью крови. В генотипе мужчины-гемофилика присутствует сочетание $X^h Y$.

2.1.4. Взаимодействие генов

В предыдущих параграфах мы рассмотрели много случаев так называемого независимого наследования признаков, когда каждый ген проявлялся относительно независимо. Например, доминантный ген, определяющий желтую окраску семян гороха, вызывает развитие этого признака и при наличии генов, отвечающих за совершенно другие признаки. У морских свинок гены окраски шерсти действуют независимо от генов, определяющих саму структуру их мехового покрова. Может создаться ложное впечатление о генотипе организма как об отдельной механической сумме генов. Но генотип — это не просто совокупность генов, это — система взаимодействующих генов. И далеко не всегда мы имеем дело с относительно независимым наследованием признаков.

Развитие того или иного признака, как правило, находится под контролем нескольких генов. Следствием взаимодействия генов является возникновение в потомстве новых признаков, отсутствовавших у исходных родительских форм. Такое явление носит название *новообразования при скрещивании*. Так, окраска цветков у душистого горошка определяется совокупным действием, как минимум, двух неаллельных генов. В некоторых случаях при скрещивании между собой сортов с белыми цветками могут быть получены растения с фиолетовыми. Биохимическим анализом было установлено, что фиолетовая окраска образуется в результате хими-

ческой реакции двух веществ, образование которых, в свою очередь, контролируется действием определенных генов.

Установлено, что наследование окраски шерсти у кроликов (отряд Зайцеобразные) и грызунов также определяется взаимодействием многих генов. Скрещивание серого и белого кроликов дает в потомстве только серых особей (единообразие гибридов первого поколения). Серая окраска доминирует над белой. При дигибридном скрещивании в потомстве гибридов происходит расщепление, причем нередко в следующем соотношении: 9 серых : 3 черных : 4 белых кролика. Полученное соотношение по окраске меха кроликов несколько неожиданно, поскольку среди исходных родительских форм не было особей с черной окраской шерсти. Появление во втором поколении (F_2) черных кроликов — это новообразование при скрещивании. Генетический анализ показал, что окраска шерсти кроликов находится под контролем двух пар аллельных генов. Одна пара аллелей (*C-c*) — основной ген окраски. В доминантном состоянии (Q этот ген определяет интенсивное развитие пигмента и обуславливает темную окраску (черную, серую) меха. Рецессивный аллель (*c*), при котором пигмент отсутствует, приводит к белой окраске меха. Вторая пара аллелей (*A-a*) контролирует распределение пигмента, который есть только при гене *C*. Аллель *L* вызывает неравномерное распределение пигмента по длине волос: пигмент скапливается у основания волос и отсутствует в их кончиках. В целом такое действие гена вызывает серую окраску меха у кролика. Рецессивный ген (*a*) данной пары не контролирует распределение пигмента и поэтому не влияет на окраску меха у кролика. Таким образом, генотип белых кроликов может быть записан как *ccAA*, *ccAa* и *ccaa*, генотип серых кроликов — *CCAА*, *CCAa*, *CcAA*, *CcAa*, генотип черных кроликов — *CCaa*, *Ccaa* (рис. 2.9). Явление взаимодействия неаллельных генов широко распространено в природе.

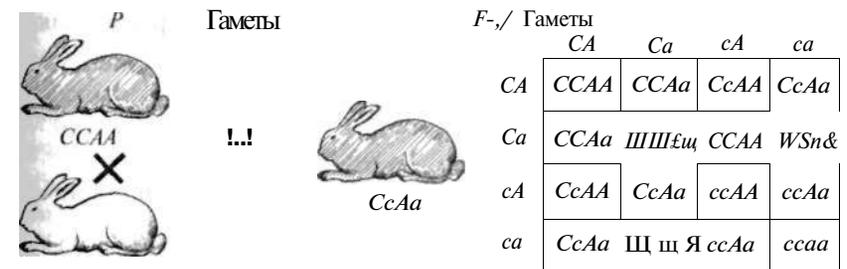


Рис. 2.9. Схема дигибридного скрещивания и новообразования при скрещивании кроликов

Из приведенных выше примеров становится очевидным, что проявление большого числа наследуемых признаков обусловлено одновременным действием многих генов. Наряду с этим имеет место и другое явление, при котором один и тот же ген контролирует проявление не одного, а целого ряда признаков организма. Например, рыжая окраска волос, светлая окраска кожи и образование веснушек у человека контролируются одним и тем же геном. За отсутствие пигмента в глазах, за снижение плодовитости и продолжительности жизни у дрозофилы отвечает также один и тот же ген. Множество аналогичных примеров существует и в мире растений. Так, у растений с белыми цветками стебли обычно зеленого цвета, а у растений с красными цветками в стеблях наблюдается проявление красного пигмента.

Все сказанное говорит о множественном действии генов. На фенотипическое проявление признака оказывает действие целый комплекс генов, слагающий генотип организма. Генотип рассматривается как целостная система — система взаимодействующих генов. Проявление различных признаков организма — результат не только взаимодействия генов, но и множественного действия каждого гена в отдельности, т.е. каждый ген контролирует развитие не одного, а многих признаков организма.

Контрольные вопросы

1. Что изучает генетика? Когда генетика сформировалась как наука?
2. Что такое моногибридное скрещивание?
3. С каким растением проводил опыты Г. Мендель? Что вы можете сказать о Менделе как об экспериментаторе?
4. Какой закон вывел Г. Мендель на основе моногибридного скрещивания?
5. Дайте определение аллельных генов. Объясните термины «гомозигота» и «гетерозигота».
6. Что такое генотип и фенотип? Существует ли между ними связь?
7. Сформулируйте второй и третий законы Менделя.
8. В чем заключается основное отличие дигибридного скрещивания от моногибридного?
9. Каковы цитологические основы правила чистоты гамет?
10. На каких объектах проводил исследования Т.Морган?
11. Какие гены называют сцепленными?
12. При каких условиях может возникать кроссинговер?
13. Какие принципы положены в основу при составлении генетической карты хромосомы?
14. Где на практике используют генетические карты хромосомы? Что это дает?
15. Как называются хромосомы, не отвечающие за определение пола организма?
16. Как обозначают наборы половых хромосом самца и самки?

17. Какие хромосомы обеспечивают наследование признаков, сцепленных с полом?

18. Назовите тяжелое наследственное заболевание человека, сцепленное с полом?

19. Какое сочетание генов дает черепаховую окраску у кошек?

20. В результате каких процессов возникают новообразования при скрещивании?

21. При скрещивании серого и белого кроликов во втором поколении появляются черные особи — какие гены и в каком состоянии обеспечивают черную окраску меха кроликов? Приведите варианты генотипов черных кроликов.

22. Приведите известные вам примеры множественного действия гена.

2.2. Закономерности изменчивости

Изменчивость как свойство приобретать новые признаки характерна для всех живых организмов. Ч.Дарвин различал две формы изменчивости: наследственную и ненаследственную, или модификационную.

2.2.1. Наследственная, или генотипическая, изменчивость

Наследственная изменчивость обусловлена изменениями генов или возникновением их новых комбинаций. Наследственная изменчивость связана с изменениями генотипа организма.

Мутационная изменчивость. Во времена Дарвина причины наследственной изменчивости не были известны. Изучение генетических процессов в популяциях способствовало дальнейшему развитию эволюционной теории. Мутации как одна из форм наследственной изменчивости рассматриваются единственным источником получения качественно новых признаков. Мутационная изменчивость свойственна всем организмам. Мутационные процессы — результат стойких изменений, происходящих в хромосомах под влиянием факторов внешней или внутренней среды.

Основы представлений о мутациях были заложены в работах голландского ботаника и генетика Х. Де Фриза (1848—1935) еще в 1901 — 1903 гг. Он исследовал растение энотеру, или ослинник, и наблюдал появление резких наследственных отклонений от исходной формы.

Согласно мутационной теории, мутации возникают внезапно, без всяких переходов; мутации вполне устойчивы, мутации — изменения качественные; мутации могут быть как полезными, так и вредными, и т.д. Главной ошибкой Де Фриза было утверждение, что в результате мутации, без участия естественного отбора, могут

возникать новые виды. На самом деле, мутационная изменчивость поставляет материал для естественного отбора, в результате которого в процессе эволюции формируются новые виды.

Мутации могут быть неглубокими и незначительно затрагивать лишь отдельные особенности (морфологические, физиологические, поведенческие) организма — размеры и конституцию, окраску, плодовитость, яйценоскость (например, кур) и молочность (например, крупного рогатого скота). В то же время случаются и более глубокие мутационные изменения, используемые человеком в селекции растений (махровые сорта цветов, деревья с пирамидальными кронами) и животных (курдючные, каракулевые и другие породы овец).

Нередко мутации разделяют в соответствии с уровнями носителей генетической информации: генные, геномные и хромосомные. Наиболее разнообразны и многочисленны генные мутации. Естественные популяции насыщены разнообразными мутациями. Синтетическая теория эволюции допускает возможность внезапного видообразования, например, путем хромосомных мутаций, геномных мутаций (полиплоидия).

Генные, или точковые, мутации возникают в результате качественных изменений отдельных генов. Лучше всего генные мутации изучены на микроорганизмах. Генные мутации связаны с изменениями в последовательности нуклеотидов, возникающих в процессе удвоения молекул ДНК. Образуются новые аллельные гены. Указанные изменения приводят к формированию новой последовательности аминокислот при синтезе белковой молекулы и проявляются в изменении фенотипа организма. Генные мутации играют значительную роль в эволюционных процессах, поставая материал для естественного отбора. Значительное число генных мутаций вредно для организма или нейтрально. При определенном стечении обстоятельств некоторые из них могут оказаться полезными.

Геномные мутации приводят к изменению числа хромосом. Наиболее распространенный вариант геномных мутаций — кратное увеличение числа хромосом, или *полиплоидия*. Полиплоидия более всего характерна для растений и простейших. Полиплоидные растения обладают крупными размерами и отличаются быстрым ростом. Такие растения могут представлять собой определенный интерес для селекционной работы. У многоклеточных организмов это явление чрезвычайно редкое, но встречающееся у дождевых червей. Полиплоидия возникает в результате нарушений расхождения хромосом в митозе или мейозе. Причинами таких нарушений может быть низкая или высокая температура, ионизирующее излучение, а также некоторые химические реагенты. Полиплоидия выражается в отклонениях от диплоидного набора числа хромосом в соматических клетках и от гаплоидного — в половых клетках. Возникают клетки с триплоидным (3я), тетраплоидным (4л), пента-

плоидным (5«), гексаплоидным (6л) и т.д. наборами хромосом. Встречаются 10—12-кратные наборы хромосом.

Хромосомные мутации — это перестройки хромосом, или хромосомные aberrации. В результате хромосомных aberrаций структура хромосом изменяется. При этом какой-то участок хромосомы может выпасть, удвоиться или переместиться на другое место. Возможны и межхромосомные перестройки, «слияние» негомологичных хромосом. Хромосомные мутации возникают спонтанно, но чаще всего под воздействием мутагенов. Хромосомные мутации ведут к изменениям в функционировании генов. Например, у дрозофилы хромосомные aberrации могут вызвать морфологические изменения, такие, как уменьшение числа фасеток глаза, вырезки на крыльях и др. Гомозиготы по хромосомным перестройкам, как правило, нежизнеспособны.

Отечественный генетик-эволюционист С.С.Четвериков (1880—1959), работы которого дали начало современной синтезу генетики и классического дарвинизма, пришел к выводу, что природные популяции насыщены рецессивными мутациями, оставаясь при этом фенотипически однородными, т.е. в сочетании с аллельным доминантным геном они не проявляются. Но иногда встречаются доминантные мутации, которые не только снижают жизнеспособность организма, но и могут приводить его к гибели.

В природе мутации довольно редки: одна новая мутация на 10^4 — 10^6 генов, в среднем в одной из 100 000 гамет. Но поскольку, например, каждая особь млекопитающего несет в себе до 100 000 генов, то каждая из них несет в себе и вновь возникшую мутацию. В итоге складывается своего рода скрытый резерв наследственной изменчивости, резерв (предпосылка) для дальнейших эволюционных преобразований. Результаты наследственной изменчивости проявляются в изменчивости формы рогов оленей, антилоп, баранов и козлов, рисунка крыльев некоторых видов бабочек, рисунка шкур жирафов и т.п. Благодаря свойству накопления мутаций в генотипах особей их число значительно.

Комбинативная изменчивость. Комбинативная изменчивость обусловлена новыми сочетаниями отдельных генов и хромосом, т.е. возникновением их новых комбинаций.

Источниками комбинативной изменчивости служат: 1) независимое расхождение гомологичных хромосом в первом мейотическом делении; 2) кроссинговер, или перекрест гомологичных хро-



Сергей Сергеевич
Четвериков



Рис. 2.10. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. У мягкой, твердой пшеницы и ячменя существуют остистые, короткоостистые, вздутые и безостные колосья

мосом, вследствие чего в потомстве образуется новая комбинация генов; 3) случайная встреча гамет при оплодотворении. Так, образование генотипов AA , Aa и aa при моногибридном скрещивании зависит от случайной комбинации гамет.

В результате панмиксии (свободного скрещивания) возникают совершенно новые комбинации аллелей, которые складываются за счет определенного поведения хромосом в мейозе и при оплодотворении или в результате рекомбинации. Вследствие комбинативной изменчивости возникает бесконечно большое генотипическое и фенотипическое разнообразие. Формируется постоянный источник для разнообразия видов и накапливается обширный материал для естественного отбора. Новые комбинации не только легко возникают, но и быстро разрушаются.

Выдающийся русский биолог-генетик Н.И.Вавилов (1887 — 1943), автор учения о центрах происхождения культурных растений, многие годы изучал наследственную изменчивость семейства злаковых, исследуя как культурные растения, так и их диких предков, создал учение о центрах происхождения культурных растений. Н.И.Вавилов установил (1920) следующую закономерность, известную как *закон гомологических рядов*: «Виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются сходными рядами

наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов» (Н. И. Вавилов. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — М.: Наука, 1987). Причем чем ближе генетически формы, тем полнее тождество в рядах их изменчивости (рис. 2.10).

Закон гомологических рядов не является частным законом, несмотря на то что он открыт на примере растений, а отражает общебиологическое явление. Теоретической основой гомологии рядов фенотипической изменчивости у близкородственных групп является представление о единстве их происхождения путем дивергенции под действием естественного отбора. В основе закона лежит явление параллелизма генотипической изменчивости у особей со сходным набором генов. Закон гомологических рядов указывает селекционерам направления искусственного отбора.



Николай Иванович Вавилов

2.2.2. Модификационная, или ненаследственная, изменчивость

Под модификационной изменчивостью понимают ненаследственные изменения фенотипа под действием условий существования организма. При модификационной изменчивости генотип не затрагивается, в то время как глубина модификаций может определяться генотипом. *Модификации* — изменения фенотипа организма, вызванные факторами внешней среды и не затрагивающие генотипа.

Следует подчеркнуть адаптивный и обратимый характер модификаций. В качестве примера можно привести такое явление, как усиление пигментации кожи человека (загар) под действием УФ-лучей (длинноволновой части спектра). Интенсивность загара строго индивидуальна. После прекращения воздействия лучей загар со временем исчезает. Модификации — это изменения в пределах *нормы реакции*, которая в свою очередь контролируется генотипом. Другими словами, пределы модификационной изменчивости признака и есть его норма реакции. Существуют признаки с широкой и узкой нормой реакции. Например, у коров молочность — признак с широкой нормой реакции, окраска шерсти — с узкой. У человека такие признаки, как рост, масса и т.п., обладают широкой нормой реакции, а цвет глаз — значительно более узкой. Причем установлено, что наследуется не сколько признаков, как таковой, а

норма реакции по этому признаку, т.е. способность генотипа давать определенный фенотип. Так, не может наследоваться конкретный рост и вес. Эти показатели проявляются лишь при определенных условиях, а наследуется лишь диапазон этих изменений, т.е. их норма реакции. Широкая норма реакции по многим признакам может иметь важное значение для сохранения и прогрессивного развития того или иного вида.

Как правило, модификации не наследуются, хотя существуют так называемые *длительные модификации*, которые после исчезновения действия вызвавшего их фактора исчезают только в течение нескольких поколений. Некоторые ученые предполагают, что длительные мутации обусловлены небольшими изменениями цитоплазматических структур.

Модификации позволяют организму адаптироваться к условиям изменяющейся окружающей среды, а естественный отбор может благоприятствовать организмам, обладающим широтой нормы реакции.

Статистические закономерности модификационной изменчивости. Какие бы признаки и в каких бы популяциях растений или животных мы не измеряли, обнаруживается их изменчивость. Если данные измерений признака записать в порядке его нарастания, то получится *вариационный ряд*. Вариационный ряд — ряд изменчивости данного признака: например, размеры листьев с одного и того же дерева, рост или масса людей какого-нибудь города и т.п. Любое единичное выражение развития признака — *варианта*. Если измерять массу людей с точностью до 1 кг, то 40, 41, 42...91, 92 кг и т.д. как раз и будут вариантами вариационного ряда. При измерении листьев яблони или, например, лавровишни с точностью до 1 мм — 60, 61, 62 мм и т.д. — также получаются варианты вариационного ряда размеров листьев (рис. 2.11). Подсчет числа вариант показывает, что частота их встречаемости неодинакова. Частота встречаемости средних вариант ряда наибольшая, а встречаемость вариант в начале или конце вариационного ряда — наи-

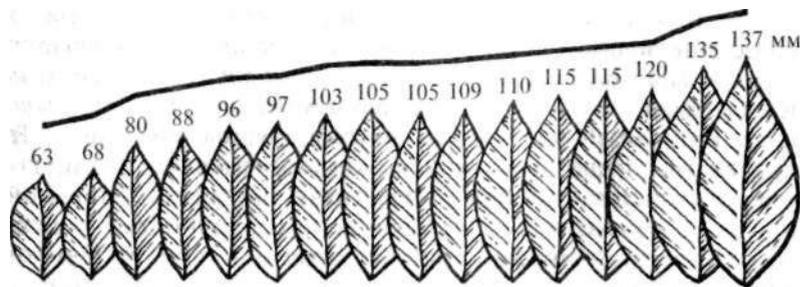


Рис. 2.11. Вариационный ряд листьев лавровишни (цифрами показана длина листа)

меньшая. Распределение вариант в вариационном ряду изображается в виде одновершинной *вариационной кривой*.

Основной причиной такого распределения вариант в вариационном ряду считают реакцию организма на окружающую его среду. Например, листья одного дерева имеют одинаковые генотипы, но условия их развития в различных участках кроны дерева далеко не одинаковы, в частности, по условиям освещенности, защищенности от неблагоприятных воздействий и пр. Результатом развития листьев в различных условиях и является их разнокачественность по тем или иным признакам.

Чем однообразнее условия существования, тем слабее выражена модификационная изменчивость и тем короче будет вариационный ряд по рассматриваемым признакам. Разнообразные условия внешней среды способствуют более широкому проявлению модификационной изменчивости. Диапазон вариации признака в значительной степени определяется генотипом.

Онтогенетическая изменчивость. Под онтогенетической изменчивостью понимают закономерные изменения в ходе индивидуального развития (онтогенеза) организма или клеток. Онтогенетические изменения детерминированы (определены) генетическими факторами, но сам генотип при этом остается неизменным. Основной причиной онтогенетической изменчивости является то, что на различных этапах развития организма функционируют различные наборы генов, причем порядок их функционирования наследуется при делении клеток или половом размножении организмов.

2.2.3. Генетика человека

Одним из основных объектов генетических исследований служит сам человек. На нашей планете проживает 6 млрд человек, и все они разные. Не существует, за исключением однойцевых близнецов, обладающих одним и тем же генотипом, двух совершенно одинаковых людей. Уже в момент оплодотворения зиготы будущий человек генетически уникален. Даже если бы родители отличались друг от друга лишь по одному гену каждой пары хромосом и не было бы перекреста гомологичных хромосом, то и при этих условиях количество возможных генотипических комбинаций выражается астрономическим числом 2^{23} . В действительности таких комбинаций на много порядков больше, поскольку различий по каждой гомологичной паре хромосом может быть гораздо больше, чем по одному гену, и, как мы уже знаем, в природе широко распространено явление кроссинговера, или перекреста хромосом. Действие законов наследственности распространяется на всех представителей растительного и животного мира, в том числе на человека.

Наследование признаков у человека

Признаки		
доминантные	рецессивные	сцепленные с полом
Карликовость	Нормальный рост	—
Полидактилия (многопалость)	Норма	—
Отсутствие ногтей	Норма	—
Курчавые волосы	Прямые волосы	—
Нерыжие волосы	Рыжие волосы	—
Раннее облысение	Норма	—
Длинные ресницы	Короткие ресницы	—
Крупные глаза	Маленькие глаза	—
Карие глаза	Голубые или серые глаза	—
Близорукость	Норма	—
Сумеречное зрение (куриная слепота)	Норма	—
Веснушки на лице	Отсутствие веснушек	—
Нормальная свертываемость крови	Слабая свертываемость крови (гемофилия)	A'-хромосома
Цветовое зрение	Отсутствие цветового зрения	^-хромосома

Среди химических препаратов, выпускаемых промышленностью и применяемых в сельском хозяйстве, фармакологии, космической индустрии, есть такие, которые вызывают мутации. Действие подобных мутагенов может представлять опасность для здоровья человека и его потомства.

Генетика человека развивается все возрастающими темпами. Уже сейчас мы знаем о характере наследования у человека более чем 2000 признаков. Известно, что некоторые заболевания обусловлены наследственными факторами. Правильная диагностика наследственных болезней важна для их правильного лечения.

Методы изучения наследственности человека. Методы экспериментальной генетики, возможные при исследовании процессов наследственной изменчивости у микроорганизмов, растений и целого ряда видов животных, неприемлемы по отношению к человеку. Помимо чисто этических норм одна из основных проблем — низкая скорость воспроизведения человека и относительно малочисленное потомство от одной супружеской пары. Поэтому методы медицинской генетики имеют свою особую специфику. В настоящее время в генетике человека применяют следующие основные методы изучения наследственности: генеалогический, близнецовый, цитогенетический и биохимический.

Генеалогический метод обычно используют для изучения наследственных заболеваний и наследования различных признаков. Метод основан на поколенном изучении родословной семей. Генетикам удалось установить характер наследования различных нормальных и патологических признаков у человека: цвета глаз, цвета и структуры (формы) волос, тембра голоса, роста, числа пальцев и т.д. Причем эти и другие признаки передаются по наследству по законам Менделя (табл. 2.1).

Семьи с хорошо отслеженной родословной представляют особый интерес. Так, выяснен характер наследования гена гемофилии (рис. 2.12). В английской королевской семье носителем гена гемофилии была королева Виктория (1819—1901). Все потомки мужского пола, которые получили Z-хромосому с мутантным геном (включая царевича Алексея в России), страдали тяжелой наследственной болезнью — гемофилией, или слабой свертываемостью крови. Генеалогическим методом было доказано наследование таких заболеваний, как сахарный диабет (рецессивный признак), врожденная глухота (рецессивный), шизофрения (рецессивный). Выявлена наследственная предрасположенность к заболеванию туберкулезом.

Музыкальные, математические и некоторые другие способности также могут передаваться по наследству. Например, в многочисленном роду Бахов из Тюрингии (Германия) на протяжении XVII—XVIII веков было несколько поколений музыкантов, в том числе и великий композитор Иоганн Себастьян Бах (1685—1750).

Известными немецкими музыкантами были и сыновья Баха — Вильгельм Фридеман и Иоганн Кристиан Бах.

Сущность *близнецового метода* заключается в изучении развития признаков у близнецов. У человека бывают близнецы двух ти-



Рис. 2.12. Наследование гемофилии в королевских родах Европы

нов: разнойяйцевые, или неидентичные, и однойяйцевые, или идентичные. Разнойяйцевые близнецы появляются при оплодотворении несколькими сперматозоидами соответствующего числа яйцеклеток (чаще двух, значительно реже трех и даже четырех-пяти). У человека одна двойня приходится на 80—85 одноплодных родов, одна тройня — на 6—8 тыс. Разнойяйцевые близнецы могут быть как однополыми, так разнополыми и похожими друг на друга не более, чем обычные братья и сестры.

Иногда одна яйцеклетка дает начало двум (реже 3—5) эмбрионам-близнецам. Из такой оплодотворенной яйцеклетки и развиваются однойяйцевые близнецы, всегда относящиеся к одному полу и похожие друг на друга как две капли воды; у них одинаковая группа крови. Они имеют один и тот же генотип, различия между ними обусловлены исключительно влиянием среды. Однойяйцевые близнецы составляют 15% от всех многоплодных родов. Изучение идентичных близнецов дает ценнейший фактический материал о роли окружающей среды в развитии физических и психических свойств личности, поскольку на двух людей не могут действовать абсолютно одинаковые факторы среды на протяжении всей их жизни.

Цитогенетический метод основывается на микроскопическом исследовании числа и структуры хромосом. Хромосомные структуры лучше всего отслеживаются на стадии метафазы митоза. У человека 46 хромосом в диплоидном наборе. Хромосомы человека невелики по размерам. Их изучают под микроскопом, используя метод окрашивания, а также готовят специальные препараты из лейкоцитов крови, по которым легко определять число хромосом и их структуру.

! помощью *биохимического метода* выявляют патологии человека, связанные с нарушениями нормального хода обмена веществ: углеводного, аминокислотного, липидного, кетонного и других типов обмена. Известно несколько десятков таких наследственно обусловленных патологических отклонений.

2.2.4. Генетика и медицина

В последние годы медицинская генетика развивается особенно интенсивно. Это связано не только с совершенствованием техники исследований (изучение ультраструктуры клеточных органоидов), но и с тем, что целый ряд отклонений от нормы и заболеваний человека имеет генотипическую природу.

Установлено, что многие наследственные заболевания связаны с изменением числа хромосом или с изменением структуры отдельных хромосом. Речь идет о группе *хромосомных мутаций*. У человека известно свыше 100 аномалий, связанных с изменением числа хромосом и их строения. Подобные нарушения обуславливают заболевания, называемые *хромосомными болезнями*. Например, такое наследственное заболевание, как синдром Дауна, связано с появлением третьей лишней хромосомы в 21 паре хромосом. В диплоидном наборе такого больного 47 хромосом. Люди, страдающие синдромом Дауна, характеризуются умственной отсталостью, низким ростом, короткими конечностями, специфическим выражением лица (рис. 2.13). Большинство таких хромосомных нарушений связано со случайными отклонениями в процессе мейоза. Для данного случая известно, что если при мейозе обе гомологичные хромосомы отойдут к одному полюсу, то образуется гамета с одной лишней хромосомой. При ее слиянии с нормальной гаметой образуется зигота с $2n = 47$.

Ярким примером наследственно обусловленного отклонения в нарушении обмена служит диабет, или сахарная болезнь. Заболевание связано со снижением функции поджелудочной железы, выделяющей в кровь гормон инсулин. Недостаток гормона приводит к избыточной концентрации сахара в крови. Введение в организм инсулина снижает содержанием сахара в крови и тем самым нормализует ход обмена веществ. Такие меры, естественно, не затрагивают генотип, а лишь контролируют его фенотипическое проявление. Сам ген диабета остается и может быть передан по наследству.

С помощью медицинской генетики возможно прогнозировать вероятность рождения детей с наследственными заболеваниями, причем в некоторых случаях передающихся через поколение. У абсолютно здоровых родителей могут быть дети, страдающие наследственными заболеваниями их дедушек и бабушек. В 1869 г. англий-



S i k k i i i i											
6	7	8	9	10	11	12					
&UMA											
/J /4 15						16 17 18					
K* XX Д А Л						А* ОХ					
/9 20 71						22 X Y					

Рис. 2.13. Больной синдромом Дауна и его хромосомный набор

ским антропологом Фрэнсисом Гальтоном было создано учение о наследственном здоровье человека и путях его улучшения, получившее впоследствии название *евгеники*. В современной науке эти проблемы решаются в рамках медицинской генетики.

В связи с этим большое значение приобретает *медико-генетическое консультирование*. Показано, что в крови «резус» — ген, ответственный за резус-фактор, бывает в двух состояниях: «резус +» и «резус -». Если, например, женщина резус-отрицательна, а мужчина резус-положителен, то плод может быть резус-положителен. Такой плод выделяет в кровеносную систему матери антиген, а организм матери начинает вырабатывать защитные антитела, разрушающие кроветворную систему плода. Подобная реакция может привести к гибели плода и отравлению материнского организма. Такие браки нежелательны.

Также нежелательны браки между близкими родственниками — двоюродными братьями и сестрами. В изолированных популяциях (изолятах) в силу географических, социальных и других причин частота близкородственных браков бывает значительно выше, чем в обычных, так называемых открытых популяциях. Вероятность передачи наследственных заболеваний при браках между близкими родственниками резко повышается (в десятки, иногда даже в сотни раз). Особенно неблагоприятны близкородственные браки, если супруги гетерозиготны по одному и тому же рецессивному вредному гену.

Курение и употребление алкоголя родителями резко повышает вероятность появления на свет потомства, пораженного тяжелыми формами наследственных заболеваний. Особо следует отметить влияние на генетическое здоровье населения загрязнения воды, воз-

духа, почвы химическими реагентами, обладающими мутагенными (вызывают возникновение мутаций) и канцерогенными (вызывают злокачественное перерождение клеток) свойствами. Важна тщательная проверка на «генетическую безвредность» всех лекарственных препаратов, продуктов питания, косметических средств и препаратов бытовой химии.

2.2.5. Материальные основы наследственности

и изменчивости

Теория гена и генотипа. Ген — это участок молекулы хромосомной ДНК (или РНК у некоторых вирусов), кодирующий первичную структуру полипептида, молекулы транспортной или рибосомальной РНК. Действие гена как материального наследственного фактора в процессе онтогенеза обусловлено его способностью через посредничество РНК определять синтез белков. Ген рассматривается как материальный наследственный фактор, как функционально неделимая единица генетического материала, или наследственности.

В 1940-е гг. Дж. Бидл и Э.Тейтем выдвинули концепцию «один ген — один фермент», т.е. один ген определяет структуру того или иного фермента. После дополнений и уточнений суть концепции заключается в следующем: в клетке имеется так называемый *структурный ген*, который определяет порядок чередования аминокислотных остатков в полипептидных цепях. В 1965 г. американские биохимики С. Очоа, М. Ниренберг и др. расшифровали генетический код для белка — единую систему записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот. Это своеобразный словарь кодонов (триплетов и РНК), кодирующих аминокислоты и знаки пунктуации процесса белкового синтеза.

Система взаимодействующих генов образует *генотип*, или совокупность генов данной клетки или организма. Взаимодействуют между собой как аллельные, так и неаллельные гены. Взаимодействие аллельных генов осуществляется по принципу системы «доминантность—рецессивность». Доминирование бывает полным и неполным.

Имеет место и вариант проявления сразу двух аллелей — *кодоминирование*. Кодоминирование наблюдается при наследовании групп крови у человека. Согласно гипотезе «сверхдоминирования», допускается сверхвыраженность признака у гетерозиготных особей, когда гетерозиготы по определенному гену превосходят по своим характеристикам соответствующие гомозиготы. По-видимому, этот механизм лежит в основе явления гетерозиса, или превосходства гибридов первого поколения по ряду свойств над родительскими формами.

Известно много примеров взаимодействия неаллельных генов. Одним из примеров взаимодействия пар генов является наследование формы гребня у некоторых пород кур. При комбинации генов возникают следующие варианты формы гребня: простой (*aabb*), гороховидный (*aaBB*, *aaBb*), ореховидный (*AABB*, *AaBb*) и розовидный (*LabB*, *Aabb*). Помимо чисто качественных признаков, результатом действия неаллельных генов могут быть количественные признаки: жирность молока, яйценоскость кур, размеры и масса животных, их плодовитость и т.д.

Цитоплазматическая наследственность. Ведущая роль хромосом в наследовании организмом тех или иных признаков очевидна. Хромосомная теория многократно и основательно подтверждена современными методами исследования наследственной передачи признаков. Наряду с этим в цитоплазме клетки существуют ультраструктуры, определяющие явление цитоплазматической наследственности. Под цитоплазматическим наследованием понимают воспроизведение в ряду поколений признаков, контролируемых нуклеиновыми кислотами клеточных органоидов, таких, как митохондрии, хлоропласты, а возможно, и другие нехромосомные элементы клетки.

Пластиды растений способны к самовоспроизведению — они размножаются путем деления. В яйцеклетке цветковых растений локализованы пластиды, переходящие следующему поколению растений. Как достаточно редкое явление, передача пластид также возможна через пыльцевую трубку.

Для растений описаны мутации, приводящие к полной или частичной потере хлоропластами способности к синтезу хлорофилла. Передача подобных признаков по наследству осуществляется посредством ДНК хлоропластов. У одноклеточных (например, у простейших) обнаружена ДНК митохондрий и установлена их способность к самовоспроизведению.

У высших эукариот цитоплазма передается женскими половыми клетками, т.е. при цитоплазматическом наследовании наследственная информация передается строго по материнской линии. «Материнский эффект» объясняется тем, что яйцеклетка богата цитоплазмой, а сперматозоид практически полностью лишен ее. В целом цитоплазматическая наследственность играет второстепенную роль, дополняя собой хромосомную наследственность.

2.2.6. Генетика и эволюционная теория. Генетика популяций

Современные генетические данные позволяют по-новому и более глубоко понять теорию Ч.Дарвина. Становится ясным, что в основе его формулировки неопределенной изменчивости, кото-

рая, по мнению Дарвина, играет важную роль в предоставлении материала для естественного отбора, могут, как потом выяснили, лежать мутационные процессы. Именно мутации дают первичный материал для эволюции.

Основной формой существования вида являются популяции. Знание генетических процессов, происходящих в популяциях, необходимо для изучения начальных этапов эволюции.

У животных плотность популяции и ее динамика регулируются не только спонтанными поведенческими и физиологическими механизмами, но и путем перестройки ее генетической структуры. В настоящее время интенсивно развивается особое направление генетики, называемое *генетикой популяций*. Генетика популяций имеет большое значение для современной микроэволюционной теории.

В основе генетической изменчивости популяций находятся закономерности наследования признаков (собственно наследуется не признак, а код наследственной информации, определяющий норму реакции генотипа). Генетика популяций, как самостоятельная наука, существует с начала XX века. Основателем нового направления генетических исследований популяций считают датского генетика, автора термина «популяция» Вильгельма Иогансена (1857 — 1927), который в 1903 г. опубликовал работу «О наследовании в популяциях и чистых линиях». Ученый экспериментально доказал эффективность действия отбора в природных популяциях и одновременно с этим показал неэффективность действия отбора в чистых линиях (в гомозиготном потомстве, получаемом от одной самооплодотворяющейся особи).

Природные популяции представляют собой гетерогенные смеси генотипов. Совокупность всех генов популяции вида составляет ее генофонд. Все природные популяции насыщены мутациями. Колебания численности (волны жизни, или популяционные волны) могут привести к повышению гомозиготности популяции и утрате отдельных аллельных генов (рис. 2.14). Термин «*волны жизни*» предложен крупным отечественным генетиком С.С.Четвериковым в 1905 г. Волны жизни могут быть сезонными (периодическими), генетически обусловленными и несезонными (результат воздействия на популяцию различных факторов среды). Эволюционное значение волн жизни заключается в том, что этот процесс может приводить к случайным изменениям концентрации различных мутаций и генотипов в популяции. Популяционные волны могут оказывать влияние на направленность и интенсивность естественного отбора. При низкой численности популяции волны жизни, приводящие к резким колебаниям численности особей, представляют собой определенную опасность.

Исследования С.С.Четверикова и его последователей показали, что в природных популяциях растений и животных, при всей

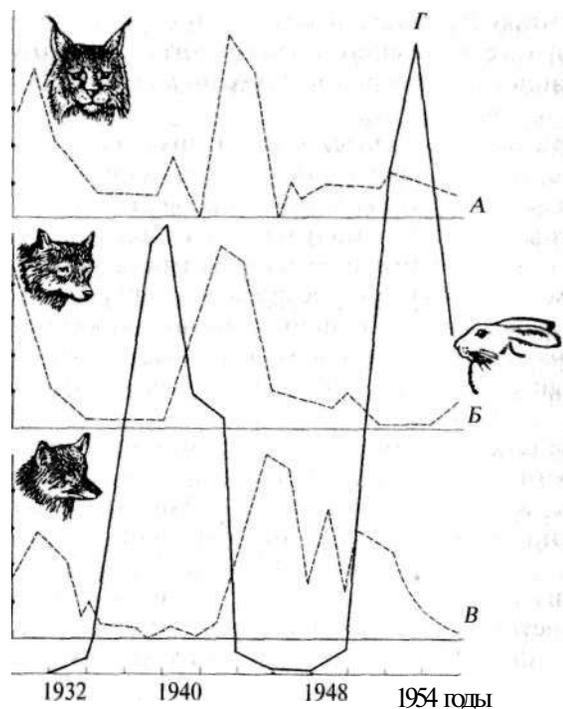


Рис. 2.14. Колебания численности особей в популяции хищников и жертв: А — рысь; В — волк; В — лисица; Г — заяц-беляк

их относительной фенотипической однородности, они насыщены разнообразными рецессивными мутациями. Мутированные хромосомы постепенно распространяются в пределах популяции. Фенотипически мутации проявляются только в случае гомозиготности. Как раз в условиях повышенной концентрации мутаций вероятность скрещивания особей, несущих рецессивные аллели, значительно возрастает. Это приводит к проявлению мутаций в фенотипе, и они попадают под прямой контроль естественного отбора.

При отсутствии давления внешних факторов и соблюдении принципа панмиксии (свободное, не близкородственное скрещивание) частоты генотипов в популяции сохраняются неизменными, находясь в определенном равновесии в соответствии с *законом Харди—Вайнберга* (1908). Закон установлен независимо друг от друга английским математиком Годфри Харди и немецким генетиком Вильгельмом Вайнбергом. Закон описывает распределение частот генотипических классов в панмиксической популяции при различиях в одной паре аллелей.

Можно представить, что в популяции число форм, гомозиготных по аллелям AA и aa , одинаково. При панмиксии при образовании зигот возможны следующие комбинации:

ИР'- Самки	Самцы	
	0,5 у	0,5 а
0,5 Л	0,25 AA	0,25 Aa
0,5 о	0,25 Aa	0,25 aa

Это же соотношение сохранится во всех последующих поколениях. При частоте аллеля A , равной p , и частоте аллеля a , равной q , частоты трех генотипических классов $\{AA, Aa$ и $aa\}$ составляют: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Это формула Харди—Вайнберга.

Закон Харди — Вайнберга — один из фундаментальных законов популяционной генетики, выражающий проявление менделевских закономерностей наследования на популяционном уровне. Закон характеризует состояние популяции при относительном постоянстве внешних факторов.

Контрольные вопросы

1. Какие формы изменчивости различал Ч.Дарвин?
2. Какие виды наследственной изменчивости выделяют в настоящее время?
3. Какую роль отводил мутациям Х. Де Фриз в возникновении новых видов?
4. Назовите основные формы мутационной изменчивости. Приведите примеры глубоких мутационных изменений среди растений и животных.
5. Допускает ли современная синтетическая теория эволюции возможность внезапного видообразования?
6. В результате чего может возникать полиплоидия? С каким видом мутаций связано кратное увеличение числа хромосом?
7. Что такое комбинативная изменчивость? Каковы источники комбинативной изменчивости?
8. Сформулируйте закон гомологических рядов и покажите его общеприкладное значение.
9. Что такое модификационная изменчивость и каковы ее причины?
10. Затрагивает ли модификационная изменчивость генотип организма? Какова роль модификационной изменчивости в эволюционном процессе?
11. Что такое норма реакции?
12. Приведите пример вариационного ряда по какому-нибудь признаку. Начертите вариационную кривую.
13. Дайте определение онтогенетической изменчивости. Какие факторы определяют онтогенетические изменения?

14. Какие методы изучения наследственности человека известны?
15. В чем заключается сущность генеалогического метода?
16. Могут ли музыкальные, математические и другие способности передаваться по наследству? Ответ мотивируйте.
17. В каких случаях появляются разнородные и однояйцевые близнецы? В чем сущность близнецового метода?
18. Каковы вероятности появления разнородных и однояйцевых близнецов?
19. С помощью какого метода исследуют патологии человека, связанные с нарушением обмена веществ?
20. Что такое хромосомные болезни? Чем они обусловлены?
21. Что вызывает болезнь Дауна?
22. Какие причины вызывают диабет?
23. Покажите значение практики медико-генетического консультирования.
24. Почему нежелательны браки между близкими родственниками?
25. Влияет ли химическое загрязнение окружающей среды на генетическое здоровье населения?
26. Что такое ген? За что он отвечает?
27. Что такое структурный ген?
28. Дайте понятие генотипа.
29. По какому принципу взаимодействуют аллельные гены?
30. Что такое кодоминирование?
31. Приведите примеры взаимодействия неаллельных генов.
32. Охарактеризуйте явление цитоплазматической наследственности.
33. С именем какого ученого связано возникновение нового направления генетики — генетики популяций?
34. Что такое генофонд популяции?
35. Назовите причины, вызывающие колебания численности особей в популяции.
36. В чем заключается эволюционное значение волн жизни?
37. Какую закономерность описывает закон Харди — Вайнберга?
38. При каких условиях частоты генотипов в популяции находятся в определенном равновесии?

2.3. Основы селекции

2.3.1. Одомашнивание — начальный этап селекции

Человек издавна пытался одомашнивать животных. Под *домашними животными* понимаются животные, разводимые человеком для удовлетворения различных его потребностей, в первую очередь для получения продуктов питания, помощи в охоте, промышленного сырья, а также для использования в качестве транспортного средства. В последнее время большое значение имеют домашние животные, разводимые в эстетических целях для полу-

чения человеком радости от общения с ними: кошки, декоративные породы собак и пр.

Современные домашние животные и культурные растения имеют диких предков. Процесс превращения диких животных и растений в культурные формы называют *одомашниванием*. Первые попытки одомашнивания животных предпринимались людьми, по-видимому, 20 — 30 тыс. лет назад. Точных представлений, как это происходило, нет. Возможно, все началось со случаев выращивания человеком детенышей диких животных. Контакты с хищными млекопитающими (например, волками) могли возникать во время охоты первобытного человека — хищники сопровождали охотников в надежде чем-нибудь поживиться. Считают, что предки домашних животных отличались высокой экологической пластичностью. Почти все домашние животные относятся к высшим позвоночным животным — птицам и млекопитающим (табл. 2.2).

Таблица 2.2

Происхождение основных домашних животных

Вид	Дикий предок	Первичный центр доместикации	Время одомашнивания, тыс. лет назад
Собака BsE~ W&--	Волк	Европа, Передняя Азия, Сибирь, Восточная Азия	15-10
Кошка I^R-....	Ливийская кошка (североафриканский подвид дикой кошки)	Северная Африка (Египет), Ближний и Средний Восток	5,5-5
Овца	Азиатский муфлон	Передняя Азия	10-9
Свинья	Кабан	Передняя Азия	9-8
Коза	Безоаровый козел	Передняя Азия	10-9
Корова	Тур	Матая Азия, Европа, Северная Африка	8-6
Буйвол	Индийский дикий буйвол	Южная и Юго-Восточная Азия	7,5-5
Балийский скот	Бантенг	Юго-Восточная Азия	6-5

Продолжение табл. 2.2

Вид	Дикий предок	Первичный центр доместикации	Время одомашнивания, тыс. лет назад
Як	Дикий як	Азия, Европа	9 - 3
Осел	Кулан	Передняя Азия, Северо-Восточная Африка	6 - 5
Лошадь	Тарпан	Евразия	6 - 5
Верблюд дромедар	Дикий одногор- бый верблюд	Аравийский п-ов	5,5-5
Верблюд бактриан	Дикий двугор- бый верблюд	Иран, Средняя Азия	5,5-5
Лама, аль- пака	Гуанако	Южная Америка (Анды)	6 - 5
Северный олень	Дикий северный олень	Саяны —Алтай	3
Кролик	Дикий кролик	Европа	3
Морская свинка	Дикая морская свинка	Южная Америка (Анды)	7,5-7
Куры	Банкивские и красные куры	Южная и Юго-Вос- точная Азия	6 - 5
Цесарка	Дикая цесарка	Западная Африка	3
Индюк	Дикий индюк	Мексика	2
Гусь	Серый гусь, су- хонос	Европа, Северо-Вос- точная Африка, Азия	5 - 4
Утка	Кряква	Европа, Азия	4 - 3
Пчелы	Дикие пчелы	Центральная Африка, Южная Азия	5
Тутовый шелкопряд	Дикий тутовый шелкопряд	Южная и Юго-Вос- точная Азия	5,5-5

Из менее известных форм домашних животных можно привести пример китайского гуся, предком которого, возможно, является один из видов лебедей. В Древнем Египте в качестве домашних животных разводили пеликанов, журавлей, египетских гусей, некоторые виды антилоп, содержали крокодилов, страусов, гиен;

причем последних использовали как мясных животных. Степень доместикации таких животных точно не известна.

В настоящее время продолжается одомашнивание таких видов, как лось, норка, ондатра, нутрия, песец, соболь, антилопа канна, африканский страус, пятнистый олень, марал (благородный олень), лань и др. Так, пушное звероводство — отрасль по производству ценной пушнины — создано только в 20-м столетии. Известны и случаи одичания: собака динго в Австралии, лошадь (мустанги) в Америке и др.

Животные и растения уже на самых ранних этапах одомашнивания проявили повышенную изменчивость: изменение поведения по отношению к человеку и морфофизиологических признаков. В результате уже на первых этапах одомашнивания растений и животных были созданы предпосылки для успешного проведения *искусственного отбора* — отбора растений и животных по признакам, интересующим человека.

2.3.2. Центры многообразия и происхождения культурных растений

Попытки человека окультуривать растения предпринимались еще в каменном веке, но носили еще неосознанный характер (бессознательный искусственный отбор). Со временем культурные растения стали выращивать около жилищ. К бронзовому веку развилось примитивное земледелие — выращивались, в основном, зерновые культуры. Почти все культурные растения были одомашнены человеком свыше 6 тысячелетий до нашей эры. Культурные растения — результат искусственного отбора.

Культурными растениями называют растения, выращиваемые человеком для удовлетворения своих потребностей. По этому признаку культурные растения делят на пищевые, кормовые (для рогатого скота и пр.), волокнистые, лекарственные, красильные, эфирно-масличные, декоративные и др. Известно более 25 тыс. видов культурных растений, что составляет около 10% от общего числа видов высших растений. Но далеко не все виды культурных растений получили широкое распространение. Например, основную пищевую продукцию дают только 20 видов, из них рис обеспечивает пищевые потребности 2/3 населения планеты.

Некоторые культурные растения происходят от ныне существующих дикорастущих видов, другие в диком виде не известны. Есть и новые формы (например, гибрид пшеницы и ржи — тритикале), созданные человеком. Знание исходных предковых форм культурных растений и центров их происхождения позволяет более успешно проводить селекционную работу, изыскивать новые возможности улучшения их сортового состава.

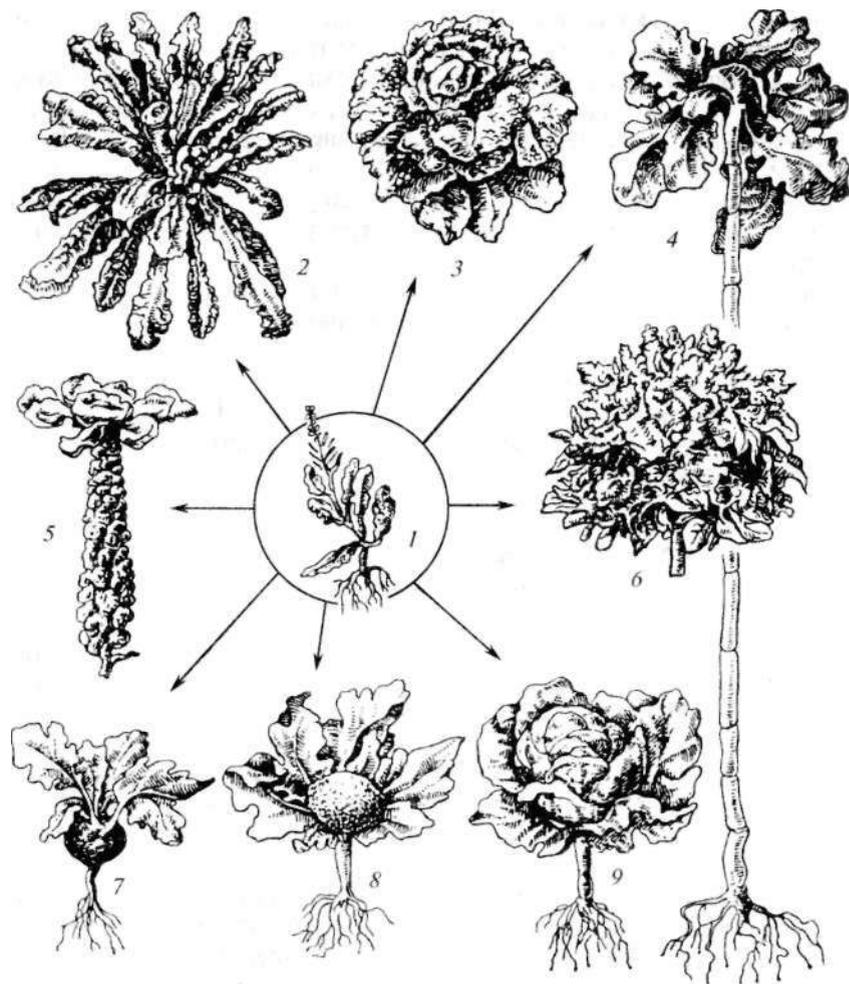


Рис. 2.15. Культурные сорта капусты и их дикий предок:
 / — дикая однолетняя; 2 — листовая; 3 — савойская; 4 — кормовая; 5 — брюссельская; 6 — брокколи; 7 — кольраби; 8 — цветная; 9 — кочанная

Еще Ч. Дарвин установил, что родоначальником многочисленных сортов огородной капусты (кочанная, цветная, кольраби, брюссельская, савойская и др.) является дикая однолетняя капуста, которая до сих пор встречается в некоторых районах побережья Средиземноморья (рис. 2.15).

Неоценимая заслуга в установлении центров происхождения культурных растений принадлежит Н. И. Вавилову. В 1920—1940 гг. ученый организовал и принял участие в многочисленных экспе-

ициях в места, где существовали древние земледельческие цивилизации. Он справедливо полагал, что именно в таких уголках южно будет обнаружены исходные прародительские формы многих известных нам культурных растений. В результате экспедиций была собрана уникальная, крупнейшая в мире коллекция (более 300 тыс. образцов) разнообразных форм культурных растений. Обширный семенной материал, привезенный из экспедиций, до сих пор служит банком для селекционной работы. В результате изучения различных видов и сортов растений, собранных в странах Европы, Азии, Африки и Америки, Н. И. Вавилов установил 7 центров происхождения, или очагов формообразования, культурных растений:

1) Южноазиатский тропический (33 % общего числа видов культурных растений) — рис, сахарный тростник, различные овощные культуры;

2) Восточноазиатский (20 %) — соя, просо, овощные и плодовые культуры;

3) Юго-, Западноазиатский (4%) — хлебные злаки, бобовые, плодовые культуры и виноград;

4) Средиземноморский (11 %) — маслина, кормовые и овощные культуры;

5) Эфиопский (4 %) — нуг, банан, кофейное дерево;

6) Центральноамериканский — кукуруза, хлопчатник, тыква, какао, плодовые;

7) Андийский — картофель, хинное дерево, кокаиновый куст.

Выявленные ученым закономерности географического распределения видового и сортового составов в первичных очагах и особенности расселения культурных растений облегчают поиски необходимого растительного материала для селекционной работы.

Сейчас, после ряда уточнений, выделяют 8 основных центров происхождения культурных растений (иногда — до 12):

1) Индонезийско-Индокитайский — банан, сахарная пальма, саговая пальма, сахарный тростник, хлебное дерево;

2) Китайско-Японский — рис, просо, соя, шелковица;

3) Среднеазиатский — грецкий орех, миндаль, виноград, горох, лен, морковь, лук;

4) Переднеазиатский — пшеница, рожь, ячмень, овес, нуг, чечевица;

5) Средиземноморский — олива, люпин, капуста, брюква, сахарная свекла, чечевица, клевер;

6) Африканский (Абиссинский) — кофе, хлопчатник, сорго, кунжут, арбуз, клещевина;

7) Южноамериканский — картофель, хинное дерево, томаты, маниок, фасоль, арахис, ананас;

8) Среднеамериканский центр — кукуруза, какао, табак, фасоль, красный перец, тыква, хлопчатник.

О происхождении растений судят на основе сравнительного морфофизиологического и хромосомного анализа.

Наиболее древними из культурных растений являются: кукуруза, банан, кунжут, тыква, кокосовая пальма, полба, ячмень, бобы, табак, лук, картофель, рис, горох, сахарный тростник. Сахарная свекла, гевея, хинное дерево — окультурены за 2 тыс. лет нашей эры. Как правило, среди многовидовых родов окультурено малое число видов: из 200 видов льна — только 1, из 70 видов подсолнуха — 2 (масличный подсолнух и топинамбур), из 20 видов ячменя — 1.

Некоторые формы растений вошли в культуру не из одного, а нескольких центров, например хлопчатник. В настоящее время возделывают 4 вида, имеющих афро-азиатское и американское происхождение. Начало культуры хлопчатника восходит к 3-му тысячелетию до н.э. в Индии. 50 % всех культурных растений происходит из южно-азиатского тропического центра.

2.3.3. Методы современной селекции

Человек издавна отбирал для размножения наиболее продуктивные формы растений, лучших животных. Основными методами современной селекции служат: искусственный отбор, гибридизация, полиплоидия и мутагенез.

Искусственный отбор. Основы теории искусственного отбора были заложены Ч.Дарвиным. Во времена Дарвина к середине 19-го столетия уже было известно множество пород крупного рогатого скота (молочных, мясных, мясо-молочных), лошадей (скаковых, тяжеловозов и др.), собак (гончие, легавые и др.), кошек (сибирские, персидские, ангорские, сиамские и пр.), голубей (турманы, дутыши, капуцины, карно и др.), овец, свиней, кур и др. Существует примерно 400 пород собак. Более 150 пород голубей подразделяется на три группы: почтовые, декоративные и мясные (рис. 2.16). Огромным разнообразием поражали сорта культурных растений. Одних только сортов винограда было известно более 1000, пшеницы — более 300. Породы и сорта, принадлежащие к одному виду, нередко настолько отличались друг от друга, что их можно было принять за разные виды. До Дарвина некоторые ученые считали, что у каждого сорта или породы существует свой собственный дикий предок. Изучая многочисленные породы домашних голубей (турман, павлиний голубь, дракон и др.), Дарвин доказал, что все они произошли от одного дикого предка — скалистого голубя, гнездящегося в скалах от Средиземноморья до Англии и Норвегии. Ученый показал, что основным фактором, ведущим к возникновению пород домашних животных и сортов культурных растений, является искусственный отбор.

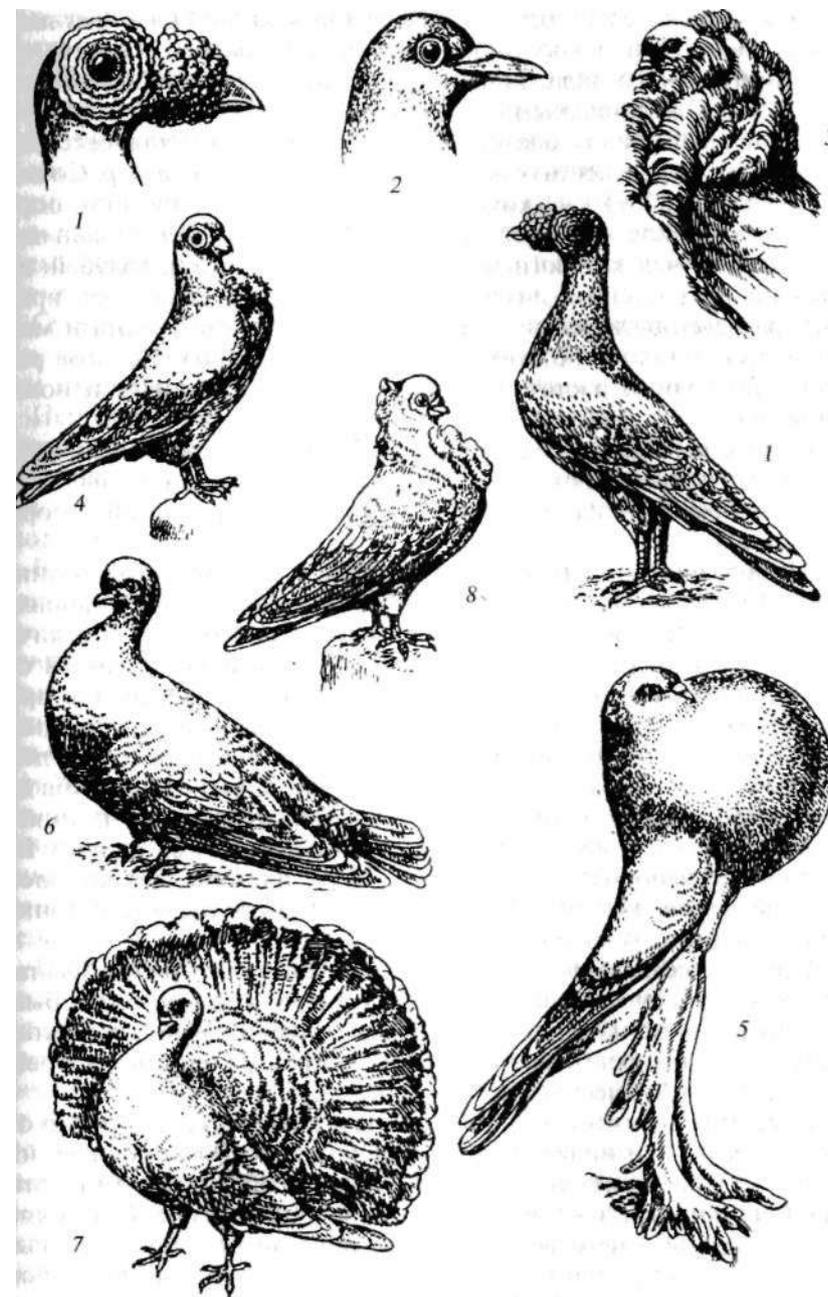


Рис. 2.16. Породы домашних голубей:
1 — голец; 2 — дикий голубь; 3 — якобинец; 4 — совиный голубь; 5 — дутыш; 6 — турман; 7 — трубастый голубь; 8 — кудрявый голубь

Искусственный отбор — выбор человеком наиболее ценных в хозяйственном и декоративном отношении особей животных и растений данного вида, породы или сорта для получения от них потомства с желательными свойствами.

На первых этапах одомашнивания отбор проходил бессознательно, без определенных целей — *бессознательный отбор*. Со второй половины XVIII в., когда искусство селекции достигло определенных успехов, осуществляется *методический отбор*. Дарвин внимательно изучал каталоги выставок собак, лошадей, голубей, декоративных растений, литературу по сельскому хозяйству, практику разведения лошадей, пород крупного рогатого скота и многое другое. Стало ясно, что число пород животных и сортов растений постоянно растет, у них появляются все новые и новые свойства.

Сейчас *селекция* справедливо рассматривается не только в качестве отрасли сельского хозяйства, но и как самостоятельная наука, разрабатывающая методы создания сортов растений и пород животных.

Много внимания и времени Ч. Дарвин уделил исследованию механизма и результатов искусственного отбора. Было установлено, что важнейшей особенностью искусственного отбора, отличающего его от естественного, является то, что искусственный отбор проводится человеком по отдельным интересующим его признакам. Некоторые отобранные человеком признаки в природных условиях неблагоприятны для вида и не могли развиваться под действием естественного отбора: гипертрофированный зоб голубя дутыша, несоразмерно длинный хвост у петухов породы феникса, избыточная масса мясных пород крупного рогатого скота и пр. Естественный отбор благоприятствует развитию лишь тех комплексов признаков, которые повышают приспособленность организмов к внешним условиям.

При искусственном отборе, нередко как побочный результат, проявляется фенотипический эффект генов, которые ранее были блокированы так называемыми генами-репрессорами. В результате этого диапазон фенотипической изменчивости организма повышается, а его жизнеспособность снижается.

Известны две основные формы проведения искусственного отбора: массовый и индивидуальный. При массовом искусственном отборе осуществляется выбраковка всех особей, фенотип которых (для животных — не только морфофизиологический облик, но и поведение) не отвечает требованиям породы или сортовым стандартам. При таком отборе сохраняется постоянство свойств пород и сортов. Другая форма искусственного отбора — индивидуальный отбор, который подразумевает отбор отдельных особей, отличающихся стойкой наследственностью по интересующим человека признакам. С помощью индивидуального искусст-

венного отбора человек совершенствует породные и сортовые качества.

Гибридизация является одним из главных методов современной селекции и служит для получения хозяйственно ценных форм культурных растений и домашних животных. Гибридизация — это процесс получения гибридов, в основе которого лежит объединение генетического материала разных клеток в одной. При использовании метода *внутривидовой гибридизации* полученные гибриды гетерозиготны по многим генам, в том числе по анализируемому.

Существует и другой метод — метод *отдаленной гибридизации*. При скрещивании форм, принадлежащих разным систематическим группам, происходит объединение разных геномов.

Первое поколение гибридов обычно характеризуется явлением гетерозиса, выражающимся в лучшей приспособляемости, более высокой плодовитости и жизнестойкости образовавшихся форм. При отдаленной гибридизации полученные гибриды обычно не плодовиты.

В 1960-е гг. получила развитие *гибридизация соматических клеток* с формированием общего ядра. Гибридизацию соматических клеток осуществляют *in vitro* (в пробирке). Установлено, что соматическая гибридизация может иметь место между клетками крайне отдаленных видов, гибридизация которых половым путем практически невозможна. Это перспективное направление биотехнологии получило название *клеточной инженерии*. В 1972 г. в лаборатории П. Берга (США) была получена первая гибридная ДНК — так возник новый раздел молекулярной генетики — *генная инженерия*. Генная инженерия связана с созданием новых комбинаций генетического материала, способного размножаться в клетке-хозяине и синтезировать собственные вещества и поставлять продукты обмена.

Полиплоидия — это наследственные изменения, связанные с кратным увеличением числа хромосом. Полиплоидия играет важную роль в эволюции форм культурных и дикорастущих растений. Предполагают, что более 30 % всех видов культурных растений возникло в результате полиплоидии. Полиплоидные растения получают методом отдаленной гибридизации. Известно, что полиплоиды отличаются крупными размерами, повышенным содержанием в клеточном соке ряда веществ, высокой устойчивостью к неблагоприятным внешним воздействиям. Метод полиплоидии широко используется в селекции растений для создания высокоурожайных, устойчивых к болезням сортов.

Искусственный мутагенез — процесс провоцирования мутаций, контролируемый человеком. Мутации получают с помощью химических (алкилирующие соединения, чужеродные ДНК или РНК, аналоги азотистых оснований нуклеиновых кислот) или физичес-

ких мутагенов (рентгеновские лучи, гамма-излучение, протоны, тепловые и быстрые нейтроны). В селекции мутагенез используют для получения перспективных форм животных, растений и микроорганизмов. Наиболее перспективен мутагенез в селекции микроорганизмов: грибов, водорослей, бактерий.

2.3.4. Селекция растений

Селекция растений направлена на выведение хозяйственно ценных сортов культурных растений. В селекции растений широко применяют методы отбора и гибридизации.

Отбор. В селекции растений в зависимости от особенностей их размножения применяют *массовый* и *индивидуальный отбор*. Массовый отбор применим к перекрестноопыляющимся растениям. Селекционеры работают с большой группой особей растений, обладающими желательными для человека свойствами. При этом массовый отбор не ведет к выделению однородного в генотипическом отношении материала, поскольку в популяциях перекрестноопыляющихся растений велик процент гетерозиготных особей. Многие современные сорта ржи, получившие широкое распространение, выведены методом массового отбора, например сорт Вятка. Сорт, выведенный данным методом, не является генетически однородным, и массовый отбор приходится периодически проводить заново, т. е. осуществлять так называемый многократный массовый отбор.

Индивидуальный отбор в отличие от метода массового отбора применим в селекционной работе с самоопыляющимися растениями. Этот метод используется в селекционной работе с такими злаками, как пшеница, ячмень, овес. Сущность индивидуального отбора заключается в выделении отдельных особей с необходимыми признаками и получение от них потомства. Потомство одной самоопыляющейся особи носит название *чистой линии*. Все особи чистой линии гомозиготны. Полученный в результате индивидуального отбора сорт состоит из одной или нескольких гомозиготных чистых линий.

Самоопыление повышает гомозиготность особей, способствует закреплению наследственных свойств. Но в целом это приводит к снижению жизнеспособности, к постепенному вырождению. Проблема заключается в том, что большинство мутаций рецессивны и вызывают неблагоприятные изменения на генном уровне. Однако со временем в чистых линиях в результате некоторых мутаций образуются гетерозиготные особи, у которых рецессивные мутации не проявляются.

Вегетативным путем возможно сохранение и размножение гетерозиготных форм. При половом размножении свойства сортов

состоящих из гетерозиготных особей, не сохраняются — в потомстве наблюдается расщепление признаков.

Межлинейная гибридизация. Явление гетерозиса. Селекционеры давно замечали, что при скрещивании друг с другом генетически отдаленных форм, нередко появляются особи, отличающиеся повышенной жизнестойкостью и высокими показателями урожайности — в 1,5—2 раза выше урожайности сорта. Такое явление получило название *гетерозиса*. Эффект гетерозиса, или гибридной силы, также проявляется при проведении перекрестного опыления между самоопыляющимися чистыми линиями. Этот метод получил название *межлинейной гибридизации*. По-видимому, в основе явления гетерозиса лежит высокая гетерозиготность гибридов. Во втором и последующих поколениях эффект гетерозиса снижается.

В селекционной работе обычно сочетают скрещивание и искусственный отбор. У самоопыляющихся форм отбор эффективен лишь до момента получения чистых линий. Сам по себе отбор в чистых линиях малорезультативен, поскольку генетическое разнообразие исходного материала невелико. В таких ситуациях наследственные изменения возможны лишь благодаря мутациям. Для изменения свойств чистой линии проводят гибридизацию, приводящую к комбинативной изменчивости. После этого отбор снова действует эффективно.

Полиплоидия и отдаленная гибридизация. Как вы уже знаете, многие культурные растения являются полиплоидами, т.е. содержат более двух гаплоидных наборов хромосом. Такие растения отличаются более крупными размерами, повышенной плодовитостью и высокой устойчивостью к заболеваниям и действию различных факторов окружающей среды.

Полиплоидами являются такие продовольственные культуры, как картофель, пшеница, овес. Для получения новых высокопродуктивных сортов культурных растений используют метод *отдаленной гибридизации*. Это скрещивание растений разных видов и даже родов. В результате отдаленной гибридизации могут быть получены совершенно новые формы культурных растений: известны гибриды ржи и пшеницы, пшеницы и злака эгилопс. У отдаленных гибридов обычно нарушен нормальный процесс созревания половых клеток.

Заметное морфологическое несходство родительских хромосом практически делает невозможным процесс их конъюгации, что приводит к нарушению хода мейоза. Еще большие нарушения наблюдаются, если родительские растения имеют различные диплоидные наборы хромосом. Все сказанное приводит к бесплодию отдаленных гибридов.

Проблему восстановления плодовитости отдаленных гибридов решил отечественный генетик Г.Д.Карпеченко, который в 1924 г.

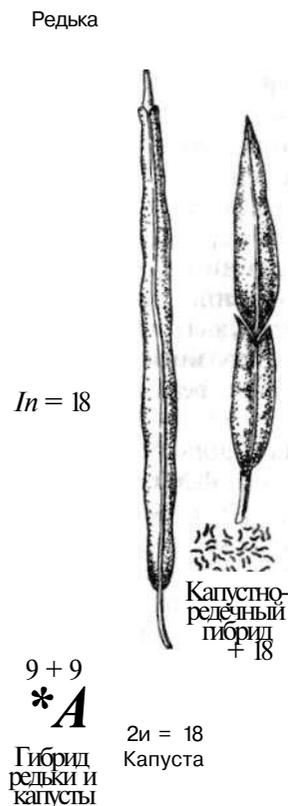


Рис. 2.17. Процесс преодоления бесплодия межвидового гибрида на основе полиплоидии

на основе полиплоидии получил капустно-редечный гибрид (рис. 2.17).

И капуста, и редька в диплоидном наборе имеют по 18 хромосом и по 9 в гаплоидном наборе. Но поскольку хромосомы капусты и редьки не могут конъюгировать друг с другом и процесс образования гамет нарушается, гибрид абсолютно бесплоден. Тогда Г. Д. Карпеченко добился удвоения числа хромосом гибрида ($2n = 36$). В полученном гибриде оказалось два полных диплоидных набора хромосом капусты и редьки. В подобной ситуации стал возможен мейоз, поскольку теперь у каждой хромосомы есть своя парная. Иными словами, «капустные» хромосомы конъюгировали между собой, а «редечные» — между собой. В гаметах было по одному гаплоидному набору капусты и редьки ($9 + 9 = 18$). При слиянии гамет образовалась зигота с 36 хромосомами ($2n = 36$). Полученный капустно-редечный гибрид оказался плодовитым. Он не расщепляется на родительские формы, поскольку хромосомы редьки и капусты всегда оказываются вместе. Стручки капустно-редечного гибрида являются чем-то средним между стручками капусты и редьки. Таким образом, было получено совершенно новое, неизвестное в природе растение.

2.3.5. Достижения селекции растений

Селекционная работа, проводимая на основе достижений генетики, направлена на создание новых и улучшение существующих сортов растений. В селекции используются методы гибридизации и отбора.

Работы И.В.Мичурина. Выдающийся русский селекционер И. В. Мичурин (1855— 1935) на основе методов межсортовой и отдаленной гибридизации, искусственного отбора и воздействия факторами среды (температура, влажность) достиг крупных практических результатов в создании новых сортов плодово-ягодных культур. Ученый показал возможность управления доминированием. Если гибриды выращивать на хорошо удобренных почвах, то у них фор-

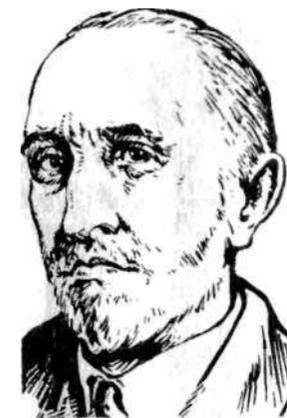
мируются свойства более культурного высокопродуктивного сорта. Благодаря работам И.В.Мичурина многие южные сорта плодовых растений стали выращивать в средней полосе России. Например, яблоня Славянка была выведена в результате гибридизации Антоновки с южным сортом Ранет ананасный.

Много внимания И. В. Мичурин уделял скрещиванию географически удаленных форм и их внедрению в новые регионы. Так был создан сорт яблони Бельфлер-китайка (исходные формы: китайская яблоня из Сибири и Бельфлер желтый из Америки). От сибирской Китайки новый сорт унаследовал морозоустойчивость и стойкость к болезням, а от американской — высокие вкусовые качества. А знаменитый сорт груши Бере зимняя Мичурина получен в результате скрещивания уссурийской груши и сорта из Франции Бере-рояль.

При создании сорта Бельфлер-китайка был использован *метод ментора*. Суть метода в том, что признаки развивающегося гибрида изменяются под влиянием привоя или подвоя. Возможны два основных варианта. В первом варианте гибридный сеянец служит привоем и его прививают на взрослое плодоносящее растение (подвой). Во втором случае гибридный сеянец сам выступает в качестве подвоя — к нему прививают черенок (ментор) от того сорта, признаки которого желательно получить у гибрида. В частности, для получения Бельфлер-китайки был использован второй вариант. В качестве ментора выступил сорт Бельфлер — он способствовал фенотипическому проявлению (доминированию) у гибрида генов от Бельфлера, не меняя при этом генотипа гибрида.

Методом отдаленной гибридизации И. В. Мичурин получил гибриды рябины и боярышника, сливы и терна, малины и ежевики. Созданные гибриды представляют собой сложные гетерозиготы, и для сохранения их свойств в потомстве гибриды размножают вегетативным путем — прививками, отводками и др.

Достижения в селекции зерновых культур. Для России основной зерновой культурой является пшеница. Известный отечественный селекционер академик Н. В. Цицин, используя метод отдаленной гибридизации и полиплоидизации, получил ценные сорта зерновых культур. Н. В. Цицин осуществил гибридизацию пшеницы и пырея. Полученные растения выдерживают морозы до -35°C . А в результате гибридизации пшеницы с рожью была получена новая высокоурожайная кормовая и зерновая культура, названная три- 'кале (*Triticum* — пшеница и *Secale* — рожь). По урожайности,



Иван Владимирович Мичурин

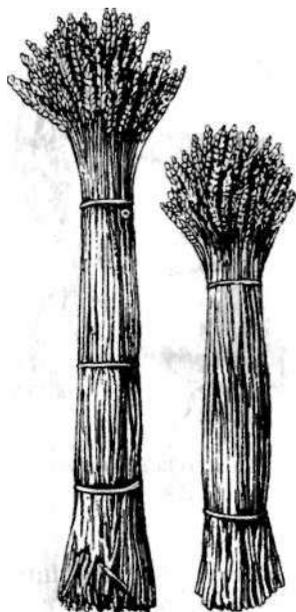


Рис. 2.18. Новый сорт, полученный методом искусственного мутагенеза

питательной ценности тритикале превосходит родительские формы.

Целый ряд высокоурожайных сортов пшеницы был создан академиком П. П. Лукьяненко. Наиболее известен сорт пшеницы Безостая-1 (урожай до 50 ц/га). Урожайность сортов Аврора и Кавказ достигает 100 ц/га. Высокими хлебопекарными качествами отличается сорт пшеницы Саратовская 29, выведенный селекционерами А. П. Шехурдиным и В. Н. Мамонтовой.

Методом искусственного мутагенеза был выведен сорт яровой пшеницы Новосибирская-67. Сорт был получен в результате облучения рентгеновскими лучами сорта Новосибирская-7. Новосибирская-67 отличается устойчивостью против полегания, высокой урожайностью и вкусовыми качествами (рис. 2.18). Высокой урожайностью и хорошей зимостойкостью обладают сорта сибирской озимой пшеницы Лютеценс-4 и Багратионовка. Эти сорта были созданы в Институте цитологии и генетики (г. Новосибирск).

2.3.6. Селекция животных

Селекция животных, как и селекция растений, базируется на наследственной изменчивости и искусственном отборе, способствующем фенотипическому проявлению желательных для человека признаков (хозяйственно ценных, декоративных). В то же время селекция животных имеет свои особенности, вытекающие из самой природы животных. Все одомашненные животные (позвоночные и беспозвоночные) размножаются только половым путем. Наземные позвоночные животные (птицы, млекопитающие) имеют немногочисленное потомство, поэтому для селекционной работы значительную ценность может представлять каждая отдельная особь.

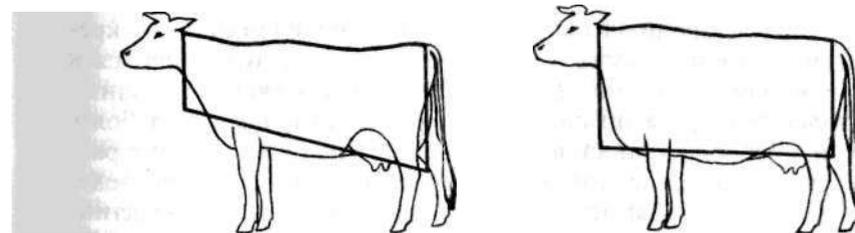
Любой организм представляет собой целостную систему, в которой наблюдается тесная взаимосвязь и взаимозависимость между отдельными органами тела и внешним его строением. В зоотехнии учитывают всю совокупность признаков, как внешних (*экстерьер* — внешние формы телосложения животного), так и внутренних (*интерьер* — внутреннее строение органов и тканей, биохимические и физиологические особенности организма животного),

обуславливающих продуктивность породы и ее племенные качества. Развитие многих хозяйственно важных признаков связано с определенным телосложением (экстерьерные признаки) сельскохозяйственного животного, что принимают во внимание в селекционной работе. Например, заметно различается телосложение шортгорнского (мясного) и джерсейского (молочного) крупного рогатого скота (рис. 2.19). Установлена закономерность: улучшение питания положительно сказывается на развитии желательного признака — у мясных пород наблюдается увеличение массы, у молочных — удоя.

Первым этапом селекции животных было их приручение. Влияние приручения животных на изменчивость исследовано академиком Д. К. Беляевым. Выяснено, что одомашнивание животных значительно ослабило действие стабилизирующего отбора. Ослабление отбора сопровождалось расширением диапазона изменчивости. На базе повышенной изменчивости человек проводил отбор желательных признаков: у крупного рогатого скота — на мясные и молочные качества, у овец — на количество и качество шерсти и т.д.

В настоящее время интенсивно развивается такая отрасль хозяйства, как пушное звероводство. Пушные звери, составляющие основу национального пушного богатства страны (лисица, песец, норка, соболь, хорек, куница и др.), содержатся в специальных звероводческих фермах и проходят первый этап одомашнивания — приручение (рис. 2.20). Параллельно проводится интенсивная селекционная работа. Например, у американской норки получены сотни цветных вариаций окраски меха. Из песцов особую ценность представляет голубой песец (островная форма песца), которого в нашей стране разводят начиная с 1930 г. У лисиц ценится мех темных (чернобурых) лисиц. Очень ценен для пушного звероводства соболь, распространенный в России от Урала до Тихого океана, особенно мех баргузинского соболя (Баргузинский заповедник, Байкал).

Методы селекции животных. В селекционной работе большое значение имеет знание родословной, свойств и признаков родителей, что позволяет успешнее проводить подбор производителей



2.19. Представители мясного (справа) и молочного (слева) направлений в селекции крупного рогатого скота

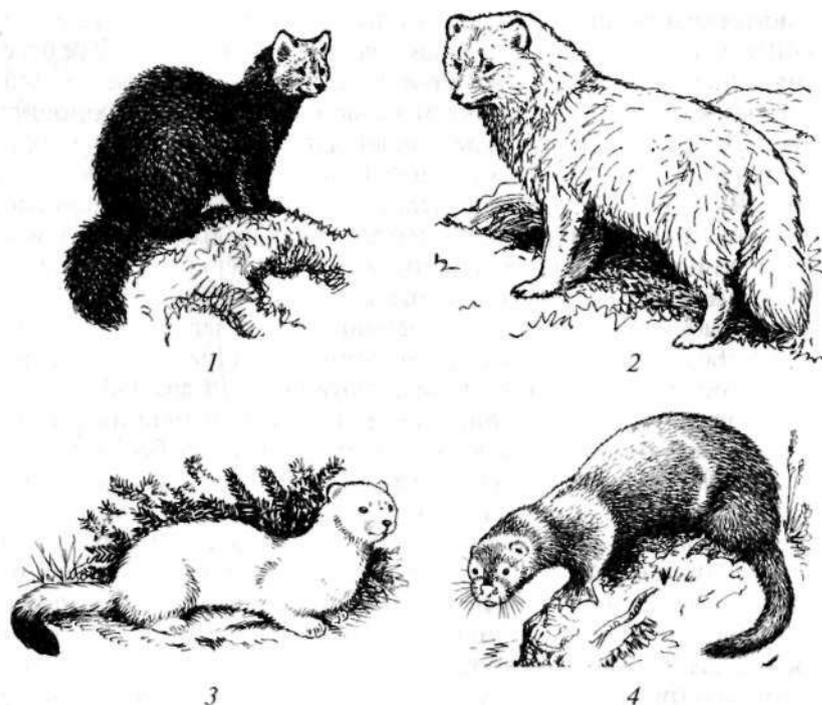


Рис. 2.20. Пушные звери:

1 — соболь; 2 — песец (в зимнем меху); 3 — горностай (в зимнем меху); 4 — выдра

для получения необходимых качеств у потомства. В племенных хозяйствах ведут *племенные книги*, в которых учтены экстерьерные признаки и продуктивность родительских форм за большое число поколений. Все это позволяет с той или иной степенью вероятности прогнозировать генотип потомков и их фенотипические качества.

В животноводстве применяют два типа скрещивания: неродственное и родственное. *Неродственное скрещивание* в сочетании со строгим отбором особей способствует стабилизации свойств породы или даже их улучшению в ряду последующих поколений. При скрещивании различных пород животных или пород, относящихся к разным видам, получают потомство, превосходящее исходные родительские формы по своим размерам и отличающееся более высокой жизнеспособностью. Это явление (такое же, как и у растений) носит название *гетерозиса*, или *гибридной силы*. В последующих поколениях эффект гетерозиса не проявляется. В практике птицеводства и животноводства гибриды первого поколения, обладающие повышенной мощностью, используются в хозяйственных целях.

Близкородственное скрещивание осуществляют в случаях, когда необходимо большинство генов породы перевести в гомозиготное состояние. Близкородственное скрещивание приводит к закреплению хозяйственно ценных признаков. Сохранение желательных признаков у потомства объясняется его гомозиготностью по этим признакам. Вместе с тем такое скрещивание приводит к ослаблению животных, повышенной восприимчивости их к заболеваниям. Для того чтобы избежать негативных тенденций, после близкородственного скрещивания проводят скрещивание различных линий. При этом рецессивные гены переходят в гетерозиготное состояние и не проявляются в фенотипе породы.

Успехи в селекции животных. Используя достижения генетики и методы современной селекции, животноводы получили много замечательных пород животных.

Было обнаружено, что у некоторых видов домашних животных возможна полиплоидия. Отечественный биолог Б.Л.Астауров (1904—1974), используя метод отдаленной гибридизации и полиплоидию, создал полиплоидную форму тутового шелкопряда, в геноме которого находятся хромосомы двух разных видов.

Большое значение в создании новых устойчивых пород имеет скрещивание домашних животных с дикими формами. Так, Н. С. Батурин и Я.Я.Лусис провели серию скрещиваний дикого барана архара с овцами-мериносами и получили новую породу — архаро-мериноса, сочетающую в себе высокие качества шерсти тонкорунных овец и отличную приспособленность к условиям высокогорья, характерную для архара. Ученые-селекционеры ведут работу по созданию новой породы крупного рогатого скота, выдерживающего суровые условия высокогорий. В частности, успешно проводятся работы по гибридизации яка с крупным рогатым скотом. У потомства, полученного от такого скрещивания, проявляется эффект гетерозиса. Самцы от подобного скрещивания бесплодны, но самки плодовиты.

Тот же эффект гетерозиса проявляется при скрещивании кобылы с ослом. Полученные гибриды (мулы) выносливее исходных родительских форм, обладают большей физической силой и живут значительно дольше. Но мулы бесплодны.

От дикого предка свиней — кабана были выведены европейские породы (рис. 2.21). Высокопродуктивную породу свиней создал отечественный селекционер академик М.Ф.Иванов серией скрещиваний в сочетании с жестким отбором между беспородной украинской свиньей и белой английской (рис. 2.22). В результате сложной и длительной селекционной работы получена новая высокопродуктивная порода — белая степная украинская свинья. От украинской свиньи она унаследовала высокую плодовитость, хорошую выносливость и неприхотливость, а от английской породы — большую массу и отличные мясные качества.



Рис. 2.21. Кабан — дикий предок европейских пород свиней

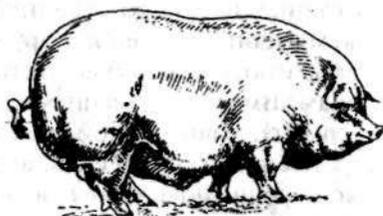


Рис. 2.22. Матка крупной йоркширской породы свиней

В средней полосе России на основе местного поголовья путем строгого подбора производителей была создана костромская порода крупного рогатого скота. Продуктивность костромских коров по молоку достигает 15 — 16 тыс. л в год.

2.3.7. Селекция микроорганизмов и биотехнология

Селекция микроорганизмов. Микроорганизмы были открыты в XVII в. голландским натуралистом Антони ван Левенгуком (1632 — 1723). К микроорганизмам относятся прокариоты (бактерии) и эукариоты (микроскопические грибы и водоросли, простейшие). Иногда к микроорганизмам относят вирусы. Микроорганизмы распространены повсеместно (в воздухе, воде, почве) и играют исключительную роль в круговороте веществ в биосфере. Велико значение микроорганизмов для человека. Они используются в разных областях промышленности, медицины и сельского хозяйства, в хлебопечении, получении кормового белка, виноделии, производстве молочнокислых продуктов, аминокислот, витаминов, некоторых ферментов, производстве силоса, для биологической защиты растений, очистки сточных вод и др.

Трудно переоценить значение антибиотиков для человека. Антибиотики — это особые химические вещества, образующиеся в результате жизнедеятельности микроорганизмов и способные в малых дозах оказывать избирательное токсическое действие на другие микроорганизмы и клетки злокачественных опухолей. Витамины, необходимые для человека, также вырабатываются некоторыми микроорганизмами.

Методами современной селекции выводят наиболее продуктивные формы полезных микроорганизмов. Например, для производства необходимых антибиотиков и витаминов отбирают микроорганизмы, которые наиболее активно синтезируют соответствующи-

е соединения. В настоящее время в селекции микроорганизмов широко применяется метод экспериментального получения мутаций — искусственный мутагенез. В качестве мутагенов (инициаторов мутаций) выступают рентгеновские или ультрафиолетовые лучи, иногда используют некоторые химические соединения. Так, с помощью искусственного мутагенеза удается значительно расширить диапазон наследственной изменчивости микроорганизмов. В результате работ отечественного микробиолога С.И.Алиханяна, связанных с использованием искусственного мутагенеза, в промышленности антибиотиков удалось получить мутированные формы, продуктивность которых в десятки раз выше, чем у исходных микроорганизмов.

Путем мутагенеза удалось вывести штаммы бактерий и грибов, наиболее продуктивных в синтезе необходимых человеку антибиотиков и витаминов. Например, микроорганизмы получают для производства витаминов V_2 и V_{12} .

Биотехнология. Термин «биотехнология» получил широкое распространение начиная с середины 1970-х гг., хотя хлебопечение, пивоварение, сыроварение, основанные на применении микроорганизмов, известны с незапамятных времен. Биотехнология — это использование живых организмов (особенно микроорганизмов) и биологических процессов в производстве. В биотехнологии используются успехи биохимии, микробиологии, инженерных наук.

С помощью современной биотехнологии разработаны методы биологической очистки сточных вод, защиты растений от вредителей и болезней, производства антибиотиков, ферментов, гормонов и других биологически активных веществ. Разработаны промышленные методы получения белков, аминокислот. Отходы нефтяной промышленности создают питательную среду для некоторых бактерий и дрожжей. Созданный ими белок используется как полноценная кормовая добавка: он богат ценной незаменимой аминокислотой лизином. Нехватка лизина в растительной пище ведет к задержке роста сельскохозяйственных животных.

Развитие *клеточной и генной (генетической) инженерии* позволяет получать ценнейшие препараты: инсулин, интерферон, гормон роста человека и т.д. Методами клеточной инженерии получают культуры клеток или тканей, которые в дальнейшем могут использоваться для продукции ценных веществ, которые обычно синтезирует целый организм. Клеточная инженерия позволяет также получать гибриды на основе соединения не половых, а соматических клеток. Таким методом были получены продуктивные соматические гибриды картофеля, томатов, некоторых плодово-ягодных культур. Большое значение для медицины, в частности, для промышленного производства ценных лекарственных препаратов, имеет метод гибридизации животных клеток. Например, гибриды

раковых клеток и клеток крови в больших количествах вырабатывают соединения, повышающие иммунитет организма.

На основе генной инженерии возникла новая отрасль фармацевтической промышленности — «индустрия ДНК». Так, посредством рекомбинантных ДНК был получен инсулин человека (хумулин). С помощью генной инженерии были разработаны методы перестройки генов некоторых прокариот, что позволяет управлять основными жизненными процессами организма. Методы перестройки генов (встраивание в него отдельных генов или, наоборот, их вычленение) реальны к применению и на одноклеточных эукариотах.

Методами генной инженерии удалось встроить ген человека, ответственный за синтез определенного белка в генотип бактерии кишечной палочки. В генной инженерии наиболее часто в качестве клетки-хозяина используют кишечную палочку. Бактерии кишечной палочки со встроенным геном инсулина — основа промышленного производства этого ценнейшего гормонального препарата, используемого для лечения диабета.

С помощью кишечной палочки также синтезируют интерфероны — белки, подавляющие (ингибирующие) размножение вирусов. На базе биотехнологии родилась и интенсивно развивается микробиологическая промышленность. Современная микробиологическая промышленность выпускает высокоэффективные кормовые добавки, препараты для защиты растений от вредителей и болезней, бактериальные удобрения, препараты, используемые в пищевой, химической промышленности и других отраслях народного хозяйства.

Контрольные вопросы

1. Что изучает селекция? Что такое порода, сорт, штамм?
2. Когда начался процесс одомашнивания растений и животных?
3. Приведите примеры основных домашних животных. Какие животные были их дикими предками?
4. Одомашнивание каких видов животных продолжается в настоящее время?
5. Какие растения называют культурными?
6. Приведите примеры лекарственных растений.
7. Перечислите названия центров происхождения культурных растений, выделенных Н.И.Вавиловым.
8. Из какого центра произошло наибольшее число видов культурных растений?
9. Пользуясь таблицей, назовите центры происхождения пшеницы, картофеля, кофе, капусты, риса, винограда.
10. Какие культурные растения были одомашнены раньше всего?
11. Какие методы используются в селекционной работе?

12. Назовите известные вам породы собак.
13. Какие породы кошек вы знаете?
14. Покажите роль искусственного отбора в возникновении пород домашних животных и сортов культурных растений.
15. В чем основное отличие искусственного отбора от естественного?
16. В каких случаях человек применяет массовый отбор, а в каких — индивидуальный?
17. В каких случаях используется метод отдаленной гибридизации?
18. Что такое искусственный мутагенез? В селекции каких групп организмов данный метод наиболее перспективен?
19. Приведите примеры использования массового и индивидуального отбора в селекции растений.
20. Почему явление гетерозиса нередко называют эффектом гибридной силы?
21. При каких условиях проявляется эффект гетерозиса?
22. Приведите примеры полиплоидных культурных растений.
23. С какими целями в селекции растений используют метод отдаленной гибридизации?
24. Каким образом была решена проблема восстановления плодovitости отдаленных гибридов? С именем какого ученого связано решение этой проблемы?
25. Расскажите о вкладе И.В.Мичурина в селекцию плодово-ягодных культур.
26. С какой целью И. В. Мичурин скрещивал между собой географически удаленные формы плодово-ягодных культур?
27. В каких случаях селекционеры используют метод ментора?
28. Почему гибриды, полученные методом отдаленной гибридизации, размножают вегетативным путем?
29. Оцените вклад отечественных ученых в селекцию зерновых культур.
30. Что такое экстерьер и интерьер? Насколько эти признаки важны в селекции животных?
31. Какие виды пушных зверей вы знаете? Какая отрасль животноводства занимается их разведением?
32. Где в природе встречаются баргузинский соболь и голубой песец?
33. С какой целью ведут племенные книги?
34. В каких случаях при скрещивании животных проявляется эффект гетерозиса?
35. Какие типы скрещивания применяют в животноводстве?
36. Расскажите об успехах отечественных селекционеров-животноводов.
37. Когда и кем были открыты микроорганизмы?
38. В каких отраслях хозяйства используют микроорганизмы?
39. Когда возникла биотехнология? Какие основные задачи стоят перед биотехнологией?
40. Какие ценнейшие лекарственные препараты были получены методами клеточной и генной инженерии?
41. Чем занимается «индустрия ДНК»?

Глава 3

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

3.1. Общая характеристика биологии в додарвиновский период

3.1.1. Эволюционные идеи в античном мире

История развития естествознания в античный период тесно связана с развитием философии. Известные греческие философы-материалисты V—II вв. до н.э. были одновременно и естествоиспытателями. Они пытались понять и объяснить различные природные явления.

Развитие научных представлений происходило в борьбе с религиозно-мифологическими верованиями. В религиозных мифах причудливо соединялись фантастика и результаты простейших наблюдений над жизнью природы, все проявления которой объяснялись деятельностью разных богов. Считалось, что от воли богов зависит и жизнь людей. Этим фантастическим верованиям первые философы-материалисты противопоставляли свои взгляды, носившие стихийно-диалектический характер. Они полагали, что в природе существуют бесконечные сплетения связей и взаимодействий, в ней происходит постоянное движение, изменение всего существующего. Мир не создан богами, а возник из хаоса и с тех пор находится в постоянном движении. Все, что существует в природе, согласно их воззрениям, определяют четыре стихии: земля, вода, воздух, огонь. Каждая из этих стихий олицетворяет определенное состояние материи. Так, земля как стихия понималась в смысле твердой субстанции материи, вода — жидкой, воздух — газообразной. Огонь, по представлению античных философов, олицетворял более тонкую и легкую субстанцию, чем воздух. Эти стихии, видоизменяясь, переходят друг в друга. Так, Гераклит Эфесский (VI в. до н.э.) считал, что мир не создан никем из богов. В нем нет ничего застывшего, все находится в постоянном движении. Все течет, все изменяется, как вода в реке. Известно, что нельзя дважды войти в одну и ту же реку, так как в ней текут уже другие воды. По мнению Гераклита, все живые существа, и человек в том числе, развились естественным путем из первичной материи. В трудах великого философа и естествоиспытателя древности Ари-

стотеля (384 — 322 г. до н.э.) имеются высказывания о развитии живой природы, основанные на знании общего плана строения высших животных (в книгах Аристотеля упоминается около 500 разных видов), гомологии и корреляции их органов. Аристотель считал материальную субстанцию пассивной и развитие ее объяснял действием невещественного активного начала — души. Вся природа, по его мнению, одушевлена. В живых организмах душа является животворящим началом, которое приводит материю к осуществлению внутренней цели, к завершению развития организма определенной формы.

Живое, по Аристотелю, характеризует три основных признака: питание, необходимое для роста и размножения; ощущение, заставляющее организмы двигаться; мышление. Эти признаки определяются свойствами души. Души разных организмов различны: есть душа питающая (у растений), душа чувствующая (у животных) и душа разумная (у человека). Каждая из них по-своему определяет целеустремленное развитие живого тела. Исходя из представлений о душе, Аристотель объяснял необходимость полового размножения тем, что самка дает потомкам пассивную материю, нужную для развития зародыша, а самец — животворящее начало.

Аристотель допускал самозарождение растений и некоторых животных (губок, кишечнополостных, моллюсков, насекомых и рыб). Он признавал существование промежуточных форм между растениями и животными.

В древности была глубоко разработана идея единства всей природы. Ярким выражением такого подхода стала знаменитая «лестница существ» Аристотеля, начинающаяся минералами и кончающаяся человеком. Однако в этой объединяющей «лестнице» не было идеи развития: существование высших ступеней не предполагало их развитие из низших.

Животных Аристотель разделил на две большие группы: «обладающих кровью» и имеющих спинной хребет (позвоночные — в современном понимании) и «бескровных», к которым относятся все беспозвоночные. Так впервые произошло деление животных на позвоночных и беспозвоночных, сохранившееся до нашего времени. Отвлеченно-умозрительный характер взглядов древних философов и естествоиспытателей не привел к объединению плодотворной идеи единства природы с идеей ее развития от простого к сложному.

Как Аристотель в зоологии, основу ботанических знаний античности создал его ученик и последователь Теофраст (372 — 287 г. до н.э.). Он описал 400 видов растений, исследовал их органы. В его трактатах содержатся сведения о жизнедеятельности (физиологии) растений, их практическом значении.

Фундаментальные труды Аристотеля «О частях животных», «История животных» и Теофраста «Исследования о растениях», обобщающие биологические знания того времени, оказали решающее влияние на последующее развитие биологии.

Позже известный естествоиспытатель Древнего Рима Плиний Старший (23 — 79 г. до н.э.) создал 37 томов «Естественной истории» — фундаментальных, хотя и компилятивных, а местами фантастических сочинений, излагающих известные

тогда научные сведения о почве, растениях и животных. Он описал еще 155 видов животных, не известных Аристотелю, дал, видимо, первую экологическую классификацию животных, разделив их на наземных, водных и воздушных. Труды Плиния Старшего, погибшего в Помпее при извержении Везувия, были изданы его племянником Плинием Младшим.

Наряду с сочинениями Аристотеля, Теофраста труды Плиния Старшего и римских философов и естествоиспытателей стали основой, с которой начали свои исследования европейские ученые эпохи Возрождения.

Итак, за тысячелетие античная цивилизация дала миру следующие важнейшие естественно-научные идеи (по Н.Н.Воронцову, 1999):

- единство и материальность мира;
- естественность возникновения жизни на Земле;
- возможность трансформации одних форм в другие;
- существование градации форм от высших к низшим («лестница существ» Аристотеля);
- представления о целостности организма и о существовании в нем коррелятивных связей органов и их частей;
- усложнение организации в процессе индивидуального развития организма и приобретение зародышем специфических черт на поздних этапах развития.

3.1.2. Состояние естественно-научных знаний в Средние века и эпоху Возрождения

Упадок биологических знаний в Средние века. После успешного развития естествознания в древнем мире в Западной Европе (V—VI вв. н.э.) наступило мрачное средневековье, «темная ночь для естественной истории», продлившаяся до XIV—XV вв., до эпохи Возрождения, поэтому средние века немного добавили к научному познанию органического мира по сравнению с античностью.

Огромную роль в большинстве европейских стран стала играть католическая церковь, активно насаждавшая религиозное мировоззрение. Людей преследовали не только за высказывание своего мнения о развитии природы, но и за чтение книг древних философов. Насильственное внедрение веры в науку превратило ее в придаток религии. Изучение природы было фактически запрещено. Сотни талантливых ученых были уничтожены, сожжены тысячи древних книг. Только в Испании при господстве инквизиции (от лат. *inquisitio* — расследование, трибунал католической церкви по борьбе с инакомыслием, действовавший с XIII в.) были сожжены на кострах 35 тыс. человек и 300 тыс. подвергнуты пыткам. В 1600 г. после долгих пыток на костре инквизиции был сожжен величай-

ший мыслитель своего времени Джардоно Бруно, посмеявшийся вопреки запретам церкви утверждать, что мир бесконечен и Солнце не единственная звезда во вселенной. В таких условиях естественно-научные знания накапливались очень медленно, развитие науки искусственно тормозилось.

На более высоком уровне находились культура и наука в арабском мире. Например, известный труд Авиценны (Ибн-Сины) «Канон медицины» содержит не только комментарии к трудам античных авторов, но и оригинальные мысли об изучении растений, животных и самого человека. Последние костры для сжигания «еретиков» были зажжены по приказу испанской инквизиции еще в 1826 г. Однако они не могли заставить науку двигаться вспять. Развитие биологической науки в то время было связано с практической деятельностью людей: обработкой почвы, выращиванием культурных растений, содержанием и разведением домашних животных, рыболовством, охотой на зверей и птиц.

Развитие астрономии и физики привело к совершенствованию оптических приборов, которые стали использовать для рассматривания мелких объектов. Изобретение микроскопа позволило открыть удивительный мир невидимых человеку мельчайших организмов. В результате многочисленных путешествий в тропические районы Африки и Юго-Восточной Азии в Европу стали привозить неизвестные ранее растения и животных. Их демонстрировали публике на выставках, для них создавали специальные музеи. После открытия Америки в Европе стали возделывать картофель, табак, кукурузу, европейцы познакомились с кофе и какао.

История биологии в позднем средневековье связана с развитием образования и появлением в Западной Европе высших школ — университетов, где изучали естественно-научные дисциплины. Возникновение университетов объясняется необходимостью подготовки специалистов для развивающейся промышленности, торговли, культуры. Первые университеты возникли в Италии, Франции, Испании, Великобритании в XI—XIII вв. в Болонье, Салерно, затем в Пизе, Орлеане, Лиссабоне, Севилье, Оксфорде, Кембридже и других городах. Биология успешно развивалась на медицинских и философских факультетах созданных тогда университетов.

История современного естествознания фактически начинается со второй половины XV века, начала эпохи Возрождения, ставшей великим поворотом в развитии науки.

Эпоха Возрождения, или Ренессанс (от фр. *Renaissance* — возрождение), — переходный период (XIV—XVI вв.) в истории науки и культуры стран Западной Европы от Средневековья к Новому времени. Это название стали употреблять итальянские и французские ученые и просветители, подчеркивая тем самым восстановление, возрождение гуманистических, светских традиций ан-

точности. Были переведены на европейские языки и изданы труды античных авторов. Этому способствовало развитие книгопечатания. Получила распространение новая философия природы — натурфилософия. Признается существование объективных законов природы, а высшую силу — бога рассматривали как нечто независимое от природы. Прекрасны и точны анатомические рисунки великого итальянского художника и ученого Леонардо да Винчи (1452—1519). На его картинах изображены своеобразные летательные аппараты, дающие представление о глубине биологических интересов этого величайшего художника эпохи Возрождения.

Успешно развивается зоология. Швейцарец Конрад Геснер (1516—1565) издал 4 тома «Истории животных» (1551—1558). Он расположил материал по томам в систематическом порядке: млекопитающие, птицы, рептилии и амфибии, рыбы и другие водные животные. Внутри каждого тома виды располагались в алфавитном порядке. «История животных» Геснера в эпоху Возрождения сыграла ту же роль, что «Естественная история» Плиния Старшего в античное время. В этот период развиваются также описательная зоология и ботаника.

С созданием микроскопа расширяются возможности исследования живых организмов. Изучаются клеточное строение растений (Р. Гук, 1665), микроскопические организмы, эритроциты, сперматозоиды (А. Левенгук, 1683), движение крови по капиллярам (М. Мальпиги, 1661).

К концу Ренессанса устанавливается относительный компромисс между научными достижениями и официальной религиозной позицией. Признается, что все живое на Земле было создано богом — такое направление и период в развитии биологии называется *креационизмом* (от лат. *creatio* — создание, творение). Важно, что накопленные в этот период конкретные сведения о растениях и животных нуждались в обобщении и создании естественной классификации.

В XVI в. после снятия запрета на вскрытие трупов людей блестящих успехов достигает анатомия. Оригинальный и хорошо иллюстрированный труд «О строении человеческого тела» (1543) создает А. Везалий (1514—1564), заложивший основы анатомии человека. Мигель Сервет (1509—1574), исследовавший кровообращение, закладывает основы физиологии (ученый был сожжен кальвинистами). В 1628 г. свое учение о кровообращении публикует У. Гарвей.

Великие географические открытия, привоз многочисленных коллекций растений и животных способствовали созданию в XVI в. первых гербариев, ботанических, зоологических садов, кунсткамер и музеев. Швейцарский ученый Каспар Баугин (1560—1624) описал около 6000 видов растений. Задолго до К. Линнея он стал использовать бинарную номенклатуру, но применял ее не всегда последовательно. Баугин заложил и основу иерархической системы растений, создав 12 книг. Каждую книгу он разделил на секции, те — на роды, роды — на виды.

Были предложены и экологические классификации растений, когда их делили на деревья, кусты, полукустарники, луковичные, ядовитые и неядовитые, хорошо пахнущие и без запаха и т.д.

MIL"

3.1.3. Предшественники дарвинизма

К концу XVII в. число описанных форм растений и животных стало таким огромным, что специалисты каждый раз испытывали трудности в поисках сведений о каком-либо растении или животном и определении его места в очередной искусственной системе органического мира. Признание божественного происхождения живых организмов затрудняло выяснение родственных связей между ними.

Понадобился гений великого шведского натуралиста Карла Линнея (1707—1778), который своим трудом «Система природы» (I издание 1735 г. состояло из 14 страниц, X, последнее прижизненное, издание 1758 г. имело 1384 страницы) внес порядок в накопленный к тому времени фактический материал о растениях, животных и минералах. Создание основ систематики было первым существенным вкладом в фундамент будущей эволюционной теории. Сын своего времени К. Линней рассматривал вид как стабильный (неизменный) элемент природы, верил в библейскую легенду о сотворении видов. Лишь в последние годы он пришел к ограниченному признанию эволюции, считая, что близкие виды одного рода могли развиваться естественным путем, без участия божественной силы.

Каждое из трех царств природы (растений, животных, минералов) Линней разделил на иерархически соподчиненные категории: классы, отряды, роды, виды. Растения он разделил на 24 класса и 116 отрядов на основе строения органов размножения: числа тычинок и пестиков. Животные были разделены на 6 классов: млекопитающие, птицы, амфибии, рыбы, черви, насекомые. Первые три рассматриваются сейчас почти в тех же объемах, в которых определил их в свое время К. Линней.

Как известно, Линней отнес человека к миру животных и поместил его в один отряд с обезьянами. Это вызвало раздражение ученых-клерикалов, и с 1758 по 1777 г. печатное и устное изложение системы К. Линнея было запрещено римским папой.

Установив принцип иерархичности систематических категорий, Линней способствовал утверждению того, что соседние таксоны связаны не только сходством, но и родством, и чем дальше в системе расположены таксоны, тем меньше степень их родства.

Бинарная номенклатура для обозначения названий растений, впервые предложенная Каспаром Баугином в 1623 г., была введена Линнеем как обязательное условие для описания любого вида растений и животных. При этом вначале необходимо было писать латинское название рода, потом вида, затем фамилию автора, вперые описавшего этот вид.

В книге «Критика ботаники» (1737) Линней сформулировал в тезисной форме правила номенклатуры (названий видов растений), которые положены в основу современных кодексов научной биологической номенклатуры. Линнеем был введен принцип синонимии: необходимость ссылок на другие (если такие были) латинские названия описываемого вида живого организма.

Кроме обязательного описания особенностей морфологии вида Линней предполагал использование и физиологического критерия: возможность получения плодового потомства при естественном размножении (скрещивании) особей одного и того же вида.

Научное наследие К.Линнея включает 180 опубликованных работ. После смерти ученого его коллекции и научный архив были проданы в Англию, где с того времени хранятся в специально созданном Линнеевском обществе — одном из наиболее авторитетных научных обществ мира. В этом обществе в 1858 г. были доложены результаты эволюционных исследований Ч.Дарвина и А.Уоллеса.

В доме К.Линнея, на его родине в г. Упсала (под Стокгольмом) в 1937 г. шведским Линнеевским обществом открыт мемориальный музей.

Историческое значение К.Линнея как провозвестника эволюционизма заключается в том, что он выдвинул иерархический принцип систематических категорий: объединил виды в роды, роды в отряды, отряды в классы.

Развитие эволюционных идей в XVIII — начале XIX в. Открытие с помощью микроскопа в конце XVII в. яйцеклеток и сперматозоидов привело в науке к возрождению идеи античных философов о «вложении» одного маленького организма в другой (как матрешка). Предполагалось, что вложенное в яйцеклетку или сперматозоид миниатюрное существо при формировании взрослого организма лишь растет, разворачивается. Сторонников этой точки зрения стали называть преформистами (от лат. *preformare* — преобразовывать). Их представления не противоречили официальной позиции креационистов о происхождении органического мира в результате одного или нескольких актов творения.

В конце XVIII — начале XIX в. обострилась борьба между сторонниками креационизма, согласно которому органический мир создан творцом, и трансформистами, отстаивавшими мнение о естественном происхождении живых организмов.

Самыми известными учеными-естествоиспытателями того времени были Жорж Кювье, Жоффруа Сент-Илер и Жан Батист Ламарк.

Длительное время они жили в одном доме и совместно работали в Национальном музее естественной истории в Париже. Ж. Б. Ламарк возглавлял кафедру зоологии беспозвоночных (согласно системе К. Линнея, объединившей тогда «червей» и «насекомых»). Жоффруа Сент-Илер стал главой кафедры зоологии позвоночных. Кювье занимался сравнительной анатомией и палеонтологией. Несмотря на разницу в политических и философских взглядах, они вписали блестящие страницы в историю биологии.

Ж.Кювье (1769—1832) был крупнейшим специалистом в области палеонтологии и сравнительной анатомии. Он создал поразительную по точности и полноте коллекцию сравнительно-анатомических рисунков, качество которых не превзойдено и поныне и которые не требуют исправлений и дополнений.

На большом фактическом материале Кювье установил сходство между ископаемыми и современными животными. Он отстаивал идею о неизменности видов животных и их принадлежности к одному из четырех изначальных типов согласно общему для них плану строения: позвоночных, членистых, мягкотелых и лучистых. Кювье доказал существование «корреляций частей тела организма», которые, по его мнению, свидетельствуют о наличии «конечных причин» в необходимости достижения предоставленной богом гармонии в природе.

Чтобы объяснить историческую смену флор и фаун на Земле на границах геологических периодов и эпох, Кювье разработал «теорию катастроф», которые в прошлом уничтожали всех животных, и после каждой катастрофы происходило сотворение новых живых организмов.

Жоффруа Сент-Илер (1772—1844) придерживался противоположных взглядов. Факты, которые Кювье использовал для подтверждения деятельности творца, он рассматривал в качестве доказательства естественного происхождения и изменения живых организмов (*трансформизм*). Так, общность строения тела животных он использовал для доказательства общности их происхождения; отличие современных организмов от ископаемых убеждало его в их способности изменяться под влиянием внешних и внутренних естественных причин. Разногласия между Ж.Кювье и Ж. Сент-Илером вылились в 1830 г. в острую публичную дискуссию между ними на заседаниях Парижской академии наук, которая длилась шесть недель. Признанную победу в споре одержал Кювье.

Несмотря на неоднократно высказывавшиеся гениальные догадки о естественном развитии организмов, эволюции живой природы, в науке до начала XIX в. господствовало мнение о целесообразности установленных в природе порядков, неизменности созданных творцом видов. Впервые целостное эволюционное учение было создано Ж. Б.Ламарком.

Эволюционная теория Ж. Б.Ламарка. Первое целостное эволюционное учение как система доказательств естественного развития органического мира было создано в первой половине XIX в. трудами известного французского биолога и философа Жана Батиста Ламарка (1744—1829) и рядом других ученых, непосредственных предшественников дарвинизма.

Как и многие естествоиспытатели того времени, Ламарк не сразу пришел к занятиям биологией. В течение многих лет он проводил наблюдения за состоянием погоды и начиная с 1799 г. издал 11 томов метеорологических ежегодников, опубликованных в Париже.



Жан Батист Ламарк

24 лет. Он описал множество новых форм, создал фундаментальные труды: «Философия зоологии» (1809) в 2 томах и «Естественная история беспозвоночных животных» (1815—1822) в 7. В них впервые беспозвоночные животные были разделены на 14 классов и 6 ступеней («лестницы существ»), показана близость в организации кольчатых червей, моллюсков и членистоногих. Эти труды, содержащие основы эволюционного учения, оказали существенное влияние на дальнейшее развитие биологии.

Идея эволюции была тщательно разработана и подкреплена многочисленными примерами. В основу учения положено представление о постепенном естественном развитии организмов во времени от простого к сложному и роль внешней среды в этом процессе.

По мнению Ламарка, эволюция организмов происходит на основании внутреннего стремления организма к прогрессу. Другой принцип, положенный Ламарком в основу эволюционного учения, состоит в изначальной целесообразности ответных реакций организмов на изменения среды и их возможности прямого приспособления к этим изменениям.

Ламарк полагал, что вслед за изменением условий среды следует изменение привычек животных; посредством упражнения их органы изменяются в нужном направлении. Так, стремясь сохранить тело сухим, околотовные птицы вытягивают ноги и упражняют их. В результате привычки постоянно вытягивать и удлинять ноги у них образовались длинные, лишённые перьев конечности. Длинная шея, свойственная многим околотовным птицам, развилась в результате тренировки при доставке и корма со дна водоёма, а желание удлинить шею вызывало прилив к ней крови и её усиленный рост.

В качестве примера изменчивости органов у растений под влиянием определенных условий среды Ламарк приводит водяной лю-

ликовал фундаментальный труд «Гидрогеология». Однако наибольшую известность Ж. Б. Ламарку принесли биологические труды. Им же было впервые предложено для науки, изучающей живые организмы, название «биология», сохранившееся до настоящего времени. Из ботанических работ ученого наиболее популярной стала «Флора Франции» (1778), в которой был дан определитель растений, где впервые использовался дихотомический принцип; по нему построены все современные определители растений и животных. Ко времени издания фундаментального труда по эволюции органического мира «Философия зоологии» (1809) Ж. Б. Ламарк, будучи уже хорошо известным ученым, опубликовал 14 томов ботанических сочинений и 13 томов трудов в области метеорологии и геологии.

С 1793—1794 г. Ламарк начал заниматься зоологией, возглавив кафедру беспозвоночных («насекомых и червей») в Национальном музее естественной истории, которой руководил в течение

тик (*Ranunculus aquatilis*). Когда растение развивается под водой, его листья имеют сильно рассеченные на нитевидные доли листовые пластинки. Листья, развившиеся над водой, имеют широкие округлые лопастные листовые пластинки. Приобретенные в результате упражнений в течение жизни признаки организма передаются по наследству.

С этих же позиций Ламарк объясняет происхождение пород домашних животных и сортов культурных растений. По его мнению, природные процессы протекают длительное время, а люди изо дня в день произвольно меняют условия содержания домашних животных и выращивания культурных растений. Поэтому в природе нет такого огромного разнообразия пород собак, которые существуют в домашних условиях. Видимо, когда-то существовала одна изначальная порода собак, близкая к волку, от которой в различных домашних условиях произошли все существующие породы собак. Путем воспитания в разных странах и разных условиях люди получили множество пород домашних кур и голубей. Таким же путем были получены современные сорта пшеницы, капусты и других культурных растений.

Важнейшей заслугой Ламарка является создание первого целостного эволюционного учения. Он развил идею об изменчивости видов. Рассматривая эволюцию органического мира как длительный исторический процесс развития организмов от простого к сложному, Ламарк впервые поставил вопрос о факторах эволюции, считая, что решающее влияние на изменчивость организмов оказывают условия среды.

При несомненной общей прогрессивности взглядов Ламарка его объяснение причин эволюции внутренним стремлением организмов к прогрессу, изначальной целесообразностью реакций организмов на изменения условий среды явно имело черты идеализма. Ламарк неверно понимал причины возникновения приспособленности организмов под прямым влиянием внешней среды и способность их передавать приобретенные в результате упражнения органов признаки своим потомкам. Из-за слабой доказательности эволюционная теория Ламарка не получила широкого признания современников. Через 50 лет после издания Ламарком «Философии зоологии» (1809) в «Происхождении видов» (1859) Ч. Дарвин писал о том, что его предшественнику, Ж. Б. Ламарку, принадлежит великая заслуга: он высказал мысль, что все изменения в органическом мире происходят на основании естественных законов природы, а не вследствие чудесного вмешательства.

Контрольные вопросы

1. Чем характеризуется развитие биологии в античный период?
2. Какие ученые внесли значительный вклад в изучение биологии?

3. Какова роль Аристотеля в развитии биологии?
4. Какие основные эволюционные идеи сложились в античное время?
5. Каково состояние естественно-научных знаний в Средние века?
6. Каков вклад ученых эпохи Возрождения в развитие биологии?
7. Каких ученых справедливо считают предшественниками дарвинизма?
8. Какое значение для развития эволюционных идей имели труды К.Линнея?
9. Почему Ж.Кювье, Ж.Сент-Илера и Ж.Б.Ламарка относят к предшественникам теории эволюции Ч.Дарвина?
10. Укажите заслуги Ж. Б.Ламарка в развитии эволюционных идей.

3.2. Эволюционное учение Ч.Дарвина

Жизнь и научные труды Ч.Дарвина. Чарлз Роберт Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в семье врача. Дед его Эразм Дарвин был известным медиком, ученым и поэтом. Когда родился Ч.Дарвин, деда уже не было, поэтому говорить о его прямом влиянии на выбор Чарлзом своей профессии нельзя. Однако влияние семьи на склад характера и научные интересы будущего ученого несомненно. В автобиографии Ч.Дарвин о своем отце отзывался как о «самом умном человеке, какого знал, обладавшем удивительной способностью к наблюдению и горячей симпатией к людям». Эти черты в полной мере характерны для самого Ч.Дарвина. В школьные годы Дарвин стал совершать экскурсии в природу и собирать коллекции. В 1825—1827 гг. он изучал медицину в Эдинбургском университете, а в 1827—1831 гг. — богословие в Кембриджском. В юности Ч.Дарвин верил в Библию, собирался стать сельским пастором. Натуралистическую подготовку он проходил как самостоя-



Чарлз Дарвин

тельно, так и под руководством ботаника и минеролога Д. С. Генсло и геолога А. Седжвика. Впоследствии Седжвик стал активным оппонентом эволюционного учения Ч.Дарвина.

Большое влияние на формирование эволюционных взглядов Ч.Дарвина оказал его друг геолог Чарлз Лайель (1797—1875), создавший концепцию эволюции земной поверхности в известном труде «Основные начала геологии» (1830-1833).

В декабре 1831 г. в возрасте 22 лет Ч.Дарвин на пять лет покидает Англию и в качестве натуралиста (без жалования) отправляется в кругосветное путешествие на борту экспедиционного судна «Бигль» (ищейка). Основными задачами экспедиции были геодезическая съемка бе-

регов и островов Южной Америки и определение времени в разных районах Земли. «Бигль» прошел вдоль берегов Южной Америки, побывал в Австралии, Новой Зеландии, обогнул с юга Африку. Во время стоянок корабля Ч.Дарвин совершал длительные сухопутные экскурсии, проводил геологические наблюдения, собирал зоологические, ботанические и палеонтологические коллекции. Особый интерес у него вызвали палеонтологические находки в Патагонии, где были обнаружены остатки девяти гигантских млекопитающих (мегатерия, макраухении, таксодона и др.). Изучение этих находок привело ученого к заключению о родстве вымерших непонозубых с современными видами ленивцев, муравьедов, броненосцев из Южной Америки. Это свидетельствовало об эволюции животных во времени.

Решающее значение для формирования эволюционных взглядов Ч.Дарвина имело посещение Галапагосских островов в целях изучения их флоры и фауны. Этот архипелаг, состоящий из 10 основных островов вулканического происхождения, расположен у экватора, в 900 км к западу от берегов Южной Америки. Флора и фауна островов были вполне оригинальными. Так, из 38 видов растений на о. Сан-Сальвадор (Джемс) 30 были эндемиками; обнаружены эндемики среди вьюрков, ящериц, черепах. По рисунку панциря гигантских слоновых черепах с разных островов Ч.Дарвин сделал вывод о том, что все они потомки одного вида, когда-то попавшего на Галапагосские острова, где образовали несколько разновидностей (подвидов). Это свидетельствовало о существовании эволюции в пространстве. Дарвин приблизился к открытию принципа дивергенции — расхождению признаков у потомков одного общего предка.

«Бигль» обогнул Австралию с юга и приблизился к Кокосовым островам, лежащим в Индийском океане в 600 милях от Суматры. Эти острова представляли собой коралловые рифы, многие из которых имели форму атоллов. Возникновение их связано с деятельностью кораллов; растительность островов представлена видами, занесенными сюда океаническими течениями с Малайского архипелага.

К выводу о том, что с животными и растениями происходят постоянные изменения, Ч.Дарвин пришел после посещения острова Св. Елены. Описание растительности этого острова, лежащего далеко от материка в Атлантическом океане, было сделано за 120 лет до посещения его ученым. Тогда остров был покрыт густыми лесами. Однако завезенные колонистами свиньи и козы, поедая и вытаптывая растения, постепенно уничтожили древесный подрост, погубив старые деревья. На месте бывших лесов развилась жесткая травянистая растительность. Многие участки почвы обнажились и были сильно эродированы. В результате уменьшения древесной растительности на острове вымерло 8 видов наземных моллюсков, исчезло несколько видов насекомых.

Вернувшись в 1836 г. в Англию, Ч.Дарвин решает, подобно Ч. Лайелю в геологии, разработать стройную теорию эволюции органического мира, основанную на рассмотрении механизмов эволюционного процесса. К этому времени для него становится понятной творческая роль естественного отбора: выживание наиболее приспособленных организмов в борьбе за существование.

Первый краткий рукописный вариант (35 страниц) теории естественного отбора Ч.Дарвин составил в 1842 г., затем расширил его до 230 страниц и в связи с ухудшением здоровья просил опубликовать рукопись в случае его смерти. Здоровье Дарвина улучшилось, и он со свойственной ему тщательностью приступает к созданию полного труда по эволюции органического мира. Одновременно работает



Альфред Рассел Уоллес

ролевского общества. Уровень этого труда был настолько высок, что им и сейчас пользуются специалисты.

В 1855 г. Дарвин приступает к работе над сочинением по изменчивости, наследственности и эволюции живых организмов. К 1858 г. им было написано 10 глав (2000 страниц) этого сочинения. К сожалению, труд так и не был завершен. Причиной этого стала рукопись статьи молодого зоолога Альфреда Уоллеса (1823—1913), которую Ч.Дарвин получил в июне 1858 г. В ней, независимо от Дарвина, были изложены основные идеи естественного отбора. Дарвин писал Ч.Лайелю: «...Никогда не видел я более поразительного совпадения: если бы Уоллес имел мой рукописный очерк, законченный в 1842 г., он не смог бы составить лучшего извлечения! Даже его термины повторяются в названиях глав моей книги». Сначала Дарвин собирался представить статью Уоллеса в Линнеевском обществе и самому не выступать. Однако по настоянию его друзей, Ч.Лайеля и Дж.Гукера, «Извлечения» из эволюционных работ Ч.Дарвина и статья Уоллеса о естественном отборе были опубликованы в 1858 г. одновременно в одном томе научных трудов Линнеевского общества. Отложив все другие дела, Дарвин за восемь месяцев упорной работы подготовил хорошо известную теперь книгу «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых рас (форм, пород) в борьбе за жизнь» и опубликовал ее в 1859 г. Все 1250 экземпляров первого издания книги разошлись за несколько дней. О популярности «Происхождения видов...» свидетельствует тот факт, что при жизни Дарвина книга издавалась в Англии шесть раз, в России три и многократно в других европейских странах. Научная заслуга Дарвина заключается в том, что он определил движущий фактор эволюции — естественный отбор: сохранение, выживание наиболее приспособленных организмов в борьбе (при конкуренции, хищничестве и т.д.) за существование. Вся дальнейшая жизнь и деятельность Дарвина была посвящена развитию идей, заложенных в этом труде. В 1862 г. он публикует монографию о сопряженной эволюции орхидей и опыляющих их насекомых, затем издает книгу «Насекомоядные растения» (1875) и вместе с сыном Френсисом в 1880 г. — «Способность к движению у растений».

В 1868 г. была издана книга, посвященная искусственному отбору: «Изменение животных при domestikации», где Дарвин развивает идеи «Происхождения видов...». Перевод этой книги в России появился раньше, чем издан оригинальный текст в Англии: известный русский палеонтолог В.О.Ковалевский перевел ее с издательских гранок, пересылаемых ему Ч.Дарвином.

над расшифровкой своих дневниковых записей и с привлечением специалистов по разным группам растений и животных обрабатывает материалы и коллекции, собранные во время кругосветного путешествия. В 1839 г. Дарвин издает книгу «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль», а в 1839—1846 гг. выходят в свет пятитомные результаты зоологических и ботанических исследований этого путешествия. В 1842 г. он издает монографию о происхождении коралловых островов, а в 1846 — «Геологические наблюдения в Южной Америке». В 1851 г. выходят в свет первые два тома, а 1854 — два следующих тома труда, посвященного сидячим ракообразным — усоногим ракообразным. Первые тома были удостоены высшей награды за научные труды — медали Королевского общества. Уровень этого труда был настолько высок, что им и сейчас пользуются специалисты.

Пытаясь показать, как сохраняются в потомстве благоприобретенные признаки, Дарвин предположил возможность передачи их с помощью гипотетических частиц «геммул» от органов тела к половым клеткам. Это была явно ламаркистская позиция. В истории биологии сложилось так, что Дарвин и его окружение не узнали, что в 1865 г. чешский естествоиспытатель аббат Грегор Мендель открыл законы наследственности.

Когда дарвинизм уже был принят ведущими естествоиспытателями мира, в свет выходят книги Ч.Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (1871) и «Выражение эмоций у человека и животных» (1872), в которых доказывается не только родство человека с человекообразными обезьянами, но и происхождение человека от животных. Здесь Дарвин затронул тему, в свое время вызвавшую запрет католической церковью трудов К.Линнея из-за помещения им человека в отряд приматов рядом с человекообразными обезьянами. Научная честность Дарвина, посягнувшего на священнейший догмат церкви об исключительном положении человека, заслуживает глубокого уважения. Это усложнило отношения Дарвина с тогдашним английским обществом, безусловно признающим приоритет религиозных догм о происхождении человека. Научные доводы Ч.Дарвина, распространившего идеи об эволюции органического мира на происхождение человека, вызвали многие публичные дискуссии и диспуты. Известно, что в 1929 г. на знаменитом «обезьяньем процессе» в США учитель биологии был обвинен в нарушении общественной морали за то, что он использовал идеи дарвинизма в обучении школьников. В наше время один известный английский ученый, специалист по поведению приматов, после издания книги «Голая обезьяна» (1967) был вынужден покинуть родину из-за неприятия книги и ее автора пуританами, а также восторженного проявления поддержки его сторонниками.

Последней работой, изданной Ч.Дарвином в 1881 г., за год до смерти, была книга «Дождевые черви», посвященная роли дождевых червей в почвообразовании. В том же году выходит в свет автобиография Ч.Дарвина, названная им «Воспоминания о развитии моего ума и характера».

В статье «Дарвин как образец ученого» известный русский ботаник и защитник дарвинизма К.А.Тимирязев писал, что успех научной деятельности Дарвина не следует приписывать только одним его умственным качествам. В нем господствовало одно «общее нравственное качество, признаваемое за ним даже врагами, — это его научная добросовестность, его правдивость. Редкий ученый умел так вполне отрешиться от всякого личного чувства по отношению к защищаемой им идее». Вся жизнь гениального ученого была посвящена этой идее; вся сила его воли была направлена на доказательство ее правильности.

Основные положения теории эволюции Ч.Дарвина. К первой четверти XIX в. в области ботаники и зоологии был накоплен обширный фактический материал, нуждающийся в систематизации. Требовалась новая эволюционная теория, которая могла бы не только объяснить многообразие растительного и животного мира Земли, но и показать механизмы и движущие силы эволюции.

В хозяйственно развитых странах (в том числе в Англии) интенсивно осуществлялась практика селекции сельскохозяйственных растений и животных: создавались новые породы крупного рогатого скота, лошадей, свиней, овец, кур и др., были выведены высокопродуктивные сорта зерновых культур, овощей, плодово-ягодных и декоративных растений. Для ученых и специалистов-селекционеров все определеннее становился факт изменчивости пород животных и сортов растений под воздействием планомерного на-



правленного человеком отбора — искусственного отбора. Это свидетельствовало против представлений о неизменности видов.

Огромную роль в появлении теории эволюции Ч.Дарвина сыграли не только труды его непосредственных предшественников, но и новые теории и открытия ученых, работающих в смежных областях науки. Ж. Кювье заложил основы геохронологии. Благодаря трудам Ж.Кювье (позвоночные), Ж.Б.Ламарка (беспозвоночные) и А. Броньяра (растения) была создана новая наука — палеонтология (наука о животных и растениях прошлых геологических времен). Немецкие ученые, ботаник М.Шлейден (1838), физиолог и цитолог Т. Шванн (1839), разработали клеточную теорию, которая приводила к мысли относительно общности происхождения растений и животных. Особую роль в формировании эволюционного мировоззрения Ч.Дарвина сыграли работы английского геолога, основателя *принципа актуализма* Ч.Лайеля (геологическое строение Земли постоянно изменяется, причем силы, действовавшие в прошлом, действуют и в настоящее время). И все же сам Дарвин особенно отмечал Ж. Б.Ламарка, ибо «Ламарк был первым, чьи выводы по этому предмету привлекли к себе большое внимание».

Главная научная заслуга Ч.Дарвина состоит в том, что он раскрыл основные механизмы и движущие силы эволюции органического мира Земли. Дарвин объяснил суть селекции: человек создает новые породы домашних животных и сорта растений на основе *наследственной изменчивости* и *искусственного отбора*. Центральным звеном в теории Дарвина по праву следует считать разработанное им учение о *естественном отборе*, который, в свою очередь, становится следствием *борьбы за существование*. Борьба за существование происходит из-за почти неограниченной способности организмов к размножению («геометрическая профессия размножения») и ограниченного пространства для их существования. В борьбе за жизнь выживают сильнейшие, а слабые элиминируются (уничтожаются) естественным отбором. Дарвин вскрыл причины приспособлений организмов и показал относительный характер приспособленности, объяснил саму суть процесса видообразования (принцип дивергенции). Практически сразу ученые многих стран приняли учение Дарвина.

Контрольные вопросы

1. Что изучает эволюционное учение?
2. С именами каких античных ученых связаны древнейшие эволюционные представления?
3. В чем суть эволюционной концепции Ж. Б.Ламарка?
4. С помощью какого механизма Ламарк объяснял происхождение длинной шеи у птиц?

5. Охарактеризуйте вклад русских ученых XVIII—XIX вв. в развитие эволюционных идей.

6. В каком труде были обобщены взгляды Ч.Дарвина на эволюцию и ее движущие силы?

7. Каковы основные положения теории Ч.Дарвина?

3.3. Микроэволюция

Под *микроэволюцией* понимают совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях вида и приводящих к изменениям генофондов этих популяций и видообразованию. Иными словами — это эволюция довидового и видового уровней. В 1927 г. отечественный генетик-эволюционист Ю.А.Филипченко предложил это понятие (наряду с термином «макроэволюция») для принципиального разграничения явлений эволюции мелкого и крупного масштаба. Современная формулировка (1937— 1938) принадлежит американскому генетику Ф. Г.Добржанскому (1900—1975) и отечественному генетику Н. В. Тимофееву-Ресовскому (1900— 1981). Микроэволюция происходит на основе мутационной изменчивости под контролем естественного отбора. Ч.Дарвин считал, что механизмы эволюции едины. Большинство современных ученых также придерживаются представлений о единых механизмах эволюции. Поэтому исследуя движущиеся силы микроэволюции, возможно лучше оценить макроэволюционные процессы.

3.3.1. Концепция вида

Представление о виде — это тот фундамент, на котором базируются современные эволюционные теории. По-видимому, самые первые представления о виде были сформулированы в трудах Аристотеля, который понимал вид как совокупность сходных особей. Термин «вид» введен в науку английским естествоиспытателем Джоном Реем (1628— 1705) в конце XVII в. К.Линней считал, что виды реально (объективно) существуют в природе и являются некими универсальными дискретными образованиями. В пределах любого вида те или иные признаки могут изменяться, в то время как сам вид остается неизменным. Великий французский эволюционист Ж. Б.Ламарк понятие вида считал условным, поскольку все виды постоянно меняются.

Согласно *номиналистической концепции*, существование вида как такового отрицается, т.е. реальность существования вида ставится под сомнение. Номиналистическая концепция имела широкое хождение в XVIII в. во Франции. С.Бесси (1908) писал, что виды в природе реально не существуют, они были изобретены, чтобы мы

могли в совокупности рассматривать большое число особей. Со временем становится очевидной несостоятельность как типологической, так и номиналистической концепций вида. В настоящее время принята *биологическая концепция* вида, сложившаяся благодаря трудам таких выдающихся биологов, как Н.И.Вавилов, Э. Майр (в 1963 г. им опубликована фундаментальная монография «Зоологический вид и эволюция»), Ф. И.Добржанский, Н.В.Тимофеев-Ресовский и др.

Биологическая концепция вида признает, что виды состоят из популяций, что они реальны и имеют общую генетическую программу, исторически сложившуюся в ходе эволюции. В соответствии с этой концепцией: 1) вид — это репродуктивное сообщество, обладающее репродуктивной изоляцией, которая понимается как наличие механизмов, препятствующих притоку других генов (в то же время существует множество механизмов, обеспечивающих размножение внутри вида); 2) вид — экологическая единица, взаимодействующая как единое целое с другими видами; 3) вид — генетическая единица, обладающая единым генофондом. Из данной теоретической концепции вытекает следующее определение: виды — это группы скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп. Каждый вид обитает на определенном пространстве, называемом ареалом вида. Принята определенная сумма показателей (критериев), по которым возможно очертить границы каждого конкретного вида и определить видовую принадлежность рассматриваемых особей. В настоящее время приняты следующие основные критерии вида: *морфологический, физиологический, этологический, биохимический, генетический, экологический, географический.*

Популяция — это исторически сложившаяся совокупность особей данного вида, занимающая определенное пространство внутри видового ареала и в той или иной степени изолированная от аналогичных соседних совокупностей. Изоляции популяций способствуют географические барьеры (для одних видов это пустыни, для других — реки и морские проливы, для третьих — высокие горные хребты, для четвертых — неблагоприятный климат и т.д.), биологические различия (морфологические, экологические и поведенческие), препятствующие скрещиванию, — это могут быть различия в строении полового аппарата, сроках размножения, поведении ухаживания и пр.

Вид состоит из популяций, которые следует рассматривать как *элементарные единицы эволюции*. Например, известная всем деревенская ласточка (*Hirundo rustica*) как вид состоит из различных географических популяций, или подвидов (рис. 3.1). В пределах каждой географической популяции сложились свои конкретные механизмы взаимодействия с окружающей средой. В результате у птиц, относящихся к различным географическим популяциям, форми-



Рис. 3.2. Удод

Рис. 3.1. Деревенская ласточка

руются некоторые поведенческие, экологические и даже морфологические различия. Поэтому, основываясь только на знании особенностей биологии отдельных популяций, некорректно утверждать, что рассматриваемый вид является перелетным. Так, европейские популяции этого вида перелетны, в то время как популяции ласточки в африканской части ареала — оседлы, т. е. не только гнездятся там, но и не улетают на зиму. Или, например, европейские популяции удода (*Урира ерорс*) перелетны, а африканские — оседлы (рис. 3.2).

3.3.2. Механизмы эволюции. Учение о естественном отборе

В фундаментальном труде Ч.Дарвина «Происхождение видов...» (1859) основными движущими силами эволюционного процесса выделены наследственность, изменчивость и естественный отбор.

Наследственность — свойство всех организмов сохранять и передавать свойства родителей (строение и функции) потомству. Дети всегда похожи на родителей, но не являются их копией. Материальной основой наследственности являются гены, которые локализованы в хромосомах. Ген — единица наследственности, передаваемая из поколения в поколение гаметам (функциональные половые клетки — яйцеклетки или сперматозоиды) и контролирующая развитие и конкретные признаки особи. Ген представляет собой участок молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Хромосомы есть в половых и соматических клетках. Зародыш образуется при слиянии мужских и женских гамет, поэтому его формирование и развитие определяются под влиянием генов обоих родителей. Из зерен пшеницы всегда вырастает пшеница, из желудка — дуб, из яиц грача вылупляется грач и т.д. Исключений здесь никаких быть не может.

Изменчивость — свойство организмов приобретать новые признаки. Внешняя и внутренняя морфология, физиологические, эко-

логические и поведенческие признаки характеризуются изменчивостью. Вследствие этого в пределах вида (популяции) нет и не может быть абсолютно идентичных по всей совокупности признаков особей. В стаде северных оленей, в огромном муравейнике или термитнике нет ни одной абсолютно одинаковой особи. В бескрайнем поле ржи все особи растений хоть как-то отличаются друг от друга.

Ч.Дарвин различал две формы изменчивости: наследственную и ненаследственную. Согласно современным знаниям, такое подразделение представляется весьма искусственным, поскольку вариации в пределах любого типа изменчивости в определенной степени обусловлены наследственными факторами. Тем не менее эта классификация достаточно удобна с методической точки зрения и отвечает на вопрос о том, какие главные факторы лежат в основе различных типов изменчивости. Подробнее о мутационной и модификационной изменчивости см. в разделе «Основы генетики и селекции».

Размышляя о механизмах и движущих силах эволюции, великий английский естествоиспытатель Ч.Дарвин пришел к представлению о **борьбе за существование**. Это одно из центральных понятий в созданной им теории эволюции. Ч.Дарвин обратил внимание на факты практически «безграничного» размножения некоторых видов животных и растений. Например, известно, что самка аскариды откладывает в сутки до 200 тыс. яиц, а рыба-луна выметывает до 300 млн икринок. Только один плод кукушкиных слезок может содержать около 190 тыс. семян, а коробочка мака — 3 тыс. (на одном растении их может быть до 10). Подсчитано, что потомство одной пары воробьев за 10 лет способно воспроизвести **200 млрд** особей, одуванчик — 10^{17} , луна-рыба — 6×10^{84} особей. Даже сравнительно медленно размножающиеся животные обладают достаточно высоким потенциалом воспроизведения себе подобных. Так, в **1911** г. на один из островов около Аляски было завезено 25 северных оленей. Прошло чуть более 25 лет, и их численность возросла до 2000. Но в 1950 г. на острове сохранилось только 8 оленей, поскольку чрезмерно большое стадо подорвало растительную кормовую базу вида.

Если бы в популяциях выживали все особи последующих поколений и продолжали размножаться с той же интенсивностью, то очень скоро на Земле не осталось бы ни одного свободного места. Но этого никогда не происходит и не может произойти, потому что численность каждого вида регулируется борьбой за существование. Ч.Дарвин писал, что «борьба за существование неизбежно вытекает из быстрой прогрессии, в которой все органические существа стремятся размножиться». Например, численность быстро размножающихся насекомых в значительной степени регулируется насекомоядными птицами. Известно, что большая синица (*Parus major*) за сутки съедает насекомых столько, сколько весит сама.

Рис. 3.3. Большая синица (7), съедающая за сутки столько насекомых, сколько весит сама; американская пустельга (2), съедающая в год до 290 мышей, десятки мелких птиц и тысячи насекомых; скворец (J), приносящий своим птенцам корм, которым можно наполнить три скворечника

Высока потребность в пище и у других видов птиц (рис. 3.3). Подсчитано, что желтоголовый королек (*Regulus regulus*) за год добывает до 10 млн насекомых. Черный стриж (*Apus apus*) за одну охоту добывает почти 400 мелких воздушных насекомых. Огромное количество пищевых объектов потребляют усатые киты. Однажды в желудке кита финвала (длиной более 22 м) было обнаружено 800 кг мелких рачков — их приблизительная численность оценивается более 2 млн экземпляров. Большое количество особей гибнет от неблагоприятных внешних условий, таких, как низкие или высокие температуры, изменение солености воды (для некоторых рыб и их икры) и пр.

Ч.Дарвин понимал борьбу за существование как совокупность отношений между особями и различными факторами внешней среды и неоднократно подчеркивал, что термин «борьба за существование» он понимает в широком и метафорическом смысле, включая сюда не только жизнь одной особи, но и ее успех в оставлении потомства. Он писал, что растение в пустыне «ведет борьбу за жизнь против засухи, хотя правильнее было бы сказать, что оно зависит от влажности».

Прогрессия размножения приводит к важным последствиям: возрастает вероятность появления новых наследственных уклонений; создается «давление жизни» и, как следствие этого, происходит борьба за существование. Дарвин различал три формы борьбы за существование: внутривидовую, межвидовую и борьбу с неблагоприятными факторами среды.

Внутривидовая борьба (конкуренция), о которой Ч.Дарвин справедливо заметил, что она «особенно упорна между особями и разновидностями одного и того же вида». Дело в том, что особи одного вида (популяции) нуждаются в одних и тех же ресурсах, подвергаются одним и тем же опасностям и обладают в принципе сходными возможностями в добывании пищи, избегании хищника, оставлении своего потомства. Растения того или иного вида в лесу «борются» за свет и влагу. Особенно резко обостряется внутривидовая конкуренция за ресурсы (территория, пища, половой партнер и пр.) при повышении числа особей в популяции. В таких случаях плодовитость особей в популяциях снижается: нередко вспыхивают эпидемии, приводящие к массовой гибели особей, массовые выселения (инвазии) из характерных мест обитаний, в результате чего подавляющее число особей также погибает.

Существует ряд приспособлений, которые помогают особям одной популяции избежать прямого столкновения между собой. Медведи, тигры и другие крупные хищники царапинами на деревьях (зрительные метки) обозначают границы участка, на котором добывают себе пищу. По зрительным меткам соперник определяет не только наличие хозяина территории, но и его размеры и силу. Псовые, кошачьи помечают свой индивидуальный кормовой участок мочой. Самцы певчих птиц (соловьи, пеночки, славки, зяблики, щеглы и др.) пением сообщают о занятости определенного участка, т.е. рекламируют территорию. Таким образом, внутривидовая борьба сопровождается понижением плодовитости и гибелью части особей вида. Однако в целом это способствует совершенствованию вида в течение многих поколений.

Межвидовая борьба за существование наблюдается между популяциями различных видов. Например, в Европе серая крыса практически вытеснила из населенных пунктов более мелкую и менее агрессивную черную крысу, которая теперь сохранилась лишь в лесных и пустынных местностях. Завезенная в Европу американская норка вытесняет аборигенный европейский вид. Ондатра (выходец из Северной Америки) составила серьезную конкуренцию для местных видов, например для русской выхухолы. Медоносная пчела, завезенная в Австралию из Европы, вытесняет аборигенную форму, отличающуюся отсутствием жала. По-видимому, попавшие в Австралию с помощью человека плацентарные хищники (собака динго) сыграли определенную роль в сокращении ареала и последующем исчезновении их сумчатого аналога — сумчатого волка. А овцы сыграли аналогичную роль в отношении аборигенных растительноядных сумчатых (например, различных видов кенгуру).

Нередко быстрое размножение одного вида влечет за собой сокращение численности или полное исчезновение другого, оказавшегося в этих условиях менее конкурентоспособным. Так, дрозд

деряба (*Turdus viscivorus*) в ряде мест вытесняет близкого к нему, но более мелкого певчего дрозда (*T. philomelos*).

В лесу светолюбивые виды деревьев (сосны, березы, осины), создающие благоприятные условия для развития елового подростка, со временем выхода елей в верхние ярусы и создания плотного полога начинают уступать им жизненное пространство.

Межвидовая борьба — это не только различного уровня конкурентные отношения, но и сложнейшие отношения, развивающиеся в системах «хищник — жертва» (волк и косуля, тигр и кабан, куница харза и кабарга, стрижи и воздушные насекомые, щука и пескарь и т.д.), «паразит — хозяин» (всевозможные случаи экто- и эндопаразитизма). Интересный пример привел Ч.Дарвин. Так, в Парагвае (Южная Америка) нет одичавших лошадей, рогатого скота и собак, хотя южнее и севернее их великое множество. Оказывается, здесь в громадных количествах встречается паразитическая муха, откладывающая свои яйца в пупки новорожденных животных, что в дальнейшем приводит к их гибели. По существу, нет ни одного организма, который бы жил изолированно.

Борьба с неблагоприятными условиями (абиотическими факторами, или факторами неживой природы) наблюдается при ухудшении условий существования видов. Эта борьба обостряет внутривидовую борьбу. В частности, климатические условия (зимние морозы, засушливое жаркое лето, продолжительные дожди и т.д.), как считал Дарвин, являются самым реальным препятствием для размножения. Он вспоминал случай, когда в результате суровой зимы 1854—1855 гг. в окрестностях его усадьбы было уничтожено до 4/5 всех птиц. Известно, что в горах Швейцарии в результате продолжительных (до двух недель) дождей гибнет практически вся местная популяция белобрюхих стрижей (*Apus melba*), которые, как и все стрижи, кормятся насекомыми только в воздухе.

Контрольные вопросы

1. Что такое микроэволюция?
2. Как называется концепция вида, придающая особое значение морфологическим различиям между видами?
3. Докажите, что морфологические различия не могут быть единственным критерием вида.
4. Какие взгляды на реальность вида принадлежали представителям номиналистической концепции?
5. С именами каких ученых связана современная биологическая концепция вида?
6. По каким критериям, согласно современной концепции вида, определяется видовая принадлежность рассматриваемых особей?
7. Дайте определение популяции. Исходя из определения популяции, докажите, что выражение «популяция мышевидных грызунов Измайловского парка» в корне неверно.

8. Покажите на конкретных примерах, что элементарной единицей эволюции является популяция.

9. Какие процессы, происходящие в природных популяциях, Ч.Дарвин рассматривал в качестве основных движущих сил эволюции?

10. Дайте характеристику явления наследственности и изменчивости.

11. Как понимал Ч.Дарвин борьбу за существование?

12. Приведите примеры «неограниченного» размножения растений и животных.

13. Какие формы борьбы за существование различал Ч.Дарвин?

14. Какая форма конкуренции является наиболее острой — внутривидовая или межвидовая? Ответ проиллюстрируйте примерами.

15. В чем выражается борьба организмов с неблагоприятными условиями?

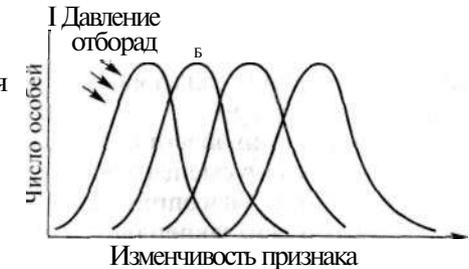
3.4. Естественный отбор в природных популяциях

Учение о естественном отборе как о движущем факторе эволюции разработано Ч.Дарвиным и независимо от него — английским натуралистом А.Уоллесом. Ч.Дарвин считал естественный отбор результатом борьбы за существование, а предпосылкой действия отбора — наследственную изменчивость организмов. Теория Дарвина получила подтверждение и дальнейшее развитие в трудах С. С. Четверикова, Р.Фишера, И. И. Шмальгаузена, Ф. Г. Добржанского, Дж. Симпсона и др. Генетическая сущность естественного отбора заключается в неслучайном сохранении в популяции определенных генотипов и в избирательном их участии в передаче генов следующим поколениям. Иными словами, естественный отбор можно определить как *избирательное воспроизведение разных генотипов*. В современной теории эволюции принято выделять несколько форм естественного отбора: движущую, дизруптивную, стабилизирующую.

Движущий, или направленный, отбор. Движущий отбор — такая форма естественного отбора, которая благоприятствует лишь одному направлению изменчивости. Это типичная форма отбора, описанная еще Ч.Дарвиным. По мнению крупнейшего отечественного биолога-эволюциониста И. И. Шмальгаузена, движущий отбор «реализуется на основе селекционного преимущества некоторых вариантов перед представителями средней нормы, установившейся в прежних условиях существования данной популяции» (рис. 3.4). Несмотря на разнообразие особей в популяциях, каждая из них может быть охарактеризована средним значением того или иного признака. Изменение условий существования часто приводит к отбору особей, уклоняющихся от средней величины рассматриваемого признака. Причем от поколения к поколению происходит изменение фенотипа в данном направлении. Движущий отбор направлен на сдвиг среднего значения признака или свойства. На примере Англии описано явление так называемого «инду-

Рис. 3.4. Движущая форма естественного отбора:

А—Г— последовательные изменения нормы реакции под давлением движущей силы естественного отбора



стриального меланизма» — возникновения и отбора тем неокрашенных форм бабочек березовой пяденицы (*Biston betulaha*) в загрязненных копотью березовых рощах (рис. 3.5). Вплоть до середины XIX в. в Англии обыкновенно встречались светлые бабочки, имитирующие окраской и рисунком своих крыльев пятна лишайников на стволах берез. Развитие промышленности в индустриальных центрах страны, сопровождающееся загрязнением окружающей среды дымом и сажей, привело к гибели лишайников и закопчению стволов деревьев. В 1848 г. под Манчестером впервые была поймана необычная (черная) бабочка пяденицы. Со временем таких бабочек становилось все больше. Понадобилось каких-то 50 лет, чтобы редкая до настоящего времени темная форма стала преобладающей. Генетический анализ показал, что темный цвет обусловлен действием доминантного аллеля «С» (*carbonaria*). Эта редчайшая мутация проявлялась и раньше, но насекомоядные птицы тут же схватывали черных бабочек на белых стволах берез (пример стабилизирующего отбора см. ниже). Сейчас в ряде промышленных



М

3.5. Светлая и темная формы бабочки березовой пяденицы на светлом (А) и темном (Б) фоне

районов до 90 % всех бабочек приобрели темную окраску. Параллельно с этим выработалось приспособительное поведение — темные бабочки чаще садятся на загрязненные участки стволов (и просто на темный фон).

Сущность направленного отбора заключается в следующем: естественный отбор смещает среднее значение признака или свойства в направлении, благоприятном для новых (изменившихся) условий. В результате закрепляется новая, адекватная условиям трансформированной среды норма реакции. Таким образом, движущий, или направляющий, отбор — это отбор особей с уклоняющимися признаками, подходящими для новых условий. В принципе, отбор идет по фенотипам и по генотипам, которые их определяют.

Дизруптивный, или разрывающий, отбор. Во многих природных популяциях существуют группы особей, различающиеся по какому-то определенному признаку (окраске, форме крыла и пр.) и при этом не имеющие переходных форм. Такое явление получило название *полиморфизма*. Полиморфизм характерен для колоний некоторых видов гидроидов, у которых на одном столоне могут развиваться гидранты разного строения. Хрестоматийными примерами полиморфизма служат общественные насекомые (пчелы, муравьи и т.д.), у которых наблюдается четкое разделение функций (например, муравьи-воины, муравьи-фуражиры, т.е. сборщики корма, царица — продолжательница рода) между особями одной семьи или колонии.

С генетической точки зрения, полиморфизм понимается как устойчивое подержание в популяции двух и более генотипических классов особей, характеризующихся заметными фенотипическими различиями. Полиморфизм может быть результатом действия дизруптивного отбора, который впервые описан американским ученым К. Мазером. Например, у двухточечной божьей коровки существует сезонный полиморфизм в виде двух цветовых морф: красной и черной. «Красные» божьи коровки лучше выживают зимой, а «черные» — летом. Таким образом, дизруптивный отбор способствует существованию в пределах популяции двух и более фенотипов и элиминирует («убирает») промежуточные формы. Происходит своеобразный разрыв популяции по определенному признаку.

Среди некоторых видов птиц (поморники, кукушки, соколообразные и др.) распространены цветовые морфы. Половой диморфизм (различие по облику самцов и самок, например жуковоленей, львов, курообразных и др.) — частный случай полиморфизма. Полиморфизм некоторых видов улиток обеспечивает возможность их существования на различных видах почв. В создавшихся условиях для каждой из форм начинается действовать отбор, направленный на их стабилизацию.

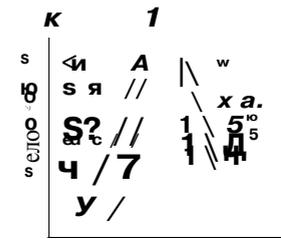
Стабилизирующий отбор. Теорию стабилизирующего отбора разработал выдающийся отечественный биолог-эволюционист ака-

демик И. И. Шмальгаузен (1884— 1963). Он писал, что «стабилизирующая форма естественного отбора реализуется на основе селекционного преимущества представителей средней нормы перед всеми уклонениями от этой нормы» (рис. 3.6). Хорошо известен такой пример действия направленного отбора. В Нью-Йорке (США) после сильного урагана погибло большое число городских воробьев (*Passer domesticus*). Орнитологи выяснили, что у погибших воробьев крылья либо были значительно короче, либо значительно длиннее устоявшихся средних показателей. Выжившие воробьи имели крылья средней длины. Белые трясогузки (*Motacilla alba*), охотящиеся за стрекозами, обычно добывают насекомых с уклоняющимися от средней величины признаками. Что касается человека, то даже самые незначительные нарушения по самым мелким 21—22 парам хромосом приводят к серьезному наследственному заболеванию — синдрому Дауна. Изменения в более крупных хромосомах заканчиваются гибелью оплодотворенной яйцеклетки.

Стабилизирующий отбор, отбрасывая мутантные формы, направлен на защиту видов от разрушающего действия мутационных процессов. Он действует с момента начала приспособления особей к изменяющимся условиям, закрепляет приспособления, соответствующие новой обстановке, и выбраковывает отклоняющиеся формы. Эта форма отбора направлена на сужение нормы реакции и, как указывал И. И. Шмальгаузен, «проявляет свое действие при установившихся экологических условиях и биоценотических соотношениях». Стабилизирующий отбор — гарант стабильности (устойчивости) в природных популяциях. Ч.Дарвин говорил о консервирующей роли естественного отбора в установившихся условиях существования.



Иван Иванович Шмальгаузен



Изменчивость признака

Рис. 3.6. Стабилизирующая форма естественного отбора

да

3.4.1. Возникновение приспособлений

В результате действия естественного отбора у растений и животных возникают приспособления, соответствующие той среде, в

которой они постоянно встречаются. Известно, что птицы имеют приспособления для полета — крылья. Такие приспособления к условиям существования издавна обращали на себя внимание человека. Недаром говорят, что «крылья даны птице для полета». К водной среде прекрасно адаптированы рыбы. Здесь также уместно вспомнить выражение: «чувствовать себя как рыба в воде».

Приспособления организмов к условиям существования. Под адаптацией понимается совокупность морфофизиологических, поведенческих, популяционных и других особенностей данного биологического вида, которая обеспечивает возможность его существования в определенных условиях внешней среды. Адаптацией также называют сам процесс выработки приспособлений организмов к условиям существования. Адаптации, или приспособления, формируются на протяжении всех стадий онтогенеза (индивидуального развития) особи вида. Обычно различают адаптации общие и частные.

Общие адаптации — приспособления к жизни в обширной зоне среды. К адаптациям общего плана относят, например, приспособленность конечностей позвоночных к наземной среде (большинство рептилий, млекопитающих), плаванию (рыбы, китообразные, морские черепахи и пр.), полету (птицы, рукокрылые млекопитающие).

Частные адаптации — специализации к определенному образу жизни. К адаптациям общего плана относят, например, приспособленность конечностей позвоночных к бегу (антилопы, лошади, страусы и др.), роющему образу жизни (кроты, могоеры, цокоры, слепыши и др.), лазанию по деревьям (обезьяны, ленивцы, дятлы, пишухи и пр.), различным типам полета (грифы, соколы, альбатросы, утки и пр.; различное строение крыльев рассматривается как адаптации к конкретным типам полета), различным типам плавания (акулы, морские черепахи, пингвины, тюлени). Много примеров частных адаптации связано с наличием у животных так называемой *покровительственной окраски*. Условно различают несколько типов покровительственной окраски (иногда и формы): маскировку, мимикрию, демонстрацию. Между выделенными типами существует немало переходов (рис. 3.7 — 3.9).

Маскировка — приспособление, при котором форма тела и окраска животных сливаются с окружающими предметами. Например, гусеница бабочки пяденицы похожа на сучок, насекомое палочник — на сухую ветку, австралийские рыбы-тряпичники — на прибрежные водоросли, выделяют следующие основные типы маскирующей окраски: криптическая (обеспечивает сходство с окружающим фоном); расчленяющая («размывает» контур животного; характерна для яиц, а иногда и самих птиц, гнездящихся открыто на земле — кулики, утки, козодой и пр.); скрадывающая (основана на принципе «противотени»).



Рис. 3.7. Приспособления организмов к условиям существования: — покровительственная форма гусеницы (напоминающая сучок), защищающая от врагов; *Б* — мимикрия: слева — таракан (вверху), очень похожий на божью коровку (внизу), которая несъедобна; справа — муха шмелевидка, подражающая земляному шмелю



Рис. 3.8. Пестрая окраска гаги, скрывающая ее от врагов на фоне участка тундры

Маскирующая окраска особенно важна для защиты организма на ранних этапах индивидуального развития (яиц, личинок, птенцов, детенышей млекопитающих и т.д.). У открыто гнездящихся птиц такую окраску имеют самки, что особенно необходимо в период насиживания кладки. Расчленяющая окраска может быть у хищников, использующих длительное подкарауливание жертвы: тигр, леопард, ягуар, окунь и др. Некоторые животные способны к быстрому изменению окраски в зависимости от изменения окружающего фона, например различные виды камбалы, хамелеонов.

Мимикрия — сходство беззащитного и съедобного вида с одним или несколькими представителями неродственных видов, хорошо защищенных от нападения и поедания хищником (*миметизм*) или растениями и предметами окружающей среды (*мимезия*). Различные формы миметизма характерны для целого ряда видов насеко-

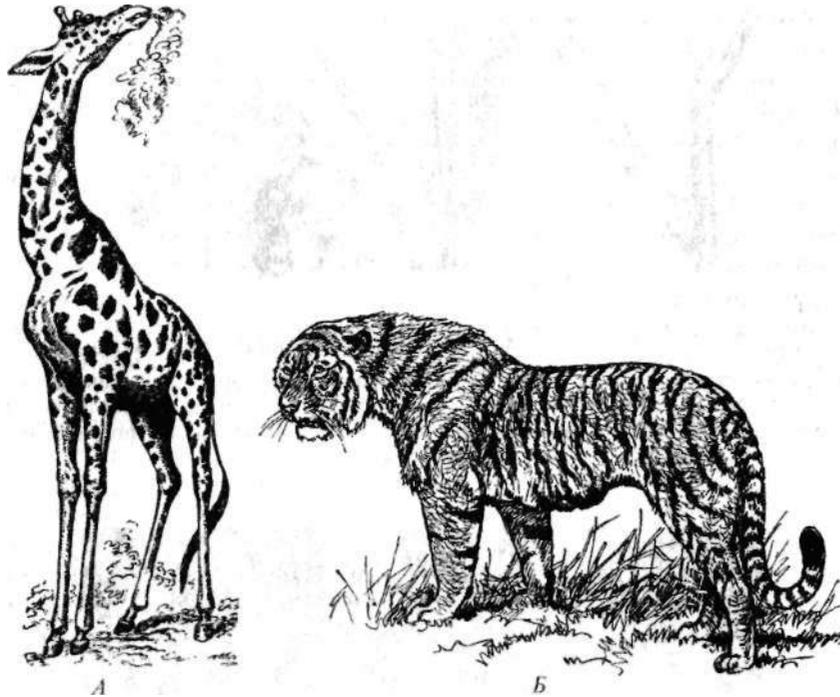


Рис. 3.9. Расчленяющая окраска жирафа (А) и тигра (Б)

мых (мухи имитируют ос, шмелей), змей (неядовитые змеи имитируют окраску и поведение ядовитых). Хрестоматийны следующие примеры мимезии: некоторые морские коньки, например конек-тряпичник, напоминают водоросли; яйца некоторых куликов (кулики-сороки, зуйки) сходны по окраске и форме с галькой (у закрыто гнездящихся птиц, например у дуплогнездников, яйца не окрашены); гусеница бабочки пяденицы напоминает сухой сучок; насекомое палочник похоже на сухие прутики; название рыба-лист говорит само за себя; некоторые бабочки похожи на сухие листья и даже имитируют их падение при полете и пр.

Выделяют две формы мимикрии: бейтсовскую (по имени Г. Бейтса) и мюллеровскую (Ф. Мюллер). Примером бейтсовской мимикрии служит случай сходства отдельных видов бабочек белянок с несъедобными ярко окрашенными и дурно пахнущими бабочками-геликонидами. В варианте мюллеровской мимикрии несколько защищенных видов животных имеют сходную внешность и окраску — образуют совокупность видов, называемую «кольцо». Так, многие виды ос сходны между собой. Ядовитые насекомые (клоп-солдатик, жук-нарывник, семиточечная божья коровка) имеют отпугивающую окраску — красную с черными пятнами. Насеко-

моядные птицы, вырабатывая «рефлекс отвращения» на одном виде, уже не трогают виды «кольца».

Мимикрия у растений служит для отпугивания или привлечения животных. Например, лишенные нектара цветки белозора сходны с медоносными цветками и подобным образом привлекают к себе насекомых-опылителей. Ловчие приспособления насекомоядных растений «подражают» ярким цветкам других видов и таким способом заманивают в ловушку насекомых. Полагают, что возникновение мимикрии связано с избирательным истреблением животных или растений.

Демонстрация (угрожающая или предупреждающая окраска или форма). Животное с ядовитыми зубами (ядовитые змеи), жалящим приспособлением (жалящие перепончатокрылые: пчелы, осы), ядовитыми кожными железами (амфибии: огненная саламандра, жерлянки и др.) обычно «широко оповещает» об этом. Такие виды обладают отпугивающей окраской (мюллеровская мимикрия) или особым «рисунком» (например, у некоторых змей), которые хорошо запоминаются другими животными. Ряд ядовитых змей оповещает о своем присутствии не столько окраской, сколько звуками, в основном так называемого инструментального характера, т.е. издаваемыми либо с помощью трения чешуек (эфа), либо с помощью специальной «погремушки» на кончике своего хвоста (тремучие змеи).

Происхождение приспособлений и их относительность. Эволюция направлена на приобретение приспособлений. Приоритет научного объяснения случаев приспособленности животных и растений принадлежит Ч.Дарвину. Ж. Б.Ламарк считал, что организмы обладают врожденной способностью изменяться под влиянием внешней среды и только в полезном для них направлении. Вряд ли возникновение колючек дикобразов, ежей, тенреков (мадагаскарские щетинистые ежи) непосредственно связано с проявлением условий внешней среды. Ч.Дарвин показал, что адаптации возникают в результате действия естественного отбора. Только обладатели более острых и прочных колючек выживали в борьбе с хищниками и могли оставлять жизнеспособное потомство. Так, из поколения в поколение накапливались и закреплялись те полезные наследственные изменения, которые способствовали сохранению и процветанию вида.

В результате исторического развития живых существ вся их организация оказывается глубоко адаптивной. Однако приспособленность организмов к среде, несмотря на все ее совершенство, не абсолютна, а относительна. Относительность приспособлений прежде всего связана с тем, что условия внешней среды нередко меняются значительно быстрее, чем формируются те или иные приспособления. А уже имеющиеся приспособления теряют свое значение для организма в трансформированной среде. Доказательствами

относительности приспособлений могут служить следующие примеры: 1) полезный в одних условиях орган становится бесполезным и даже относительно вредным в другой среде: сравнительно длинные крылья стрижей, приспособленные к стремительному продолжительному полету, создают определенные сложности при взлете с земли; длинные крылья морской птицы — фрегата не дают ей подняться с гладкой поверхности моря; странствующий альбатрос не в состоянии взлететь с палубы корабля; 2) защитные приспособления от врагов также относительны: ядовитые змеи (например, гадюки) поедаются ежами, свиньями, которые мало восприимчивы к их яду; крупная ящерица — серый варан — мало восприимчива к яду кобры; 3) проявление инстинктов может также оказаться нецелесообразным: например, защитная реакция (выпускание струи дурно пахнувшей жидкости) скунса, направленная против идущего автомобиля (к сожалению, случается, что по этой причине на дорогах США гибнут эти зверьки); 4) наблюдаемое «переразвитие» некоторых органов, которые становятся помехой для организма (явление гиперморфоза): огромные (до 3 м и более в размахе) рога вымершего большерога оленя (*Megaceros euryscerus*); чрезмерно развитые клыки бабirusсы (дикой свиньи); устрашающие клыки-кинжалы вымерших саблезубых тигров (махайродов, смилодонов), излишне длинные бивни древних хоботных — мастодонтов.

3.4.2. Видообразование

В результате сложнейших микроэволюционных процессов, протекающих в природных популяциях, могут возникать не только новые приспособления к условиям существования, но и новые виды. На вопрос о том, как возникают новые виды, Ч.Дарвин дал ответ в самом названии своего главного труда «Происхождение видов...». Отдельную главу своей книги он посвятил обстоятельствам, благоприятствующим образованию новых форм посредством естественного отбора.

В основу схемы видообразования были помещены два основополагающих принципа: *дивергенции* (или расхождения признаков) и *монофилии* (происхождения потомков от одного общего предка). Любая дифференциация внутри вида живых организмов может быть представлена как процесс обособления форм (местных, экологических, географических) и выработки некоторых различий между этими формами. Начальное расхождение форм знаменует собой начальную фазу эволюционного процесса.

Известно, что самая жесткая конкуренция наблюдается между наиболее близкими формами данного вида и прежде всего в силу большого сходства их жизненных потребностей (требований к ус-

ловиям существования). По этой причине дочерние формы, более других отклоняющиеся от среднего значения, будут находиться в наилучших условиях. С другой стороны, предковая (материнская) и промежуточные формы, более сходные друг с другом, будут жестко конкурировать и поэтому иметь меньше шансов для победы в борьбе за существование. Итогом эволюции предковой формы станут разнообразные, заметно отличающиеся между собой потомки. Разнообразие форм обеспечивает возможность наиболее полного использования природных ресурсов, всего многообразия окружающей среды. Ч.Дарвин писал: «Наиболее резко различающиеся разновидности какого-нибудь вида знаков будут иметь наибольшие шансы на успех и увеличение в числе,... а когда разновидности очень резко отличаются одна от другой, они переходят на степень вида». Ч.Дарвиным была предложена графическая схема дивергенции форм, наглядно демонстрирующая принципы видообразования (рис. 3.10).

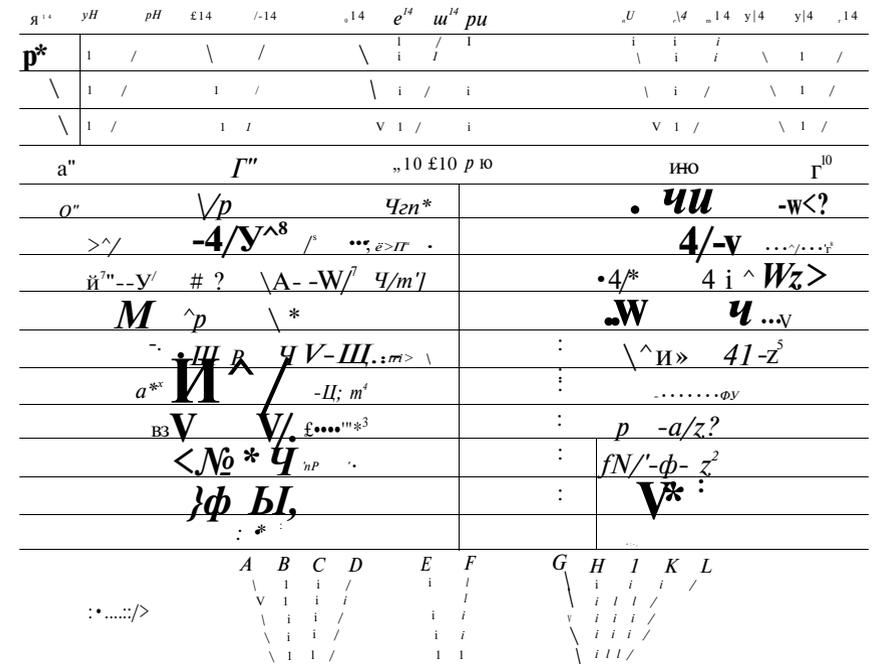


Рис. 3.10. Схема дивергенции форм (рисунок Ч.Дарвина):

A — L — 11 видов рядов. Горизонтальные линии — интервалы, каждый из которых представляет 1000 поколений. Точками обозначены линии встречаемости во времени различных форм каждого вида; строчными латинскими буквами — «хорошо выделяющиеся» разновидности

Вид существует как отдельные популяции, которые в той или иной степени изолированы друг от друга. Но пока между популяциями имеется поток генетической информации, вид представляет собой единую, целостную систему. При возникновении изоляции поток генов между изолированными популяциями может прерваться, что в свою очередь приведет к репродуктивной изоляции. Такие репродуктивно изолированные популяции уже являются самостоятельными видами. Постепенное видообразование в зависимости от характера изоляции подразделяется на географическое и экологическое.

Географическое, или аллопатрическое, видообразование связано с расширением ареала исходного вида и осуществляется посредством длительной географической изоляции популяций. Особое внимание географической изоляции в процессе видообразования уделял крупнейший американский зоолог-эволюционист Э. Майр. Возникновение различного рода географических преград (горные хребты, морские проливы, полосы жарких пустынь и пр.) приводят к возникновению *изолятов* — географически изолированных популяций. В результате этого в едином *генофонде* вида (совокупность генов) образуется своеобразный разрыв. Со временем в изолированных генофондах будут накапливаться новые мутации и будут возрастать различия между популяциями. Особенно ярко это проявляется у видов с обширными ареалами, поскольку уже сами по себе условия существования в них различны. Например, живородящая ящерица на юге Европы откладывает яйца, а особи средне-европейских и северных популяций яйцеживородящи, поскольку в условиях короткого и относительно холодного лета их яйца не успевают развиваться.

Длительное прерывание потока генов между изолятами приводит в конце концов к их репродуктивной изоляции и образованию самостоятельных видов. Существование *эндемичных видов*, в частности узко локальных эндемиков (видов, встречающихся только на прострaнстве небольшого географического района) — результат длительной географической изоляции. Примерами локального эндемизма служат: фауна рачков оз. Байкал (озеро 20 млн лет изолировано от других водоемов), байкальская нерпа, гаттерия (острова у Новой Зеландии), 13 видов галапагосских, или дарвиновых, вьюрков (рис. 3.11), представители фауны о. Мадагаскара (тенреки, лемуры и пр.), Новой Зеландии (киви и др.), Австралии (различные виды сумчатых, попугаев и т.д.) и др.

Из приведенного списка эндемиков отчетливо видно, что среди географической изоляции особая роль принадлежит островной изоляции. Кстати, Ч. Дарвин писал, что на Галапагосских островах из 26 видов наземных птиц 21—23 вида эндемичны. Долгое время географическая изоляция способствовала сохранению флоры и фауны островов. С развитием мореплавания безопасность естествен-

Рис. 3.11. Разнообразие вьюрков на Галапагосских островах

ных жителей островов стала иллюзорной. Так, в Новой Зеландии до появления там людей (XIII в.) обитало по меньшей мере 37 видов нелетающих птиц (в том числе различные виды моа, или динорнисов), а сейчас осталось только 3 мелких вида киви. Человеком были истреблены дронты, или додо (Маскаренские острова), нелетающие стеллеровы бакланы (Командорские острова), бескрылые гагарки (последние особи уничтожены на о. Исландия), эпиорнисы (о. Мадагаскар), открытая Дарвиным фолклендская лисица и др. Последнее Дарвин предвидел, написав: «Через несколько лет после того как будет произведено правильное заселение островов, эта лисица, по всей вероятности, будет поставлена наряду с додо как животное, исчезнувшее с лица Земли».

Огромная роль в изучении островной тропической фауны принадлежит соотечественнику и современнику Ч. Дарвина Альфреду Уоллесу. Ч. Дарвин и А. Уоллес поняли, что острова — это уникальные природные лаборатории, в которых можно изучать сложнейшие механизмы эволюции.

Экологическое, или симпатрическое, видообразование связано с зарождением в рамках популяционного ареала новой формы. Однако совмещение мест обитания оказывается временным явлением. В результате все продолжающейся конкуренции, осуществляющейся на базе исходного популяционного полиморфизма, в конце концов наблюдается расхождение мест обитания обособившихся популяционных группировок. В итоге процесс внутриареального обособления популяций заканчивается репродуктивной изоляцией и



4- Рис. 3.12. Виды синиц

образованием новых видов. Образовавшиеся виды могут иметь налегающие и в значительной степени совпадающие (симпатрические) ареалы. Примером экологического видообразования служат симпатрические ареалы синиц: большой, лазоревки, гаичек (пухляк, черноголовая, сероголовая), москочки, хохлатой (рис. 3.12). Полагают, что указанные виды синиц образовались в связи с пищевой специализацией: по выбору мест кормежки, по составу поедаемых кормов, по методам их поиска и добывания. Так, лазоревки и черноголовые гаички предпочитают широколиственные леса, москочки, хохлатые синицы и пухляки — хвойные. Крупные виды птиц (большая синица, пухляк и др.) долбят ветви и древесные стволы, мелкие (лазоревки) — только стебли травянистых растений. Наиболее мелкие виды (москочки, хохлатые синицы и лазоревки) чаще обследуют в поисках корма концевые ветви деревьев, иногда даже «зависая» около них в трепещущем полете, как это делает самый крупный вид — большая синица.

На ранних стадиях микроэволюционного процесса географическое и экологическое видообразование может действовать совместно, что не позволяет четко определить границы каждого из этих способов.

Внезапное видообразование. Помимо описанного выше постепенного видообразования существует так называемое внезапное видообразование, совершаемое не путем дивергентной эволюции, а методами хромосомных мутаций, полиплоидии и гибридизации. Например, близкие виды картофеля отличаются между собой кратным набором числа хромосом: $l = 12, 24, 48, 72$. Это дало основание предположить, что указанные наборы (т.е. соответствующие виды картофеля) образовались путем полиплоидии, т.е. путем кратного увеличения числа хромосом исходного предкового вида. Известно, что полиплоидные формы более выносливы и поэтому более обычны по периферии ареала (в экстремальных для вида условиях), вытесняя здесь родительский вид. Допускается также возникновение новых видов путем гибридизации форм. Методом отдаленной гиб-

ридизации изучается возможность происхождения тех или иных видов культурных растений. Отечественный селекционер В. А. Рыбин скрестил терн ($2l = 16$) и алычу ($2l = 8$) и получил с последующим удвоением числа хромосом культурную сливу ($2l = 48$).

Для животных в большей степени характерно видообразование методом хромосомных мутаций, обеспечивающих репродуктивную изоляцию потомков от родительской формы. Видообразование путем полиплоидии встречается у некоторых червей и насекомых.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение движущего отбора.
2. Какие условия способствовали появлению «индустриального меланизма» у бабочки березовой пяденицы?
3. Какая форма естественного отбора ведет к появлению полиморфизма?
4. Объясните механизм и направленность действия стабилизирующего отбора.
5. Приведите примеры общих и частных адаптации.
6. В чем заключается биологический смысл расчленяющей окраски?
7. Приведите примеры бейтсовской и мюллеровской мимикрии.
8. Покажите на конкретных примерах относительность приспособлений.
9. Назовите два основополагающих принципа, лежащих в основе процесса видообразования.
10. Какие механизмы лежат в основе аллопатрического видообразования?
11. В результате чего возникают изоляты?
12. Приведите примеры аллопатрического видообразования.
13. Раскройте механизм симпатрического видообразования. Ответ проиллюстрируйте примерами.
14. Какие причины вызывают внезапное видообразование?

3.5. Макроэволюция

Макроэволюция — это эволюция на уровнях выше видового (образование новых родов, семейств и т.д.), осуществляется путем микроэволюции. Макроэволюция происходит в сроки, которые исчисляются десятками — сотнями тысяч и даже миллионами лет, и по этой причине недоступна для непосредственного изучения. Однако, согласно современной синтетической теории эволюции, у макроэволюции не существует закономерностей, отличных от закономерностей микроэволюции. Макроэволюция, как и микроэволюция, также осуществляется на основе принципа дивергентности.

3.5.1. Доказательства эволюции

Несмотря на невозможность непосредственного исследования макроэволюционных процессов, наука располагает множеством фактов, что эти процессы реальны и существуют в природе.

Палеонтологические данные. Палеонтология как наука оформилась благодаря исследованиям Ж.Кювье (позвоночные), Ж.Б.Ламарка (беспозвоночные) и А. Броньяра (растения). Термин «палеонтология» был предложен французский зоологом Анри Бленвилем (1777—1850) в 1822 г. С помощью палеонтологических методов изучаются ранние этапы развития жизни на Земле, выясняются магистральные пути развития органического мира. Результаты палеонтологических исследований используются для доказательства эволюции животного и растительного мира. Палеонтологические данные и сравнение вымерших форм с современными формами убедительно свидетельствуют о том, что животные и растения постоянно изменялись во времени. Палеонтологам удалось доказать, что одни виды путем длительной эволюции происходят от других исходных форм, и показать это как филогенетические ряды (ряды видов, последовательно сменяющих друг друга в процессе исторического развития).

Филогенетические ряды. По целому ряду групп животных (некоторые копытные, слоны, хищные, моллюски и пр.) палеонтологам удалось воссоздать непрерывные ряды форм (от древнейших до современных), отражающие эволюцию рассматриваемых категорий. Отечественный зоолог В.О.Ковалевский (1842—1883) разработал филогенетический ряд лошадей (рис. 3.13, 3.14): фенакодус (пятипалая конечность) — эогиппус (четырепалая конечность) — миогиппус (трехпалая конечность) — парагиппус (трехпалая конечность) — плиогиппус (однопалая конечность) — современная лошадь (однопалая конечность). Число пальцев на конечностях уменьшалось в связи с переходом к быстрому и длительному бегу. Одновременно с редукцией числа пальцев увели-

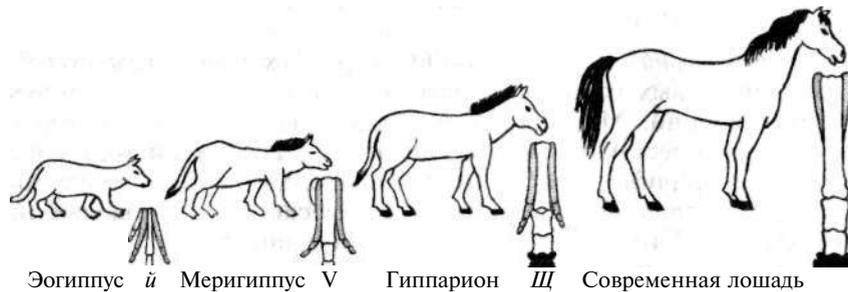


Рис. 3.13. Эволюция лошади



лс. 3.14. Преобразование конечностей лошади из пятипалой в трехпалую и затем в однопалую

чивались абсолютные размеры животных (от размера лисицы до современной лошади), осуществился переход от всеядности к исключительной травоядности™, изменилось строение зубной системы и др. На все это ушло до 60—70 млн лет. Филогенетические ряды могут рассматриваться как прямые доказательства эволюции.

Переходные формы. Наличие филогенетических рядов не могло служить объяснением для происхождения групп высокого систематического ранга. Противники эволюции жизни на Земле считали [возникновение таких групп результатами соответствующих «ак-

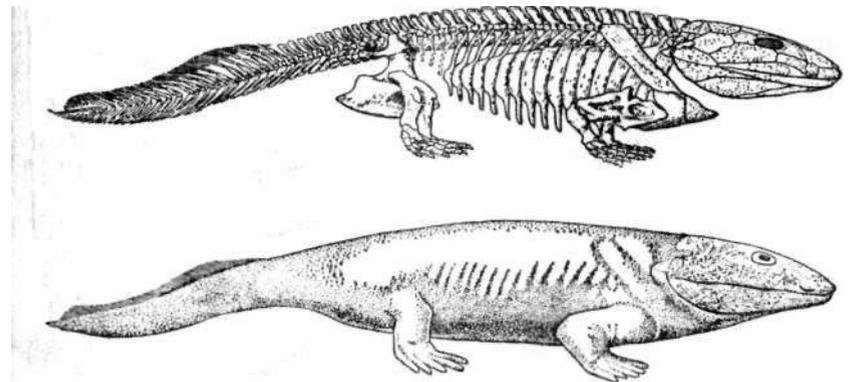


Рис. 3.15. Ихтиостега

тов творения». С этой точки зрения особый интерес представляют ископаемые переходные формы, сочетающие в себе одновременно как признаки древних, так и более эволюционно молодых групп, относящихся к таксономическим (систематическим) категориям высокого ранга.

В качестве переходных групп могут быть рассмотрены семенные папоротники (переходная форма между папоротникообразными и голосеменными), ихтиостеги (переходная форма между пресноводными кистеперыми рыбами и земноводными), которых шведский палеонтолог Ярвик образно назвал «четвероногими рыбами» (рис. 3.15).

Данные сравнительной анатомии и внешней морфологии. Не только палеонтологические данные свидетельствуют о наличии переход-

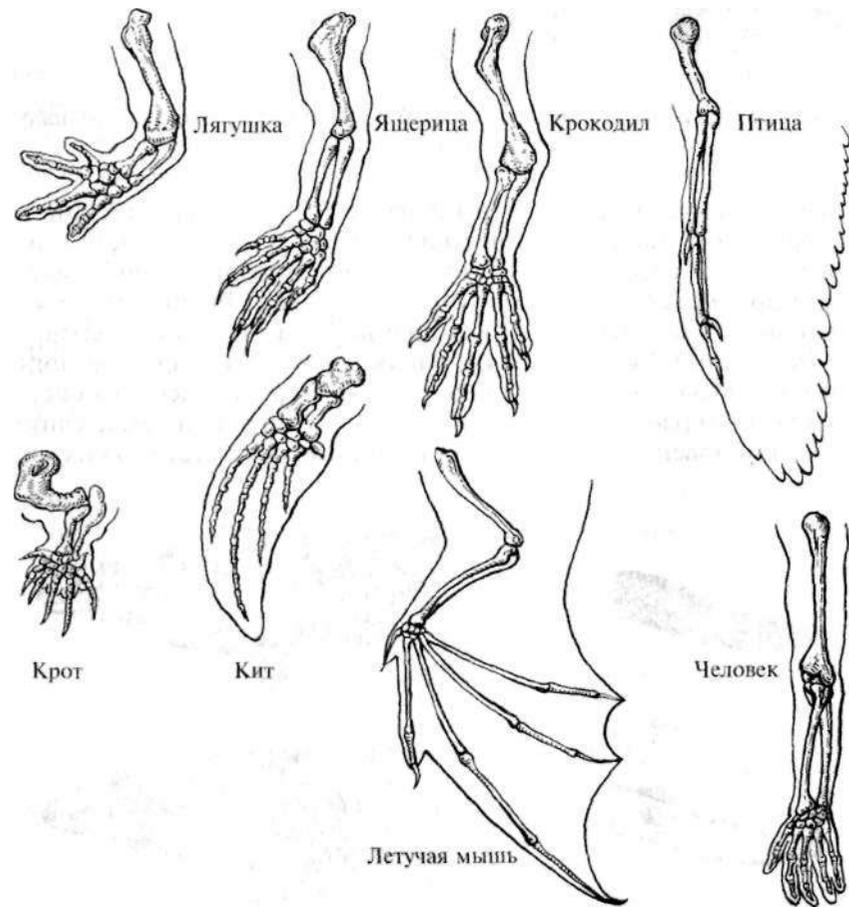
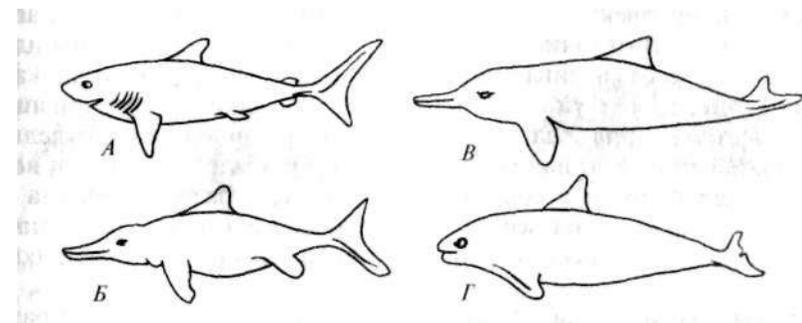


Рис. 3.16. Гомология передних конечностей позвоночных

ных форм. В настоящее время также существуют формы, занимающие как бы «промежуточное» положение между категориями высокого систематического ранга. Например, яйцекладущие млекопитающие (утконосы, ехидны) по особенностям своей организации являются промежуточным звеном между рептилиями и млекопитающими.

В строении передних конечностей наземных позвоночных (амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие), несмотря на то что все они выполняют самые различные функции, обращает на себя внимание определенное сходство, обусловленное общностью их происхождения. Явление соответствия органов у организмов разных видов, обусловленное их филогенетическим родством, называют *гомологией*. А такие органы называют *гомологичными органами* (рис. 3.16). Наличие гомологичных органов у организмов тех или иных групп позволяет проследить степень их родства, определить их филогенетические связи. Но далеко не всякое внешнее сходство в строении органов свидетельствует о родстве организмов. Крыло птицы и крыло бабочки, несмотря на сходство выполняемых функций, а также на некоторое внешнее сходство, по-разному устроены и являются результатом схождения признаков (конвергенции), а не общности происхождения. Такие органы называют *аналогичными органами*. А явление морфологического сходства органов у организмов различных систематических групп, обусловленное сходством выполняемых ими функций, носит название *аналогии*. Примеров конвергенции в мире животных много (рис. 3.17—3.19). Колючки некоторых видов растений — аналогичные органы, поскольку их происхождение различно: например колючки боярышника — видоизмененные побеги, колючки кактуса, барбариса — видоизмененные листья.

Доказательствами эволюции являются также рудименты и атавизмы. В организме встречаются недоразвитые органы или их час-

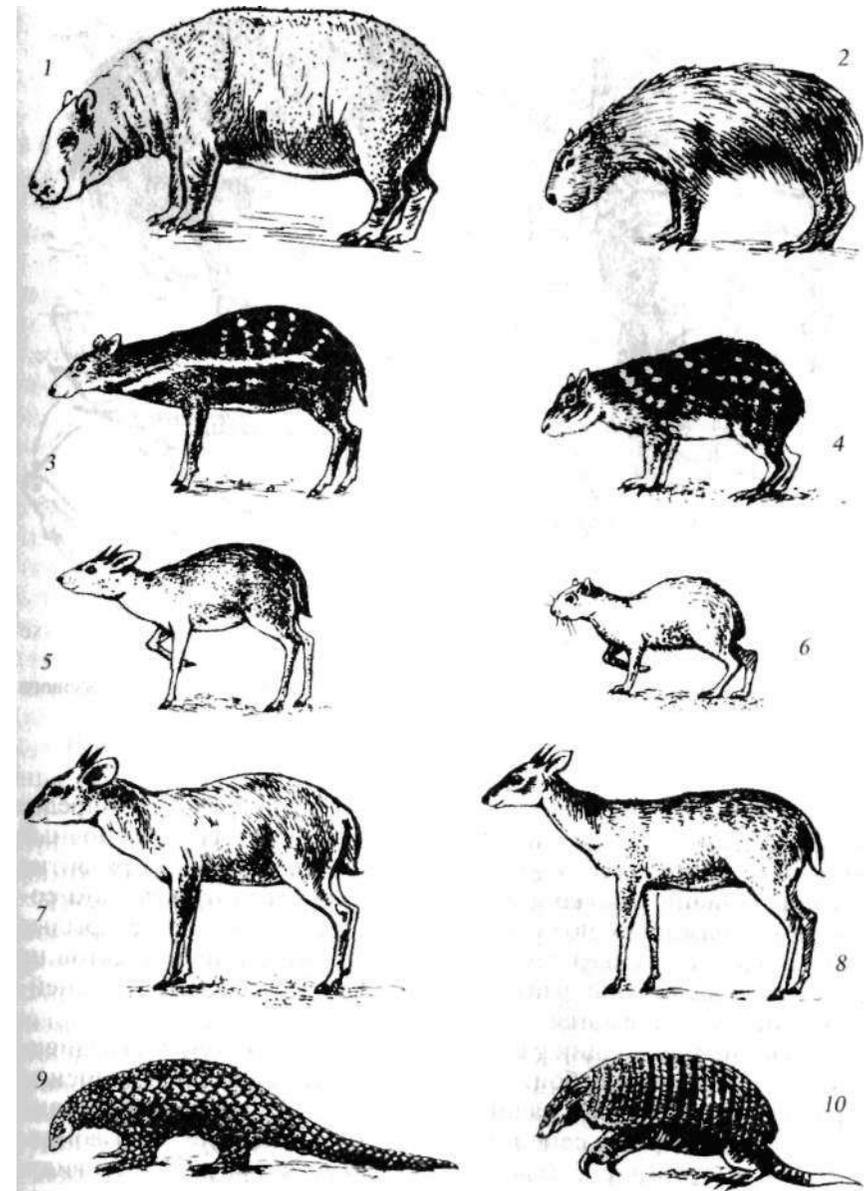


3.17. Конвергентное сходство формы тела и плавников у неродственных быстро плавающих животных:
А — акула; Б — иктиозавр; В, Г — дельфины

Рис. 3.18. Конвергентное развитие приспособлений парения в воздухе у представителей разных систематических групп позвоночных: А — летучая рыба; Б — летающая лягушка; В — летающий дракон (ящерица); Г — белка-летяга

ти, не функционирующие у взрослых форм. Это *рудименты*, или *рудиментарные органы* (рис. 3.20). По наличию рудиментов можно судить об общности происхождения. Рудименты таза и задних конечностей удавов свидетельствуют о давнем отделении змей от ящериц, а рудименты таза кита — о происхождении от наземных предков, рудименты глаз у слепых пещерных рыб — о том, что эти формы когда-то жили в условиях нормальной освещенности и т.д. Рудименты человека — хвостовые позвонки, ушные мышцы, аппендикс и др. В отличие от рудиментов, которые характерны для всех особей рассматриваемого вида, атавизмы встречаются, как исключение, только у отдельных особей. *Атавизмы* — это признаки, существовавшие у далеких предков и проявившиеся у отдельных особей вида. К атавистическим структурам следует отнести появление трехпалое™ у современных лошадей, развитие хвоста и волосяного покрова на всем теле у человека и т.д. По атавизмам можно судить, как был устроен тот или иной орган у предковой формы.

Данные эмбриологии. *Эмбриология* — наука о зародышевом развитии. Исследования, проведенные эмбриологами, показали общность происхождения всех многоклеточных животных, поскольку все они развиваются из одной оплодотворенной яйцеклетки. Все



3.19. Конвергентное сходство строения тела между неродственными лекопитающими, населяющими дождевые леса Африки (слева) и Южной Америки:

1— карликовый гиппопотам; 2— водосвинка; 3— африканский оленек; 4— пака; 5— карликовая антилопа; 6— агути; 7— серый дукер; 8— мазама; 9— панголин; 10— гигантский броненосец

Рис. 3.20. Примеры рудиментарных органов:
 А — задние конечности питона; В — крылышко киви; В — элементы тазового пояса усатого кита

яйцеклетки в своем развитии последовательно проходят определенные стадии (бластулы и гастролы). Например, все позвоночные животные в процессе эмбрионального (зародышевого) развития проходят стадию закладки жаберных щелей, хотя во взрослом состоянии у наземных позвоночных они отсутствуют. У бескрылых птиц (например, киви) закладываются крылья, у усатых китов на определенных стадиях раннего онтогенеза — зубы, но в дальнейшем они не развиваются.

Самые ранние стадии развития зародышей позвоночных удивительно схожи между собой. В дальнейшем это сходство постепенно утрачивается, все ярче начинают проявляться сначала признаки класса, затем отряда, семейства, рода и, наконец, вида позвоночного животного (рис. 3.21). Таким образом, в процессе индивидуального развития (онтогенеза) каждый вид повторяет свое историческое развитие (филогенез). Выявленная закономерность была сформулирована немецкими биологами Ф. Мюллером (1821 — 1897) и Э.Геккелем (1834—1919) как *биогенетический закон*, сущность которого заключается в том, что онтогенез есть краткое повторение филогенеза. Естественно, что онтогенез не повторяет абсолютно все этапы филогенеза (некоторые стадии в онтогенезе не

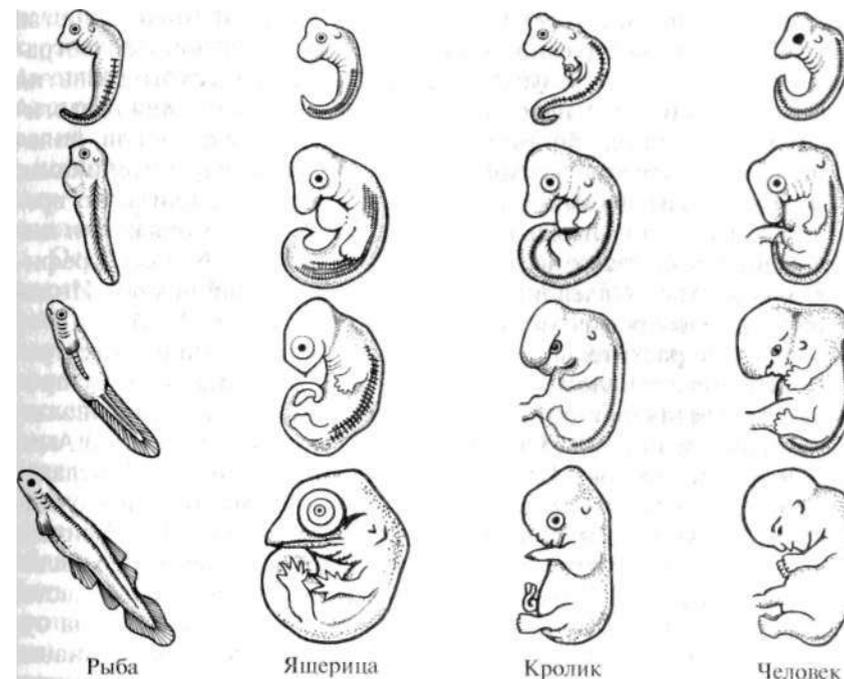


Рис. 3.21. Сравнение зародышей позвоночных на разных стадиях развития

отражены). По строению эмбрионов современных форм можно судить о строении эмбрионов (а не взрослых) предков.

Генетические и цитологические данные. Осуществление генетического кодирования, биосинтеза белков и нуклеиновых кислот происходит по единому для всего живого на Земле механизму. Клеточное строение характерно для подавляющего большинства организмов. Принципы деления клеток одинаковы у всех эукариот. Это неоспоримо свидетельствует о едином плане строения и общности происхождения всех организмов. Вероятность того, что принципиально сходная ультраструктура клеток и тончайшие механизмы их функционирования возникли случайно, практически отсутствует и даже теоретически является фантастичной.

Биогеографические данные. *Биогеография* изучает закономерности распространения и распределения растений и животных на земном шаре. Своеобразие флоры и фауны Австралии, Новой Зеландии, Южной Америки, Мадагаскара и океанических островов, сходство фауны Северо-Восточной Азии и Северной Америки, Европы и Британских островов, различие фауны Северной и Южной Америки, Африки, Мадагаскара и т.д. — все это свидетельствует о

длительной эволюции растительного и животного мира планеты. Причины сходства и различия флоры и фауны различных географических регионов — результат не только исторического развития растительного и животного мира, но и прежде всего тех геологических процессов (дрейф материков, образование островов, появление и исчезновение «сухопутных мостов» между материками, островами и материками и т.д.), которые происходили в это время. А.Уоллес, основываясь на имеющейся в его распоряжении информации о распространении животных, выделил 6 биогеографических областей: Палеарктику, Неоарктику, Эфиопскую, Индомалайскую, Неотропическую, Австралийскую (рис. 3.22).

Сравнение растительного и животного мира различных географических областей позволяет разобраться в их отдаленном прошлом, предоставляет богатый материал, доказывающий эволюцию живых организмов. Сходство фауны и флоры Северной Америки и северо-востока Евразии объясняется наличием в недалеком прошлом узкого перешейка («сухопутного моста») между материками. Такой же мост существовал между Европой и Британскими островами. С другой стороны, длительная (десятки миллионов лет) изоляция Южной Америки (Неотропическая область) от Северной (Неоарктическая область) привела, несмотря на существование в настоящее время Панамского перешейка, к значительным различиям флоры и фауны континентов. Взаимопроникновение видов животных (опоссумы, броненосцы, дикобразы пришли из неотропической области в Северную Америку; олени, мед-

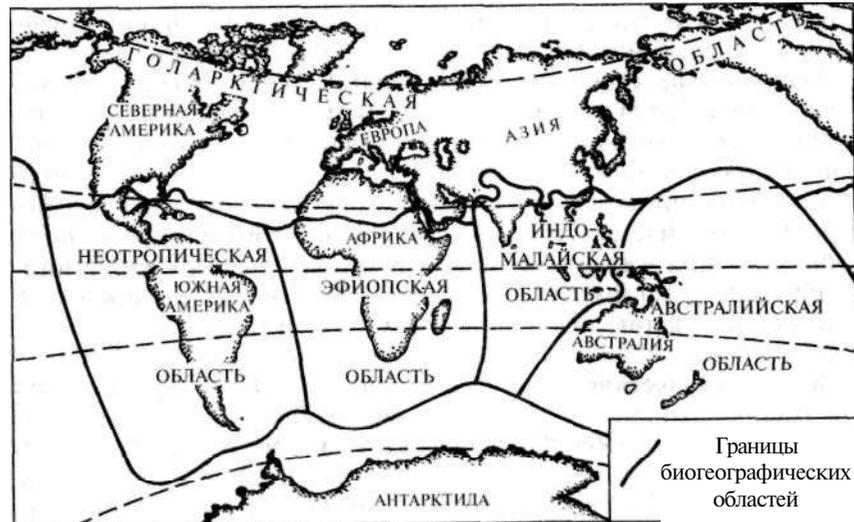


Рис. 3.22. Карта биогеографических зон Земли

веди, лисы и др. проникли в Неотропики с севера) не изменило характерного (своеобразного) облика фауны Южной и Северной Америки. Еще большим своеобразием отличается животный мир Австралии, которую по праву называют царством сумчатых! Австралия обособилась от Южной Азии более 100 млн лет назад, когда еще не было плацентарных млекопитающих. Разнообразие сумчатых — результат эволюции в условиях длительной географической изоляции.

Особый интерес с точки зрения изучения эволюции представляют острова. Материковые острова (например, Британские острова) имеют фауну и флору, близкую к материковой. Но длительная изоляция острова ведет к ослаблению материковых связей и повышает своеобразие его фауны. Уникальность природы Мадагаскара, ее отличие от природы Африканского континента сложилась в результате длительной географической изоляции острова, отделившегося от материка еще в мезозое. Поэтому на Мадагаскаре нет слонов, жирафов, бегемотов, львов, гиен, леопардов, страусов, зебр, антилоп и прочих представителей фауны Эфиопской области. Высоким процентом эндемичных форм (форм, которые больше нигде не встречаются) характеризуются океанические острова. В целом их видовой состав беден (ущербность фауны и флоры). Например, на таких островах отсутствуют наземные млекопитающие, амфибии, т.е. целые группы видов, не способные преодолевать значительные водные пространства. Для фауны и флоры океанических островов большое значение имеет явление случайного заноса животных (птицы, насекомые, рептилии, последние могут преодолевать водные преграды на стволах деревьев) и семян растений. На островах процесс эволюции в условиях их длительной географической изоляции, в отсутствие генетических связей с материнскими популяциями, формируется эндемичная флора и фауна. Так, на Галапагосских островах эндемизм среди птиц достигает почти 80% (82 вида из 108). А знаменитые галапагосские, или дарвиновы, вьюрки (14 видов) стали первым примером влияния изоляции на видообразование. Ч.Дарвин обратил пристальное внимание на строение клювов у различных видов вьюрков и, проведя исследования, пришел к заключению, что формы клювов сформировались в зависимости от состава поедаемых кормов и способов их добывания. Исследования ученых последующих поколений (Д.Лэк, Э.Майр) показали, что все дарвиновы вьюрки произошли от одного общего материкового предка и случилось все это в результате процесса *адаптивной радиации*, т.е. в результате расхождения (дивергенции) форм от исходной предковой в ходе приспособительной эволюции. Эффект адаптивной радиации также наглядно демонстрируется на гавайских цветочницах — эндемичной группе птиц, обитающей на Гавайских островах. Известно около 40 видов этих птиц, включая вымершие формы.

3.5.2. Основные направления эволюционного процесса

Прогресс и регресс в эволюции. Органический мир Земли развивался от простого к сложному, от низших форм к высшим, что является прогрессивным развитием. Но это не единственное из возможных направлений эволюции. Крупный отечественный биолог-эволюционист А. Н. Северцов (1866—1936) разработал теорию морфофизиологического и биологического прогресса и регресса (рис. 3.23).

Биологический прогресс — это победа вида (или иной систематической единицы) в борьбе за существование. Основные признаки биологического прогресса — стабильное увеличение численности и расширение занимаемого ареала. Расширение ареала вида приводит, как правило, к образованию новых популяций. По определению, примерами биологического прогресса служат представители типов простейших, моллюсков, членистоногих (различные виды и даже целые отряды насекомых — двукрылые, жесткокрылые и др.), хордовых (отдельные группы рыб, птиц — например, воробьинообразные, млекопитающих — например, грызуны и др.). Ошибочно полагать, что в состоянии биологического прогресса находятся только классы птиц и млекопитающих. Следует помнить, что далеко не все группы птиц и млекопитающих иллюстрируют собой биологический прогресс. Он достигается различными путями, которые не всегда связаны лишь с повышенным уровнем организации систематических групп.

Биологический регресс характеризуется альтернативными признаками: снижением численности, сокращением ареала, снижением внутривидовой дифференциации (например, снижением популяционного разнообразия). В конечном счете биологический регресс может привести к вымиранию вида. В типе хордовых примерами естественного биологического регресса служат: двоякодышащие и кистеперые рыбы (кл. Костные рыбы); гаттерия, крокодилы, слоновые черепахи (кл. Рептилии); киви, некоторые виды журавлей (например, американский журавль), аистов (кл. Птицы); яйцекладущие, неполнозубые, хоботные (кл. Млекопитающие). Основной причиной биологического регресса является отставание в эволюции группы от скорости изменений окружающей среды.

Ускоренная трансформация окружающей природной среды вследствие антропогенного фактора, прямое преследование и истребление переводят целый ряд видов



Алексей Николаевич Северцов

ДЕГЕНЕРАЦИЯ

Рис. 3.23. Схема соотношений между ароморфозом, идиоадаптацией и дегенерацией (по А. Н. Северцову)

и групп животных в состояние биологического регресса и даже ставят некоторые из них на грань вымирания: хищные птицы (калифорнийский и андский кондоры, филиппинский орел и др.), большинство видов журавлей (стерх, черный журавль и др.), африканские страусы, казуары, эму, нанду, гавайские цветочницы, попугаи (72 вида), китоглав (отр. Листообразные), крупные китообразные (синий кит, финвал и др.), слоны, носороги, львы, тигры, гепарды, снежный барс, некоторые виды медведей, человекообразные обезьяны и многие другие.

Пути биологического прогресса (по А. Н. Северцову). Под *ароморфозом*, или морфофизиологическим прогрессом, понимается достижение биологического прогресса путем повышения общего уровня организации живых организмов. Примерами главнейших ароморфозов служат: переход к многоклеточноеTM; эволюционные преобразования основных систем органов у позвоночных (кровеносной, нервной, дыхательной и других систем); приобретение высшими позвоночными механизмов физической и химической терморегуляции. Однако не всегда корректно противопоставлять высокую организацию низкой (об этом писал еще Ч. Дарвин): например, пойкилотермные организмы (те же насекомые, моллюски) и без повышения соответствующей организации находятся на вершине биологического прогресса. То же можно сказать и об одноклеточных организмах. Ароморфоз в мире растений — это переход от спор к размножению семенами, переход от голосеменных к покрытосеменным.

Идиоадаптации представляют собой частные приспособления видов, не связанные с изменениями уровня их биологической организации и позволяющие им приспособиться к конкретным условиям среды. Например, в пределах класса млекопитающих без всякого изменения уровня организации сформировались различные по образу жизни группы животных: воздушные (рукокрылые), водные (китообразные), роющие (кроты, цокоры, слепыши и др.), лазящие (обезьяны, ленивцы и др.), бегающие (копытные и др.)

и т.д. (рис. 3.24, 3.25). Для всех этих групп млекопитающих характерны гомойотермность (относительная независимость температуры тела от окружающей среды), живорождение, выкармливание детенышей молоком, т.е. черты, общие для всего класса. Примеры покровительственной окраски и формы, отмечающиеся у самых различных животных, также должны быть отнесены к частным приспособлениям, или идиоадаптациям. К идиоадаптациям относятся конкретные приспособления к условиям существования у дарвиновых вьюрков.

У растений примерами идиоадаптаций являются многообразные приспособления цветка к опылению ветром, насекомыми, птицами, приспособления к распространению плодов и семян (с помощью ветра, воды, животных).

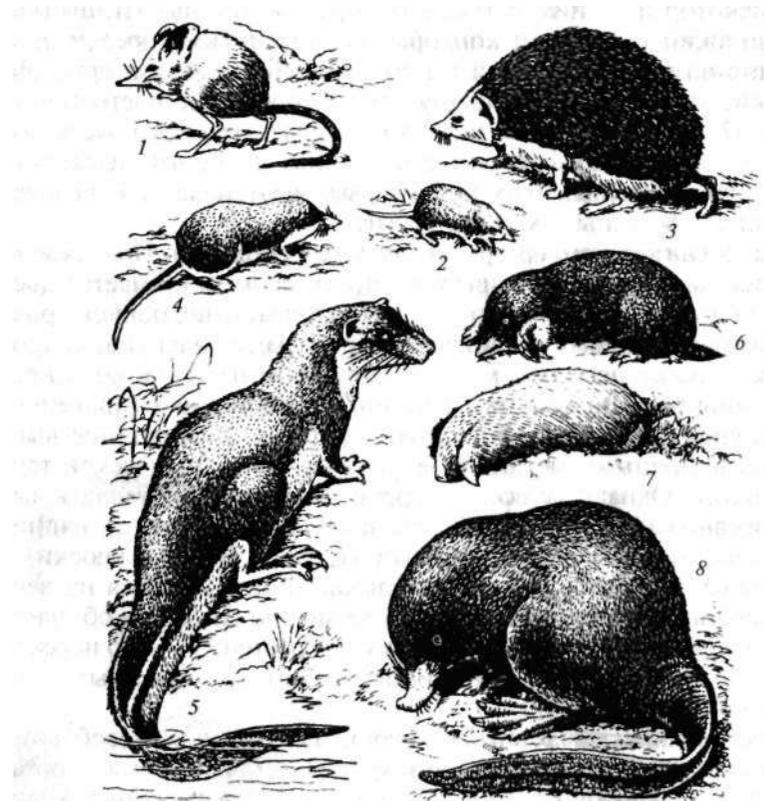


Рис. 3.24. Экологическая дифференциация (идиоадаптация) у насекомоядных млекопитающих.

Наземные формы: 1 — прыгунчик; 2 — землеройка; 3 — еж. Земноводные формы: 4 — кутора; 5 — выдровая землеройка; 6 — выхухоль. Роющие формы: 7 — крот; 8 — златокрот

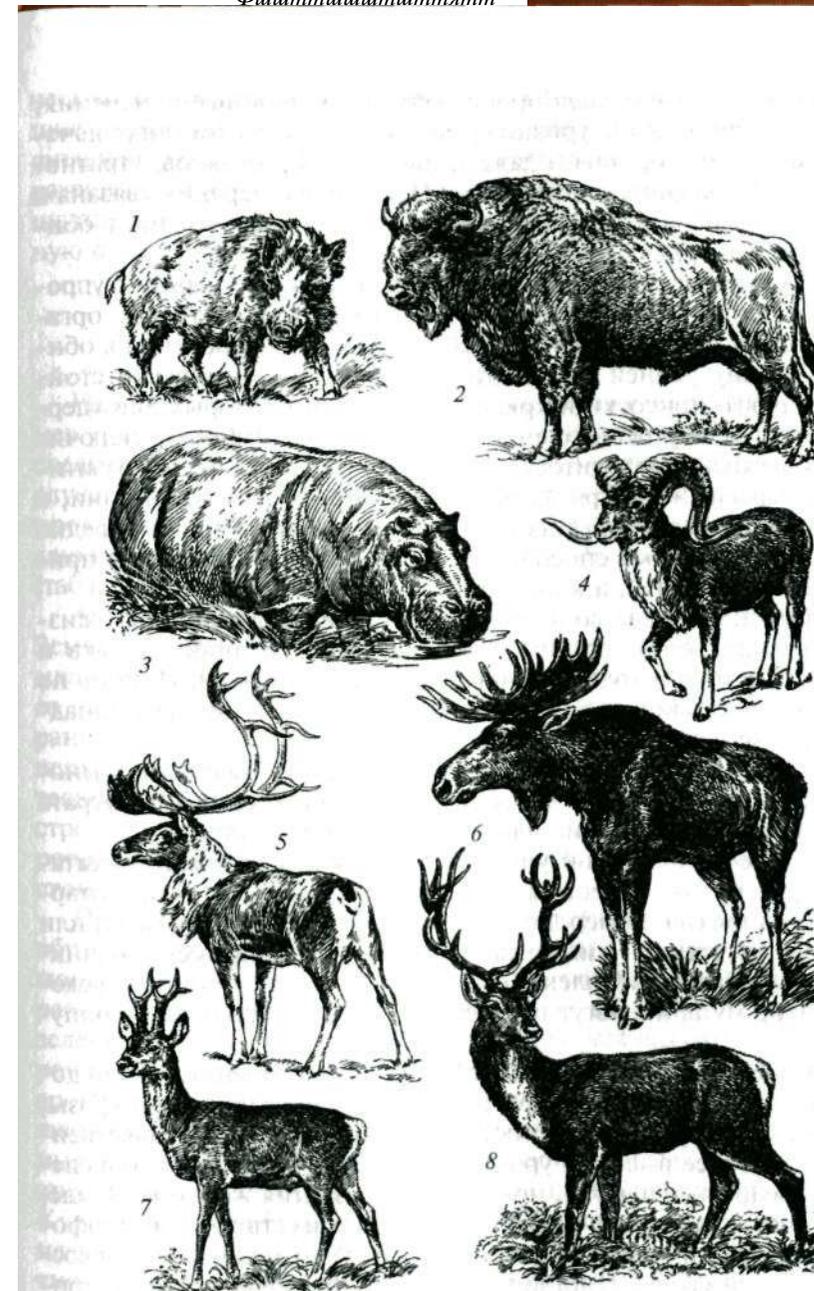


Рис. 3.25. Экологическая дифференциация (идиоадаптация) у парнокопытных млекопитающих:

1 — кабан; 2 — зубр; 3 — бегемот; 4 — баран аргали; 5 — северный олень; 6 — лось; 7 — косуля; 8 — европейский олень

При *общей дегенерации* происходят эволюционные изменения, ведущие к упрощению уровня организации. При этом могут исчезать конкретные органы и даже целые системы органов, утратившие свое биологическое значение. Обычно дегенерация связана с переходом к паразитическому или сидячему образу жизни, с обитанием в пещерах.

У паразитических червей (цепни, лентецы и др.) наряду с упрощением организации (отсутствие пищеварительного тракта, органов чувств и пр.) формируются различные приспособления к обитанию во внутренней среде другого организма (химически стойкие покровы, присоски и крючки, с помощью которых они удерживаются на внутренних стенках кишечника хозяина, исключительно высокая плодовитость и пр.). Многие виды эндопаразитических червей, несмотря на резкое упрощение их организации, в настоящее время процветают. Паразитические растения нередко частично утрачивают способность к фотосинтезу. Их листья приобретают вид чешуи, а корни преобразуются в присоски.

Асцидии, ведущие во взрослом состоянии сидячий образ жизни, утратили хорду, органы передвижения; их органы чувств и нервная система в ходе метаморфоза дегенерировали. И лишь по личиночной стадии, имеющей хорду, удалось установить принадлежность асцидий к типу хордовых.

Для пещерных обитателей (пещерные рыбы, хвостатые земноводные — протеи) характерны редукция или даже полная утрата органов зрения, снижение или отсутствие пигментации.

Генетической основой упрощения уровня, организации считают мутации. Так, известны мутации, вызывающие рудиментарность органов (например, недоразвитие крыльев у насекомых) или снижающие степень пигментации покровов (например, возникновение альбинизма у млекопитающих). При благоприятных условиях такие мутации могут прогрессивно распространяться в популяциях.

Соотношение путей эволюции. Из всех рассмотренных путей достижения биологического прогресса наиболее редки ароморфозы, поднимающие ту или иную систематическую группу на качественно новый, более высокий уровень развития. Ароморфозы определяют переломные пункты, новые этапы развития жизни на Земле, открывают для групп, подвергшихся соответствующим морфофизиологическим преобразованиям, новые возможности в освоении внешней среды. Иногда это совершенно новая среда (например, выход позвоночных на сушу). В дальнейшем эволюция группы идет по пути идиоадаптаций.

Качественное изменение условий внешней среды может привести к ситуации, когда дальнейшее развитие в определенных условиях уже не ведет к биологическому прогрессу. Тогда создаются предпосылки к новому ароморфозу, например к появлению амниоти-

ческого яйца у наземных позвоночных (рептилии — млекопитающие), сравнительно (с икрой рыб и амфибий) независимого от внешней среды. Иногда целая систематическая группа организмов развивается по пути общей дегенерации. Последний путь может осуществляться при попадании организмов в сравнительно однородную среду, например при паразитическом образе жизни.

3.5.3. Развитие органического мира

История нашей планеты условно разделена на различные промежутки времени. Из них наиболее продолжительны эры, затем следуют периоды, эпохи. Границы между эрами установлены не случайно, так как именно в эти промежутки времени на Земле происходили глобальные геологические процессы, сопровождающиеся изменениями лика планеты, ее органического мира (табл. 3.1).

Архей (древнейшая эра). По современным сведениям, жизнь на Земле возникла на заре архея (эра древнейшей жизни) 3,5 — 3,8 млрд лет назад. Архею предшествовал катархей, в породах которого никаких следов жизни не было обнаружено. В горных породах раннего архея Австралии найдены остатки микроорганизмов — первых прокариот (бактерий, синезеленых), а также следы деятельности бактериально-водорослевых сообществ, так называемых строматолитов (древнейшие осадочные породы). Окаменелые микроорганизмы обнаружены также в Южной Африке (в слоях возрастом 3,4 — 2,7 млрд лет) и др.

Протерозой (эра первичной жизни). В результате процессов горообразования произошло значительное перераспределение суши и моря. Бактерии и водоросли пережили период исключительного расцвета. На смену прокариотам приходят эукариоты, в частности зеленые и золотистые водоросли. Развиваются высокоспециализированные многоклеточные организмы (крупнейший из известных ароморфозов): зеленые, бурые и красные водоросли, грибы. С участием живых организмов тогда интенсивно формировались осадочные породы. Деятельность железобактерий привела к образованию крупнейших месторождений железной руды (например, в районе Курска, Кривого Рога). 650 — 700 млн лет назад (конец докембрия, названный вендом) в древнейших морях уже жили представители типов кишечнорастворимых, круглых и кольчатых червей, моллюсков, иглокожих и членистоногих. Формируется *биосфера*. В результате жизнедеятельности живых организмов образуются полезные ископаемые. Жизнь становится геологическим фактором.

На границе протерозоя и палеозоя происходят интенсивные горообразовательные процессы, уничтожившие множество ископаемых остатков предыдущих эпох. Все последующее время (па-

Эра, возраст, млн лет назад	Период, продолжительность, млн лет	Геологическая деятельность, климат	Растительный мир	Животный мир
	Юра, 58	Распад Гондваны. Формирование Атлантического океана. В ранней юре климат влажный, в поздней — аридный	Век голосеменных: саговковые, гинговые, хвойные и др. В морях — золотистые водоросли и динофлагеллаты	Морские беспозвоночные: аммониты, белемниты, двухстворчатые и брюхоногие моллюски. Век динозавров. Ихтиозавры, плезиозавры, птерозавры. Млекопитающие: пантотерии, трикодонты и многобугорчатые. Птицы: археоптерикс
	Триас, 35—45	Начало распада Гондваны. Смена периодов отступления морей периодами их наступления. Климат более засушливый	Флора — плауновидные, папоротники, хвощи. Господство голосеменных: хвойные, гинговые. Появление саговников	Сильные изменения в фауне. Появление шестилучевых кораллов, увеличение разнообразных моллюсков (двухстворчатых и брюхоногих). Появление настоящих морских ежей. Вымирание древних рыб, появление костистых. Окончательное вымирание стегоцефалов. Формирование новых групп рептилий: черепах, крокодилов, ихтиозавров, динозавров. Появление примитивных первоптиц — протоавис. Млекопитающие — мелкие примитивные формы
Палеозой, 570	Пермь, 55	Завершение горообразования. Резко выраженная зональность климата. В Южном полушарии материковые оледенения	Влажные тропические леса только в экваториальной зоне. Вымирание папоротникообразных. Начало века голосеменных растений	Снижение систематического разнообразия морских беспозвоночных: вымирание трилобитов, некоторых аммонитов, четырехлучевых кораллов и др. На суше исчезновение стегоцефалов, рост разнообразных рептилий: появление зверозубых
	Карбон, 55—75	Климат более теплый и влажный. К концу периода поднятие суши (Тянь-Шань, Урал и др.) и похолодание	Тропические леса из папоротников, хвощей и плаунов. Появление настоящих хвойных растений	Расцвет древних амфибий (стегоцефалов). Появление крылатых насекомых: тараканов, стрекоз. Первые пресмыкающиеся: котилозавры, пеликозавры
	Девон, 60	Море продолжает отступать. Климат еще более континентальный	Вымирание псилофитов. Расцвет плаунов, хвощей и папоротникообразных. Появление голосеменных (семенных папоротников)	Век рыб. Появление аммонитов (головоногих). На суше: пауки, клещи, насекомые, многоножки. Первые земноводные — ихтиостеги
	Силур, 30	Горообразование, море отступает, климат иссушается	Активное заселение суши сосудистыми растениями	Упадок трилобитов и граптолитов. Сокращение числа групп кораллов. Расцвет головоногих, гигантских ракоскорпио-

Эра, возраст, млн лет назад	Период, продолжительность, млн лет	Геологическая деятельность, климат	Растительный мир	Животный мир
				нов, панцирных бесчелюстных. Возникновение древнейших рыб: панцирных и акантодий. На суше появление скорпионов
	Ордовик, 60	Наступление моря. К концу периода — начало горообразования и частичное отступление моря	На суше — первые сосудистые растения — псилофиты (риниофиты)	Появились мшанки, водные хелицеровые, первые позвоночные — щитковые бесчелюстные. Господство иглокожих (17 классов), головоногих моллюсков, трилобитов, плеченогих, полухордовых
	Кембрий, 70	В Северном полушарии преобладание моря, в Южном — суши (материк Гондвана). Климат умеренный	Распространение водорослей: зеленых, бурых, диатомовых и др.	Господство морских беспозвоночных: губок, кишечнополостных, членистоногих (трилобиты), иглокожих, моллюсков, археоциатов. Появление полухордовых. К концу вымирание некоторых классов моллюсков, иглокожих

Протерозой, 2700	2000	Горообразовательные процессы приводят к перераспределению суши и моря. Активные процессы образования осадочных пород	Расцвет эукариот. Появление многоклеточных: зеленые, бурые и красные водоросли, грибы	Появление животных: кишечнополостных, губок, круглых и кольчатых червей, моллюсков, иглокожих, примитивных морских членистоногих
Архей, 3500-3800	1100-1400	В атмосфере снижается содержание CH_4 , NH_3 , H_2 . Накапливаются CO_2 и O_2	Появление первых прокариот — бактерий, синезеленых; нитчатых водорослей. Формирование почвы	

леозой, мезозой, кайнозой) носит название *фанерозоя*, т.е. времени «явной жизни», о котором свидетельствуют сравнительно многочисленные палеонтологические материалы (ископаемые остатки растений и животных).

Палеозой (эра древней жизни). В первую эру фанерозоя идет активное горообразование: каледонская и герцинская складчатость. Интенсивно развивается высшая растительность. Появляются тип хордовых животных, первые позвоночные: рыбы, затем амфибии и рептилии. Растения и животные (беспозвоночные и позвоночные) осваивают сушу. Биологический прогресс наземных растений и животных был обеспечен принципиальными изменениями их морфофизиологической организации — ароморфозами. Палеозойская эра подразделяется на следующие 6 периодов.

1. Кембрий. В самом начале кембрия происходит значительное наступление моря на сушу, а в конце периода оно отступает. В Северном полушарии преобладают моря, а в Южном существует огромный общий континент Гондвана. Продолжают существовать бактерии и синезеленые. В морях, покрывающих всю территорию современной Европы, распространены бурые и зеленые, диатомовые и золотистые водоросли. В них господствуют древнейшие членистоногие — трилобиты (они составили до 60 % всех видов морской фауны), встречаются губки, кишечнополостные, плеченогие, хиолиты (близки к моллюскам), моллюски, иглокожие, а в конце периода появляются полухордовые. В этот период вымирают некоторые классы моллюсков и иглокожих.

2. Ордовик. В ордовике море захватывает большие площади суши. К концу периода в связи с каледонским горообразованием море отступает, что приводит к осушению больших территорий. Появляются мшанки и лопатоногие моллюски. В морях господствуют плеченогие, трилобиты, иглокожие (было известно 17 классов этого типа: морские ежи, морские звезды, голотурии и др.), головоногие моллюски, полухордовые (граптолиты). Первые позвоночные представлены бесчелюстными щитковыми — остракодермиями. Здесь намеренно не используется термин «панцирные рыбы», поскольку это сборная группа, состоящая как из собственно панцирных рыб (плакодермий), так и бесчелюстных, не являющихся рыбами. Появляются водные хелицеровые. Вымирают гигантские моллюски с размером раковины до 9 м. На сушу выходят первые сосудистые растения — представители споровых — псилофиты, или риниофиты (рис. 3.26). Росли псилофиты по берегам пресных водоемов. К этому времени на суше уже образовался биогенный слой — почва.

3. Силур. Продолжается наступление суши, идут горообразовательные процессы, иссушается климат. Сосудистые растения (псилофиты) интенсивно заселяют сушу. Высота псилофитов была не более четверти метра, у них еще нет настоящих листьев, корней,

но развивается примитивная проводящая система. Появляются первые животные, дышащие атмосферным кислородом, — скорпионы. Приходят в упадок граптолиты и трилобиты, снижается видовое разнообразие кораллов. Переживают расцвет головоногие моллюски, гигантские (до 2 м) ракоскорпионы. В морях возникают древнейшие рыбы — панцирные (плакодермий) и акантодии.

4. Девон. Продолжается отступление моря. Климат становится еще более континентальным. Вымерло много групп примитивных беспозвоночных и большинство бесчелюстных. Девон — «век рыб». Многочисленны панцирные и акантодии, появляются хрящевые рыбы (современные группы — акулы, скаты, химеры), кистеперые (до настоящего времени дожил только один вид — латимерия, открытая в 1938 г.), двоякодышащие и лучеперые (к ним относится подавляющее большинство современных видов рыб). Из головоногих моллюсков обособляется подкласс аммонитов. У некоторых из них наружная раковина достигала 2 м в диаметре. К концу периода вымирают псилофиты, расцветают плауны, хвощи и папоротникообразные. Развиваются настоящие голосеменные растения. На Земле появляются первые леса. Животные продолжают завоевывать сушу. Из беспозвоночных — это пауки, клещи, многоножки, насекомые. Из позвоночных в конце девона пресноводные кистеперые рыбы дают первых земноводных — ихтеостег.

5. Карбон, или каменноугольный, период. В раннем карбоне климат планеты становится более теплым и влажным. На Земле распространяются тропические леса из гигантских древовидных папоротников (высотой до 40 м), хвощей и плаунов. Голосеменные растения представлены семенными папоротниками и настоящими хвойными. На прибрежных мелководьях и в болотах в массе накапливаются растительные остатки, давшие впоследствии огромные залежи каменного угля (отсюда название периода). Жизнь в морях мало чем отличается от девонского периода. На суше господствуют древние амфибии — стегоцефалы, или панцирноголовые (сборное название древних земноводных). Первыми крылатыми насекомыми стали тараканы и стрекозы (у стрекозы мегеневры размах крыльев был до 0,8 м). В конце карбона идет мощное горо-

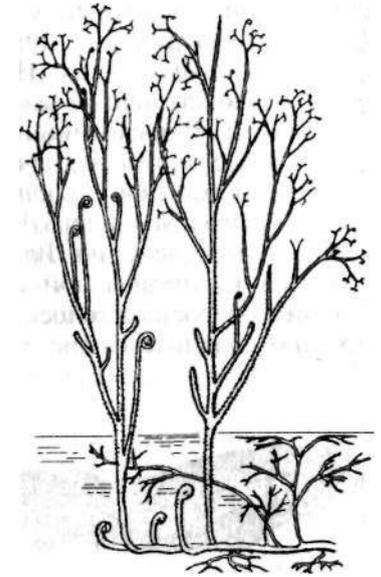


Рис. 3.26. Первое наземное растение — псилофит

образование: поднимаются Тянь-Шань, Урал, горы Казахстана, Северной Америки — Аппалачи и др. Климат Земли становится более холодным и сухим. Начинают вымирать стегоцефалы, им на смену приходят первые рептилии (рис. 3.27).

6. Пермь. В последний период палеозоя завершаются горообразовательные процессы, начавшиеся в карбоне. Резко выраженной становится зональность климата: от влажного тропического до сухого жаркого и холодного. В Южном полушарии продолжают материковые оледенения. Влажные тропические леса произрастают только в экваториальной зоне. Вымирают папоротникообразные. Начинается расцвет голосеменных растений. К концу перми существенно сокращается систематическое разнообразие морских бес-

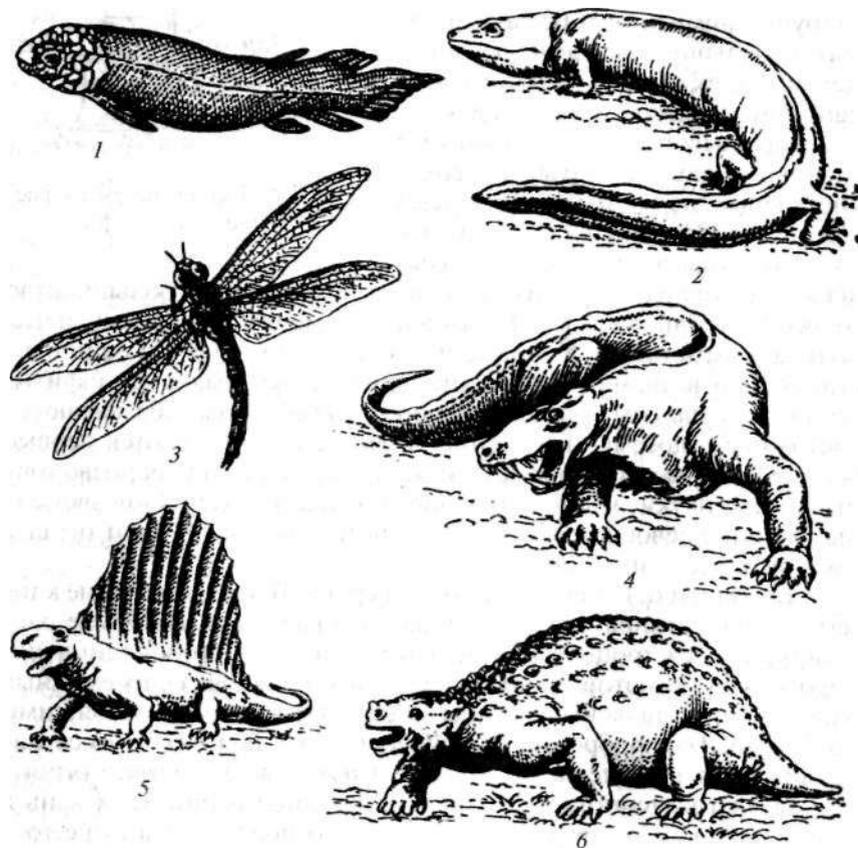


Рис. 3.27. Животные палеозойской эры:

1 — двоякодышащая рыба; 2 — стегоцефал; 3 — гигантское стрекозоподобное насекомое (меганевра); 4 — иностранцевия; 5 — эдафозавр; 6 — пареиозавр

позвоночных. В морях вымирают трилобиты, некоторые аммониты, четырехлучевые кораллы, многие отряды мшанок, плеченогих и т.д. На суше исчезают стегоцефалы, увеличивается разнообразие пресмыкающихся. Появляется новая группа рептилий — звезчатые пресмыкающиеся, имеющие черты строения, сближающие их с млекопитающими.

Мезозой (эра средней жизни). Мезозой по праву называют эрой господства пресмыкающихся, которые успешно освоили все среды жизни: водную, наземно-воздушную, воздушную (рис. 3.28).

Мезозое большинство их закончило свое существование. В начале мезозоя появляются первые птицы и млекопитающие. Мезозой — также эра господства и начала вымирания голосеменных и появления покрытосеменных растений. Эра включает три периода: триас, юра и мел.

1. Триас. В триасе начинается распад единого материка Гондваны. Периоды отступления морей сменяются периодами погружения суши. Климат в триасе становится более засушливым. Растения суши представлены плауновидными, папоротниками, хвощами. Особенно много голосеменных: хвойных, гинкговых. Появляются первые саговниковые. Фауна претерпевает существенные изменения. Окончательно вымирают стегоцефалы. Формируются новые группы животных: шестилучевые кораллы, настоящие (правильные) морские ежи, костистые рыбы, черепахи, крокодилы, ихтиозавры. Начинается время динозавров. Самые крупные из них едва достигают 5—6 м в длину. Увеличивается разнообразие двустворчатых и брюхоногих моллюсков, вымирают древние группы рыб. Первые млекопитающие представлены мелкими примитивными формами: трикодонтами и симметродонтами. В триасе появился протоавис, которого считают возможным предком птиц. Протоавис жил на 75 млн лет раньше более известного всем археоптерикса.

2. Юра. Распадается Гондвана, формируется Атлантический океан. В ранней юре климат влажный, в поздней — аридный (пустынный). Век расцвета голосеменных и динозавров. Из голосеменных широко представлены саговниковые, гинкговые, хвойные, бенетитовые и др. В морях распространены золотистые водоросли и динофлагеллаты. Из морских беспозвоночных наиболее известны аммониты, белемниты, двустворчатые и брюхоногие моллюски. Пресмыкающиеся господствуют повсеместно: на суше (динозавры), в воздухе (птерозавры), в воде (плезиозавры, ихтиозавры). Особого расцвета достигают динозавры. На русский язык слово «динозавры» (*Dinosauria*) переводится как «страшные, или удивительные ящеры» (от греч. «дейнос» — страшный, удивительный и «заурос» — ящерица). К настоящему времени описано около 600 видов динозавров, которых объединяют в 2 отряда: ящеротазовые (*Saurischia*) и птицетазовые (*Ornithischia*). Длина ящеротазовых

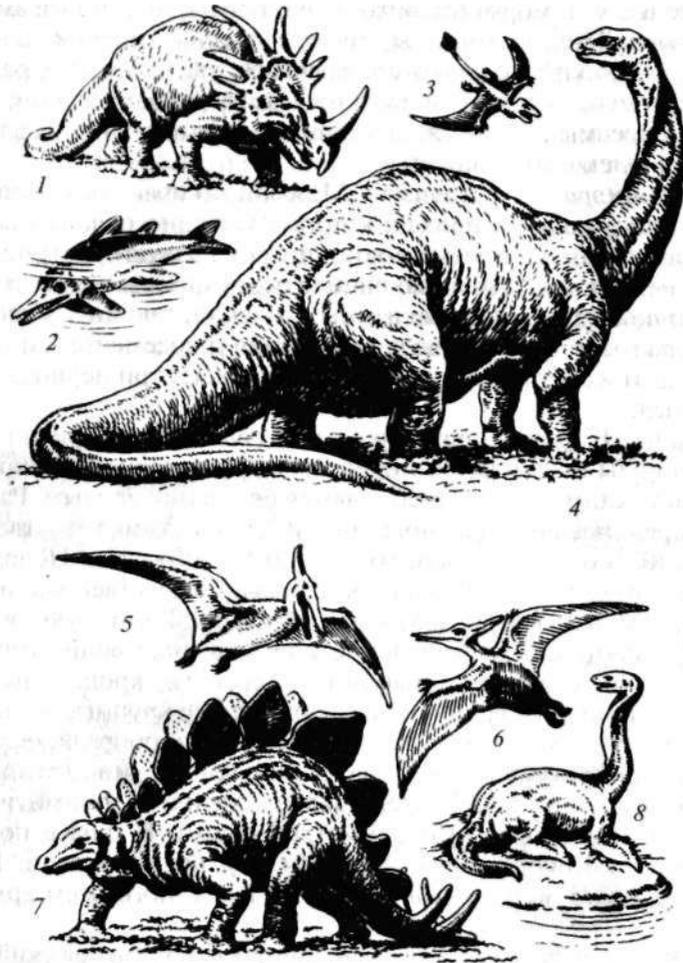


Рис. 3.28. Пресмыкающиеся мезозойской эры:

1 — трицератопс; 2 — ихтиозавр; 3 — рамфоринх; 4 — апатозавр; 5, 6 — летающие бесхвостые ящеры (птеранодоны); 7 — стегозавр; 8 — плезиозавр

динозавров доходила до фантастических размеров. Некоторые зауроподы (ультразавр, сейсмозавр) достигали в длину до 30—45 м и весили до нескольких десятков тонн. В 1980-х гг. в Марокко (Северо-Западная Африка) нашли следы брeвипарoпа длиной 48 м и массой около 150 т. Это, видимо, самое крупное позвоночное, когда-либо жившее на Земле. Огромны были и хищные динозавры — карнозавры, передвигающиеся на двух ногах, особенно тираннозавры и тарбозавры длиной 14—15 м и высотой 5—6 м. Это были последние динозавры, жившие на Земле. Такие хорошо известные

морские ящеры, как ихтиозавры и плезиозавры, летающие ящеры — птерозавры к динозаврам не относятся. У некоторых летающих ящеров (например, у кетцалькоатля) размах крыльев достигал более 16 м. Кетцалькоатль — не единственный гигантский птерозавр. На о. Кантабрия (Испания) обнаружены остатки птерозавра орнитохейруса. Размах крыльев у него был 12 м, а масса тела почти 100 кг. Питался он рыбами и кальмарами.

Юрские млекопитающие были представлены пантотериями, многобугорчатыми и триконодонтами, птицами — археоптериксом (впервые описан по отпечаткам, найденным в окрестностях Золенгофена на юге Германии в 1861 г.).

3. Мел. Последний период мезозоя, назван так по колоссальным морским отложениям мела этого возраста. Мел образован остатками раковин фораминифер (тип Простейшие). Начало периода ознаменовалось поднятием суши, затем наступила самая грандиозная трансгрессия (опускание суши) в истории Земли, которая, в свою очередь, сменилась сокращением обводненной площади. Климат в конце мела становится заметно прохладнее. В мелу происходит интенсивное горообразование (в Восточной Азии, Северной и Южной Америке). В раннем мелу появляются покрытосеменные растения, которые постепенно начинают вытеснять голосеменные. В морях продолжают господствовать аммониты и белемниты, двустворчатые и брюхоногие моллюски. Продолжается расцвет костистых рыб, еще широко представлены пресмыкающиеся. Появляются змеи, зубастые (ихтиорнисы, гесперорнисы) и настоящие веерохвостые птицы, сумчатые и плацентарные млекопитающие. К концу мела вымирают до 70% форм двустворчатых моллюсков, 60% плеченогих, 50% морских ежей. Вымирают аммониты и почти все белемниты. Не дожили до кайнозоя динозавры, плезиозавры, ихтиозавры и птерозавры. «Внезапное» вымирание господствующих групп рептилий, по современным оценкам, длилось по крайней мере от 5 до 15 млн лет. Из растений вымерли многие группы водорослей, беннетитовые, кейтонивые и др. Сократилось разнообразие гинкговых.

Кайнозой (эра новой жизни, продолжается и в настоящее время). В кайнозое завершается Альпийское горообразование. Неоднократно чередуются морские трансгрессии (наступление моря на сушу) и регрессии (отступление моря). К концу кайнозоя огромные территории охватывает оледенение. Формируется современный растительный и животный мир планеты. Кайнозой — эра цветковых растений, птиц и млекопитающих. Богат видовой состав рыб (более 20 тыс. видов). Из беспозвоночных главенствуют членистоногие (особенно насекомые) и моллюски. Из птиц особенного расцвета достигают воробьинообразные, из млекопитающих — грызуны. Появляются и достигают своего расцвета приматы, которые на рубеже неогена и антропогена дают архантропов (древнейших



Рис. 3.29. Млекопитающие палеоген-неогенового периода:

1 — фенакодус — пятипалый предок лошадей; 2 — эогиппус — эоценовый предок лошадей; 3 — гиппарион — трехпалая лошадь; 4 — палеотранус — предок современных жирафов; 5 — саблезубый тигр; 6 — сиватерий — оленеобразный жираф; 7 — индикатерий — гигантский носорог; 8 — меритерий — древнейший предок слонов; 9 — миоценовый слон

людей). Выделяют 3 периода кайнозоя: палеоген, неоген и антропоген. Раньше кайнозойскую эру разделяли на 2 периода: третичный и четвертичный (рис. 3.29).

1. Палеоген (первый период кайнозоя) включает эпохи: палеоген, эоцен, олигоцен. Характерны многочисленные регрессии и трансгрессии моря. Идут горообразовательные процессы в Африке (Атласские горы), Евразии (Пиренеи, Альпы, Карпаты, Кавказ, Памир, Гималаи, Колетдар), Америке (Кордильеры, Анды). В палеогеновой флоре господствуют покрытосеменные. В морях палеогена обычны двусторчатые и брюхоногие моллюски, кораллы, мшанки, фораминиферы. Костистые рыбы широко распространены в морях и пресных водоемах. На суше разнообразны насекомые; их родовой состав близок к современному. Известны хвостатые (трилоны, саламандры) и бесхвостые (лягушки, жабы) амфибии. Пресмыкающиеся представлены крокодилами, черепахами, ящерицами и змеями (известны с мела). В палеогене вымирают многообразные млекопитающие. Возникают и вымирают различные группы плацентарных млекопитающих. Образуется значительное число современных семейств птиц. В палеогене и эоцене от насекомоядных млекопитающих произошли хищные. В олигоцене они были представлены медведями, кошачьими, куньими и псовыми. Видимо потомками некоторых групп хищников являются ластоногие и китообразные. От палеогеновых специализированных хищников произошли копытные, хоботные и др. Идет интенсивное видообразование у низших приматов (лемурь и др.). В конце палеогена (в олигоцене) возникают древнейшие человекообразные обезьяны: парапитеки и пропллопитеки.

2. Неоген. Включает эпохи — миоцен и плиоцен. Завершается формирование горных систем Альп, Карпат, Кавказа, Балкан, Атласа, Гималаев, Кордильер и др. Общее осушение климата. Формируется ледяной панцирь Антарктиды. Растительный мир планеты близок к современному. Развивается травянистая растительность, особенно злаковые. К концу неогена на севере выделяются зоны тундры и тайги. Мир морских беспозвоночных близок к современному. На суше безраздельно господствуют плацентарные млекопитающие: грызуны, копытные, хищные и пр. Хоботные достигают своего наибольшего развития: различные виды слонов, мастодонты, динотерии и др. Расцвет кошачьих: тигры, львы, саблезубые тигры (махайроды, смилдоны) и др.

Из группы человекообразных обезьян в плиоцене выделяются австралопитеки. В миоцене происходит обмен фаунами между Евразией и Северной Америкой. В Австралии, Южной Америке длительное время фауна развивается обособленно — формируются своеобразные группы млекопитающих (в Австралии — сумчатые, в Южной Америке — неполнозубые, широконосые обезьяны и др.).

3. Антропоген (четвертичный период) включает эпохи — плейстоцен (ледниковая эпоха) и голоцен (последледниковая эпоха). Происходит неоднократная смена потеплений и похолоданий. При похолоданиях в средних широтах Северного полушария неоднократно происходят большие континентальные оледенения. Поблизости от ледников возникает специфическая холодолюбивая фауна: мамонты, шерстистые, или волосатые, носороги, овцебык, пещерный медведь, северный олень, песцы, лемминги, полярная сова и пр. Здесь же развивается тундровая флора. Северные леса представлены хвойными деревьями (сосна, ель, лиственница, пихта), а также мелколиственными породами (береза, осина и пр.). К югу — леса из дуба, бука, клена, граба и др., а в степях — злаковое разнотравье. Здесь обитают многочисленные копытные (лошади, бизоны, антилопы) и грызуны. На юге сохраняются тропические леса со своеобразной тропической фауной. На протяжении плейстоцена происходит процесс антропогенеза — формирования человека. В течение антропогена вымирают динозавры, мастодонты, мамонты и другие хоботные, носороги-эластомотерии, индрикотерии (безрогие носороги), шерстистые носороги, большерогие олени, гигантские ленивцы (мегатерии), пещерные львы, махайроды и многие другие. Большую роль в вымирании крупных животных сыграл человек. Эпоха, в которую мы живем, — голоцен. Деятельность человека становится важнейшим фактором, определяющим саму возможность существования растительного и животного мира Земли.

.. 1.

: jvc • >X

Контрольные вопросы

1. В чем различие и сходство макроэволюции и микроэволюции?
2. Какие существуют палеонтологические доказательства эволюции?
3. Какие органы называются гомологичными, какие — аналогичными?
4. Что доказывает наличие у животных рудиментов и атавизмов?
5. Каким образом данные эмбриологии могут служить доказательствами эволюции?
6. Какова зависимость между индивидуальным и историческим развитием организма?
7. Назовите основные признаки биологического прогресса.
8. Приведите примеры главнейших ароморфозов.
9. Дайте определение идиоадаптации и приведите конкретные примеры частных приспособлений.
10. Охарактеризуйте явление общей дегенерации.
11. Какие крупнейшие ароморфозы произошли в палеозое?
12. Каковы предпосылки выхода позвоночных на сушу?
13. На какой период приходится расцвет стегоцефалов?
14. Когда появились первые пресмыкающиеся?
15. Приведите примеры мезозойских ароморфозов.
16. Какие группы животных и растений господствуют в кайнозое?

Глава 4

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ



4.1. Многообразие живого мира

Окружающая нас живая природа во всем ее многообразии — результат длительного исторического развития органического мира на Земле, которое началось почти 3,5 млрд лет назад. Биологическое разнообразие живых организмов на нашей планете велико. Каждый вид уникален и неповторим. Например, животных насчитывается более 1,5 млн видов. Однако, по представлениям некоторых ученых, только в классе насекомых не менее 2 млн видов, подавляющее большинство которых сосредоточено в тропической зоне. Велика и численность животных этого класса — она выражается в цифрах с 12 нулями. А разных одноклеточных планктонных организмов только в 1 м³ воды может находиться до 77 млн особей.

Особенно высоким биологическим разнообразием отличаются джунгли тропических лесов. Развитие человеческой цивилизации сопровождается увеличением антропогенного пресса на естественные природные сообщества организмов, в частности уничтожением величайших массивов лесов Амазонии, что приводит к исчезновению ряда видов животных и растений, к снижению биоразнообразия.

Разобраться во всем многообразии органического мира помогает специальная наука — *систематика*. Как и хороший коллекционер по определенной системе классифицирует собираемые им предметы, систематик на основе признаков классифицирует живые организмы. Каждый год ученые открывают, описывают и классифицируют все новые виды растений, животных, бактерий и др. Поэтому систематика как наука постоянно развивается. Так, в 1914 г. впервые был описан представитель неизвестного тогда беспозвоночного животного и лишь в 1955 г. отечественный зоолог А.В.Иванов (1906—1993) обосновал и доказал принадлежность его к совершенно новому типу беспозвоночных — погонофорам.

Развитие систематики (создание искусственных систем классификации). Попытки классифицировать организмы предпринимались учеными еще в глубокой древности. Выдающийся древнегре-



Карл Линней

ческий ученый Аристотель описал свыше 500 видов животных и создал первую классификацию животных, разделив всех известных тогда животных на следующие группы: I. Животные без крови: мягкотелые (соответствует головоногим моллюскам); мягкоскорлуповые (ракообразные); насекомые; черепнокожие (раковинные моллюски и иглокожие). II. Животные с кровью: живородящие четвероногие (соответствует млекопитающим); птицы; яйцекладущие четвероногие и безногие (амфибии и рептилии); живородящие безногие с легочным дыханием (китообразные); покрытые чешуей безногие, дышащие жабрами (рыбы).

К концу XVII в. был накоплен огромный материал о многообразии форм животных и растений, что потребовало введения представления о виде; впервые это было сделано в работах английского ученого Джона Рея (1627—1705). Он определил вид как группу морфологически сходных особей и попытался классифицировать растения на основе строения вегетативных органов. Однако основоположником современной систематики по праву считают известного шведского ученого Карла Линнея (1707—1778), который в 1735 г. выпустил свой знаменитый труд «Система природы». За основу классификации растений К.Линней принял строение цветка. Близкие виды он объединил в роды, сходные роды в отряды, отряды в классы. Таким образом, им была разработана и предложена иерархия систематических категорий. Всего ученым выделено 24 класса растений. Для обозначения вида К.Линней ввел двойную, или бинарную, латинскую номенклатуру. Первое слово означает название рода, второе — вида, например *Sturnus vulgaris*. На разных языках название этого вида пишется по-разному: по-русски — скворец обыкновенный, по-английски — *common starling*, по-немецки — *Gemeiner Star*, по-французски — *etourneau sansonnet* и т.д. Единые латинские названия видов позволяют понять, о ком идет речь, облегчают общение между учеными различных стран. В системе животных К.Линней выделил 6 классов: Mammalia (Млекопитающие). Человека и обезьян он поместил в один отряд Primates (Приматы); Aves (Птицы); Amphibia (Гады, или Земноводные и Пресмыкающиеся); Pisces (Рыбы); Insecta (Насекомые); Vermes (Черви).

Возникновение естественной системы классификации. Система К. Линнея, несмотря на все ее неоспоримые достоинства, была по своей сути искусственной. Она строилась на основе внешнего сходства между различными видами растений и животных, а не на основе их истинного родства. В итоге в одни и те же систематичес-

кие группы попали совершенно не родственные виды, а близкие оказались отделенными друг от друга. Например, Линней рассматривал количество тычинок в цветках растений как важный систематический признак. В результате такого подхода были созданы искусственные группы растений. Так, в одну группу попали калина и морковь, колокольчики и смородина лишь потому, что цветки этих растений имеют по 5 тычинок. Различные по характеру опыления растения Линней поместил в один класс однодомных: ель, березу, ряску, крапиву и т.д. Однако, несмотря на недостатки и ошибки в системе классификации, труды К.Линнея сыграли огромную роль в развитии науки, позволяя ученым ориентироваться в многообразии живых организмов.

Классифицируя организмы по внешним, часто по наиболее бросающимся в глаза признакам, К.Линней так и не раскрыл причины такого сходства. Это сделал великий английский естествоиспытатель Чарлз Дарвин. В своем труде «Происхождение видов...» (1859) он впервые показал, что сходство между организмами может быть результатом общности происхождения, т.е. родства видов. С этого времени систематика стала нести эволюционную нагрузку, а построенные на данной основе классификационные системы являются естественными. В этом состоит безусловная научная заслуга Ч.Дарвина.

Современная систематика базируется на общности существенных морфологических, экологических, поведенческих, эмбриональных, генетических, биохимических, физиологических и других признаков классифицируемых организмов. Используя эти признаки, а также палеонтологические сведения, систематик устанавливает и доказывает общность происхождения (эволюционного родства) рассматриваемых видов или же устанавливает, что классифицируемые виды существенно различаются и удалены друг от друга.

Систематические группы и классификация организмов. Современная система классификации может быть представлена в виде следующей схемы: империя, надцарство, царство, подцарство, тип (отдел — для растений), подтип, класс, отряд (порядок — для растений), семейство, род, вид. Для обширных систематических групп введены также дополнительные промежуточные систематические категории, такие, как надкласс, подкласс, надотряд, подотряд, надсемейство, подсемейство. Например, классы хрящевых и костных рыб объединены в надкласс рыб. В классе костных рыб выделены подклассы лучеперых и лопастеперых рыб и т.д.

Раньше все живые организмы делились на два царства — Животных и Растений. Со временем были открыты организмы, которые не могли быть отнесены ни к одному из них. В настоящее время все известные науке организмы делят на две империи: Доклеточные (вирусы и фаги) и Клеточные (все остальные организмы).

До/соеточные формы жизни. В империи Доклеточных имеется только одно царство — вирусы. Это неклеточные формы жизни, способные проникать и размножаться в живых клетках. Впервые наука узнала о вирусах в 1892 г., когда русский микробиолог Д.И.Ивановский (1864— 1920) открыл и описал вирус табачной мозаики — возбудителя мозаичной болезни табака. С этого времени выделилась особая ветвь микробиологии — *вирусология*. Различают ДНК-содержащие и РНК-содержащие вирусы.

Клеточные формы жизни. Империя Клеточных делится на два надцарства (Доядерные, или Прокариоты, и Ядерные, или Эукариоты). Прокариоты — это организмы, клетки которых не имеют оформленного (ограниченного мембраной) ядра. К прокариотам относится царство Дробянок, включающее полцарства Бактерий и Синезеленых (Цианобактерий). Эукариоты — организмы, клетки которых имеют оформленное ядро. К ним относятся царства Животных, Грибов и Растений (рис. 4.1).

В целом империя Клеточных состоит из четырех царств: Дробянок, Грибов, Растений и Животных.

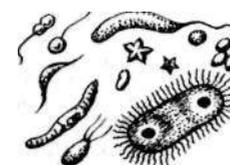
В качестве примера рассмотрим систематическое положение широко известного вида птиц — обыкновенного скворца:

Тип систематической категории	Название категории
Империя	Клеточные
Надцарство	Ядерные
Царство	Животные
Под царство	Многоклеточные
Тип	Хордовые
Подтип	Позвоночные
Над класс	Наземные позвоночные
Класс	Птицы
Подкласс	Веерохвостые, или настоящие птицы
Над отряд	Типичные птицы
Отряд	Воробьинообразные
Семейство	Скворцовые
Род	Настоящий скворец
Вид	Скворец обыкновенный

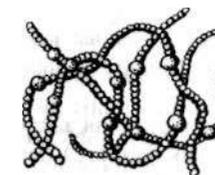
Таким образом, в результате длительных исследований была создана естественная система всех живых организмов.

3 * Й

ДОЯДЕРНЫЕ - ПРОКАРИОТЫ



Бактерии



Синезеленые

ДРОБЯНКИ

life

ЯДЕРНЫЕ - ЭУКАРИОТЫ

ЖИВОТНЫЕ



Многоклеточные

ГРИБЫ

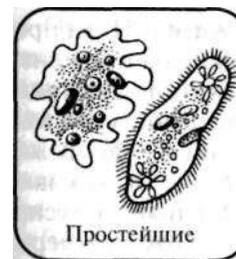


Высшие грибы

РАСТЕНИЯ



Высшие растения



Простейшие



Низшие грибы



Багрянки

кг:

м



Настоящие волоросли

Рис. 4.1. Схема классификации клеточных организмов

Контрольные вопросы

1. Какой класс современных животных представлен наибольшим числом видов?
2. Каковы основные задачи систематики?
3. Почему Карла Линнея считают основоположником современной систематики?
4. Какова основная заслуга Ч.Дарвина в систематике?
5. В чем заключается основное различие между прокариотами и эукариотами?

4.2. Возникновение жизни на Земле

Самые ранние представления о возникновении жизни на Земле нашли отражение в мифах о сотворении мира. Этот вопрос с незапамятных времен интересовал величайшие умы человечества, но до сих пор еще далек от своего разрешения.

Как показали исследования, земная биосфера — явление в Солнечной системе уникальное, возможно, исключительное. Существуют две альтернативные точки зрения на вопрос о происхождении жизни на Земле: теория абиогенеза (живое развивается из неживого) и теория биогенеза. Согласно теории биогенеза, живое произошло от живого. Эта теория отрицает самопроизвольное зарождение жизни и подразумевает, что жизнь могла возникнуть, когда возникла неживая материя.

История развития взглядов на происхождение жизни. Идеи происхождения живого из неживого были распространены в Древнем Китае, Вавилоне, Древнем Египте и Древней Греции. Выдающийся древнегреческий ученый и мыслитель Аристотель допускал возможность самозарождения организмов. В сочинении «О частях животных» он высказывал идею постепенного перехода от неживых тел к растениям, а от растений к животным. Ученый допускал нелепые, с современных позиций, предположения о том, что черви возникли из ила, клопы — из соков тела животных и т.д. Благодаря тому что взгляды Аристотеля были догматизированы средневековой церковью, идея самозарождения жизни продолжала господствовать и развиваться в Средние века.

В 1661 г. итальянский естествоиспытатель и врач Ф. Реди (1626—1698) проделал серию оригинальных опытов. Он накрывал сосуды с мясом кисеей, чтобы на него не могли садиться мухи. На его поверхности так и не появились личинки мясных мух. Отсюда Реди сделал вывод, что личинки появлялись не сами по себе, а из отложенных мухами яиц. Это доказывало невозможность самозарождения насекомых.

Изобретение в XVII в. голландским натуралистом Антони ван Левенгуком (1632—1723) микроскопа значительно расширило воз-

можности ученых в изучении строения организмов. Левенгук изготовлял маленькие, с одной линзой, микроскопы и рассматривал в них различные объекты. Он впервые увидел бактерии, простейших. Микроорганизмы были обнаружены в самых различных местах, они словно возникали из ничего. Все это, казалось бы, подкрепляло идею самозарождения жизни. В этом смысле весьма показательными были эксперименты, проведенные в 1748 г. аббатом и натуралистом из Ирландии Дж. Нидхемом. Исследователь прокипятил мясо в закрытом сосуде, полагая, что высокая температура убьет все зародыши. Но несколько дней спустя в мясном бульоне были обнаружены микроорганизмы. Для ученых того времени это послужило доказательством зарождения живого из неживой материи. Опыты Нидхема повторили многие ученые, и результат всегда был один и тот же. Против выступил итальянский аббат, ученый-натуралист Л.Спалланцани (1729—1799), известный также своими экспериментами по изучению ориентации летучих мышей. Спалланцани проделал тот же опыт, но после кипячения запаял колбу. В этих условиях микроорганизмы не появились в сосуде. Однако виталисты заявили, что длительное кипячение убило «жизненную силу», а в запаянную колбу она не смогла проникнуть. Даже строгие научные опыты немецкого химика-органика Ф. Велера (1800—1882) по синтезу мочевины (1828) из неорганических соединений, казалось бы, полностью подтверждали идею самозарождения жизни. Идею самозарождения допускал дед Ч.Дарвина — естествоиспытатель-эволюционист Э.Дарвин.

Окончательно теория самозарождения организмов была развенчана блестящими работами французского микробиолога Луи Пастера (1822—1895). В 1862 г. Л. Пастер получил премию французской Академии наук за серию исследований, которыми ученый доказал, что брожение и гниение вызываются бактериями, а не химическими агентами. Данный факт неоспоримо доказывал, что живое возникает только из живого (теория биогенеза). Опыты Пастера были просты и гениальны. Прокипятив сосуды с питательными средами, в результате чего погибли бактерии и их споры, Пастер, помня о доводах виталистов, не стал запаивать сосуды, а соединил их с наружной средой длинными извитыми трубками. Проникшие сюда споры оседали на стенках длинных изогнутых трубок и не заражали питательную среду, которая оставалась стерильной. Стало абсолютно ясно, что никакой «жизненной силы» не существует.

Широкое хождение в научной среде имела *концепция креационизма*. Приверженцы этой теории креационисты считали, что все живые организмы появились на Земле в результате акта творения некоего высшего существа. Взглядов о постоянстве видов придерживался К.Линней. А знаменитый французский палеонтолог и сравнительный анатом Жорж Кювье (1769—1832), основоположник

теории катастроф (1812), полагал, что отличия флоры и фауны различных геологических эпох — это следствие катастроф, в результате которых вся жизнь погибала, и последующих актов творения, когда создавались новые виды растений и животных. Ученик Кювье А. Д'Орбиньи насчитал в истории Земли 27 катастроф, после которых в результате божественных актов творения возникали новые виды животных. К середине XIX века благодаря развитию эволюционного учения Ч. Дарвина (1859) теория катастроф сдала свои позиции и утратила былое значение, отойдя в область философии и геологии. Однако в 1864 г. она была возрождена в форме неокатастрофизма австрийским геологом Э. Зюссом (1831 — 1914), который считал, что виды долгое время существуют в стабильном состоянии, а потом при резких изменениях климата интенсивно преобразуются.

Итак, теперь, когда стало ясно, что живое возникает только из живого, предстояло решить главный вопрос: «Как возник самый первый живой организм или зачаток жизни?».

Гипотеза панспермии. В 1865 г. немецкий ученый Г. Рихтер (1818 — 1876) предложил гипотезу панспермии. Окончательно она была сформулирована в 1895 г. шведским ученым С. Аррениусом (1859—1927). Согласно гипотезе, жизнь могла быть занесена на Землю из космоса с метеоритами и космической пылью. Это предположение основывается на данных о высокой устойчивости спор бактерий к радиации, высокому вакууму, низким (близким к абсолютному нулю) и высоким температурам. И тем не менее эта гипотеза не отвечает на главный вопрос, а только переносит место главного действия.

Гипотеза биохимической эволюции. В 1924 г. отечественным биохимиком А. И. Опариным (1894— 1980), а спустя 5 лет английским биохимиком и генетиком Дж. Холдейном (1892— 1964) была сформулирована гипотеза, рассматривающая жизнь как результат длительной эволюции углеродных соединений.

Согласно гипотезе химической эволюции, изложенной А. И. Опариным в монографии «Происхождение жизни», жизнь, по-видимому, возникла на границе моря, суши и воздуха. Примерно 4—4,5 млрд лет назад в атмосфере молодой Земли, состоящей из аммиака, метана и паров углекислоты, под действием мощных электрических разрядов могли возникнуть простейшие органические соединения. В растворах белков и нуклеиновых кислот, в так называемом «первичном бульоне», могли возникнуть своеобразные сгустки химических соединений, названные *коацерватами* (рис. 4.2). Несмотря на то что коацерваты способны адсорбировать различные вещества, расти и обмениваться веществами с окружающей средой, их еще нельзя считать живыми существами. Возникновение коацерватов рассматривают обычно как стадию преджизни. В дальнейшем в результате длительного отбора возникли сложные фер-

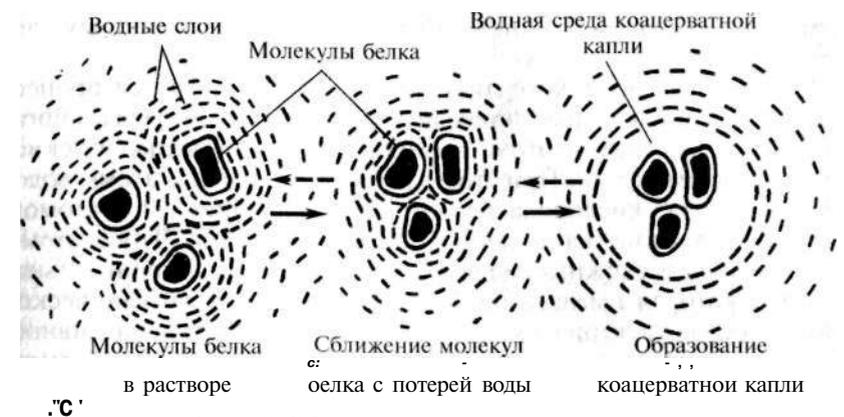


Рис. 4.2. Образование коацерватной капли

•••••

•••••

ментативные системы, контролирующие процессы синтеза, что обеспечило устойчивость всей структуры. Таким образом, сформировались сложные комплексы нуклеиновых кислот и белков. Нуклеиновые кислоты, способные к воспроизведению, стали контролировать синтез белков, определяя в них порядок аминокислот. В результате сформировался механизм воспроизведения себе подобных и наследования свойств. Так возникло главное свойство живого вещества — способность к воспроизведению подобных себе молекул. Предполагается, что первые организмы были анаэробными гетеротрофами, т.е. получали энергию путем бескислородного расщепления органических соединений. В то время на Земле еще не было свободного кислорода.

Современная теория возникновения жизни на Земле, называемая *теорией биопоэза*, была сформулирована в 1947 г. английским физиком Дж. Берналом (1901 — 1971).

Процесс становления жизни условно разделяют на четыре этапа: синтез низкомолекулярных органических соединений (биологических мономеров) из газов первичной атмосферы; образование биологических полимеров; формирование систем органических веществ, отделенных от внешней среды мембранами (пробионтов); возникновение простейших клеток, обладающих свойствами живого, в том числе репродуктивным аппаратом, обеспечивающим передачу дочерним клеткам свойств клеток родительских.

Первые три этапа относят к периоду химической эволюции, а с четвертого начинается эволюция биологическая.

Согласно современным представлениям, возраст Земли составляет 4,5—4,6 млрд лет (по некоторым данным, 7 млрд лет). Температура ее поверхности была очень высокой — 4000—8000 °С (по другим данным, 1000 °С, т.е. температура раскаленной лавы), и по мере остывания планеты и действия гравитационных сил проис-

ходило образование земной коры из соединений различных элементов.

Первый этап возникновения жизни характеризовался процессами дегазации, которые привели к созданию атмосферы, обогащенной, возможно, азотом, аммиаком, парами воды, углекислым и угарным газами. При этом в атмосфере имелись атомы водорода, углерода, кислорода и азота, составляющие 99 % атомов, входящих в мягкие ткани любого живого организма. Чтобы атомы превратились в сложные молекулы, нужна была дополнительная энергия, которая имелаась на Земле как результат вулканической деятельности, электрических грозных разрядов, радиоактивности, ультрафиолетового излучения Солнца. Отсутствие свободного кислорода было, вероятно, необходимым условием для возникновения жизни. Если бы свободный кислород присутствовал на Земле в добиотический период, то, с одной стороны, он окислял бы синтезирующиеся органические вещества, а с другой — образуя озоновый слой в верхних горизонтах атмосферы, поглощал бы высокоэнергетическое ультрафиолетовое излучение Солнца. В рассматриваемый период возникновения жизни, длившийся примерно 1000 млн лет, ультрафиолет был, вероятно, основным источником энергии для синтеза органических веществ. Из водорода, азота и соединений углерода при наличии свободной энергии на Земле должны были возникать сначала простые молекулы (аммиак, метан и подобные простые соединения), которые в дальнейшем в первичном океане могли вступать в реакции между собой и с другими веществами, образуя новые соединения.

В 1953 г. американский биохимик Стенли Миллер и физик Гарольд Юри смогли экспериментально смоделировать те условия, которые существовали на Земле приблизительно 4 млрд лет назад. В специальной установке (аппарат Миллера) они подвергли смесь метана, аммиака, воды и водорода действию электрических разрядов (рис. 4.3). В результате блестящих опытов были получены аминокислоты: глицин, аланин, глутаминовая и аспаргиновая кислоты. Таким образом, предположение академика А. И. Опарина подтверждалось.

Второй этап состоял в дальнейших превращениях органических веществ и образовании абиогенным путем более сложных органических соединений, в том числе биологических полимеров. Американский химик С. Фокс составлял смеси аминокислот, подвергал их нагреву и получал протеиноподобные вещества. В небольших углублениях в застывающей лаве возникали водоемы, содержащие растворенные в иоде аминокислоты. Когда вода испарялась или выплескивалась на горячие камни, аминокислоты вступали в реакцию, образуя протеноиды. Если некоторые из этих протеноидов обладали каталитической активностью, то мог начаться синтез полимеров, т.е. белковоподобных молекул.

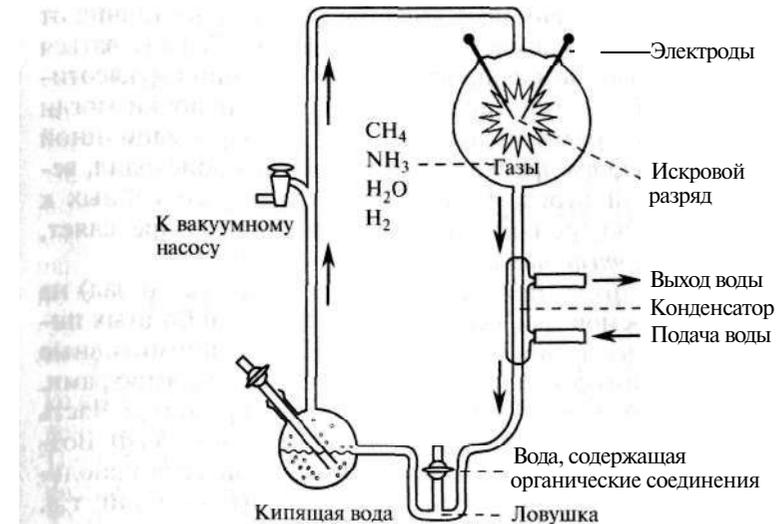


Рис. 4.3. Аппарат Миллера

Третий этап характеризовался выделением в первичном «питательном бульоне» особых коацерватных капель, представляющих собой группы полимерных соединений. Коацерватные капли обладают некоторыми свойствами, характерными и для живой протоплазмы, например способностью избирательно адсорбировать вещества из окружающего раствора и за счет этого «расти», увеличивать свои размеры. Поскольку концентрация веществ в коацерватных каплях была в десятки раз больше, чем в окружающем растворе, возможность взаимодействия между отдельными молекулами значительно возрастала. Гидрофильные части молекул, расположенные на границе между коацерватами и раствором, поворачиваются в сторону раствора, где содержание воды больше. Гидрофобные части ориентируются внутрь коацерватов, где концентрация воды меньше. В результате поверхность коацерватов приобретает определенную структуру и в связи с этим свойство пропускать в определенном направлении одни вещества и не пропускать другие. Благодаря этому свойству концентрация некоторых веществ внутри коацерватов еще больше возрастает, других уменьшается и реакции между компонентами коацерватов приобретают определенную направленность. Коацерватные капли становятся системами, обособленными от среды. Возникают протоклетки, или протобионты. Важным этапом химической эволюции явилось образование мембранной структуры. Параллельно с появлением мембраны шло упорядочение и усовершенствование метаболизма. Одним из основных признаков живого является способность к репликации, т.е. созданию копий, не отличающихся от материнских молекул. Таким

свойством обладают нуклеиновые кислоты, которые в отличие от белков способны к репликации. В коацерватах мог образовываться протеноид, способный катализировать полимеризацию нуклеотидов с образованием коротких цепочек РНК. Эти цепочки могли выполнять роль как примитивного гена, так и информационной РНК. Уже на стадии формирования протобионтов происходил, вероятно, естественный отбор. Появление структур, способных к самовоспроизведению, репликации, изменчивости, определяет, по-видимому, *четвертый этап* становления жизни.

Итак, в позднем архее (приблизительно 3,5 млрд лет назад) на дне небольших водоемов или мелководных, теплых и богатых питательными веществами морей возникли первые примитивные живые организмы, которые по типу питания были гетеротрофами. Способом обмена веществ им служило, вероятно, брожение. Часть энергии, выделяемой в этих процессах, запасается в виде АТФ. Возможно, некоторые организмы для жизненных процессов использовали и энергию окислительно-восстановительных реакций, т.е. были хемосинтетиками. Со временем происходило уменьшение запасов свободной органики в окружающей среде и преимущество получили организмы, способные синтезировать органические соединения из неорганических. Таким путем, вероятно, около 2 млрд лет назад возникли первые фототрофные организмы типа цианобактерий. Переход к автотрофному питанию имел большое значение для эволюции жизни на Земле. При этом атмосфера стала приобретать окислительный характер. Появление озонового экрана защитило первичные организмы от губительного воздействия ультрафиолетовых лучей и положило конец абиогенному (небиологическому) синтезу органических веществ.

Контрольные вопросы

1. В чем заключается суть идеи о самозарождении жизни?
2. Каким образом Л. Пастер доказал несостоятельность теории самозарождения организмов?
3. Охарактеризуйте главную идею теории химической эволюции А. И. Опарина.
4. Дайте краткую характеристику основных этапов возникновения жизни на Земле по теории Дж. Бернала.

v

ше* . * •

• <> . <<> . * • • • .

Глава 5

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

Штуу

5.1. Доказательства родства человека и животных

Люди с глубокой древности интересуются вопросом о происхождении человека. Своеобразные объяснения, как возник человек, существуют в мифах, легендах, верованиях разных народов. Первые научные свидетельства о сходстве человека с человекообразными обезьянами содержатся в описаниях путешественников XVII—XVIII вв. Известно, что К. Линней в своей системе животного мира (1735) определил место человека в группе приматов. Сходство между человеком и другими приматами свидетельствовало об их общем происхождении. Поэтому Ж. Б. Ламарк в книге «Философия зоологии» (1809) первым высказал предположение о происхождении человека от обезьяноподобных предков, которые перешли от лазанья по деревьям к двуногому хождению по земле. Возможно, передвижение на двух ногах среди высоких травянистых растений позволяло им лучше обзирать окрестности и раньше обнаруживать врагов, а освободившиеся от опоры руки служили для подхватывания и удержания детенышей при бегстве. После публикации фундаментального труда Ч. Дарвина «Происхождение видов...» (1859) представление об эволюции органического мира распространилось и на человека. В книге «Происхождение человека и половой отбор» (1871) Ч. Дарвин убедительно доказал, что человек представляет весьма важное, эволюционно совершенное звено в историческом развитии животного мира, что он имеет общих предков с ныне живущими человекообразными обезьянами. Изучением происхождения, эволюции и физических особенностей человека и его рас занимается биологическая наука «антропология» (от греч. *anthropos* — человек + *logos* — учение).

Место человека в царстве животных. Согласно современной систематике, человек разумный (*Homo sapiens*) относится к типу хордовых, подтипу позвоночных, классу млекопитающих, отряду приматов, семейству людей.

Развитие человека, как и многоклеточных животных, начинается с оплодотворенного яйца (зиготы), которое многократно делится, образуя сначала однослойный, затем двухслойный зародыш, у него формируются ткани, органы, системы органов. Эти

стадии эмбрионального развития — общие для человека и многоклеточных животных.

На последующих стадиях онтогенеза у зародыша человека проявляются черты, общие для всех хордовых животных. Так, в качестве внутреннего осевого скелета функционирует хорда; центральная нервная система имеет трубчатое строение; в области глотки формируются жаберные дуги, снаружи хорошо заметны валики межжаберных перегородок.

При дальнейшем развитии хорда сменяется позвоночником, формируется мозговой череп, который защищает головной мозг, состоящий из пяти отделов. Появляются парные конечности. В замкнутой кровеносной системе в начале крупного брюшного сосуда формируется сердце. Эти общие черты характерны для представителей подтипа позвоночных, или черепных.

Много общих признаков у человека с млекопитающими. Они проявляются на поздних стадиях эмбрионального развития и сохраняются пожизненно. Основные из них: четырехкамерное сердце, левая дуга аорты, сильно развитая кора переднего мозга, дифференцированная альвеолярная зубная система с возрастной сменой зубов, сохранившиеся участки волосяного покрова, молочные железы. Длительное развитие эмбриона в теле матери, питание и газообмен которого происходит через плаценту, свидетельствует о принадлежности человека к высшим, или плацентарным, млекопитающим.

Поразительное сходство раннего детского развития между человеком и высшими млекопитающими доказывают уникальные случаи воспитания детей в стадах (прайдах) зверей. Такие «маугли», попавшие в младенчестве в звериные семьи и выкормленные самками животных, вполне благополучно развиваются до подросткового возраста.

Сходство человека и человекообразных обезьян. Наибольшее сходство существует между человеком и высшими узконосыми, или человекообразными, обезьянами (шимпанзе, гориллой, орангутаном и гиббоном). Максимальное число общих черт отмечают у человека и африканских приматов — шимпанзе и гориллы. Так, в скелетах этих обезьян и человека одинаковое число сходных по строению гомологичных костей; поразительное сходство существует у них в строении и функционировании внутренних органов. Пальцы у антропоидов, как и у человека, имеют плоские ногти. У высших приматов и человека сходное строение зубных систем, органов слуха, в том числе ушных раковин, зрения, мимических мышц.

У приматов, как и у человека, также четыре группы крови (А, В, О, АВ) и кровяные клетки не разрушаются при взаимном переливании соответствующих групп крови. Детеныши у обезьян, как и дети у человека, рождаются беспомощными. Длительное время они нуждаются в кормлении молоком и уходе матери. У шимпан-

зе, гориллы и человека есть общие паразиты (головная и лобковая вши), общие инфекционные болезни — грипп, оспа, холера, туберкулез, брюшной тиф, СПИД и др. Сходно у них строение хромосомного аппарата: у человека — 46 хромосом, у человекообразных обезьян — 48. Полагают, что сокращение числа хромосом у человека произошло при слиянии двух пар негомологичных хромосом. Гены человека совпадают с генами шимпанзе на 95 %.

Рудименты и атавизмы — свидетельства родства человека и животных. Существование у человека рудиментов и атавизмов — одно из бесспорных доказательств его животного происхождения.

К рудиментарным относятся органы, утратившие у человека по сравнению с животными свои функции (рис. 5.1). Так, дарвинов бугорок на ушной раковине, представляющий сильно редуцированную заостренную вершину уха млекопитающих, является рудиментом у человека. Во внутренних углах глаз сохранились остатки мигательных перепонок. Тонкие короткие волоски на теле человека — это рудименты шерстного покрова зверей. Направление волосков на теле человека совпадает с направлением роста шерсти у антропоидов. Последние, третьи, коренные зубы рудиментарны и иногда не появляются на поверхности десен. Эти органы унаследованы человеком от животных предков, у которых они были хорошо развиты.

Атавизмы — необычно сильно развитые рудиментарные органы (рис. 5.2). Они напоминают человеку о развитии того или иного признака у его предков или у его современных эволюционных родственников среди животных. Так, в некоторых случаях у человека развивается наружный хвост, который иногда достигает 20 — 25 см длины. К типичным атавизмам относится обильное развитие волосяного покрова на лице, руках, груди и в других местах, где он обычно отсутствует. Увеличение числа сосков на груди (полимастия) также является атавизмом.



Рис. 5.1. Рудименты у человека



Рис. 5.2. Атавизмы у человека

Различия между человеком и антропоидами. У человека и человекообразных обезьян существуют значительные различия. Так, все антропоиды, кроме горилл, живут на деревьях. У них длинные передние конечности, крючкообразно развитые кисти рук со слабыми и короткими большими пальцами. Стопа, как и кисть, хватательного типа. По земле человекообразные обезьяны передвигаются на четвереньках, опираясь на наружный край стопы и тыльную сторону кисти.

Важнейшие отличия человека от антропоидов связаны с прямохождением и мощным развитием головного мозга.

В результате прямохождения человек отличается от обезьян пропорциями конечностей — ноги у него значительно длиннее рук. Позвоночник имеет S-образную форму с отчетливыми шейным и поясничным изгибами. Таз человека имеет широко раздвинутые крылья подвздошных костей, поддерживающие внутренние органы, форма малого таза — более округлая. Безымянные кости прочно соединены с крестцом. Стопа, служащая для опоры и принимающая всю массу тела, имеет хорошо укрепленный связками свод, амортизирующий толчки о землю. Массивный большой палец на ногах не противопоставляется другим, остальные пальцы несколько редуцированы и сведены вместе. На руках пальцы хорошо развиты и очень подвижны, большой палец противопоставляется остальным. Кисть человека способна на разнообразные движения. Свидетельством совершенства человеческой кисти служат виртуозные достижения скрипачей, художников, скульпторов, хирургов, жонглеров. Несомненно совершенствование кисти у человека происходило в процессе длительной трудовой деятельности.

Головной мозг человека также отличается от такового у антропоидов. Его объем 1400—1600 см³, антропоидов 600—750 см³. По массе головной мозг человека в 3—4 раза больше мозга шимпанзе и гориллы. Поверхность коры полушарий переднего мозга у человека в среднем равна 1250 см², у шимпанзе она в 3,5 раза меньше. У человека наиболее развиты теменные, лобные и височные доли,

где находятся важнейшие центры высшей нервной деятельности. Они наиболее складчаты, имеют глубокие борозды, свидетельствующие о большой поверхности.

Таким образом, принципиальное отличие человека от антропоидов связано с прямохождением, мощным развитием мозга, речи, абстрактным мышлением, прогрессом коллективного труда и общественной жизни.

Контрольные вопросы

1. Что доказывает происхождение человека от животных?
2. Назовите хордовые черты, характерные для животных, у человека.
3. Перечислите признаки, которые позволяют относить человека к подтипу позвоночные.
4. Чем доказывается место человека в классе млекопитающих?
5. Докажите принадлежность человека к приматам.
6. Почему рудименты и атавизмы доказывают происхождение человека от животных?
7. В чем принципиальные различия между человеком и человекообразными обезьянами?

5.2. Основные этапы эволюции человека

Согласно современным научным представлениям, предки человека отделились от других узконосых обезьян более 30 млн лет назад, от гиббоновых — около 20 млн лет назад.

Эволюция предков человека (рис. 5.3) прослежена примерно с 3—4 млн лет назад, когда в саваннах Восточной Африки обитали австралопитеки (от лат. *Australis* — южный, *pithecium* — обезьяна). В 1974 г. в долине реки Афар были обнаружены останки (почти полный скелет) одного из них. После подробного изучения и реконструкции внешнего облика этот обезьяний предок человека получил название афарского австралопитека (*Australopithecus afarensis*). Он мало отличался от шимпанзе — примерно одного с ним роста, такие же, как у шимпанзе, объем и масса мозга (450—550 г). Зубы у афарского австралопитека были типичными для всеядных человекообразных обезьян, клыки длиннее остальных зубов. На черепе хорошо заметен массивный гребень, служащий для прикрепления жевательных мышц. Афарский австралопитек не изготовлял никаких орудий труда. Однако передвигался он на двух ногах, полностью выпрямившись. Видимо, хождение на двух ногах было важнейшим, а может, и единственным способом его передвижения — вывод, который сделали специалисты.

Когда вы наблюдаете за тем, как ребенок сначала ползает на четвереньках, иногда довольно ловко передвигается на четырех

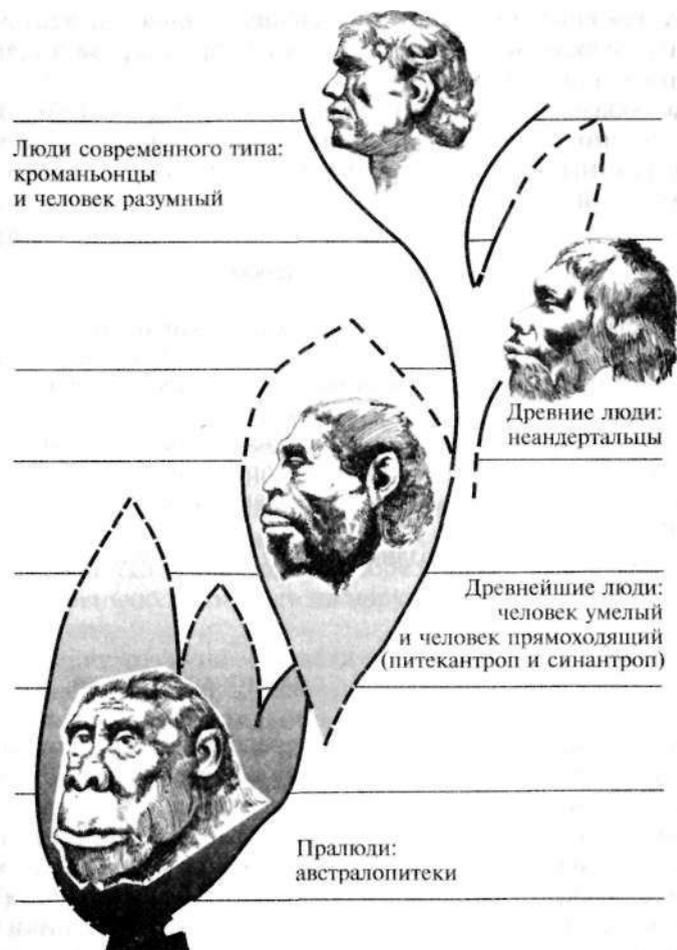


Рис. 5.3. Эволюционное древо гоминид

конечностях, потом пытается ходить на двух ногах — перед вашими глазами проходит самая ранняя история человека, вернее история нашего животного предка, перешедшего к прямохождению. Возникшая тогда генетическая программа развития прямохождения действует у нас и по сей день.

Видимо, потомки афарского австралопитека, приспособившись к питанию грубой растительной пищей, дали начало новым 3—4 видам австралопитеков. Все они были прямоходящими, крупными и сильными, способными противостоять хищникам. Каменных орудий они не изготавливали. Мозг у них за длительную, почти двухмиллионную историю существования не изменился и оставался на

уровне современных горилл. Они хотя и обладали некоторыми человеческими чертами, не были нашими прямыми предками, а скорее дальними «родственниками», вымершими около 1 млн лет назад.

Древнейшие люди. От афарского австралопитека наш прямой предок — человек умелый (*Homo habilis*) начал отделяться около 3 млн лет назад. Он перешел на питание более мягкой и разнообразной растительной и животной пищей. Первые следы его деятельности относятся к 2,7—2,4 млн лет назад, а найденные останки имеют возраст более 2 млн лет. Внешне он мало отличался от афарского австралопитека: тот же небольшой рост, такие же длинные руки. Только мозг заметно увеличился (650—775 г). Этот вид был назван человеком умелым, так как он изготавливал каменные орудия труда, которые были обнаружены вместе с его останками в ущелье Олдовай Восточной Африки. Способ изготовления орудий человеком умелым был назван олдовайской технологией. Некоторые специалисты полагают, что в этом случае мы имеем дело с наиболее древней олдовайской культурой, если, конечно, человек умелый сознательно и целенаправленно изготавливал орудия, совершенствуя их производство. В противном случае мы имеем дело лишь с двуногой обезьяной, оббивающей гальку на основе инстинктивной врожденной программы поведения. Человек умелый вымер около 1,5 млн лет назад.

С названием следующего нашего предка — прямоходящего человека (*Homo erectus*) существуют сложности. Его останки обнаружены раньше, чем останки афарского австралопитека и человека умелого. Поэтому ученые предположили, что это и был первый антропоид, ходящий на двух ногах. Указанную черту отразили в его названии. Теперь известно, что это было не так. Переход к двуногому передвижению произошел намного раньше. Однако по правилам зоологической номенклатуры данное ранее название вида не меняют, даже после новых открытий. Так, этот наш предок и остался навсегда со своим именем — человек прямоходящий. Первые его останки имеют возраст 1,6 млн лет. Долгое время, около 200 тыс. лет, он сосуществовал вместе с умелым человеком, но отличался от него. Ростом он был около 1,5 м. Руки у него были такие же относительно короткие, как и у нас. Масса мозга достигла 800—1000 г. Прямоходящий человек изготавливал более сложные орудия не только из гальки, но и из крупных камней, отбивая от них куски. Благодаря микроскопическим исследованиям орудий труда прямоходящего человека обнаружили, что 44 % орудий имеют следы от разделки туш животных, 34 % — от обработки дерева, 22 % — от резания травы. За время существования прямоходящий человек мало усовершенствовал орудия труда, но очень расширил область их применения. Предполагают, что увеличение мозга у него возможно было связано с изобретательностью в применении орудий для новых целей и в новых ситуациях.

Наши предки, прямоходящие люди, изготавливавшие и применявшие орудия 1,4—1,9 млн лет назад, были по преимуществу правшами. Следовательно, у них функции полушарий переднего мозга, как и у нас, были различными. Это сказалось на асимметрии переднего мозга: у правой более развито левое полушарие. Из всех млекопитающих данная особенность характерна только для человека. Больше развитие левого полушария связывают с развитием в нем двигательных речевых центров. Возможно, у прямоходящего человека появились способности к подражанию, имитации звуков. Современные дети обучаются речи, подражая своим родителям. Имитационные способности прекрасно развиты и у взрослых людей. Эстрадные артисты подражают стилю речи и интонациям других людей, пению птиц, шуму дождя, ветра. В питании прямоходящего человека возросла доля мяса.

Прямоходящий человек около 500 тыс. лет назад широко расселился из Африки по югу Евразии, и его останки возрастом 500—300 тыс. лет найдены на территории Китая, Таиланда и даже на острове Ява. В разных районах он образовал несколько подвидов (питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек и др.). Эти подвиды обладали различными прогрессивными чертами. Их обычно относят к древнейшим людям (архантропам). Они были более массивными, чем у себя на родине, в Восточной Африке. Подвиды прямоходящего человека вымерли около 300 тыс. лет назад.

Древние и современные люди. Период от 250 до 35 тыс. лет назад — время существования хорошо изученного и широко известного по научной и научно-популярной литературе подвида — неандертальца (*Homo sapiens neanderthalensis*). Назван он так по месту находки его останков в долине р. Неандерталь (приток Рейна) у г. Дюссельдорфа (ФРГ). Череп у него был гораздо массивнее, длиннее и уже, чем у современного человека, с массивными надбровными дугами. Его относят к древнейшим людям (палеоантропам).

Неандертальцы расселились на север и заселили Средиземноморье от южной Франции до юго-западной части Туркмении. Полагают, что около 230 тыс. лет назад они освоили коллективную охоту на крупных зверей, стали использовать и поддерживать огонь. По крайней мере обнаруженные остатки костра под г. Ницца (Западная Европа), видимо, принадлежали неандертальцам. Однако они не использовали огонь так широко, как современные люди.

Около 60 тыс. лет назад неандертальцы стали хоронить умерших, а 30 тыс. лет назад перед захоронением посыпали трупы охрой и цветами. Сохранились выполненные неандертальцами на скалах сравнительно примитивные рисунки, передающие внешний облик животных.

По некоторым косвенным признакам неандертальцы были не самыми агрессивными, а хорошо известно, что в конкурентной борьбе среди гоминид выигрывали более агрессивные и практич-

ные виды и популяции. Возможно, это и определило судьбу неандертальцев при встрече с современными людьми (*Homo sapiens*), или кроманьонцами (по названию пещеры Кро-Маньон на юге Франции), которые отличались высоким ростом (160—180 см), обладали хорошо развитым мозгом (1590 см³). Их череп имел прямой лоб, надбровный валик отсутствовал. Они были довольно агрессивными. Встреча неандертальца и кроманьонца произошла на Ближнем Востоке около 120 тыс. лет назад. Длительное время они сосуществовали на одной территории. Оба подвида заселяли стоянки, расположенные в разных районах современных Палестины и Израиля. Последние исследования с использованием радиоуглеродного метода выяснили, что неандертальцы не выдержали конкуренции со стороны современного человека (неантропа) и вымерли около 25—28 тыс. лет назад. Кроманьонцы обладали членораздельной речью, о чем свидетельствует хорошо развитый подбородочный выступ, наибольшая по сравнению с неандертальцем площадь отделов больших полушарий, где расположены двигательные речевые центры. С помощью речи кроманьонцы могли обмениваться личным опытом, обсуждать результаты совместных охот, планировать свои дальнейшие действия.

Принципиальное значение для прогрессивной эволюции современного человека имела общественная трудовая деятельность. На ранних этапах эволюции человек овладел способностью к шитью шкур, изготовлению одежды. Строительство укрытий, домов, широкое использование огня резко уменьшили его зависимость от внешних условий. Наибольшей независимости от окружающей среды человек достиг, создавая современные автономные системы своего жизнеобеспечения в подводных лодках и космических кораблях.

Планомерное совершенствование орудий труда, отражение окружающих явлений, в том числе охоты на животных, в наскальных рисунках (фресках и петроглифах) и скульптурных изображениях свидетельствуют о развитии у кроманьонца абстрактного мышления и совершенствовании способов передачи информации. Мощным средством накопления и передачи информации стала письменность. С ее помощью от поколения к поколению передается накопленный человечеством исторический опыт. В организованном человеческом обществе стали развиваться наука, техника, искусство. Эволюция человека вышла из-под биологического контроля, и ведущими стали социальные факторы. Для современного человека основной является социальная эволюция.

Таким образом, поколения людей, с одной стороны, получают от родителей комплекс генов с наследственными признаками, с другой — овладевают историческим опытом человечества в процессе воспитания и образования. Своеобразная «социальная наследственность»: накопление трудового и культурного опыта пред-

шествующими поколениями и передача сведений о них потомкам, обеспечивая их ведущую роль в прогрессивном развитии человека, совершенствовании общественно-трудовых отношений, прогрессивного развития человечества.

Контрольные вопросы

1. Какими чертами обладали австралопитеки?
2. Выскажите свое мнение о различных причинах перехода австралопитека к прямохождению.
3. Какие черты позволяют считать их наиболее древними нашими родственниками?
4. Почему естественный отбор в эволюции человека постепенно уплывал свое значение?
5. Перечислите подвиды древнейших людей.
6. Где были обнаружены их остатки?
7. Какими особенностями обладали неандертальцы?
8. Какими эволюционными преимуществами обладали кроманьонцы по сравнению с неандертальцами?
9. Чем характеризуется современный этап эволюции человека?

5.3. Расы человека

С биологической точки зрения все ныне живущее человечество (рис. 5.4) представляет один вид — человек разумный (*Homo sapiens*), распадающийся на три большие группы -- расы (от итал. *razza* — род, порода, племя): европеоидную (белую), негроидную (черную) и монголоидную (желтую). Каждая из них делится на более мелкие подразделения (более 30). Расы — это большие группы людей, отличающиеся физическими признаками: пропорциями



Рис. 5.4. Расы человека.

Слева направо — негроидная, европеоидная, монголоидная

тела, чертами лица, формой носа, цветом кожи, формой и цветом волос, определенным соотношением группы крови.

К *европеоидной расе* относится коренное население Европы, части Азии и Северной Африки. У европеоидов узкое лицо, сильно выступающий нос, мягкие волосы. Цвет кожи у северных европеоидов светлый, у южных — смуглый.

Для *негроидной расы* характерны темный цвет кожи, черные курчавые волосы, темные глаза, широкий и плоский нос. В негроидной расе выделяют две ветви — африканскую и австралийскую. У австралийских аборигенов в крови нет резус-фактора.

К *монголоидной расе* относится коренное население Центральной, Восточной Азии и Сибири. Монголоиды отличаются смуглым цветом кожи, широким плоским лицом, узким раскосым разрезом глаз, темными жесткими прямыми волосами.

Расовые особенности наследственны. Они сформировались у человека в позднем палеолите около 30 тыс. лет назад при заселении людьми разных по природно-климатическим условиям районов Земли. Расовые признаки имели адаптивное значение и закрепились у разных популяций в определенных географических зонах. Так, у представителей негроидной расы темная окраска кожи возникла как защита от обжигающего воздействия ультрафиолетовых лучей. Удлиненная форма тела, самые длинные по сравнению с другими расами конечности, вероятно, увеличивают отношение поверхности тела к его объему, полезного для терморегуляции в жарком климате, в соответствии с правилом Бергмана (1847). В густых курчавых волосах создаются воздушные прослойки, защищающие голову от перегрева.

Светлая кожа европеоидов пропускает ультрафиолетовые лучи, обеспечивая образование витамина D, предохраняющего от развития рахита. Узкий выступающий нос с объемными носовыми пазухами позволяют согреть холодный вдыхаемый воздух.

Предполагают, что черты лица у монголоидов — это приспособления, сформировавшиеся в суровом ветреном климате. Для них характерно уменьшение воздушных пазух черепа. У популяций монголоидов, живущих в суровом климате, например у эскимосов на севере и огнеземельцев на юге, хорошо развита подкожная клетчатка. У них реже возникают обморожения и другие неприятные последствия охлаждения.

Видовое единство человечества имеет множество доказательств. Вот важнейшие из них. Никаких существенных различий в умственных способностях, мышлении, речи между представителями разных рас нет. Представители разных рас в равной степени способны осваивать и развивать духовную и материальную культуру, достигать вершин в освоении и развитии общечеловеческих, духовных, научных, технических и художественных ценностей. Все народы Земли вносят свой вклад в развитие мировой культуры.

Все человеческие расы биологически равноценны: смешанные браки представителей разных рас дают полноценное потомство. Разные расы связаны между собой рядом промежуточных форм, плавно переходящих одна в другую. Участвовавшие в последнее время смешанные браки еще в большей степени снижают различия между расами.

В современных условиях прогресс каждой страны зависит от запасов природных ресурсов, совершенства средств производства и производственных отношений, а не от расовой принадлежности ее населения.

Попытки доказать неполноценность какой-либо расы, особенно распространенные в фашистской Германии, несостоятельны. История доказала, что в благоприятных условиях из представителей любой расы воспитываются прекрасные ученые, музыканты, поэты, художники.

Различия между современными людьми, зависящие от уровня воспитания, образования, условий труда и быта, социальных отношений, существенно превосходят различия, связанные с расовой принадлежностью.

Контрольные вопросы

1. Какими чертами отличаются человеческие расы?
2. Чем можно объяснить устойчивость расовых признаков?
3. Как можно объяснить возникновение человеческих рас?
4. Как разные человеческие расы распространены по Земле?
5. Докажите, что все человеческие расы принадлежат одному виду — человеку разумному.
6. Какова роль природных и социальных факторов в эволюции человека?
7. Почему несостоятельны расовые теории?

1, 1 А.

,4Щ

Глава 6

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

6.1. Экология — наука о взаимоотношениях организмов, видов и сообществ с окружающей средой

В настоящее время проблемы экологии стали предметом обсуждения во многих парламентах мира, включая Россию. Острота проблем достаточно велика. Нередко, к сожалению, термин «экология» употребляют вместо терминов «природа» или «окружающая среда». Говорят о плохой экологии того или иного региона, о необходимости оздоровления экологии. В действительности термин «экология» может быть отнесен только к научной дисциплине. Термин «экология» (от греч. *oikos* — дом, жилище и *logos* — учение) предложил Э. Геккель в 1866 г. для обозначения биологической науки, изучающей взаимоотношения животных с органической и неорганической средой. Изначально экология развивалась как составная часть биологической науки в тесной связи с другими естественными науками — химией, физикой, геологией, почвоведением, математикой. В дальнейшем представление о содержании экологии претерпело ряд уточнений, конкретизации. Современная экология вышла за рамки этого определения.

В настоящее время вследствие проникновения экологии во все отрасли науки, культуры, хозяйства глобальные проблемы современного мира — промышленные, сельскохозяйственные, политические, экономические, культурные и мировоззренческие — оказались проблемами «большой» экологии (всеобщей экологии, мегаэкологии, панэкологии). Главные направления современной экологии распределяются по четырем основным блокам (биоэкология, геоэкология, экология человека и социальная экология, прикладная экология), которые рассматривают различные объекты, процессы, отношения, географические понятия и т.д. В целом современная всеобщая экология — научное направление, рассматривающее некую совокупность предметов или явлений с точки зрения субъекта или объекта (живого или с участием живого), который принимается за центральный в данной совокупности (это может быть и промышленное предприятие).

Таким образом, современное понятие экологии далеко от первоначального понимания экологии как биологической науки (био-

L

экологии) об отношениях живых организмов с окружающей средой, однако в основе всех современных направлений экологии лежат фундаментальные идеи биоэкологии. В связи с этим именно биоэкологии как одному из важнейших направлений современной экологии посвящен настоящий раздел учебника. Биоэкология представляет собой науку, изучающую отношения организмов между собой и окружающей средой, а также организацию и функционирование надорганизменных систем различного уровня: популяций, сообществ и экосистем, природных комплексов и биосферы.

6.1.1. Абиотические факторы

Для жизни и процветания каждого организма требуется набор определенных факторов — факторов среды. Под факторами среды понимают *экологические факторы*, т.е. любые воздействия среды, на которые живое реагирует приспособительными реакциями.

Все многообразие экологических факторов делят на две большие группы — абиотические и биотические. Абиотические факторы включают компоненты и явления неживой природы, прямо или косвенно воздействующие на живые организмы. Среди множества абиотических факторов главную роль играют климатические, эдафические (почвенные), орографические (рельеф), гидрографические (водная среда), химические.

Климат представляет собой многолетний режим погод, присущий данной территории, и зависит от двух главных факторов — географической широты и положения континентов, на которые оказывают влияние многочисленные вторичные факторы. К основным климатическим факторам, имеющим экологическое значение и влияющим на все без исключения живые организмы, относятся температура, влажность и свет.

Тепловой режим - важнейшее условие существования живых организмов, так как все физиологические процессы в них возможны при определенных температурных условиях. Существуют организмы, способные переносить значительные колебания температуры среды, однако большинство видов приспособлено к довольно узкому диапазону температур. Оптимальная температура для их жизнедеятельности находится в сравнительно узких пределах: чуть ниже 0 °C и до 50 °C.

Организм может выживать только в тех температурных пределах, к которым приспособлен его метаболизм. Если температура живой клетки падает ниже точки замерзания, клетка обычно физически повреждается и гибнет в результате образования кристаллов льда. При слишком высокой температуре прекращается нормальное функционирование ферментных систем вследствие разрушения структуры белков.

Температурный фактор характеризуется ярко выраженными как сезонными, так и суточными колебаниями. В ряде районов Земли это действие фактора имеет важное сигнальное значение в регуляции сроков активности организмов, обеспечении их суточного и сезонного режима жизни. Большинство организмов не способны регулировать свою собственную температуру и называются пойкилотермными. Их активность больше зависит от теплоты, поступающей извне, чем от теплоты, которая образуется в обменных процессах. Температура тела пойкилотермных организмов неустойчива и меняется в широких пределах в зависимости от изменений температуры окружающей среды. Для них характерны низкая интенсивность обмена и отсутствие механизма сохранения теплоты. Пойкилотермные животные способны выдерживать температуру значительно ниже нуля, но при этом теряют подвижность. К данной группе организмов относят все таксоны органического мира, кроме двух классов позвоночных животных — птиц и млекопитающих, относящихся к гомойотермным организмам. Гомойотермные животные в значительно меньшей степени зависят от температурных условий среды. Они способны поддерживать постоянную оптимальную температуру тела и поэтому сохраняют активность при очень резких перепадах температур, что позволило им освоить практически все места обитания.

Вода как необходимый компонент клетки является основным условием существования всего живого на Земле. Поэтому количество воды в тех или иных местах обитания является ограничивающим фактором для растений и животных и определяет характер флоры и фауны в данной местности.

Водный обмен организма и среды складывается из двух противоположных процессов: поступления воды в организм и отдачи ее во внешнюю среду. У высших растений эти процессы представлены насасыванием воды из почвы корневой системой, проведением (вместе с растворенными веществами) к отдельным органам и клеткам и выведением в процессе транспирации. Животные получают влагу прежде всего в виде питья. Выведение воды происходит с мочой и экскрементами, а также путем испарения. Многие организмы, особенно обитающие в водной среде, способны получать и отдавать воду через покровы или специализированные участки тканей, проницаемые для воды. Это характерно и для многих наземных растений, беспозвоночных животных, амфибий, например получение влаги из таких источников, как роса, туман, дождь. Для животных важным источником воды является пища. В процессе окисления органических веществ образуется метаболическая вода. Усиленное питание сопровождается накоплением в организме жировых резервов; значение таких запасов двойное: и энергетический резерв, и внутренний источник поступления воды в клетки и ткани.

В наземно-воздушной среде вода как абиотический фактор характеризуется прежде всего количеством осадков и степенью влажности. С осадками напрямую связано современное распространение жизни на Земле. Атмосферные осадки в любой форме создают приток воды в почву, через нее к растениям, а от них к травоядным животным. Для организмов важнейшим лимитирующим фактором является распределение осадков по сезонам года. В северных районах Земли обильные осадки, выпадающие в холодное время года, часто недоступны растениям, и в то же время даже небольшое количество осадков летом оказывается жизненно необходимым. В умеренных широтах при достаточности годовых осадков их неравномерное распределение может привести к гибели растений от засухи или, наоборот, от переувлажнения. В тропической зоне организмам приходится переживать влажные и сухие сезоны, регулирующие их сезонную активность при постоянной почти круглый год температуре.

Важно учитывать и характер выпадающих осадков: морозящий дождь, ливень, туман, снег, иней, их продолжительность. Для растений морозящий дождь летом гораздо более ценен, чем кратковременный ливень, несущий большие потоки воды. Осадки в виде дождя зимой, наоборот, оказывают неблагоприятное воздействие на выживаемость растений, увеличивают смертность насекомых.

Степень насыщения воздуха и почвы водяными парами имеет большое значение для всего живого на Земле. Содержание водяного пара (газообразной воды) в воздухе характеризуется влажностью. Влажность воздуха измеряется обычно в показателях относительной влажности, т.е. в виде процентного отношения количества имеющегося в воздухе пара (реальное давление пара) к насыщенному количеству пара (давление насыщенного пара) при тех же условиях температуры и давления. Влажность воздушной среды обуславливает периодичность активной жизни организмов, сезонную динамику жизненных циклов, влияет на продолжительность развития, плодовитость и их смертность. Влажность как экологический фактор важна еще и тем, что изменяет эффект температуры. Температура оказывает более выраженное влияние на организм, если влажность очень высока или низка. Понижение влажности ниже предела выносливости какого-либо вида при данной температуре ведет к иссушающему действию воздуха.

Свет в форме солнечной радиации обеспечивает все жизненные процессы на Земле. Он участвует в фотосинтезе, обеспечивая создание зелеными растениями органических соединений из неорганических. Для организмов важны длина волны воспринимаемого излучения, его интенсивность и продолжительность воздействия (длина дня, или фотопериод).

Движение Земли вокруг Солнца вызывает закономерные изменения длины дня и ночи по сезонам года. Сезонная ритмичность в

жизнедеятельности организмов определяется в первую очередь сокращением световой части суток осенью и увеличением весной. Реакция организма на сезонные изменения суточного ритма освещения, т.е. на соотношение светлого (длина дня) и темного (длина ночи) периодов суток, называется *фотопериодизмом* и выражается в изменении процессов роста и развития. Уменьшение длины дня в конце лета ведет к прекращению роста, стимулирует отложение запасных питательных веществ организмов, вызывает у животных осенью линьку, определяет сроки группирования в стаи, миграции, переход в состояние покоя и спячки. Увеличение длины дня стимулирует половую функцию у птиц, млекопитающих, определяет сроки цветения растений.

6.1.2. Биотические факторы

лч
:"|у.

На рост и развитие организмов влияет не только окружающая неорганическая среда. Организмы образуют сообщества, где они находятся в постоянных взаимоотношениях между собой. Эти отношения достаточно разнообразны. Живые организмы служат источником пищи (растения — для животных-фитофагов, животные — для хищников), средой обитания (хозяин — для паразита, крупные растения — для эпифитов), способствуют размножению (опылители растений), оказывают химические, физические и другие воздействия. Совокупность таких взаимоотношений, где проявляется влияние жизнедеятельности одних организмов на жизнедеятельность других, а также и на неживую среду обитания, представляет собой биотические факторы. В целом биотические факторы — это внутривидовые и межвидовые взаимоотношения организмов. Межвидовые отношения лежат в основе существования биотических сообществ (биоценозов).

При резком ухудшении условий существования (низкая температура, отсутствие влаги и др.) наблюдается *анабиоз* — состояние организма, при котором жизненные процессы (обмен веществ и др.) настолько замедлены, что отсутствуют все видимые проявления жизни. При наступлении благоприятных условий происходит восстановление нормального уровня жизненных процессов. Переход в состояние анабиоза представляет собой адаптивную реакцию: почти не функционирующий организм не подвергается многим повреждающим воздействиям, а также не расходует энергию, что позволяет выжить при неблагоприятных условиях в течение длительного времени. К наиболее стойким к высушиванию, охлаждению, нагреванию относятся спорообразующие бактерии, микроскопические грибы и простейшие, образующие цисты. Анабиозом является скрытая жизнь семян многих растений, которые могут в сухом состоянии длительно сохранять всхожесть. Беспозво-

ночные животные — гидры, черви, усоногие раки, водные и наземные моллюски, некоторые насекомые, впадая в анабиоз, могут терять 1/2 части заключенной в их тканях воды. Анабиоз при температуре ниже 0 °С наблюдается иногда при зимней спячке млекопитающих.

Контрольные вопросы

1. Что изучает экология?
2. Охарактеризуйте главные направления современной экологии.
3. Что относится к абиотическим факторам среды?
4. Что такое организмы пойкилотермные и гомойотермные?
5. Какую роль играет свет в жизни живых организмов?
6. Что такое анабиоз и каково его биологическое значение для живых организмов? Приведите примеры.

6.2. Экологические системы

Биоценоз. Многообразные живые организмы в процессе совместного существования образуют биологические единства — сообщества, или биоценозы. Термин «биоценоз» был предложен в 1877 г. немецким гидробиологом К.Мебиусом.

Биоценоз — это совокупность популяций различных видов растений (фитоценоз), животных (зооценоз) и микроорганизмов (микробиоценоз), населяющих относительно однородное жизненное пространство. Биоценозом является любое сообщество взаимосвязанных организмов, живущих на каком-либо участке суши или водоема: биоценоз норы, биоценоз болотной кочки, участка леса, ручья, пруда, пшеничного поля, ковыльной степи. Границы того или иного биоценоза на суше определяются относительно однородным участком растительности; в водной среде — экологическими подразделениями частей водоемов (абиссальные и пелагические биоценозы; биоценозы прибрежных галечных, песчаных или илистых грунтов).

Однако границы сообществ очень редко бывают четкими. Как правило, соседние биоценозы постепенно переходят один в другой. В результате образуются обширные пограничные, или переходные, зоны, отличающиеся особыми условиями. Между двумя биоценозами пограничная полоса, или экотон, занимает промежуточное положение, отличаясь от них температурными режимами, влажностью, освещенностью, совмещающая типичные условия соседствующих биоценозов. Обилие произрастающих в переходной полосе растений, характерных для обоих биоценозов, привлекает сюда и разнообразных животных, поэтому пограничная зона обычно более богата жизнью, чем каждый из смежных биоценозов. Особые

условия пограничной полосы не только являются просто суммой свойств стыкующихся биоценозов, но и формируют их местообитание со своими специфическими видами. В таких переходных зонах возникает сгущение видов и особей, наблюдается так называемый краевой эффект, или эффект опушки. Правило экотона, или краевого эффекта, состоит в том, что на стыках биоценозов увеличивается число видов и особей в них. Экотон богат видами прежде всего потому, что они попадают сюда из всех приграничных сообществ, но, кроме того, он может содержать и свои характерные виды, которых нет в данных сообществах. Ярким примером этого является лесная опушка, на которой есть пышная и богатая растительность, гнездится значительно больше птиц, обитает больше насекомых, чем в глубине леса.

Каждый конкретный биоценоз обладает сложной внутренней структурой. Выделяют видовую и пространственную структуры биоценозов.

Видовая структура биоценоза характеризуется видовым разнообразием и количественным соотношением видов, зависящих от ряда факторов. Виды, которые преобладают по численности, называют *доминантными*, или доминантами данного сообщества. Они занимают ведущее, господствующее положение в биоценозе. Обычно наземные биоценозы называют по доминирующим видам: лиственный лес, сфагновое болото, ковыльно-типчаковая степь. Виды, живущие за счет доминантов, называют *предоминантами*. Например, в дубовом лесу предоминантами являются кормящиеся за счет дуба насекомые, сойки, мышевидные грызуны. В биоценозе есть виды, создающие условия для жизни других видов данного биоценоза; их называют *эдификаторами*. Это строители сообщества. Они определяют микросреду (микроклимат) всего сообщества и их удаление грозит полным разрушением биоценоза. Виды-эдификаторы встречаются практически в любом биоценозе. Как правило, эдификаторами выступают растения (ель, сосна, кедр) и лишь изредка животные (сурки); на сфагновых торфяниках это сфагновые мхи. Они создают специфические условия биоценоза, которые отличаются плохой аэрацией и низкой теплопроводностью торфа, кислой реакцией среды, бедностью элементов минерального питания для высших растений. В степных биоценозах мощным эдификатором является ковыль. Однако вид-эдификатор может утратить свою роль при изменении определенных условий. Так, ель может утратить функции мощного эдификатора при изреживании елового леса, поскольку при этом происходит осветление леса и в него внедряются другие древесные виды, снижающие эдификаторные свойства ели. В сосняке на сфагновых болотах сосна также теряет свое эдификаторное значение. Его приобретают сфагновые мхи.

Пространственная структура биоценоза включает его вертикальную и горизонтальную структуры. Вертикальная структура биоце-

ноза носит ярусный характер. Ярусность — это явление вертикального расслоения биоценозов на разновысокие части. Прежде всего четко определяется вертикальное ярусное строение в растительных сообществах (фитоценозах). В лесу, например, выделяют следующие надземные ярусы древостоя: 1-й ярус — это деревья первой величины (дуб, ель, сосна, береза, осина); 2-й — деревья второй величины (рябина, черемуха, яблоня, груша); 3-й — подлесок из кустарников (лещина, бересклет, шиповник, жимолость, крушина); 4-й — подлесок из высоких кустарничков и крупных трав (багульник, голубика, вереск, аконит, иван-чай); 5-й — низкие кустарнички и мелкие травы (клюква, кислица); 6-й — мхи, почвенные лишайники.

Ярусно располагаются и подземные части растений, образуя ярусы корней травянистых растений, корней кустарников, второстепенный и главный ярусы корней деревьев. При этом в поверхностных слоях почвы корней значительно больше, чем в глубинных. Растения каждого яруса и обусловленный ими микроклимат способствуют образованию определенной ярусности фауны — от насекомых, птиц до млекопитающих. Следовательно, ярусы в биоценозе различаются не только высотой, но и составом организмов, их экологией и той ролью, которую они играют в жизни всего сообщества.

Таким образом, ярус — это часть слоя в сообществе, образованная функционально различными органами растений (надземные — листья и стебли; подземные — корни, корневища, клубни и луковицы) и сопряженные с нею консументы и редуценты.

Благодаря ярусности различные растения, особенно органы их питания (листья, окончания корней), располагаются на разной высоте (или глубине), поэтому растения благополучно уживаются в сообществе. Ярусность позволяет им полнее использовать световой поток: в верхних ярусах светолюбивые, в нижних — тенелюбивые растения.

Горизонтальная структура биоценоза — это горизонтальное распределение организмов в биоценозе. Расчлененность в горизонтальном направлении получила название мозаичности и свойственна почти всем фитоценозам. Мозаичность обусловлена неоднородностью микрорельефа почв, биологическими особенностями растений. Мозаичность может возникнуть в результате деятельности человека (выборочная рубка, кострища) или животных (выбросы почвы и их последующее зарастание, образование муравейников, вытаптывание травостоя копытными). В горизонтальной структуре биоценоза выделяют синузии — обособленные части фитоценоза, характеризующиеся определенным видовым составом и эколого-биологическим единством входящих в нее видов. Например, синузия сосны, синузия брусники, синузия зеленых мхов. В полынно-солянковой пустыне можно выделить синузию ранневесенних эфе-

меров, синузий летне-осенних кустарничков (полыни, солянки). Образуются синузии потому, что растения, распределяясь неравномерно, создают разного размера скопления (сгущения), придавая растительному покрову своеобразный мозаичный характер.

Трофическая структура биоценоза. Специализация живых форм в качестве производителей и потребителей пищи создает в биологических сообществах определенную энергетическую структуру, называемую *трофической структурой* (от греч. *trophe* — питание), в пределах которой происходят перенос энергии и круговорот питательных веществ.

По участию в биологическом круговороте веществ в биоценозе различают три группы организмов: продуценты, консументы, редуценты.

Продуценты — автотрофные организмы — синтезируют органические соединения с помощью солнечного света из CO_2 и H_2O , а также минеральных веществ, преобразуя при этом световую энергию в химическую. Биомасса органического вещества, синтезированного в ходе фотосинтеза автотрофами, называется первичной продукцией, а скорость ее формирования — биологической продуктивностью экосистем. Продуктивность выражается количеством биомассы, синтезируемой за единицу времени (или энергетическим эквивалентом), либо в единицах энергии (джоуль на 1 м^2 за сутки), либо в единицах сухого органического вещества (килограмм на 1 га за сутки). Накопленная в виде биомассы организмов-автотрофов чистая первичная продукция служит источником питания для представителей следующих групп организмов.

Консументы ~ гетеротрофные организмы (животные организмы) — являются непосредственными потребителями первичной продукции: они питаются готовым органическим веществом растений или животных. Консументы сами не могут синтезировать органическое вещество из неорганического и получают его в готовом виде, питаясь другими организмами. Консументы частично используют пищу для обеспечения жизненных процессов, а частично строят на ее основе собственное тело, осуществляя таким образом первый, важный этап трансформации органического вещества, синтезированного продуцентами. При этом консументы выделяют в окружающую среду отходы, образующиеся в процессе их жизнедеятельности. Процесс создания и накопления биомассы на уровне консументов обозначается как вторичная продукция.

Редуценты, или деструкторы (бактерии, грибы), полностью разлагают все растительные и животные остатки до неорганических составляющих, которые потребляются продуцентами, тем самым замыкая путь обмена веществ, и снова могут быть вовлечены в круговорот веществ.

Цепи питания. В процессе круговорота веществ энергия, содержащаяся в одних организмах, потребляется другими организмами.

Перенос энергии и пищи от ее источника — автотрофов (продуцентов) через ряд организмов происходит по пищевой цепи путем поедания одних организмов другими. *Пищевая цепь* — это ряд видов или их групп, каждое предыдущее звено в котором служит пищей для следующего. Число звеньев в ней может быть различным, но обычно их бывает 3 — 5.

Пищевые цепи можно разделить на два основных типа: *пастбищная цепь*, которая начинается с зеленого растения и идет далее к пасущимся растительноядным животным (т.е. к организмам, поедающим живые растительные клетки и ткани) и к хищникам (организмам, поедающим животных), и *детритная цепь* (детрит — продукт распада, от лат. *deterere* — изнашиваться), которая от мертвого органического вещества идет к микроорганизмам, а затем к детритофагам (организмам, поедающим детрит) и хищникам. Пищевые цепи не изолированы одна от другой, а тесно переплетаются друг с другом, образуя так называемые *пищевые сети*. Пищевая сеть — условное обозначение трофических взаимоотношений консументов, продуцентов и редуцентов в сообществе (рис. 6.1).

В сложных природных сообществах организмы, получающие энергию от Солнца через одинаковое число посредников (ступеней), считаются принадлежащими к одному трофическому уровню. *Трофический уровень* — совокупность организмов, получающих преобразованную в пищу энергию Солнца и химических реакций (от автотрофов) через одинаковое число посредников трофической цепи, т.е. занимающих определенное положение в общей цепи питания. Первый трофический уровень (I) занимают автотрофы — зеленые растения (продуценты), второй (II) — травоядные (консументы первого порядка), третий (III) — первичные хищники, поедающие травоядных животных (консументы второго порядка), четвертый (IV) — вторичные хищники (консументы третьего порядка), питающиеся более слабыми хищниками. Эта трофическая классификация относится к функциям, но не к видам как таковым. Группа особей одного вида может занимать один или несколько трофических уровней, исходя из того, какие источники пищи она использует. Замыкают этот биологический круговорот, как правило, редуценты, разлагающие органические остатки.

При переходе к каждому последующему звену пищевой цепи большая часть (80 — 90 %) пригодной для использования потенциальной энергии теряется, переходя в теплоту. Продукция каждого последующего уровня примерно в 10 раз меньше предыдущего. Поэтому чем короче пищевая цепь (чем ближе организм к ее началу), тем больше количество энергии, доступной для группы данных организмов. В среднем лишь около 10 % биомассы и заключенной в ней энергии переходит с каждого уровня на следующий. В силу этого суммарная биомасса, продукция и энергия, а часто и численность особей прогрессивно уменьшаются по мере восхож-

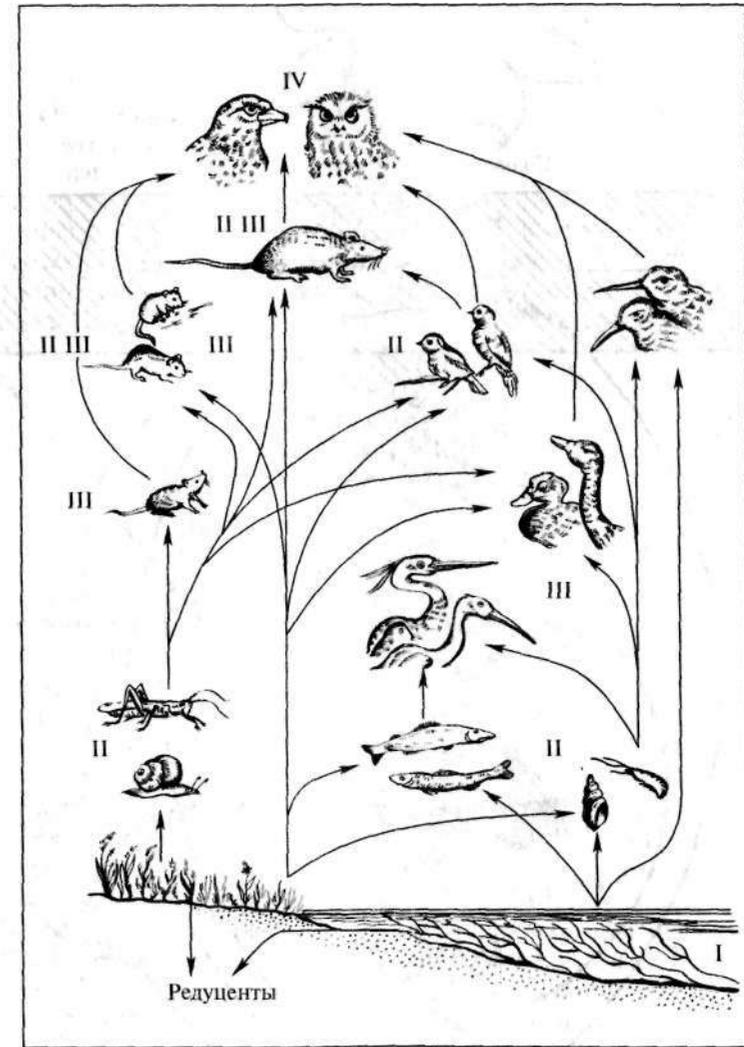


Рис. 6.1. Пищевая сеть в экосистеме болота (I — IV — трофические уровни)

дения по трофическим уровням (рис. 6.2). Эта закономерность сформулирована в 1927 г. американским зоологом Чарлзом Элтоном в виде правила *экологических пирамид* — графических моделей, отображающих трофическую структуру. Выделяют три основных типа экологических пирамид: пирамида чисел (численностей) отражает численность отдельных организмов по трофическим цепям; пирамида биомасс показывает соотношение продуцентов, консументов и редуцентов в экосистеме, выраженное в их массе; пирамида

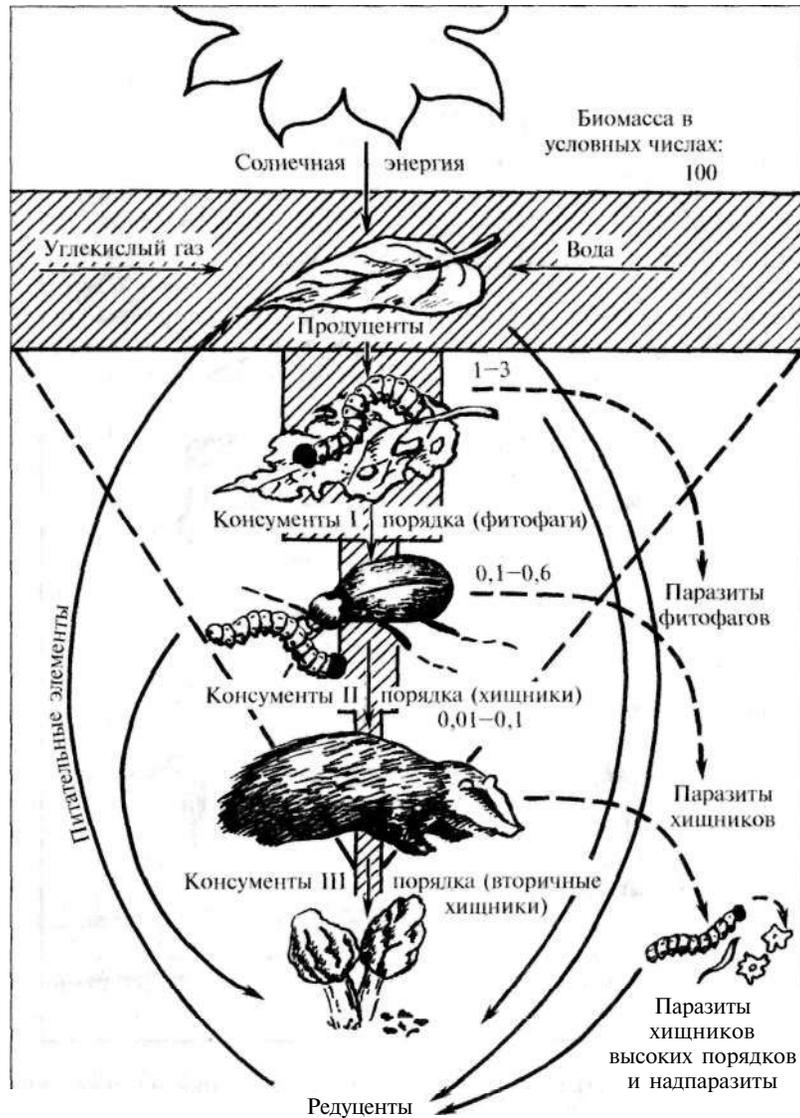


Рис. 6.2. Трофические уровни в экосистеме и пирамида биомасс.

Пирамида биомасс перевернута по отношению к классическому ее изображению — направлена к потоку энергии Солнца звеном продуцентов, что более естественно

энергии отражает силу потока энергии через последовательные трофические уровни, т.е. эта пирамида отражает скорость прохождения массы пищи через трофическую цепь.

3@5* \$!&* \$m%* 4ЙХ

Рис. 6.3. Упрощенная экологическая пирамида

Эти основные типы экологической пирамиды показывают закономерное понижение всех показателей с повышением трофического уровня живых организмов. На каждом трофическом уровне потребленная пища ассимилируется не полностью, так как значительная ее часть теряется, тратится на обмен веществ, поэтому продукция организмов каждого предыдущего уровня всегда меньше последующего. В связи с этим в наземных экосистемах масса продуцентов (на единицу площади и абсолютно) больше, чем консументов; консументов первого порядка больше, чем консументов второго порядка, и т.д. Поэтому графическая модель имеет вид пирамиды (рис. 6.3). Однако зачастую в некоторых водных экосистемах, отличающихся исключительно высокой биологической продуктивностью продуцентов, пирамида биомасс может быть обращенной, когда биомасса продуцентов оказывается меньшей, чем консументов, а иногда и редуцентов. Например, в океане при довольно высокой продуктивности фитопланктона общая масса его в данный момент может быть меньше, чем у потребителей — консументов (киты, крупные рыбы, моллюски).

Биогеоценоз. Сообщества организмов неразделимо связаны с неорганической средой, находятся в постоянном взаимодействии. Сообщество образует с неорганической средой определенную экологическую систему, или экосистему, в которой осуществляются перенос энергии и круговорот веществ между живой и неорганической частями, вызываемый жизнедеятельностью организмов. *Экосистема* — это любая совокупность организмов и неорганических компонентов, находящихся в закономерной взаимосвязи друг с

другом за счет осуществляющегося круговорота веществ. Основным свойством экосистем является способность осуществлять круговорот веществ, противостоять внешним воздействиям, производить биологическую продукцию. Термин «экосистема» предложен в 1935 г. английским экологом А.Тенсли. Это основная функциональная единица в экологии, так как в нее входят организмы и неживая среда — компоненты, взаимно влияющие на свойства друг друга, и необходимые условия для поддержания жизни в той ее форме, которая существует на Земле.

Понятию «экосистема» близко по сути понятие «*биогеоценоз*», предложенное ботаником В. Н.Сукачевым в 1940 г. Структура биогеоценоза включает следующие основные функционально связанные части: фитоценоз — растительное сообщество (автотрофные организмы, продуценты); зооценоз — животное население (гетеротрофы, консументы) и микроценоз — различные микроорганизмы, представленные бактериями, грибами, простейшими (редуценты). Эту живую часть биогеоценоза В.Н.Сукачев относил к биоценозу. Неживую, абиотическую часть биогеоценоза составляют совокупность климатических факторов данной территории — климатоп и биокосное образование — эдафотоп (почва).

В последнее время в структуру абиотической среды биогеоценоза включают также и гидрологические факторы (гидротоп). Такая совокупность абиотических компонентов называется биотоп. Термин «биотоп» чаще используется экологами, изучающими животных; в лесной биогеоценологии употребляется термин «экопот». Все взаимодействия компонентов биогеоценоза связаны между собой совокупностью пищевых цепей и взаимообусловлены. Каждый компонент в природе неотделим от другого. Главным создателем живого вещества в пределах биогеоценоза является фитоценоз — зеленые растения. Необходимое условие существования биогеоценоза — постоянный приток солнечной энергии. Таким образом, биогеоценоз — это исторически сформировавшийся взаимообусловленный комплекс живых и неживых компонентов однородного участка земной поверхности (учитывая атмосферу, горные породы, растительность, животный мир, микроорганизмы, почвы и гидрологические условия), связанных переносом энергии и обменом веществ. Как видно, понятие «биогеоценоз» сходно с понятием «экосистема». В основе обоих понятий лежит принцип единства живых и неживых компонентов биологических систем. Однако их ни в коем случае нельзя отождествлять. Если экосистема обозначает системы, обеспечивающие круговорот любого ранга, и может быть пространственно мельче или крупнее биогеоценоза, то биогеоценоз — понятие биохорологическое (территориальное), относимое к таким участкам суши, которые характеризуются определенными единицами растительного покрова — фитоценоза. Основное различие между этими понятиями в следующем: биогеоце-

ноз приложим к однородному участку земной поверхности, обычно только сухопутному, основным звеном которого является растительный покров (фитоценоз).

Таким образом, экосистема — образование более общее, безранговое. Это может быть и участок суши или водоема, и прибрежная зона, и капля прудовой воды, и вся биосфера в целом. Образное определение экосистемы дал писатель-фантаст и географ И. Г. Ефремов: «Экосистема — это любое природное образование — от кочки до оболочки» (географической). Биогеоценоз ограничен в основном границами фитоценоза (растительного сообщества): участки леса, луга, степи. Это некий природный объект, занимающий определенное пространство и отделенный конкретными границами от таких же объектов, это реальная зона, в которой осуществляется биогенный круговорот.

Каждый биогеоценоз можно назвать экосистемой, но не каждую экосистему — биогеоценозом. Биогеоценоз невозможен без основного звена — фитоценоза, тогда как экосистема может быть и без растительного сообщества, а также без почв. Например, разлагающийся труп животного или гниющий ствол дерева — это тоже экосистемы, но не биогеоценозы.

Биогеоценоз во всех случаях потенциально бессмертен, так как все время пополняется энергией за счет растительных организмов. Существование экосистемы без растений заканчивается одновременно с высвобождением в процессе круговорота веществ всей накопленной энергии.

Человек в конкурентной борьбе за выживание в природной окружающей среде начал строить свои искусственные антропогенные экосистемы — агроэкосистемы, аквакультуры, производящие продукты питания и волокнистые материалы — не только за счет энергии Солнца, но и за счет добавления ее в форме горючего, поставляемого человеком.

Агроэкосистема, агробиоценоз (сельскохозяйственная экосистема). Эта экосистема искусственно создана и регулярно поддерживается человеком для производства сельскохозяйственной продукции. К агроэкосистемам относят поля, крупные животноводческие комплексы с прилегающими пастбищами, огороды, сады, виноградники, теплицы.

Характерная особенность агроэкосистем — малая экологическая надежность, но высокая урожайность одного или нескольких видов (или сортов культивируемых растений или пород животных). По сравнению с естественными экосистемами агроэкосистемы имеют отличия: в них резко снижено разнообразие живых организмов; виды, культивируемые человеком, поддерживаются искусственным отбором и не способны выдерживать борьбу за существование с дикими видами без поддержки человека. Агроэкосистемы отличаются высокой биологической продуктивностью по

сравнению с природными экосистемами. Однако продуктивность агроэкосистем определяется уровнем хозяйственной деятельности и зависит от экономических и технических возможностей человека. Для достижения высокой урожайности культур человек должен поддерживать высокую степень механизации, высокие дозы внесения минеральных удобрений, пестицидов, применять орошение. Даже виды культивируемых растений человек выбирает по их способности давать наибольшее количество только полезной биомассы (клубней, колосьев), чем снижает возврат в почву элементов питания, образующихся при перегнивании растительных остатков. Чистая первичная продукция (урожай) удаляется из экосистемы и не поступает в цепи питания. Все это понижает устойчивость агроценозов, особенно биохимическую, связанную с интенсивным выносом элементов питания за пределы сельхозугодий.

Для уменьшения негативных последствий хозяйственной деятельности человека на агроэкосистемы необходимо применять природоохранные мероприятия агротехники, целью которых является приближение агробиоценозов к природным экосистемам. Это позволит создать устойчивые агроэкосистемы, в которых поддерживается баланс питательных веществ в почве, продуктивность пастбищ, относительно высокое биоразнообразие, т.е. превратить агроэкосистемы в гармонические составные части общего природного ландшафта Земли. При этом нельзя превращать весь ландшафт в агрохозяйственный, необходимо сохранять и умножать его многообразие, оставляя нетронутыми заповедные участки, которые могут быть источником видов для восстанавливающихся сообществ.

6.2.1. Изменения в биогеоценозах

В биогеоценозах постоянно происходят изменения состояния и жизнедеятельности слагающих их сообществ. Многообразные изменения, происходящие в любом из них, относят к двум основным типам: циклические и поступательные.

Циклические изменения представлены флюктуациями (от лат. *fluctuatio* — колебания) — сравнительно краткосрочными изменениями, когда сообщества без смены флористического состава отклоняются от определенного среднего состояния, что связано с ритмикой природных явлений (суточные флюктуации), со сменой сезонов года (сезонные флюктуации), либо вызываются непостоянными внешними факторами, меняющимися каждый год (разногодичные или многолетние флюктуации). Обычно флюктуации вызываются колебаниями климата, различиями во влажности почвы либо ритмичностью развития растительных или животных компонентов экосистемы. Суточные флюктуации биогеоценозов связаны в основном с ритмикой природных явлений и носят строго пери-

одический характер. Суточные флюктуации биоценоза обеспечивают как животные, так и растения, активность жизни которых приходится на разное время суток: одни активны днем, другие ночью. В соотношении отдельных видов биогеоценоза происходят периодические изменения, так как отдельные организмы на определенное время перестают активно существовать в биоценозе. Суточная динамика в биогеоценозах наиболее четко проявляется при значительной разнице показателей температур, влажности и других факторов среды днем и ночью. Наиболее резко суточные флюктуации выражены в условиях климата высокой континентальности, где существует значительная разница между дневными и ночными температурами. Например, в песчаных пустынях Средней Азии в жаркий полдень многие животные прячутся в норы или ведут ночной образ жизни летом, а некоторые — зимой переходят на дневной. Однако суточные ритмы наблюдаются во всех географических зонах, и даже в тундре в полярный день растения закрывают и открывают свои цветки в соответствии с этими ритмами.

Более значительные отклонения в биогеоценозах наблюдаются при сезонных флюктуациях. Сезонные колебания выражаются в том, что на определенный период из биоценоза «выпадают» группы животных и даже целые популяции, впадающие в спячку в период анабиоза при исчезновении однолетних трав, опадении листьев. Длительность биологических сезонов в разных широтах неодинакова. В связи с этим сезонные флюктуации биоценозов арктической, умеренной и тропической зон различны. Наиболее четко они выражены в биогеоценозах умеренного климата и северных широт. Сезонные колебания наблюдаются хотя и в слабой форме даже во влажных тропических лесах. Многолетняя изменчивость проявляется благодаря флюктуациям климата и является нормальной в жизни любого биогеоценоза.

В процессе суточных и сезонных флюктуации целостность биоценозов обычно не нарушается. Биоценоз испытывает лишь периодические колебания качественных и количественных характеристик.

Поступательные изменения в биогеоценозе приводят в конечном итоге к смене одного биоценоза другим — с иным набором преобладающих видов. Такие смены называют экзозоогенетическими, или аллогенными (от греч. *alios* — иной, другой и *genesis* — происхождение), вызванными внешними влияниями (абиотическими или антропогенными), изменяющими условия среды. Эндозоогенетические, или автогенные (от греч. *autos* — сам, *genesis* — происхождение), смены возникают в результате изменения условий среды за счет процессов, происходящих внутри самого сообщества в отсутствие постепенного изменения абиотических факторов.

Последовательное замещение одного биоценоза другим называется *экологической сукцессией* (от лат. *successio* — преемственность).

Любое новое местообитание — обнажившийся песчаный берег реки, застывшая лава потухшего вулкана, лужа после дождя — сразу оказывается ареной заселения новыми видами. Постепенно поселившиеся организмы изменяют среду обитания, например затеняют поверхность или изменяют ее влажность. Следствием такого изменения среды служит развитие новых, устойчивых ко вновь созданным условиям видов и вытеснение предыдущих. С течением времени формируется новый биоценоз с заметно отличающимся от первоначального видовым составом.

Примером сукцессии, приводящей к смене одного сообщества другим, может служить зарастание небольшого озера с последующим появлением на его месте болота, а затем леса. Вначале по краям озера развивается сплавина из сфагновых мхов, осоки и других растений. Постепенное зарастание озера водными растениями, идущее по его краям, ведет к накоплению на дне растительных остатков, образованию накоплений торфа и в конце концов к обмелению водоема. Накопление растительной массы способствует образованию почвы. Обмеление одновременно с увеличением толщины сплавины приводит к превращению водоема в болото. Позднее здесь селятся кустарники и деревья, идет процесс усыхания болота и развивается лесная растительность. Изменение растительной части сообщества сопровождается изменениями в животном мире биоценоза: обитатели водоема постепенно замещаются околводными, а позднее болотными и лесными видами. Последовательный ряд постепенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется сукцессионной серией.

По общему характеру сукцессии подразделяются на первичные и вторичные. Первичные сукцессии начинаются на субстрате, не измененном (или почти не измененном) деятельностью живых организмов. Так, через серию промежуточных сообществ формируются устойчивые биоценозы на скалах, песках, обрывах. Первичные сукцессии могут начинаться и в открытых водах мелких озер, верховых болот, маршей. По мере развития биоценоза сукцессионные изменения структуры его видового состава протекают до определенного предела, после которого сообщество приходит в относительно стабильное состояние, главным образом за счет стабилизации структуры растительности. Такое относительно устойчивое и равновесное по отношению к внешней среде растительное сообщество называется климаксовым. Таким образом, *климакс* (от греч. *climax* — лестница) представляет собой заключительную стадию развития биоценоза, на которой он находится в равновесном состоянии с окружающей средой довольно продолжительное время. В разных абиотических условиях формируются неодинаковые климаксовые экосистемы. В жарком и влажном климате это будет дождевой тропический лес, в сухом и жарком — пустыня. Основные биомы Земли — это климаксовые экосистемы соответ-

ствующих географических областей. Однако климакс как завершающая формация является тоже лишь временным состоянием; в процессе вековых изменений климата и других свойств среды происходят «крупномасштабные» изменения экосистем.

6.2.2. Гомеостаз экосистем

Естественные экологические системы существуют в течение длительного времени, сохраняя свою структуру и функциональные свойства вопреки изменениям окружающей среды. Как говорят специалисты, они способны поддерживать гомеостаз. Гомеостаз — состояние динамического равновесия природной системы, поддерживаемое регулярным возобновлением основных ее структур, вещественно-энергетического состава и постоянной функциональной саморегуляцией ее компонентов. Наиболее устойчивы крупные экосистемы и самая стабильная из них — биосфера; наименее устойчивы молодые экосистемы. Различные уровни гомеостаза биологических систем и биосферы в целом сложились на протяжении длительной геологической истории нашей планеты. Гомеостаз экологических систем обеспечивается множеством адаптивных механизмов, затрагивающих состав и сложность трофических сетей, формы межвидовых и внутривидовых взаимодействий в биоценозах.

Каждый биоценоз состоит из множества видов, которые входят в него не отдельными особями, а популяциями или их частями. Таким образом, вид в пределах занимаемой территории (ареала) распадается на популяции. Размеры их различны. Популяция — это любая, способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, относительно изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида. Популяция занимает относительно однородное пространство и способна к саморегулированию и поддержанию определенной численности. Численность — это поголовье животных или количество растений (например, деревьев) в пределах некоторой пространственной единицы — района, области, ареала, бассейна реки, акватории моря. Число особей на единице площади или в единице объема обозначается как плотность населения. Можно сказать, что биоценоз — сумма взаимосвязанных между собой и условиями среды популяций разных видов. Популяция представляет собой именно ту ячейку биоты, которая является основой ее существования. В популяциях происходит самовоспроизводство живого вещества, обеспечивается выживание конкретных видов благодаря наследованию адаптационных качеств. Они дают начало новым популяциям и процессам видообразования, являются элементарными единицами эволюционного процесса.

Не случайно, стабильность экосистемы в течение длительного времени предполагает относительную устойчивость численности популяций входящих в ее состав видов. Численность популяции обычно имеет свой определенный оптимум (наилучший вариант), который редко остается постоянным в колеблющихся условиях внешней среды. Поэтому при любом отклонении от этого оптимума начинают срабатывать механизмы внутривидовой регуляции численности. Регуляция численности популяций у различных видов животных и растений происходит по-разному. Но в каждой из них обязательно устанавливается оптимум плотности населения.

У одних видов механизмы регулирования численности популяции могут проявляться в жесткой форме, приводя к гибели избытка особей, у других — в смягченной, например в понижении плодовитости.

К жестким формам регуляции численности в популяциях можно отнести явление каннибализма (пожирание особей своего вида), развивающегося в популяциях при чрезмерном возрастании ее плотности. Примером может служить поедание мучными хрущачами отложенных ими яиц. Каннибализм наблюдается у некоторых видов рыб. Так, в небольших пресноводных водоемах, где нет других видов рыб, популяции окуня поддерживают свое существование и регулируют плотность за счет питания взрослых особей собственной молодью. Каннибализм возникает у земноводных и других животных.

У растений жесткие формы регуляции численности популяции проявляются, например, в явлении самоизреживания. При большой густоте всходов часть растений неминуемо погибает в результате угнетения физиологически более сильными соседями.

Рост плотности популяций многих насекомых сопровождается снижением их плодовитости, повышением смертности личинок и куколок, изменением скорости развития и соотношения полов, а также увеличением количества диapaзитирующих особей (находящихся в состоянии временного физиологического покоя в развитии и размножении), что резко снижает активно размножающуюся часть популяции. При этом важную регулирующую роль играет внутривидовая конкуренция за ограниченные ресурсы. Например, у падальных мух из огромного количества откладываемых на труп яиц выводится много личинок, пищи на всех не хватает, что приводит к высокой их смертности. В других случаях внутривидовые механизмы численности проявляются в форме непосредственной конкуренции за необходимые для жизни ресурсы, количество которых недостаточно для удовлетворения потребностей всех особей. Например, плотность популяции яблонной плодовой моли регулируется конкуренцией за пищу и место для окукливания. Внутривидовой конку-

ренцией за влагу объясняется нередко встречающееся правильное распределение пустынных растений. В более влажных местобитаниях эта разреженность популяций растений сразу же исчезает.

Одним из важных механизмов *смягченной внутривидовой регуляции численности* является эмиграция (выселение значительной части особей в менее предпочитаемые ими места обитания, иногда даже за пределы ареала), которая наблюдается при переуплотнении популяции у насекомых (саранча, некоторые виды тли), ряда млекопитающих, особенно у мелких грызунов (например, лемминги), а также птиц (например, саджи). Другая смягченная форма механизма ограничения численности популяций — изменения в физиологии особей при увеличении плотности, которые в итоге приводят к снижению рождаемости. Например, у млекопитающих известно явление стресса, или реакция напряжения, возникающая в ответ на любые отрицательные воздействия среды, в том числе на отклонение плотности популяции от оптимума. В переуплотненных популяциях стресс распространяется на большую часть особей. При этом у самок в популяции учащаются нарушения овуляции, резорбция эмбрионов, рано прекращается лактация, угасают инстинкты заботы о потомстве, в результате чего наблюдается уменьшение числа выводков и количества в них молодых. Все это приводит к торможению роста популяции. Однако стресс-реакции не являются необратимыми. После устранения перенаселенности способность к размножению может восстановиться в короткие сроки.

Механизмами, задерживающими рост популяций, являются химические взаимодействия особей, которые проявляются в выделении в окружающую среду продуктов, задерживающих рост, что характерно для многих видов растений и водных животных, особенно рыб.

Важно учитывать, что популяция обычно входит в состав сообщества и экосистемы, где действует сложная, постоянно изменяющаяся совокупность всех межвидовых и внутривидовых взаимоотношений, осуществляющих общую регуляцию численности популяций в природных сообществах.

Таким образом, набор популяций, объединенных определенными трофическими связями, многообразием взаимоотношений, несмотря на очевидное столкновение интересов и конкуренцию между отдельными видами, слагающими экосистему, отражает приспособленность экосистемы к особенностям среды и направлен на поддержание сбалансированных в них потоков вещества и энергии, процессов обмена веществ между организмами и окружающей средой. На глобальном уровне эти процессы обеспечивают существование единой уникальной экосистемы — биосферы.

6.2.3. Взаимодействия в экосистеме. Симбиоз и его формы

Многообразные живые организмы нашей планеты встречаются не в любом сочетании, а в определенных сообществах, в которые входят виды, приспособленные к совместному обитанию, вступающие друг с другом в разнообразные отношения как с отрицательными, так и с положительными для себя последствиями.

В 1939 г. ученые Клементе и Шелфорд для обозначения взаимодействий между различными организмами ввели в науку термин «коакции» (т.е. взаимодействия). Выделяют 2 типа взаимодействий, или коакций: 1) *гомотипические реакции* — взаимодействия, осуществляемые между особями одного вида, так называемые внутривидовые отношения; 2) *гетеротипические реакции* — взаимодействия между особями разных видов, или межвидовые отношения.

Внутривидовые взаимоотношения. Взаимодействия между особями одного и того же вида называются гомотипическими реакциями и проявляются в эффектах группы, массы и во внутривидовой конкуренции.

Эффект группы — это изменения физиологических процессов, связанные с объединением животных в группы и ведущие к повышению жизнеспособности при совместном существовании. Проявляется эффект группы в ускорении темпов роста животных, повышении плодовитости, более быстром образовании условных рефлексов, повышении средней продолжительности жизни индивидуума. У многих животных вне группы не реализуется плодовитость (некоторые породы голубей, бакланы, кайры). Многие насекомые (сверчки, тараканы, саранчовые и др.) в группе имеют более интенсивный, чем при одиночном образе жизни, метаболизм, быстрее растут и созревают. При совместной жизни легче искать и добывать пищу, защищаться от врагов. Объединенные в стаю волки способны убивать добычу более крупных размеров, чем действуя в одиночку. Бизоны, мускусные быки и другие жвачные успешнее обороняются от хищников, если они объединены в стада. Существует определенная закономерность, известная как принцип минимального размера популяции. Согласно этому принципу, для нормального функционирования популяции ее численность не должна опускаться ниже определенного предела, т.е. не должна переходить ту грань, за которой следует постепенное вымирание в результате близкородственного скрещивания. Данный «минимум» для различных видов животных различен. Для выживания африканских слонов в стаде должно быть не менее 25 особей, а стадо северного оленя должно насчитывать не менее 300 — 400 голов.

Одним из наиболее ярких примеров эффекта группы является баклан Бугенвиля. Он гнездится на скалистых островах, расположенных вдоль тихоокеанского побережья Южной Америки. Ученые выяснили, что баклан

Бугенвиля успешно размножается только при условии, если в гнездовой колонии насчитывается не менее 10 тыс. птиц, причем на 1 м² поверхности колонии приходится не менее 3 гнезд. Поэтому даже тысячные колонии этого вида могут постепенно угасать.

Особенно важно знание минимальных размеров популяций для изолированных (островных, высокогорных и т.п.) вымирающих видов животных. Однако определенная угроза есть и для сравнительно крупных популяций животных, если они отличаются высокой степенью генетического мономорфизма (например, гепард). Серьезные опасения вызывает состояние мировой популяции синего, или голубого, кита, горбатого кита, бамбукового медведя, суматранского тигра, азиатского льва, калифорнийского кондора, американского журавля, белого журавля, или стерха, и многих других видов животных. Под угрозой исчезновения находятся многие виды островных тропических птиц. Принцип минимального размера популяции объясняет, почему иногда невозможно спасти виды, ставшие малочисленными, существующие в виде отдельных изолированных микропопуляций.

Хорошей иллюстрацией эффекта группы служит также явление фазности, т.е. существование вида одновременно в двух формах — в форме одиночных особей и в форме особей, объединенных в стада. Классический пример фазности — перелетная саранча. При высокой скученности развивающихся особей данного вида возникает стадная фаза, а при развитии в разреженной популяции — одиночная. Эти фазы прежде всего хорошо отличаются внешними признаками. Так, личинки стадной фазы имеют пеструю окраску, а личинки одиночной фазы окрашены однотонно, под цвет окружающей растительности. С чем это связано? Группу насекомых хищнику (например, розовому сквозцу) легче обнаружить, и защитная (криптическая) окраска не является тому препятствием — биологически она в этом случае просто нецелесообразна. В то же время у каждой особи в группе всегда есть определенные шансы спастись от потенциального охотника. У одиночной особи, имеющей криптическую окраску, есть все шансы не быть обнаруженной. Но при обнаружении особи скворцом возможность спастись у нее практически отсутствует.

Наличие различных фаз известно для жуков, бабочек, сверчков, тлей, тараканов. У насекомых, принадлежащих различным фазам, отмечены значительные изменения в плодовитости (по сравнению с однофазными видами), скорости размножения, а часто и в морфологических и физиологических особенностях.

Таким образом, эффект группы проявляется у многих видов, которые могут нормально размножаться и выживать только в том случае, если представлены достаточно крупными популяциями. И наоборот, у видов, ведущих одиночный образ жизни, эффект группы не проявляется. Если таких животных искусственно заставить жить вместе, у них повышается раздражительность, учащаются столкновения и многие физиологические показатели сильно уклоняются от оптимума. Однако положительный эффект группы проявляется лишь до некоторого оптимального уровня плотности популяции. Большая численность животных грозит недостатком ре-

сурсов среды. В этом случае проявляется *эффект массы*, вызываемый перенаселением среды. В отличие от эффекта группы, который воздействует благоприятно на животных, эффект массы влечет вредные для животных последствия. Наиболее полно эффект массы изучен на насекомых.

Н.Т. Парк в 1941 г. исследовал развитие популяции малого мучного хрущака. Ученый выяснил, что существует оптимальная плотность популяции жучка, при которой число яиц, отложенных самкой хрущака, достигает своего максимума — пока это проявление эффекта группы. При плотности популяции, превосходящей оптимум, плодовитость самок снижается, также снижается процент яиц, из которых выходят личинки, взрослые жучки начинают поедать собственные кладки. Все эти нарушения связаны с накоплением в муке экскрементов, личиночных шкур и других токсических выделений. Например, если в 1 кг муки находится 1 жук, то процент съеденных яиц составляет число 7,7, а если в том же количестве муки уже 40 жуков, то процент съеденных яиц превышает число 98. Такая мука становится непригодной как среда обитания. Подобные явления, вызванные массовым эффектом, Чепман (1928) назвал самоограничением.

Аналогичные исследования проведены Наганом и Данном на амбарном долгоносике, живущем в мешках с зерном. Было выяснено, что оптимальными условиями для жука являются ситуации, при которых на 1 жучка в мешке приходится 200 зерен. При чрезмерном увеличении числа особей в популяции на самку приходится уже меньшее число зерен, и вследствие этого размер кладки уменьшается. Это связано с «насыщением» зерен, так как самки не решаются откладывать яйца в зерна, занятые яйцами, отложенными другими особями или личинками. Кроме того, насекомые мешают друг другу, что тормозит кладку.

У многих птиц смертность молодняка прямо пропорциональна величине выводка. У некоторых млекопитающих плотность популяции изменяет сроки наступления половой зрелости. Так, в таежной зоне резко снижается численность особей полевок, достигающих половой зрелости в год рождения, если плотность популяции в мае повышена. Эффекты группы и массы играют исключительную роль в регуляции численности популяции.

Внутривидовая конкуренция, которую Ч.Дарвин рассматривал как важнейшую форму борьбы за существование, наиболее обостряется между сходными особями вида. Внутривидовая конкуренция проявляется в борьбе за пищу, в территориальном поведении, когда отдельные животные охраняют индивидуальные участки (кормовые, гнездовые, брачные). Территориальное поведение характерно для многих видов птиц и млекопитающих, а также известно у рыб (например, у колюшковых, лабиринтовых рыб, лососевых, у многих коралловых рыб).

Наиболее ярко территориальное поведение демонстрируется певчими птицами. Обычно функцию охраны территории выполняет самец, который в сезон размножения, особенно при образовании пар, активно поет и облетает свой гнездовой участок, совершая так называемые «рекламные полеты». Пение самца привлекает самку, стимулирует физиологическую готовность к размножению, предупреждает других самцов своего вида о занятости территории, о готовности хозяина активно защищать ее. Возникающие с пришельцами конфликты нередко ограничиваются простой «демонстрацией силы», например принятием угрожающих поз.

Млекопитающие активно метят территорию (оставляя пахучие, зрительные метки, а также используя голосовые возможности — рев оленей, вой волков и пр.). Так, медведи, тигры оставляют на деревьях когтевые метки (царапины), свидетельствующие о размерах и силе хозяина территории.

У животных с общественным поведением, образующих стаи, стада, колонии, внутривидовая конкуренция проявляется в форме социальной иерархии, характеризующейся появлением в популяции доминирующих и подчиненных особей. Социальная иерархия не только распространена среди позвоночных, но и встречается у беспозвоночных животных. Например, у майского жука личинки трехлетнего возраста подавляют развитие личинок двух- и однолетнего возраста. В этом причина того, почему вылет взрослых жуков наблюдается только раз в 3 года.

Значение социальной иерархии для жизни вида наглядно демонстрируется примером с павианами. Когда стадо обезьян находится в походе, самки с детенышами и молодняк следуют в центре группы вместе с самцами-вожаками. Взрослые самцы низшего ранга находятся в авангарде и арьергарде стада, выполняя охранные функции. При появлении леопарда, получив сигналы от дозорных самцов, вожаки выдвигаются вперед и создают неприступный для хищника барьер — ведь каждый из них способен противостать леопарду.

У растений внутривидовая конкуренция, связанная с большой плотностью произрастания, вызывает у особей изменения морфологического характера — явление, очень редкое среди животных. Агрономы и лесоводы уже давно знакомы с такой проблемой, напрямую связанной с урожайностью сельскохозяйственных культур.

Внутривидовая конкуренция растений касается главным образом воды и света. В случае конкуренции из-за света растения при слишком большой густоте затеняют друг друга. Конкуренция выражается также в значительном проценте гибели растений. Это явление хорошо выражено у таких культур, как морковь, свекла. В лесу обычно молодых деревьев всегда больше, чем старых.

Конкуренция за свет сказывается на форме деревьев. Например, сосна, растущая отдельно, имеет густую раскидистую крону, поскольку нижние боковые ветви получают достаточное количество света для своего развития. В лесу нижние ветви затенены более высокими ветвями, включая

высокие ветви соседних деревьев. Происходит естественный процесс отмирания и опадения ветвей. По мере роста в высоту опад нижних ветвей происходит быстро, и дерево принимает «лесную» форму с прямым мачтовым стволом, лишенным ветвей и увенчанном слабо развитой верхушечной кроной.

Уровень конкуренции непрерывно меняется в зависимости от конкретных условий. Так, в экологическом вакууме конкуренция слабо выражена или отсутствует, а в насыщенной среде она играет большую роль во взаимоотношениях между особями.

Межвидовые взаимоотношения. Взаимоотношения между особями разных видов называются гетеротипическими реакциями. Влияние, которое оказывают друг на друга два вида, живущие вместе, может быть нейтральным, благоприятным и неблагоприятным. Отсюда выделяют следующие типы взаимоотношений между представителями разных видов: нейтрализм, конкуренцию, аменсализм, паразитизм, хищничество, комменсализм, протокооперацию и мутуализм.

Нейтрализм — форма биотических взаимодействий, когда виды не связаны друг с другом непосредственно и даже не контактируют между собой, но зависят от состояния сообщества в целом. Например, белки и лоси в одном лесу не связаны между собой, но угнетение леса засухой или вредителями сказывается на них.

Конкуренция — соперничество, любые антагонистические отношения за пространство, пищу, свет, убежище. Это единственная форма экологических отношений, отрицательно сказывающаяся на обоих взаимодействующих видах — их росте и выживании. Различают две основные формы конкуренции — прямую и косвенную. Прямая, или интерференционная, конкуренция осуществляется путем прямого, непосредственного влияния особей друг на друга. Проявляется эта форма конкуренции в агрессивных столкновениях между животными или при выделении токсинов (аллелопатия) у растений или микроорганизмов. Опосредованная конкуренция не предполагает непосредственного взаимодействия между особями. Она происходит косвенно — через потребление разными животными одного и того же ограниченного ресурса (пища, укрытия, места для размножения и т.д.). Поэтому такую конкуренцию обычно называют эксплуатационной. Часто результатом межвидовой конкуренции может быть взаимное приспособление конкурирующих видов, при котором разные виды — антагонисты могут сосуществовать. И тем не менее это отрицательное взаимодействие, подавляющее влияние видов, остается и не позволяет полностью раскрыть свои возможности каждому из них.

Если два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытесняет другого. Известная закономерность получила название принципа (или правила) конкурентного исключения, или

принципа Г. Ф. Гаузе. Известный отечественный ученый провел опыт по содержанию двух близких видов инфузорий — туфельки хвостатой (*Paramecium caudatum*) и туфельки ушастой (*P. aurelia*). Инфузории содержались вместе и порознь. При совместном содержании популяция хвостатой туфельки со временем прекратила существование, да и ушастая туфелька была менее многочисленной, чем когда ее содержали отдельно от конкурента.

Аменсализм — биотические отношения, при которых для одного из двух взаимодействующих видов последствия совместного обитания отрицательны, а для другого — безразличны. Например, плесневые грибы угнетают бактерии, но для грибов это безразлично, или светолюбивые растения угнетены кроной ели, для которой это безразлично. Корневые выделения пырея угнетают даже древесную растительность. Выделения полыни горькой отрицательно воздействуют на многие виды растений. Эти примеры относятся к аллелопатии (крайняя форма аменсализма), нередко рассматриваемой как вариант химической конкуренции, при которой растения взаимодействуют посредством выделения биологически активных веществ (фитонцидов, колинов, антибиотиков) во внешнюю среду.

Паразитизм — тип взаимоотношений, при котором организм-потребитель использует живого хозяина для своей пользы (как источник пищи, место постоянного или временного обитания). Паразиты намного мельче своего хозяина. Паразитические отношения складываются, например, между насекомыми-вредителями и растениями, кровососущими насекомыми и животными, грибами-паразитами и растениями, гельминтами (паразитические черви) и человеком, животными или растениями, в организме которых эти черви паразитируют, поражая различные органы и вызывая заболевания — гельминтозы. Проявлением паразитизма является бейтсовская мимикрия, при которой вид в одном сообществе с ядовитым или несъедобным видом извлекает пользу, будучи похожим на вид, имеющий предупреждающую окраску, оставаясь несъедобным. Следовательно, его окраска является ложной предупреждающей окраской. Например, некоторые виды бабочки белянки сходны с несъедобными ярко окрашенными бабочками из семейства геликонид, которые обладают неприятным запахом и вкусом; бабочка «вице-король» имитирует несъедобный вид — бабочку «монарх».

Интересная форма межвидовых отношений встречается у муравьев Северного полушария, живущих в умеренном климате, — похищение куколок у других видов муравьев, рассматриваемое некоторыми учеными как доведенный до крайности материнский инстинкт.

Хищничество — тип взаимоотношений, при котором представители одного вида поедают представителей другого вида, которых они ловят и умерщвляют. Хищничество и паразитизм — это

пример взаимодействия двух видов, отрицательно сказывающегося на росте и выживании одного и положительно — другого.

Комменсализм — взаимоотношение видов, при котором имеет место одностороннее использование одним видом (комменсалом) другого без принесения ему вреда (или пользы), при постоянном или временном совместном обитании. Различают две основные формы комменсализма: нахлебничество и квартиранство. Нахлебничество — это комменсализм, основанный на потреблении остатков пищи другого вида. Например, гиены подбирают остатки пищи львов; в жидкости ловчих кувшиновидных цветков насекомоядных растений непентосов живут личинки комаров-кулицид, которые питаются попавшими в цветок насекомыми; мелкая рыба-прилипала, прикрепившись с помощью специального плавника-присоски к коже крупных акул и рыб, питается остатками их пищи, получая при этом возможность защиты и более быстрого передвижения на большие расстояния. При этом для основных видов (видов-хозяев) присутствие комменсалов безразлично. Квартиранство, или синойкия (греч. *Synoiikia* — совместное проживание), — использование для убежищ одними видами других (их тел или построек). Например, в океанах и морях в каждой раковине обитают организмы, которые получают здесь укрытие, но не причиняют «владельцу» этой раковины никакого вреда; растения-эпифиты (орхидеи, лишайники, некоторые папоротники и мхи) селятся на стволах и ветвях других растений, получая питательные вещества из окружающей среды, но не из организма растения-хозяина; растения-эпифилы (некоторые водоросли, мхи, реже цветковые) селятся на листьях вечнозеленых растений; в норах грызунов и гнездах птиц постоянно проживают разные виды членистоногих. Белье трясогузки иногда устраивают свои гнезда в огромных гнездах орлана-белохвоста. Как один из вариантов квартиранства можно оценить явление, когда некоторые нематоды живут в задней кишке растительоядных черепах, питаются неперевавшими остатками пищи. Сосущая инфузория *Dendrocometes paradoxus* встречается только на жабрах бокоплавов. Питается свободноживущими инфузориями.

Протокооперации, или факультативный мутуализм, — тип межвидовых взаимоотношений, когда совместное существование выгодно для обоих видов, но не является непременным условием их выживания. Эти взаимопользные, но необязательные связи двух видов представляют собой необлигатный симбиоз (от лат. *obligatus* — обязательный, непременный и от греч. *symbiosis* — совместная жизнь). Например, актинии прикрепляются к панцирю краба: краб получает защиту (за счет стрекательных клеток, имеющих у актинии) и маскировку, актиния, в свою очередь, получает остатки пищи краба и возможность передвижения. Другой пример — мелкие птицы (буйволы скворцы, майны) на спине буйвола: птицы получают пищу, склевывая насекомых с кожи буйвола, кото-

рый при этом освобождается от паразитов. Существование животных-чистильщиков известно в различных классах позвоночных животных — от рыб до птиц и млекопитающих. Это явление получило название *груминга* (англ. to groom — чистить лошадей; в Англии существовала профессия грума — чистильщика лошадей). Уникальный союз: птица медоуказчик и зверь медоед. Медоуказчик, обнаружив пчелиное гнездо, находит в лесу медоеда — крупного зверя, имеющего сильные лапы с длинными когтями и способного разгребать находящееся на земле гнездо пчел; громким криком и своеобразными движениями птица привлекает к себе внимание зверя и ведет его к пчелиному гнезду. Медоед разоряет гнездо, получая пищу, и тем самым делает доступным пчелиное гнездо для медоуказчика, которого в качестве пищи интересуют не личинки или мед, а воск. Интересным примером протокооперации являются взаимоотношения носорогов и черепах: в местах купания белых и черных носорогов поджидают десятки болотных черепах, которые выдергивают из кожи лежащего в грязи животного напившихся клещей. Проявлением протокооперации является мюллеровская мимикрия, когда два несъедобных или опасных вида подражают друг другу. Например, осы и пчелы имеют желтые и черные полосы, следовательно, хищники чаще будут сталкиваться с ними и привычка их избегать появится быстрее. Такое подражание выгодно, для всех сторон. Биологический смысл этого типа мимикрии заключается в том, что выработка у хищника негативной реакции происходит при меньшем уровне гибели для каждого из сходно окрашенного вида.

Облигатный мутуализм — неразделимые взаимопользные связи двух видов. Это тип межвидовых отношений, при котором виды полностью зависят друг от друга, представляют собой облигатный симбиоз. Примером может служить сотрудничество между азотофиксирующими бактериями и бобовыми растениями. Азотофиксирующие бактерии, снабжая растение азотом, получают от него углеводы тоже в виде Сахаров; мутуалистические отношения между жвачными (коровы), симбиотическими бактериями и простейшими, обитающими в отделе желудка (в рубце) этих животных, проявляются следующим образом: бактерии и простейшие получают благоприятную среду для своей жизнедеятельности и, в свою очередь, выделяют ферменты, воздействующие на проглоченный растительный корм, облегчая тем самым переваривание клетчатки. В результате ценные продукты бактериологического сбраживания клетчатки (уксусная, янтарная и масляная кислоты) всасываются в этом же отделе желудка. Кроме того, в кишечник животных наряду с растительной массой попадает большое количество бактерий и простейших, клетки которых служат источником белкового питания. Мутуалистические отношения проявляются между некоторыми термитами и простейшими (жгутиковыми), обитающими в кишечнике термитов, в связи с чем последние не могут перева-

ривать древесину, которой питаются. Тропические муравьи разводят грибные сады на листьях, принесенных в муравейник, удобряя их своими выделениями. Растущие здесь грибы получают все условия для жизнедеятельности и, разрушая клетчатку листьев, обеспечивают пищей муравьев. Широко известным примером мутуализма является лишайник — мутуалистические отношения водоросли и гриба. Функциональная и морфологическая связь этих организмов настолько тесна, что лишайники практически составляют единый организм.

В состав лишайников входят представители трех классов грибов — аскомицетов, базидиомицетов и фикомицетов. В свободном состоянии лишайниковые грибы, по-видимому, в природе не встречаются. Симбиоз, вероятно, возник из паразитизма гриба на водорослях. Гифы гриба (микроскопические нити, образующие его тело) образуют всасывающие отростки, проникающие внутрь протопласта клеток водорослей. Через них гриб получает вещества, ассимилированные водорослями в результате фотосинтеза. Воду и минеральные вещества водоросли получают из гиф гриба. Гриб постепенно убивает клетки водорослей, а затем использует их остатки, переходя к сапрофитному питанию. Всего в природе насчитывается более 20 тыс. видов этих организмов, что свидетельствует об успехе такого способа существования.

Симбиоз. Различные формы совместного существования разноименных организмов, составляющих симбионтную систему, называются симбиозом. Термин «симбиоз» был предложен А. Де Бари в 1879 г. Симбионты часто характеризуются противоположными признаками: подвижные и ведущие прикрепленный образ жизни, обладающие способами и средствами защиты и лишенные их. Таким образом, один из партнеров симбионтной системы или оба вместе приобретают возможность выигрыша в борьбе за существование. Некоторые отечественные авторы употребляют термин «симбиоз» в слишком узких границах, используя его лишь для обозначения тесных мутуалистических связей, исключая возможность самостоятельного существования хотя бы одного из симбионтов. Однако в современной биологии термин «симбиоз» принят в его первоначальном широком значении как любая форма сожительства с образованием системы взаимосвязей; мутуализм в данном случае обозначает тип симбиоза, при котором эти взаимосвязи обоюдно выгодны (положительны). Комменсализм, паразитизм являются иными по характеру отношений между партнерами типами симбиоза.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте видовую и пространственную структуру биоценоза.
2. Что такое цепь питания и что лежит в ее основе?

3. Чем отличается биогеоценоз от экосистемы?
4. Чем отличаются агроэкосистемы от естественных экосистем?
5. Какова причина смены биоценозов и как она осуществляется?
6. Охарактеризуйте две основные формы механизмов внутривидовой регуляции. Приведите примеры.
7. Перечислите формы взаимоотношений между организмами.
8. Дайте определение хищничества и паразитизма. Приведите примеры из животного и растительного мира.
9. Что такое комменсализм? Расскажите о разных формах комменсализма.
10. Дайте определение конкуренции как формы взаимоотношений между видами.
11. Охарактеризуйте положительные взаимодействия между видами. Приведите примеры облигатного и факультативного мутуализма.
12. Что означает в современной биологии понятие «симбиоз», принятое в его первоначальном широком значении?

Глава 7

БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК

7.1. Учение В.И.Вернадского о биосфере

Биосфера — это особая оболочка Земли, содержащая всю совокупность живых организмов и ту часть вещества планеты, которая находится в непрерывном обмене с этими организмами. Термин был введен в 1875 г. австрийским геологом Э. Зюссом в работе «Происхождение Альп», рассматривающим биосферу в чисто топологическом (от греч. *topos* — место) смысле как пространство, заполненное жизнью. Развернутое учение о биосфере создано и разработано советским естествоиспытателем академиком В.И. Вернадским. Основы этого учения, изложенные им в 1926 г. в классическом труде «Биосфера», сохраняют свое значение в современной науке. Учение Вернадского о биосфере — крупнейшее обобщение в области естествознания XX в. Оно знаменует собой принципиально новый подход к изучению планеты как развивающейся саморегулирующейся системы в прошлом, настоящем и будущем. С одной стороны, В.И.Вернадский рассматривает биосферу как оболочку Земли, в которой существует жизнь. В этом плане ученый различает газовую (атмосфера), водную (гидросфера) и каменную (литосфера) оболочки земного шара как составляющие биосферы — области распространения жизни. С другой стороны, Вернадский подчеркивал, что биосфера — не просто пространство, в котором обитают живые организмы, а целостная функциональная система, на уровне которой реализуется неразрывная связь геологических и биологических процессов. Состав биосферы определяется деятельностью живых организмов, представляет собой результат их совокупной химической активности в настоящем и прошлом.

Биосфера охватывает нижнюю часть атмосферы до высоты озонового экрана (20 — 25 км), верхнюю часть литосферы (кора выветривания) и всю гидросферу до глубинных слоев океана. Нижняя граница опускается в среднем на 2 — 3 км на суше и на 1 — 2 км ниже дна океана. Слой атмосферы, вся гидросфера и часть литосферы, где постоянно или временно (случайно) присутствуют живые организмы и те слои, преобразованные в прошлом жизнью или испытывавшие влияние «былых биосфер», называют *мегабиосферой*. В целом мегабиосфера представляет собой сумму биосферы

и метабиосферы — преобразованного жизнью глубинного слоя литосферы, в котором ныне живущие организмы не присутствуют.

Совокупность мегабиосферы и *артебиосферы* — того слоя, в котором летают обитаемые искусственные спутники Земли, — представляет собой *панбиосферу* (рис. 7.1). В. И. Вернадский отмечал, что «пределы биосферы обусловлены прежде всего полем существования жизни». Вертикальная мощность такого «поля существования жизни» в океанах достигает более 17 км, на суше — 12 км. При этом значительных величин достигает толщина мегабиосферы, охватывающей осадочные породы, но она не опускается на материках глубже самых больших глубин океана — 11 км (здесь температура достигает 200 °С) и не поднимается выше наибольших плотностей озонового экрана: 22 — 24 км. Следовательно, ее максимальная толщина 33 — 35 км. Теоретически пределы биосферы намного шире, поскольку в гидротермах на дне океана (их назвали «черными курильщиками» из-за темного цвета извергающихся вод) на глубинах около 3 км обнаружены организмы при температуре до 250 °С. При давлении около 300 атм вода здесь не кипит, и в этих условиях организмы выживают (пределы жизни ограничены точками превращения воды в пар и денатурации «сворачивания» белков). Перегретая жидкая вода обнаружена в литосфере до глубин 10,5 км. Глубже 25 км, по оценкам, должна существовать критическая температура 460 °С, когда при любом давлении вода превращается в пар и жизнь принципиально невозможна. Ученый выделил в биосфере 7 глубоко разнородных, но геологически взаимосвязанных типов веществ: живое вещество (все живые организмы), биогенное вещество (геологические породы, созданные деятельностью живого, — горючие ископаемые, известняки, каменный уголь), косное вещество (геологические образования, не входящие в состав живых организмов и не созданные ими, например магматические горные породы), биокосное вещество (создается одновременно живыми организмами и процессами неорганической природы, например почва, океанические воды, нефть), радиоактивное вещество, вещество космического происхождения (метеориты, космическая пыль).

Центральным звеном в учении В. И. Вернадского о биосфере является представление о *живом веществе*. Он первым постулировал тезис об исключительной роли живого вещества, преобразующего облик планеты. Общая масса живого вещества составляет незначительную часть массы биосферы. Тем не менее ученый, опираясь на многочисленные данные, считал живое вещество наиболее мощным геохимическим и энергетическим фактором, ведущей силой планетарного развития. По словам В.И.Вернадского, «на земной поверхности нет химической силы более постоянно действующей, а потому более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом».

Участие каждого отдельного организма в геологической истории ничтожно мало. Но в своей совокупности живые существа — особый, глобальных размеров фактор. Именно живые организмы улавливают и преобразуют лучистую энергию Солнца и создают бесконечное разнообразие нашего мира. Главным трансформатором космической энергии является зеленое вещество растений. Только они способны поглощать энергию солнечного излучения и синтезировать первичные органические соединения. Этот зеленый энергетический потенциал и лежит в основе сохранения и поддержания всего живого на нашей планете.

От других компонентов природы живые существа отличаются большим разнообразием, повсеместным распространением, длительностью существования в истории Земли, избирательным характером биохимической деятельности, очень высокой химической активностью. В. И. Вернадский разработал представление об организованности биосферы, которая проявляется в согласованном взаимодействии живого и неживого, взаимной приспособляемости организма и среды. «Организм, — писал Вернадский, — имеет дело со средой, к которой он не только приспособлен, но которая приспособлена и к нему».

В.И.Вернадский обосновал важнейшие представления о формах превращения вещества, путях биогенной миграции атомов, т.е. миграции химических элементов при участии живого вещества, накоплении химических элементов. Организмы связаны с «окружающей средой биогенным током атомов: своим дыханием и размножением». Питание, дыхание и размножение организмов и связанные с ними процессы создания, накопления и распада органического вещества обеспечивают постоянный круговорот веществ и перемещение энергии. С круговоротом веществ связана биогенная миграция атомов (С, Н, О, N, P, S, Fe, Mg, Mo, Mn, Cu, Zn, Ca, Na, K и др.), отражающая способность живого вещества перераспределять атомы в биосфере. Многие организмы обладают способностью накапливать, концентрировать в себе определенные элементы, при очень малом содержании их в окружающей среде. Например, железобактерии способны аккумулировать из среды обитания железо; многие моллюски и кишечнополосные — кальций; хвощи, диатомовые водоросли, радиолярии — кремний; губки — иод; асцидии — ванадий. Отмирая и откладываясь в массе, организмы образуют скопления этих веществ, происходит отложение сульфидов и минеральной серы, образование сероводорода и других соединений. Возникают залежи известняков, бокситов, осадочная железная руда. Большим разнообразием органических соединений характеризуется состав самих организмов. Благодаря живому веществу на планете образовались почвы и органоминеральное топливо. В живых организмах протекают сложнейшие биохимические процессы. Материал и энергию живые существа берут

в окружающей среде. Следовательно, они преобразуют среду уже только тем, что живут.

Живое вещество активно участвует также в грандиозных процессах перемещения, миграции атомов в биосфере через систему глобального круговорота веществ. Наиболее значимыми элементами круговорота веществ являются углерод, кислород, азот, фосфор и сера. Процессы круговорота происходят в конкретных экосистемах, но в полном виде биогеохимические циклы реализуются лишь на уровне биосферы в целом. Таким образом, живое вещество представляет собой самую активную форму материи во Вселенной. Оно производит гигантскую геохимическую работу, выполняя ряд важнейших *функций живого вещества в биосфере*. В.И.Вернадский выделяет пять таких функций:

— *первая функция — газовая*: преобладающая масса газов на планете имеет биогенное происхождение. Так, кислород атмосферы накоплен за счет фотосинтеза; все подземные газы — продукт разложения отмершей органики. В целом благодаря газовой функции живого вещества происходят миграции газов и их превращение, формируется газовый состав биосферы;

— *вторая функция — концентрационная*: организмы извлекают и накапливают в своих телах многие химические элементы из окружающей среды, которые используются для построения их тел. Концентрации этих элементов в телах живых организмов в сотни и тысячи раз выше, чем во внешней среде. Среди накапливаемых организмами элементов на первом месте стоит углерод, а среди металлов — кальций; концентраторами кремния являются диатомовые водоросли, йода — бурые водоросли (ламинария), фосфора — скелеты позвоночных животных;

— *третья функция — окислительно-восстановительная*, обеспечивающая химическое превращение веществ, которые содержат атомы с переменной степенью окисления (это в основном соединения железа, марганца и др.). В результате организмы, обитающие в водоемах, регулируют кислородный режим и создают условия для растворения или же осаждения ряда металлов (ванадий, марганец, железо) и неметаллов (сера) с переменной валентностью;

— *четвертая функция — биохимическая*, обеспечивающая размножение, рост и перемещение в пространстве живого вещества;

— *пятая функция — энергетическая*: аккумуляция энергии Солнца и ее последующее перераспределение между живыми компонентами биосферы. В связи с этим необходимо отметить лишь единственный на Земле процесс, который не тратит, а аккумулирует солнечную энергию, накапливает ее путем создания органического вещества в результате фотосинтеза. Накопленная солнечная энергия обеспечивает протекание всех жизненных процессов. За время существования жизни на Земле живое вещество превратило в химическую энергию огромное количество солнечной энергии. При

этом существенная ее часть в ходе геологической истории накопилась в связанном виде (залежи угля, нефти и других органических веществ).

В связывании и запасании солнечной энергии заключается основная планетарная функция живого вещества.

Важнейшей частью учения о биосфере В. И. Вернадского являются представления о ее возникновении и развитии. В эволюции биосферы как глобальной среды жизни выделяются пять основных исторических этапов, отражающих закономерность и последовательность формирования основных сред жизни: I — возникновение и развитие жизни в воде; II — появление у гидробионтов симбионтов (паразиты, мутуалисты), т.е. формирование новой среды жизни — организмов-хозяев; III — заселение организмами суши со сформировавшимися новыми средами жизни: наземно-воздушной и почвой; IV — появление человека и превращение его из обычного биологического вида в биосоциальное существо; V — переход биосферы под влиянием разумной деятельности человека в новое качественное состояние — ноосферу.

В целом учение о биосфере В.И.Вернадского заложило основы современных представлений о взаимодействии живой и неживой природы. Практическое значение учения о биосфере огромно. В наши дни оно служит естественно-научной основой рационального природопользования и охраны окружающей природной среды. Венцом творчества В. И. Вернадского стало учение о ноосфере, т. е. сфере разума.

7.2. Ноосфера

Ноосфера (от греч. *noos* — разум и *sphaira* — шар) — это новое состояние биосферы, когда разумная деятельность человека становится главным фактором, обуславливающим ее развитие. Понятие ноосферы введено французскими учеными — математиком Э.Леруа и палеонтологом и философом П.Тейяром де Шарденом. Они характеризовали ноосферу как особый, надбиосферный «мыслительный пласт», который «окутывает планету». В 30—40-х гг. В.И.Вернадский дальше развил и углубил учение о ноосфере. Он понимал под ноосферой новое эволюционное состояние биосферы. По Вернадскому, ноосфера — высший тип целостности, управляемый за счет тесной взаимосвязи законов природы, мышления и социально-экономических законов общества. Отдельные структурно-функциональные элементы ноосферы — сферы ведущего значения человеческого разума — формируются уже на современном этапе общественного развития. «Человечество, взятое в целом, — писал В. И. Вернадский, — становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом встает

вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера».

Смысл учения о ноосфере состоит в следующем. Появление на Земле человека означало новый огромный шаг в эволюции планеты. Человек, по мнению Вернадского, является частью биосферы, ее определенной функцией: «Человечество как живое вещество непрерывно связано с материально-энергетическими процессами определенной геологической оболочки Земли — ее биосферой. Оно не может физически быть от нее независимым ни на одну минуту». Воздействие человеческого общества как единого целого на природу по своему характеру резко отличается от воздействий других форм живого вещества. Его активность многократно ускоряет все эволюционные процессы, темпы которых быстро растут по мере развития производительных сил, технической вооруженности цивилизации. Вернадский писал: «Раньше организмы влияли на историю тех атомов, которые были нужны им для роста, размножения, питания, дыхания. Человек расширил этот круг, влияя на элементы, нужные для техники и создания цивилизованных форм жизни», что и изменило «вечный бег геохимических циклов». Человеческий фактор в развитии биосферы становится главенствующим. В. И. Вернадский впервые высказал идею об этом: «Лик планеты — биосфера — химически резко меняется человеком сознательно и главным образом бессознательно. Меняется человеком физически и химически воздушная оболочка суши, все ее природные воды». Дальнейшее неконтролируемое, ненаправленное развитие деятельности людей таит в себе опасность, которую трудно предвидеть. Именно поэтому неизбежно настанет время, когда дальнейшая эволюция планеты, а следовательно, и человеческого общества должна будет направляться разумом. Биосфера постепенно станет превращаться в сферу разума. «Биосфера перейдет так или иначе, рано или поздно в ноосферу. На определенном этапе развития человек вынужден взять на себя ответственность за дальнейшую эволюцию планеты, иначе у него не будет будущего», — утверждал Вернадский.

7.3. Взаимосвязь природы и общества. Антропогенные воздействия на природные биогеоценозы

Биосфера в результате сложившихся в процессе эволюции сложных взаимосвязей в природе, обеспечивающих сложный механизм круговорота веществ, а с ним и существование жизни как глобального явления, выработала способность к саморегуляции и ней-

трализации негативных процессов. Гарантом динамической устойчивости биосферы в течение миллиардов лет служила естественная биота в виде сообществ и экосистем в необходимом объеме. В последнее время положение резко изменилось. В течение практически всего одного столетия стремительный прогресс науки и техники привел к тому, что по масштабам влияния на биосферные процессы деятельность человечества стала сопоставимой с естественными факторами, определявшими развитие биосферы на протяжении предыдущей ее истории. Человек издавна оказывал влияние на природу, воздействуя как на отдельные виды растений и животных, так и на сообщества в целом. Но лишь в XX столетии антропогенные воздействия по своему значению для биосферы вышли на один уровень с естественными факторами планетарного масштаба.

Под антропогенными воздействиями понимают сумму прямых и опосредованных (косвенных) влияний человечества на окружающую среду. Непосредственное влияние его на процессы в окружающем мире называется антропогенным воздействием. Влияние деятельности человека на природные сообщества чрезвычайно разнообразно и прослеживается на всех уровнях биосферы. Кризисное ее состояние в первую очередь связано с такими формами антропогенного воздействия, как техногенная деятельность человека, т.е. деятельность с использованием технических средств. С техногенной деятельностью связано: упрощение экосистемы и разрыв биологических циклов; введение в экосистему новых видов; появление генетических изменений в организмах растений и животных; концентрация рассеянной энергии в виде теплового загрязнения; накопление в биосфере газообразной, жидкой и твердой форм химикатов, пестицидов, тяжелых металлов, радиоактивных веществ; геохимические изменения и новообразования в почвах, водах, горных породах, воздухе, вторичное засоление, вторичное подкисление.

Прогресс разума в виде научных и технических достижений дал в руки человека силы, достаточные для изменения биосферных процессов, извлечения непосредственной пользы из ресурсов биосферы без ущерба для ее механизмов стабильности. В этом плане человеческие воздействия на биосферу имеют положительный характер (воспроизводство природных ресурсов, восстановление запасов подземных вод, полесаживание лесоразведение, рекультивация земель на месте разработок полезных ископаемых и некоторые другие мероприятия). Однако того же разума не хватило, чтобы эксплуатировать эти ресурсы, не входя в противоречие с естественными законами существования биосферы как единого целого. Кризисное ее состояние в первую очередь связано с такими формами антропогенного воздействия, как прямое истребление ряда видов живых организмов, а также техногенное загрязнение биосферы промышленными и бытовыми отходами, пестицидами.

В настоящее время антропогенные выбросы в биосферу различных химических элементов и веществ достигли уровня, в ряде случаев превосходящего естественные биогеохимические потоки этих элементов. Особо опасные загрязняющие вещества следующие: диоксид серы (вымывание диоксида серы из атмосферы приводит к попаданию образующихся серной кислоты и сульфатов на растительность, почву и в водоемы); тяжелые металлы, в первую очередь свинец, кадмий и особенно ртуть (цепочки ее миграции и превращения в высокотоксичную метилртуть); некоторые канцерогенные вещества, в том числе бенз(а)пирен; нефть и нефтепродукты в морях и океанах; хлорорганические пестициды (от лат. *pestis* — зараза, *cecid* — убивать) в сельских районах; оксид углерода и оксид азота (в городах); радионуклиды и другие радиоактивные вещества. Следствием загрязнения территории радионуклидами является мутагенное изменение живых организмов, включая человека. Оно проявляется в существенных отклонениях от нормального развития, а также в общем ухудшении генофонда многих популяций, что может иметь тяжелые последствия для последующих поколений.

В биогеохимические циклы теперь включается также большой перечень синтетических соединений, не известных для естественных природных сред (пестициды: гербициды, фунгициды и др.; фенолы и их производные; фреоны, диоксины). Источниками техногенного загрязнения биосферы стали практически все промышленные предприятия (химические, металлургические, целлюлозно-бумажные, строительных материалов и др.), транспорт, теплоэнергетика, все более или менее крупные населенные пункты, зоны отдыха (рекреации), крупные животноводческие комплексы, территории, занятые пахотными землями. На поверхности суши кроме перечисленных источников загрязнения большое влияние на наземные биогеоценозы оказывают шахтные отвалы (терриконы), отвалы теплоэлектростанций, сброс отработанных нефтепродуктов, солевых растворов, концентрированных кислот. В лесных регионах скапливаются крупнотоннажные отходы древесной коры, опилок, гидролизного лигнина и многое другое. Загрязнение наземных биогеоценозов обычно начинается с частичного угнетения организмов, населяющих почвы и поверхностные воды, затем страдает высшая растительность и, наконец, начинается деградация почв и разрушение почвенного покрова. Например, формирование вблизи крупных промышленных комбинатов, химических заводов техногенных пустынь, которые возникают в результате постепенного отмирания растительности, развития процессов эрозии почв, приводящих к полному разрушению почвенного покрова (почти необратимому).

Очень опасно загрязнение почв нефтью. При высоких дозах нефти почвенная масса становится плохо проницаемой для воды,

структурные элементы почвы покрываются нефтяной пленкой, которая изолирует питательные вещества от корневых систем растений. Почвенные частицы слипаются, нефть загустевает при старении и частичном окислении ее компонентов, и почвенный слой превращается в асфальтоподобную массу, которая совершенно не пригодна для произрастания естественной растительности или возделывания сельскохозяйственных культур. При загрязнении биогеоценозов нефтью или другими углеводородами может проявляться их канцерогенное воздействие на живые организмы, поскольку такие композиции содержат обычно канцерогенные полициклические ароматические углеводороды (ПАУ).

Не менее драматично складывается ситуация при загрязнении нефтепродуктами морских вод. Покрывающие поверхность воды нефтяные пленки нарушают обмен газами, теплотой, влагой между гидросферой и атмосферой. В результате нарушаются условия существования планктона и других гидробионтов. В случаях аварий появление «нефтяных островов» вызывает катастрофическую по масштабам гибель водных птиц и многих других животных. Нефть обволакивает перья водоплавающих птиц, после чего они очень быстро погибают, а помочь в этом случае могут только люди. Углеводородные компоненты нефти и продуктов ее переработки токсичны для многих беспозвоночных и рыб, которые ими питаются.

Большую экологическую опасность представляет широкое применение ядохимикатов в сельском хозяйстве, при озеленительных работах в городах. Пестициды, рассчитанные на борьбу с насекомыми-вредителями сельскохозяйственных культур и сорняками, ядовиты и для многих других живых организмов, а также для человека. Поэтому при использовании пестицидов в широких масштабах нарушаются общая структура биоценоза и свойственные ему регуляторные механизмы.

Все экологические процессы в биосфере взаимосвязаны и неразрывны. Нарушение одних процессов неминуемо влечет за собой сдвиги в системе сложившихся связей природных экосистем. Основные проблемы современной биосферы так или иначе связаны с техногенной деятельностью человека. Эволюция человека как биологического вида и человечества в целом привела к изменению естественного биогеохимического круговорота и перераспределению энергии на Земле. Все глобальные проблемы современности являются следствием наступившей кризисной ситуации: человечество как социальная система функционирует намного шире, чем как биологическая, нарушая сбалансированный в процессе эволюции биологический круговорот. Но в основе биосферных процессов и в этих новых условиях по-прежнему остаются биологические законы поддержания жизни как планетарного явления. Эта идея начинает проникать в сознание людей. Принцип биологичес-

кого императива, основывающийся на понимании того, что выживание человека возможно лишь при сохранении жизни на Земле, приобретает все больше последователей. Возможно, что на базе познания фундаментальных экологических закономерностей, с использованием современных научных и технических достижений, удастся сконструировать систему гармонического взаимодействия человечества и живой природы.

Контрольные вопросы

1. Каковы важнейшие положения учения В. И. Вернадского о биосфере?
2. Каковы свойства живого вещества как самой активной формы материи во Вселенной?
3. Что такое ноосфера и почему возникло это понятие?
4. Что понимается под антропогенным воздействием на биосферу?
5. Какие загрязняющие вещества представляют наибольшую опасность для человека и природных биотических сообществ?
6. Охарактеризуйте принцип биологического императива. Почему человек абсолютно зависим от жизнедеятельности и разнообразия других организмов?

Глава 8 БИОНИКА

Бионика (от греч. *βίον* — элемент жизни, ячейка жизни или, точнее, элемент биологической системы) — одно из направлений биологии и кибернетики, изучающее особенности строения и жизнедеятельности организмов в целях создания более совершенных технических систем или устройств, характеристики которых приближаются к характеристикам живых систем. Датой рождения бионики считается 13 сентября 1960 г. В этот день открылся первый международный симпозиум на тему «Живые прототипы искусственных систем — ключ к новой технике». Но и до официального признания бионика как таковая была известна. Изобретатели уже давно обращали внимание на различные явления природы, закономерности ее развития и находили правильные решения технических задач. Крупнейший русский специалист по аэродинамике М.К.Тихомиров отмечал, что природа иногда так нам помогает, «что самые сложные задачи решаются с поразительной быстротой».

И в этом нет ничего удивительного. В процессе последовательного, беспощадного естественного отбора природа тысячелетиями совершенствовала свои системы, оттачивала отдельные органы животных. В жестокой борьбе за существование выживали и давали потомство только самые совершенные формы организмов. В итоге столь продолжительной эволюции природа создала на Земле гигантскую сокровищницу, в которой не счесть изумительных образцов «живых инженерных систем», функционирующих очень точно, надежно и экономично, отличающихся поразительной целесообразностью и гармоничностью действий, способностью реагировать на тончайшие изменения многочисленных факторов внешней среды, запоминать и учитывать эти изменения, отвечать на них многообразными приспособительными реакциями. У природы для этого было много времени, а человек, создающий современные машины, должен решать технические задачи за короткий срок, за десятилетия, даже годы.

Многие «изобретения» природы еще в глубокой древности помогали решать ряд технических задач. Так, арабские врачи уже много сотен лет назад, проводя глазные хирургические операции, получили представление о преломлении световых лучей при переходе

из одной прозрачной среды в другую. Изучение хрусталика глаза натолкнуло врачей древности на мысль об использовании линз, изготовленных из хрусталя или стекла, для увеличения изображения.

В области физики изучение многих основных принципов учения об электричестве было начато с исследования так называемого животного электричества. В частности, знаменитые опыты итальянского физиолога XVIII в. Луиджи Гальвани с лапкой лягушки привели в конечном итоге к созданию гальванических элементов — химических источников электрической энергии. Французский физиолог и физик XIX столетия Жан Луи Мари Пуазейль на основе экспериментальных исследований тока крови в кровеносных сосудах установил закон течения жидкости в тонких трубках. Этот закон ныне широко используется в гидравлике при определении вязкости, а также скорости кровотока в капиллярных сосудах.

Еще в годы Первой мировой войны британский флот получил на вооружение гидрофоны — приборы для обнаружения германских подводных лодок по шуму их винтов в воде. Конструкция оказалась неудачной. Во время хода судна гидрофоны не воспринимали других звуков, так как все заглушалось шумом машины собственного корабля. На помощь пришли зоологи. Они напомнили, что тюлени прекрасно слышат в воде при любой скорости, и предложили придать гидрофонам форму ушной раковины тюленя. С тех пор англичане стали более успешно бороться с германскими подводными лодками.

Приведенные примеры, а их число можно значительно умножить, доказывают, что замечательные творения живой природы уже давно изучаются, а принципы их построения заимствуются человеком. Однако поиски новых идей в сокровищнице природы, применимых к различным техническим задачам, были нерегулярными, носили спорадический характер. Стремление ученых понять, в чем природа совершеннее, умнее, экономнее современной техники, их попытки найти и систематизировать новые методы для коренного усовершенствования существующих и создания принципиально новых машин, приборов, строительных конструкций и технологических процессов и породили новое научное направление, получившее название бионика.

Одной из основных задач, решаемых бионикой, является исследование принципов, позволяющих достичь высокой надежности биологических систем, моделирование компенсаторных функций организмов и их способностей к адаптации. Примером высокой надежности приспособительных механизмов у некоторых организмов являются особые оболочки для защиты от действия окружающей среды и возможного нападения. Инженерам-теплотехникам хорошо известен диатомит — огнеупорный материал, из которого делают стенки стекловаренных печей. Диатомит получают

из залежей гигантских скоплений оболочек диатомовых водорослей, осевших на дно водоемов. Клетки этих водорослей располагаются внутри защитного панциря. Панцирь диатомей состоит из двух половин, вставленных одна в другую. Благодаря особой шишковатой структуре, состоящей из параллелепипедов или решеток, придающих панцирю высокую прочность, диатомей способны выдерживать большие напряжения сжатия и изгиба. Примером сложной системы адаптации к изменениям окружающих условий является характерная для животных система, регулирующая уровень содержания в крови сахара — важного источника энергии. Она представляет особый научный интерес. Нормальная жизнедеятельность организма возможна лишь при определенном содержании в крови виноградного сахара (глюкозы). Уникальная система регулирования не допускает губительных для организма колебаний содержания сахара в крови.

В организме есть депонирующий (запасающий) орган, в котором глюкоза, полимеризуясь, переходит в другой вид углерода — гликоген (называемый иногда животным крахмалом). Этот орган — печень. В ее клетках гликоген может откладываться в больших количествах, снижая таким образом содержание в крови глюкозы. Когда содержание глюкозы в крови падает ниже необходимого уровня, часть гликогена деполимеризуется и образующаяся вновь глюкоза поступает в кровь до тех пор, пока ее содержание снова не достигнет нормы. Организм не избавляется от избытка ценного энергетического продукта, а преобразует его в удобную для хранения форму, создает запас на «черный день».

В комплекс задач, решаемых бионикой, входит также исследование биологических рецепторных и анализаторных систем (прежде всего изучение органов зрения, слуха и обоняния) в целях построения их технических моделей. Глаз кальмара приспособлен для видения предметов как при слабом, так и при сильном освещении. Это приспособление связано с наличием в клетках сетчатки бурого зернистого пигмента. На ярком свете пигмент распределен по всей клетке, защищая ее чувствительное основание от избытка световых лучей. Ночью, при слабом освещении, весь пигмент, наоборот, равномерно сосредоточивается в основании клетки, повышая ее чувствительность. Нечто похожее создано сейчас оптиками. Им удалось разработать стекла, мгновенно темнеющие при попадании на них яркого света. Когда яркость уменьшается, стекла вновь приобретают прежнюю прозрачность.

Очень интересным и перспективным оказалось исследование аэродинамических свойств птиц и насекомых, гидродинамических характеристик головоногих моллюсков, рыб, китообразных. Результаты этого исследования используют в авиа- и судостроении, конструировании и изготовлении гидрореактивных двигателей для подводного транспорта. Великий русский ученый Н. Е. Жуковский,

исследуя полет птиц, открыл «тайну крыла», разработал методику расчета подъемной силы крыла, той силы, которая держит самолет в воздухе. Результаты изучения особенностей полета птиц, которому так много времени уделял Жуковский, лежат в основе современной аэродинамики.

Еще более совершенным летательным аппаратом в живой природе обладают насекомые. По экономичности полета, относительной скорости и маневренности они не имеют себе равных в живой природе, а тем более в современной авиационной технике. Хотя скорость их полета, казалось бы, невелика по сравнению с современными авиалайнерами, но если подсчитать скорость относительно длины тела летящего животного или насекомого, то оказывается, что быстрее всех летает шмель: за одну минуту он пролетает 10 000 расстояний, равных длине его тела; второе место занимают стрижи, третье — скворец, затем серая ворона и только на самом последнем месте оказывается наш скоростной реактивный пассажирский авиалайнер, который за минуту пролетает только 1500 расстояний, равных его длине, т.е. он летает в 6—7 раз медленнее шмеля!

Выявив функцию жужалец — недоразвитых задних крыльев в виде булавовидных придатков, имеющих у мух, ученым удалось создать прибор «гиротрон», применяемый для определения углового отклонения стабильности полета в самолетах и ракетах.

Методом скоростной киносъемки установили, что крыло бабочки не только поднимается и опускается при ее полете, как видно глазом, но и совершает одновременно волнообразные движения по поперечной оси. По аналогии с движением крыла бабочки к крыльям ветряка приделали дополнительные лопасти в виде крылышек, и ветряк стал работать даже при самом тихом ветре.

Реактивное движение, используемое сейчас в самолетах, ракетах и космических снарядах, свойственно также головоногим моллюскам — осьминогам, кальмарам, каракатицам. Водометный двигатель на судах — это точная копия реактивного «механизма», используя который каракатица быстро движется, выбрасывая из себя струю воды с большой силой. Кальмаров можно назвать «спринтерами моря». Они способны стартовать из морских глубин в воздух с такой скоростью, что нередко пролетают над волнами более 50 м. Кальмарам присуща поразительная маневренность в воде, они производят чрезвычайно стремительные повороты не только в горизонтальной, но и в вертикальной плоскости. Изучение локомоторного аппарата кальмаров, гидродинамических показателей формы их тела может дать инженерам-кораблестроителям богатый материал для создания высокоманевренной морской ракеты, способной развивать под водой огромную скорость.

Глубокое и всестороннее исследование биологических процессов, природных конструкций и форм в целях их использования в

строительной технике и архитектуре за короткий срок принесло немало открытий. Ученые обнаружили, что изящная конструкция трехсотметровой металлической Эйфелевой башни в точности повторяет (совпадают даже углы несущих поверхностей) строение большой берцовой кости, легко выдерживающей тяжесть человеческого тела, хотя при создании проекта башни инженер Ж. Эйфель не пользовался живыми моделями. Оказывается, то, что сознательно искала пытливая мысль талантливого инженера, удивительно рационально создала природа в отшлифованном тысячелетиями живом организме. Большая берцовая кость человека при своих небольших диаметре и массе выдерживает сжатие в 1650 кг, что в 20 — 25 раз больше обычной нагрузки.

При тщательном изучении обычного «выеденного яйца» установили, что его прочность объясняется тонкой и эластичной пленкой-мембраной, благодаря которой скорлупа оказывается конструкцией с предварительным натяжением. Этим открытием воспользовались строители при сооружении здания театра в Дакаре, внутри которого не должно было быть ни одной колонны, ни одной декоративной опоры — все здание должно было представлять собой огромную, пустую, тонкую железобетонную «скорлупу», покоящуюся на специальном фундаменте. Только мембрана, придающая прочность этой конструкции, была изготовлена не из «куриного» материала, а из армоцемента. Тонкие армоцементные скорлупы толщиной 15—30 мм покрывают без опор пространства высотой более 120 м. При этом чем больше пролет, тем тоньше и легче (до определенных пределов) должна быть скорлупа.

Изучение удивительного устройства листьев, имеющих ребристую структуру и форму веера, подсказало архитекторам так называемые «складчатые конструкции». Например, лист обычной писчей бумаги, положенный противоположными краями на подставки, не выдерживает собственной массы и прогибается (рис. 8.1). Тот же лист, но сложенный «гармошкой» и опять положенный на две опоры так, чтобы параллельные складки шли поперек пролета, ведет себя иначе, чем гладкий. Он устойчив и может легко, не деформируясь, выдерживать нагрузку, равную стократной массе его собственного тела. Новая форма листа придала ему новые механические качества. Используя принцип «складчатых конструкций», в США построили складчатые купола пролетом 100—200 м, во Франции произвели перекрытие павильона пролетом 218 м. Широкое применение получили тонкостенные пространственные складчатые конструкции и в России. Строителям жилых домов оказался полезен тысячелетний опыт пчел в сооружении сот. Пчелиные соты обладают многими достоинствами. Единообразие элементов здесь доведено до предела: главным и единственным конструктивным элементом всей пчелиной постройки служит шестигранная ячейка, сделанная из воска. Другое достоинство сот — их

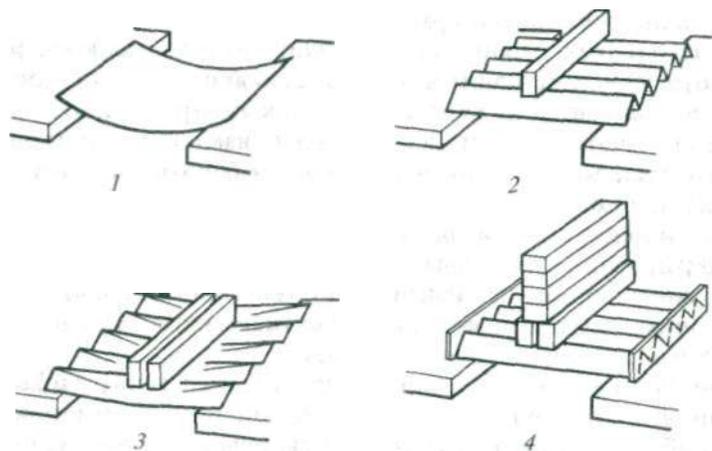


Рис. 8.1. Бумажная модель складчатой конструкции (по К.Зигелю):
 / — ровный лист бумаги прогибается; 2 — складчатая форма листа повышает его несущую способность; 3 — при перегрузке складки распрямляются; 4 — торцевые стенки (диафрагмы) придают складкам жесткость и повышают их несущую способность

прочность. Прочность здесь (относительная конечно) выше, чем у кирпичной стены. Соты изотропны (их прочность одинакова во всех направлениях). Благодаря этим достоинствам конструкция пчелиных сот легла в основу изготовления «сотовых панелей» для строительства жилых домов. У пчелиных сот имеется еще одно чрезвычайно важное достоинство. За миллионы лет эволюции пчелам удалось методом проб и ошибок найти самую экономичную и самую емкую форму сосуда для хранения меда. Весь секрет заключается в рационально выбранной форме, в геометрическом построении восковой ячейки. Все острые углы трех ромбов, образующих основание каждого шестигранника, равны $70^\circ 32'$. Математики доказали, что при шестигранной форме именно такая величина углов обеспечивает наибольшую вместимость сотовой ячейки при минимальных затратах строительного материала на ее сооружение. Наши инженеры воспользовались опытом пчел и разработали новую конструкцию железобетонного элеватора для хранения зерна. До этого у нас в стране строились десятки обычных элеваторов с массивными монолитными железобетонными башнями. Совершенства в них было мало, а железобетона расходовалось много. На строительство современного совершенного элеватора сотовой конструкции бетона уходит на 30 % меньше, чем на его монолитного «предка». Но многовековой опыт пчел в сооружении сот оказался полезным не только строителям жилых домов и зернохранилищ. Его весьма успешно используют при строительстве плотин, шлюзов и многих других сложных и ответственных объектов.

Подражая природным структурам, ряд оригинальных сооружений создали и мостовики. Так, французские инженеры возвели мост, придав ему форму скелета морской звезды. Он имеет вид равностороннего треугольника, что значительно надежнее, чем арочные конструкции. Трансформация формы листьев, когда они, свертываясь в трубку и образуя причудливые желоба, закручиваются в спираль, обеспечивая себе наибольшую прочность, подсказала инженерам и конструкторам идею моста через реку в виде полусвернутого листа. Его легкость поразительна, прочность необычайна. Красотой, экономичностью и долговечностью этот мост полностью обязан природе. Еще одну конструкцию моста, подсказанную природой, разработал инженер Сэмюэль Броун. Выйдя в сад и рассматривая тысячи тонких нитей паутины, провисавших между деревьями, он увидел прообраз искомой им конструкции моста на гибких длинных нитях. Ветер раскачивал ее, но подвесные нити не рвались. Инженеру оставалось только рассчитать нагрузки и сечения. Так появились прочные и красивые подвесные мосты.

Чрезвычайно важной и интересной является решаемая бионической задача исследования систем навигации, локации, стабилизации, ориентации некоторых представителей мира животных и создание принципиально новых технических устройств на основе результатов этих исследований. Навигационные способности мигрирующих животных поражают своей точностью, однако устройство и принцип работы систем, обеспечивающих ориентацию, пока не разгаданы.

Исследования методов кодирования, передачи и обмена информацией, применяемых биологическими системами на различных уровнях организации, помогают создавать новые виды и средства технической связи.

Перечислить все, чем занимается бионика, нелегко; трудно также охарактеризовать все живые объекты, принципы организации которых могут помочь человеку в решении различных научно-технических задач.

Круг вопросов, используемых бионикой, довольно обширен и продолжает расширяться. Ученым предстоит открыть много удивительных конструкций и механизмов, которые пока еще скрыты в творческой мастерской живой природы.

Контрольные вопросы

1. Какое значение имеет изучение особенностей строения и жизнедеятельности организмов для научно-технического прогресса?
2. Что такое бионика и почему возникло это научное направление?
3. Приведите примеры «изобретений» природы, которые еще в глубокой древности помогали решать ряд технических задач.

4. Приведите примеры компенсаторных механизмов и способностей к адаптации у некоторых организмов, позволяющих достичь высокой надежности биологических систем. Какие биологические рецепторные и анализаторные системы исследуют ученые для построения их технических моделей? Приведите примеры.

5. Приведите примеры компенсаторных механизмов и способностей к адаптации у некоторых организмов, позволяющих достичь высокой надежности биологических систем.

6. Какие природные конструкции и формы животных и растений использованы в строительной технике и архитектуре? Приведите примеры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Общая биология / под ред. Д.К.Беляева, Г.М.Дымшица и А.О.Рувимского. — М.: Просвещение, 2000.
2. *Воронцов Н.Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. — М.: Изд. отдел УНЦ ДО МГУ «Прогресс-Традиция», 1999.
3. *Джохансон Д.* Истоки рода человеческого / Д.Джохансон, М.Люси Иди. — М.: Мир, 1984.
4. *Докинз Р.* Эгоистичный ген. — М.: Мир, 1993.
5. *Захаров В. Б.* Биология для 10—11 классов общеобразовательных учебных заведений / В.Б.Захаров, С.Г.Мамонтов, В.И.Сивоглазов; под ред. В.Б.Захарова и Л.П.Анастасовой. — М.: Изд-во «Школа-Пресс», 1996.
6. *Хрисанфова Е. Н.* Антропология / Е. Н.Хрисанфова, И. В. Перевозчиков. — М.: Высшая школа, 2002.
7. *Яблоков А. В.* Эволюционное учение / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. — М.: Высшая школа, 1998.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	3
Введение.....	4
Глава 1. УЧЕНИЕ О КЛЕТКЕ.....	8
1.1. Химическая организация клетки.....	8
1.1.1. Органические и неорганические вещества, входящие в состав клетки.....	9
1.1.2. Функции белков и липидов в клетке.....	10
1.1.3. Нуклеиновые кислоты и их роль в клетке.....	13
1.2. Строение и функции клетки.....	16
1.2.1. Цитоплазма и клеточная мембрана.....	19
1.2.2. Органоиды клетки.....	21
1.2.3. Особенности строения растительной клетки.....	25
1.2.4. Неклеточные формы жизни. Вирусы.....	27
1.3. Обмен веществ и превращение энергии в клетке.....	30
1.3.1. Пластический обмен.....	30
1.3.2. Энергетический обмен.....	35
1.3.3. Автотрофные и гетеротрофные организмы.....	36
1.3.4. Фотосинтез. Хемосинтез.....	36
1.4. Деление клетки.....	39
1.4.1. Жизненный цикл клетки. Митотический цикл.....	40
1.4.2. Митоз. Цитокинез.....	41
1.4.3. Клеточная теория строения организмов.....	44
1.5. Размножение и индивидуальное развитие организмов.....	44
1.5.1. Бесполое и половое размножение.....	44
1.5.2. Мейоз.....	46
1.5.3. Образование половых клеток и оплодотворение.....	49
1.5.4. Индивидуальное развитие организма.....	52
1.5.5. Эмбриональный этап онтогенеза.....	53
1.5.6. Постэмбриональное развитие.....	57
Глава 2. ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ.....	59
2.1. Закономерности наследственности.....	59
2.1.1. Законы Менделя.....	59
2.1.2. Хромосомная теория Т.Моргана и сцепленное наследование.....	67
2.1.3. Генетика пола. Сцепленное с полом наследование.....	70
2.1.4. Взаимодействие генов.....	72
2.2. Закономерности изменчивости.....	75
2.2.1. Наследственная, или генотипическая, изменчивость.....	75
2.2.2. Модификационная, или ненаследственная, изменчивость.....	79
2.2.3. Генетика человека.....	81
2.2.4. Генетика и медицина.....	85
2.2.5. Материальные основы наследственности и изменчивости.....	87
2.2.6. Генетика и эволюционная теория. Генетика популяций.....	88

2.3. Основы селекции.....	92
2.3.1. Одомашнивание — начальный этап селекции.....	92
2.3.2. Центры многообразия и происхождения культурных растений.....	95
2.3.3. Методы современной селекции.....	98
2.3.4. Селекция растений.....	102
2.3.5. Достижения селекции растений.....	104
2.3.6. Селекция животных.....	106
2.3.7. Селекция микроорганизмов и биотехнология.....	ПО
Глава 3. ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ.....	114
3.1. Общая характеристика биологии в додарвиновский период.....	114
3.1.1. Эволюционные идеи в античном мире.....	114
3.1.2. Состояние естественно-научных знаний в Средние века и эпоху Возрождения.....	116
3.1.3. Предшественники дарвинизма.....	119
3.2. Эволюционное учение Ч.Дарвина.....	124
3.3. Микроэволюция.....	129
3.3.1. Концепция вида.....	129
3.3.2. Механизмы эволюции. Учение о естественном отборе.....	131
3.4. Естественный отбор в природных популяциях.....	136
3.4.1. Возникновение приспособлений.....	139
3.4.2. Видообразование.....	144
3.5. Макроэволюция.....	149
3.5.1. Доказательства эволюции.....	150
3.5.2. Основные направления эволюционного процесса.....	160
3.5.3. Развитие органического мира.....	165
Глава 4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ.....	181
4.1. Многообразие живого мира.....	181
4.2. Возникновение жизни на Земле.....	186
Глава 5. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА.....	193
5.1. Доказательства родства человека и животных.....	193
5.2. Основные этапы эволюции человека.....	197
5.3. Расы человека.....	202
Глава 6. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ.....	205
6.1. Экология — наука о взаимоотношениях организмов, видов и сообществ с окружающей средой.....	205
6.1.1. Абиотические факторы.....	206
6.1.2. Биотические факторы.....	209
6.2. Экологические системы.....	210
6.2.1. Изменения в биогеоценозах.....	220
6.2.2. Гомеостаз экосистем.....	223
6.2.3. Взаимодействия в экосистеме. Симбиоз и его формы.....	226
Глава 7. БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК.....	236
7.1. Учение В.И.Вернадского о биосфере.....	236
7.2. Ноосфера.....	241
7.3. Взаимосвязь природы и общества. Антропогенные воздействия на природные биогеоценозы.....	242
Глава 8. БИОНИКА.....	247
Список литературы.....	254