

Пименов А.В., Гончаров О.В.

Пособие по биологии

для поступающих в вузы

Авторы: Пименов А.В., Гончаров О.В.

Пособие написано в соответствии с действующей программой по биологии для поступающих в вузы, содержит необходимые и достаточные сведения по ботанике, зоологии, анатомии человека и общей биологии. Материал изложен на современном уровне, по всем разделам информация дается с «запасом», и её более чем достаточно для поступления в высшее учебное заведение. В книге приведены 384 рисунка и 11 таблиц, помогающие восприятию изложенного материала, в конце каждого раздела имеются вопросы для самоконтроля. Особое внимание в пособии обращено на изложение тех тем курса биологии, которые обычно вызывают у школьников наибольшие затруднения. Прослеживаются основные этапы эволюции органического мира, эволюционные изменения в строении и функциях организмов.

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

Научный редактор Гороховская Е.А.

Рецензент доктор биологических наук, профессор Шарова И.Х.

Растения, главы 35, 36, 38, 39, 40 написаны Гончаровым О.В. Животные, Человек, главы 37, 41, 42, 43, 44, 45 и основные вопросы для повторения ко всем разделам написаны Пименовым А.В.

Оглавление

От авторов ***7***

Раздел 1. Царство Растения (Plantae) **8**

Введение ***8***

Морфология и анатомия растений ***9***

Глава 1. Особенности строения растительных клеток ***9***

Глава 2. Растительные ткани ***12***

2.1. Образовательные ткани (меристемы) 12

2.2. Покровные ткани 13

2.3. Механические (арматурные) ткани 14

2.4. Проводящие ткани 14

2.5. Основные ткани 15

2.6. Выделительные ткани 15

Глава 3. Вегетативные органы ***16***

3.1. Корень и корневые системы ***16***

3.1.1. Морфология корня 16

3.1.2. Анатомическое строение корня 17

3.1.3. Корневые системы 18

3.1.4 Почва 18

3.1.5. Удобрения 18

3.1.4. Физиология корня 19

3.2. Побег и системы побегов ***22***

3.2.1. Морфология побега ***22***

Внешнее строение побега 22

Почки 23

3.2.2. Развитие побега из почки ***23***

3.2.3. Образование системы побегов. Ветвление ***23***

3.2.4. Видоизменения побега ***24***

3.2.5. Стебель — осевой орган побега ***26***

Общая характеристика стебля 26

Анатомия стебля 26

Транспорт веществ по стеблю 27

3.2.6. Лист — боковой орган побега ***27***

Морфология листа 28

Анатомия листа 30

Функции листа 30

Видоизменения листа 32

Листопад 32

Глава 4. Размножение растений ***33***

4.1. Бесполое размножение 33

4.2. Вегетативное размножение растений 34

4.3. Половое размножение 37

Глава 5. Генеративные органы ***38***

5.1. Цветок ***38***

5.1.1. Морфология цветка 38

5.1.2. Соцветия 42

5.1.3. Опыление 43

5.1.4. Оплодотворение. Образование плодов и семян 44

5.2. Семя ***44***

5.2.1. Состав семян 44

5.2.2. Строение семени 45

5.2.3. Типы семян 45

5.2.4. Условия прорастания семян 45

5.3. Плод ***46***

5.3.1. Околоплодник 46

4.3.2. Классификация плодов 46

Систематика растений ***48***

Глава 6. Низшие растения, или Водоросли ***49***

6.1. Красные водоросли, или багрянки 50

6.2. Отдел Бурые водоросли 51

6.3. Отдел Зеленые водоросли 51
6.4. Значение водорослей 53
Высшие растения ***54***
Глава 7. Отдел Моховидные (Bryophyta) ***54***
Значение мхов 55
Глава 8. Отдел Плауновидные (Lecopodiophyta) ***56***
Значение плаунов 56
Глава 9. Отдел Хвощевидные (Equisetophyta) ***57***
Значение хвощей 58
Глава 10. Отдел Папоротниковидные (Polypodiophyta) ***58***
Семенные растения ***59***
Глава 11. Отдел Голосеменные (Gimnospermae) ***59***
Глава 12. Отдел Покрытосеменные (Angiospermae) ***61***
12.1. Двудольные растения 63
11.2. Однодольные растения 65
Раздел 2. Царство Грибы (Mycota) **66**
Глава 13. Отдел Грибы ***66***
13.1.1. Плесневые грибы. Дрожжи 66
13.1.2. Шляпочные грибы 68
13.1.3. Грибы-паразиты растений 68
13.1.4. Значение грибов 69
13.2. Отдел Лишайники (Lichenophyta Lichenes) ***70***
13.2.1. Морфология лишайников 70
13.2.2. Физиология лишайников 70
13.2.3. Значение лишайников 71
Раздел 3. Царство Дробянок (Mychota) **71**
Глава 14. Бактерии ***71***
14.1. Морфология бактерий 71
14.2. Физиология бактерий 74
14.3. Значение бактерий 75
Основные вопросы для повторения ***75***
Ткани 75
Корень 76
Побег 76
Лист 76
Цветы и соцветия 76
Плоды и семена 76
Классификация цветковых 77
Грибы 77
Водоросли 77
Лишайники 77
Моховидные 77
Папоротникообразные 77
Голосеменные 78
Раздел 4. Царство Животные (Zoa) **78**
Глава 15. Подцарство Простейшие (Protozoa) ***80***
15.1. Общая характеристика 80
15.2. Тип Корнежгутиковые (Sarcomastigophora) 80
15.2.1. Класс Корненожки, или Саркодовые (Sarcodina) 80
15.2.2. Класс Жгутиконосцы (Mastigophora) 81
15.2.3. Тип Инфузории, или Ресничные (Ciliophora) 82
15.2.4. Тип Споровики (Sporozoa) 83
Подцарство Многоклеточные ***85***
Глава 16. Тип Кишечнополостные (Coelenterata) ***85***
16.1. Появление многоклеточных животных ***85***
16.2. Общая характеристика типа 85
16.2. Класс Гидроидные полипы (Hydrozoa). 86

16.3. Класс Сцифоидные медузы (Scyphozoa) 87
Глава 17. Тип Плоские черви (Plathelminthes) 87
17.1. Общая характеристика типа 87
17.2. Класс Ресничные (Turbellaria) 88
17.3. Класс Сосальщики (Trematoda) 89
17.4. Класс Ленточные (Cestoda) 91
Первичнополостные 93
Глава 18. Тип Круглые черви (Nemathelminthes) 93
18.1. Общая характеристика типа 93
18.2. Строение и жизнедеятельность нематод 93
Вторичнополостные 96
Глава 19. Тип Кольчатые Черви (Annelida) 96
19.1. Общая характеристика типа 96
19.2. Строение и жизнедеятельность 96
Глава 20. Тип Моллюски (Mollusca) 99
Класс Двустворчатые (Bivalvia), Класс Брюхоногие (Gastropoda) 99
20.1. Общая характеристика типа 99
20.2. Строение и жизнедеятельность 99
Глава 20. Тип Членистоногие (Arthropoda) 103
20.1. Общая характеристика типа 103
20.2. Подтип Жабродышащие (Branchiata) Класс Ракообразные (Crustacea) 103
20.3. Подтип Хелицеровые (Chelicerata) Класс Паукообразные (Arachnida) 105
20.4. Подтип Трахейные (Tracheata) Класс Насекомые (Insecta) 108
Строение и жизнедеятельность 108
Глава 21. Тип Хордовые (Chordata) 113
Подтип Бесчерепные (Acrania) Класс Головохордовые (Cephalochordata) 113
21.1. Общая характеристика типа 113
21.2. Ланцетник 114
Подтип Позвоночные (Vertebrata) Надкласс Рыбы (Pisces) 116
21.3. Характеристика подтипа 116
21.4. Характеристика надкласса 118
21.5. Класс Хрящевые рыбы (Chondrichtyes) 119
21.6. Класс Костные рыбы (Osteichtyes) 119
Надкласс Наземные позвоночные (Tetrapoda) 122
Класс Земноводные (Amphibia) 122
21.7. Характеристика класса 122
21.8. Строение и жизнедеятельность 123
Класс Пресмыкающиеся (Reptilia) 127
21.9. Характеристика класса 127
21.10. Строение и жизнедеятельность 128
Класс Птицы (Aves) 132
21.11. Характеристика класса 132
21.12. Строение и жизнедеятельность 133
Класс Млекопитающие (Mammalia) 139
21.13. Общая характеристика класса 139
21.14. Строение и жизнедеятельность 140
Основные вопросы для повторения 148
Простейшие 148
Кишечнополостные 149
Плоские черви 149
Круглые черви 149
Кольчатые черви 149
Членистоногие, ракообразные 149
Членистоногие, Паукообразные 150
Членистоногие, Насекомые 150
Головохордовые 150
Рыбы 150
Земноводные 150
Пресмыкающиеся 151
Птицы 151
Млекопитающие 151

Раздел 5. Человек.....152

Глава 22. Общее знакомство с организмом человека 152

22.1. Человек и окружающая среда 152

22.2. Строение и свойства клеток 152

22.3. Ткани 153

22.4. Органы, системы органов 154

Глава 23. Опорно-двигательная система 155

23.1. Скелет 155

23.2. Мышцы. 157

Глава 24. Кровь 158

24.1. Виды внутренней среды 158

24.2. Эритроциты, переливание крови 158

24.3. Свертывание крови 160

24.4. Лейкоциты, иммунитет 160

Глава 25. Кровообращение 161

25.1. Органы кровообращения. Сердце 161

25.2. Работа сердца. Регуляция работы 162

25.3. Круги кровообращения 163

25.4. Кровяное давление. Движение крови 163

25.5. Лимфа. Лимфатические сосуды и узлы 164

Глава 26. Дыхательная система 165

26.1. Строение органов дыхания 165

26.2. Жизненная емкость легких 165

26.3. Газообмен в легких и тканях 166

26.4. Регуляция дыхания 166

Глава 27. Пищеварительная система 167

27.1. Функции органов пищеварения 167

27.2. Строение пищеварительной системы. 167

27.3. Пищеварение в ротовой полости 167

27.4. Пищеварение в желудке 168

27.5. Пищеварение в кишечнике. 169

Глава 28. Обмен веществ и энергии 170

28.1. Общая характеристика 170

28.2. Белковый обмен 171

28.3. Углеводный обмен 171

28.4. Жировой обмен 171

28.5. Водно-солевой обмен 172

28.6. Витамины 172

Глава 29. Выделительная система 173

29.1. Строение и функции. 173

29.2. Образование мочи. 174

29.3. Регуляция мочевыделения. 175

Глава 30. Эндокринная система 175

30.1. Железы организма. 175

30.2.Гипоталамо-гипофизарная система. 176

30.3. Щитовидная, паращитовидные железы, надпочечники. 177

30.4. Поджелудочная железа, половые железы 178

Глава 31. Нервная система 179

31.1. Строение и функции 179

31.2. Строение и функции спинного мозга 179

31.3. Строение и функции головного мозга 180

31.4. Автономная нервная система 181

Глава 32. Органы чувств (Анализаторы) 183

32.1. Понятие об анализаторах 183

32.2. Зрительный анализатор. 183

32.3. Слуховой и вестибулярный анализаторы 185

32.4. Кожный анализатор. 186

Глава 33. Высшая нервная деятельность 188

33.1. Создание учения о ВНД. Рефлексы 188

Глава 34. Размножение и развитие человека 189

34.1. Мужская половая система 189

34.2. Женская половая система ... 190
34.3. Менструальный цикл: ... 190
Основные вопросы для повторения ... 192
Общее знакомство с организмом человека ... 192
Опорно-двигательная система ... 192
Кровь ... 193
Кровообращение ... 193
Дыхательная система ... 194
Пищеварительная система ... 194
Обмен веществ и энергии ... 195
Выделительная система ... 195
Нервно-гуморальная регуляция ... 196
Органы чувств ... 197
Высшая нервная деятельность ... 197
Размножение и развитие человеческого организма ... 197
Раздел 6. Общая биология ... 198
Глава 35. Введение в цитологию ... 198
35.1. Предмет и содержание цитологии ... 198
35.2. Развитие представлений о клетке ... 198
35.3. Общая характеристика химического состава клетки ... 199
35.4. Неорганические вещества клетки ... 200
35.5. Органические вещества ... 201
35.5.1. Белки ... 201
35.5.2. Углеводы ... 207
35.5.3. Липиды ... 210
35.5.4. Нуклеиновые кислоты ... 212
35.5.5. Рибонуклеиновые кислоты ... 215
35.5.6.Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) ... 216
Глава 36. Строение клетки ... 217
36.1. Клеточные мембраны ... 217
36.2. Цитоплазма. Органоиды ... 221
36.3. Ядро ... 226
Глава 37. Обмен веществ ... 228
37.1. Общая характеристика ... 228
37.2. Биосинтез белков, код ДНК, транскрипция ... 229
37.3. Трансляция ... 230
37.4. Фотосинтез ... 232
37.5. Энергетический обмен ... 233
Глава 38. Размножение и развитие ... 235
38.1. Бесполое размножение ... 235
38.2. Половое размножение ... 236
38.3. Деление клеток ... 236
38.4. Онтогенез, или индивидуальное развитие организмов ... 242
38.5. Эмбриональное развитие ... 246
38.6. Постэмбриональное развитие ... 251
Глава 39. Неклеточные формы жизни ... 251
Глава 40. Основы генетики и селекции ... 254
40.1. Введение в генетику ... 254
40.2. Законы Менделя ... 255
40.3. Сцепленное наследование ... 260
40.4. Генетика пола ... 262
40.5. Наследование признаков, сцепленных с полом ... 262
40.6. Генотип целостная, исторически сложившаяся система генов. ... 263
40.7. Генетика человека ... 265
40.8. Генетика популяций ... 268
40.9. Изменчивость ... 269
Глава 41. Основы селекции ... 274
41.1. Учение Н. И. Вавилова о центрах происхождения и многообразия культурных растений 274
41.2. Основные методы селекции растений ... 275
41.3. Основные методы селекции животных ... 277
41.4. Селекция микроорганизмов. Биотехнология ... 278
Глава 42. Эволюционное учение ... 279

Развитие биологии в додарвиновский период ... 279
42.1. Карл Линней, креационизм ... 279
42.2. Жан Батист Ламарк, трансформизм ... 280
Основные положения эволюционной теории Дарвина ... 280
42.3. Чарлз Роберт Дарвин ... 280
42.4. Ч.Дарвин об искусственном отборе ... 281
42.5. Ч.Дарвин о естественном отборе и дивергенции ... 281
42.6. Формы естественного отбора ... 283
42.7. Факторы эволюции ... 283
42.8. Приспособленность организмов ... 284
42.9. Вид. Критерии вида ... 285
42.10. Популяция единица вида и эволюции. Микроэволюция ... 285
42.11. Видообразование ... 286
42.12. Главные направления эволюции ... 287
42.13. Доказательства эволюции ... 288
Глава 43. Возникновение и развитие жизни на Земле ... 290
43.1. Теории возникновения жизни на Земле ... 290
43.2. Эволюция пробионтов. Теория симбиогенеза ... 292
43.3. Развитие жизни на Земле ... 294
Глава 44. Происхождение человека ... 296
44.1. Доказательства происхождения человека от животных ... 296
44.2. Антропогенез ... 297
44.3. Человеческие расы, их происхождение и единство ... 299
Глава 45. Основы экологии ... 300
45.1. Предмет и задачи экологии ... 300
45.2. Экологические факторы ... 300
45.3. Абиотические факторы среды ... 301
45.4. Биотические факторы среды ... 303
45.5. Популяция: структура и регуляция численности. Экологическая ниша304
45.6. Рациональное использование видов ... 304
45.7. Экосистемы. Характеристика экосистемы ... 305
45.8. Смена биогеоценозов. Искусственные биогеоценозы ... 307
45.9. Биосфера и ее границы ... 308
45.10. Живое вещество и его функции ... 310
45.11. Человек и биосфера. ... 310
Основные вопросы для повторения ... 311
Химический состав клетки ... 311
Строение клетки ... 312
Обмен веществ ... 312
Размножение и развитие ... 313
Основы генетики ... 314
Основы селекции ... 315
Эволюционное учение ... 315
Возникновение и развитие жизни на Земле ... 316
Происхождение человека ... 317
Основы экологии ... 318
Список рекомендуемой литературы ... 318

От авторов

Пособие написано в соответствии с действующей программой по биологии для поступающих в вузы. Предназначено для абитуриентов, слушателей подготовительных отделений, учащихся колледжей, лицеев, гимназий с углубленным изучением биологии, учащихся обычных школ, увлекающихся биологией, учителей биологии.

Книга состоит из четырех разделов: растения, животные, человек, общая биология. Большое количество дополнительного материала, классические схемы и рисунки ко всем разделам, структурированность изложения,

вопросы для самоконтроля в конце каждого раздела делают ее полезной как для учащихся при самостоятельном изучении курса биологии, так и для преподавателей биологии средних учебных заведений.

Пособие написано учителями, многие годы успешно готовящими абитуриентов к поступлению в вузы с биологическим профилем. При изучении материала особое внимание нужно обращать на термины, выделенные курсивом. Рисунки, иллюстрирующие изложенный материал, облегчают понимание. Вопросы для самоконтроля находятся в конце каждого раздела, распределены по главам, и сформулированы по важнейшим проблемам главы.

При написании пособия были использованы вузовские учебники и специальная литература отечественных и зарубежных авторов, список литературы приводится в конце пособия.

Авторы выражают глубокую благодарность Коннычевой Г.Г., с легкой руки которой была написана эта книга.

Особая благодарность научному руководителю и рецензенту доктору биологических наук, профессору Московского государственного педагогического университета Шаровой И.Х. за просмотр рукописи и ценные замечания и рекомендации по ее содержанию и структуре.

Раздел 1. Царство Растения (Plantae)

Введение

Царство растений объединяет около 300 тыс. видов. Существует целый ряд признаков, отличающих растения от других эукариотических организмов:

- Растения — автотрофные фотосинтезирующие организмы. Иногда встречаются виды со смешанным (миксотрофным) и гетеротрофным питанием (растения-паразиты).
- Клетка растений окружена целлюлозной клеточной стенкой, имеет пластиды, крупные, постоянно существующие вакуоли, заполненные клеточным соком, центриоли отсутствуют, основным запасным веществом является крахмал или близкие по строению и химическим свойствам углеводы (например, багрянковый крахмал).
- Растения не способны активно передвигаться, ведут в основном прикрепленный образ жизни.
- Растения не имеют специальных экскреторных органов.
- Рост растений неограничен (т. е. могут расти в течение всей жизни) и происходит в определенных участках тела, образованных меристематическими, недифференцированными клетками.
- Процессы жизнедеятельности регулируются особыми веществами — фитогормонами.
- Для растений характерны особые ростовые движения — тропизмы и настии. *Тропизмы* — движения, связанные с ростом частей тела растения, вызванные односторонним воздействием какого-либо фактора среды (например, рост стебля в сторону света). *Настии* — движения в ответ на изменение факторов среды, действующих ненаправленно (например, движения лепестков цветка при смене дня и ночи).
- У растений часто наблюдается и ветвление. Отношение поверхность\объем высокое. За счет этого создаются условия для более эффективного улавливания света и обмена веществ.

Многообразие условий на нашей планете обусловило появление огромного разнообразия жизненных форм растений. *Жизненная форма* — внешний вид (габитус) растения, отражающий их приспособленность к условиям среды. Она возникает в результате естественного отбора в определенных условиях среды и отражает приспособленность растений ко всему комплексу экологических факторов. Например, ель в лесной зоне дерево, а на севере и в высокогорье — кустарник или стланник. Основными жизненными формами растений являются:

- *дерево* — многолетнее растение с одним одревесневшим стволом, сохраняющимся на протяжении всей его жизни;
- *кустарник* — многолетнее растение с большим количеством равных по размерам стволов (калина, бузина);
- *кустарничек* — низкорослое многолетнее растение с древеснеющими, сильно ветвящимися побегами, обычно не имеющими явно выраженного главного ствола (черника, брусника);
- *полукустарник, полукустарничек* — многолетние растения, у которых нижние части надземных побегов одревеснеют и сохраняются несколько лет, а верхние части ежегодно отмирают (полынь, астрагал);
- *травы* — жизненная форма растения, несущего один или несколько неодревеснеющих стебля



во, а на севере и в высокогорье — кустарник или стланник. Основными жизненными формами растений являются:

- *дерево* — многолетнее растение с одним одревесневшим стволом, сохраняющимся на протяжении всей его жизни;
- *кустарник* — многолетнее растение с большим количеством равных по размерам стволов (калина, бузина);
- *кустарничек* — низкорослое многолетнее растение с древеснеющими, сильно ветвящимися побегами, обычно не имеющими явно выраженного главного ствола (черника, брусника);
- *полукустарник, полукустарничек* — многолетние растения, у которых нижние части надземных побегов одревеснеют и сохраняются несколько лет, а верхние части ежегодно отмирают (полынь, астрагал);
- *травы* — жизненная форма растения, несущего один или несколько неодревеснеющих стебля

Без растений не возможно существование гетеротрофных организмов, так как они способны аккумулировать солнечную энергию и синтезировать органические вещества, необходимые для других живых организмов. Как первичные продуценты органического вещества, растения являются начальным звеном цепей питания гетеротрофных организмов. При создании органического вещества растения извлекают из атмосферы углекислый газ и выделяют кислород, создавая тем самым условия для существования большинства живых организмов на нашей планете.

Растения образуют разнообразные сообщества. Причем преимущественно растения определяют характер конкретного сообщества, обеспечивая разнообразие экологических условий для других организмов.

Морфология и анатомия растений

Все ныне живущие растения для удобства изучения подразделяют на две группы — низшие и высшие растения. По современным представлениям к низшим растениям относятся водоросли, а к высшим — все остальные. Тело низших растений, в отличие от высших, не дифференцировано, то есть оно не разделено на органы и ткани. Однородное тело низших растений называют *таллом*, или *слоевище*.

Дифференциация тела растений произошла в связи с их выходом на сушу. Попав в более контрастные условия окружающей среды, растения были вынуждены вырабатывать специальные приспособления для водоснабжения, защиты от высыхания и т.д. Тело растения разделилось на подземную и надземную части, выполняющие разные функции. Разделение функций привело к возникновению специализированных групп клеток — тканей и органов.

Органом называют часть растения, имеющую определенное строение и выполняющую определенные функции. У растений различают *вегетативные* (обеспечивают процессы питания, дыхания, защиты и вегетативного размножения) и *генеративные* (выполняют функцию полового размножения) органы. Основными вегетативными органами растений являются корень и побег (лист и стебель рассматриваются как части побега). У низших растений половыми органами (*гаметангиями*) являются *антеридии* (мужские) и *овогонии* (женские), у высших споровых — *антеридии* и *архегонии* . У высших семенных антеридии редуцированы, а архегонии имеются только у голосеменных. У цветковых растений цветок, плод и семя называют генеративными органами.

Глава 1. Особенности строения растительных клеток

Растения, как и все живые организмы, имеют клеточное строение. Они могут быть одноклеточными, колониальными и многоклеточными. Клетка одноклеточного растения представляет собой целый организм и выполняет все функции, необходимые для обеспечения жизнедеятельности. Чаще всего оно имеет форму близкую к шаровидной или яйцевидной. Клетки многоклеточных растений очень разнообразны. Они отличаются друг от друга формой, строением, размерами. Это связано с тем, что в многоклеточном организме клетки выполняют различные функции. Многообразие растительных клеток возникает в результате дифференциации однородных клеток зародыша. Размеры клеток большинства растений колеблются в переделах 10-1000 мкм. Форма клеток многоклеточных организмов может быть округлой, эллипсовидной, кубической, цилиндрической, звездчатой и т.д. Все многообразие форм прастительных клеток можно свести к двум основным типам:

- *паренхимные клетки* — клетки, имеющие форму изодиаметрического многогранника, то есть их размеры во всех трех измерениях приблизительно одинаковы;
- *прозенхимные клетки* — сильно вытянутые клетки, длина которых превышает их ширину и толщину в 5 и более раз (например, волокна льна имеют длину 0,2-4 см, а толщина не превышает 100мкм.

Несмотря на разнообразие, клетки растений имеют общий план строения (рис. 1). Растительная клетка имеет все органоиды, свойственные другим эукариотическим организмам (животные, грибы): ядро, эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи и т.д. Вместе с тем, она отличается от них наличием:

- прочной клеточной стенки;
- пластид;
- развитой системы постоянно существующих вакуолей.

Кроме того, в клетках большинства высших растений отсутствует клеточный центр с центриолями.

Общий план строения эукариотической клетки рассматривается в разделе "Общая биология" В этой главе мы остановимся только на отличительных особенностях строения растительной клетки.

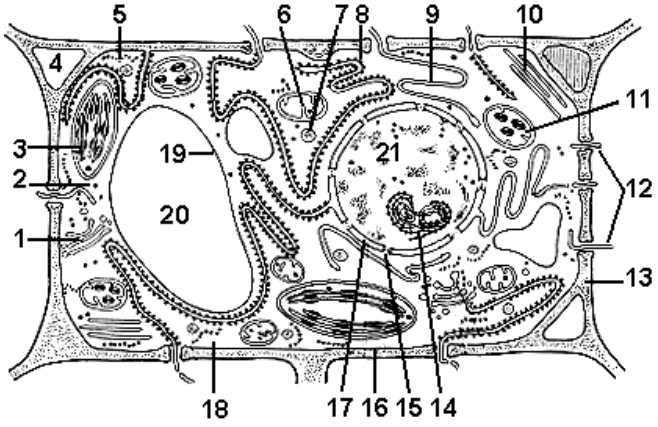


Рис.1. Строение растительной клетки:

1 — аппарат Гольджи; 2 — свободно расположенные рибосомы; 3 — хлоропласт; 4 — межклеточное пространство; 5 — полирибосомы; 6 — митохондрия: 7 — лизосома; 8 — гранулироанный ЭПР; 9 — гладкий ЭПР; 10 — микротрбочки; 11 — пластиды; 12 — плазмодесмы; 13 — клеточная стенка; 14 — ядрышко; 15 — пора в ядерной оболочке; 16 — наружная цитоплазматическая мембрана; 17 — ядерная оболочка; 18 — гиалоплазма; 19 — тонопласт; 20 — вакуоль; 21 — ядро.

Клеточная стенка

Растительная клетка, как и животная, окружена цитоплазматической мембраной, поверх которой располагается, как правило, толстая клеточная стенка, отсутствующая у животных клеток.

Основным компонентом клеточной стенки является целлюлоза (клетчатка). Молекулы целлюлозы собраны в пучки — *фибриллы*, образующие каркас клеточной стенки. Промежутки между фибриллами заполнены матриксом, в состав которого входят другие полисахариды — гемицеллюлозы, пектины и гликопротеины. Помимо полисахаридов, в клеточной стенке можно обнаружить и неуглеводные компоненты — лигнин, воска, кутин и суберин.

Функции клеточной стенки:

- придает клетке определенную форму и прочность;
- защищает живое содержимое клетки;
- играет определенную роль в поглощении, транспорте и выделении веществ;
- служит местом накопления некоторых запасных веществ.

Плазмодесмы

Плазмодесмы — цитоплазматические тяжи, соединяющие содержимое соседних клеток. Они проходят через клеточную стенку.

Плазмодесмы представляют собой узкие каналы, выстланные плазматической мембраной. В нем располагается *десмотрубочка* — цилиндрическая трубочка меньшего диаметра, сообщающаяся с ЭПР обеих соседних клеток. Чаще всего плазмодесмы формируются во время клеточного деления.

Пластиды[1]

Двумембранные органеллы, характерные для растительных клеток. Совокупность всех пластид клетки называется *пластидом*.

Образование пластид происходит из *пропластид* — мелких телец, находящихся в меристематических клетках корней и побегов. По форме пропластиды напоминают митохондрии, отличаясь лишь большими размерами.

[1] греч. plastides — создающие, образующие



Снаружи они покрыты двойной цитоплазматической мембраной. В пластидах различают более или менее развитую мембранную систему (часто это одиночные *тилакоиды*, расположенные без определенной ориентации; иногда — трубочки или пузырьки) и внутреннее содержимое, представленное гомогенным веществом — *строму*.

Различают три основных типа пластид:

- *лейкопласты* — бесцветные пластиды в клетках неокрашенных частей растений;
- *хромопласты* — окрашенные пластиды обычно желтого, красного и оранжевого цвета;
- *хлоропласты* — зеленые пластиды.

Поскольку пластиды имеют общее происхождение, между ними возможны взаимопревращения. Наиболее часто происходит превращение лейкопластов в хлоропласты (позеленение клубней картофеля на свету) обратный процесс происходит в темноте. При пожелтении листьев и покраснении плодов хлоропласты превращаются в хромопласты. Считают невозможным только превращение хромопластов в лейкопласты или хлоропласты.

Хлоропласты[2]

Основная функция хлоропластов — фотосинтез, т.е. в хлоропластах на свету осуществляется синтез органических веществ из неорганических за счет преобразования солнечной энергии в энергию молекул АТФ. Хлоропласты высших растений имеют размеры 5-10 мкм и по форме напоминают двояковыпуклую линзу. Хлоропласты — двумембранные органоиды (рис. 2). Наружная мембрана гладкая, а внутренняя имеет складчатую структуру. В результате образования выпячиваний внутренней мембраны, возникает система основных структурных элементов хлоропласта — *тилакоидов*. Различают:

- *тилакоиды гран*, имеющие вид уплощенных мешочков, уложенных в стопки — *граны*;
- *тилакоиды стромы*, имеющие вид уплощенных канальцев и связывающие граны между собой.

Молекулы хлорофилла входят в состав мембран тилакоидов гран, где они собраны в группы — *квантосомы*. Тилакоиды гран связаны друг с другом таким образом, что их полости оказываются непрерывными. В каждом хлоропласте находится в среднем 40-60 гран, расположенных в шахматном порядке. Этим обеспечивается максимальная освещенность каждой граны. Каждая грана содержит ферменты, участвующие в синтезе АТФ.

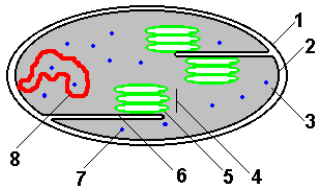


Рис. 2. Схема строения хлоропласта:

1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — строма; 4 — грана; 5 — тилакоид; 6 — тилакоид стромы; 7 — рибосомы; 8 — ДНК.

Внутренняя среда хлоропласта — *строма* — содержит ДНК и рибосомы, благодаря чему хлоропласт способен к автономному делению, как и митохондрии. На рибосомах происходит синтез белков мембран тилакоидов (в том числе и ферментов, осуществляющих световые реакции фотосинтеза). Белки стромы и липиды мембран имеют внепластидное происхождение. Среди белков стромы особое значение имеют белки-ферменты, синтезирующие органические вещества с использованием энергии АТФ

Лейкопласты[3]

Бесцветные, обычно мелкие пластиды. Встречаются в клетках органов, скрытых от солнечного света — корнях, корневищах, клубнях, семенах. Форма разнообразна — шаровидная, эллипсовидная, гантелевидная, чашевидная и т.д. Тилакоиды развиты слабо. Имеют ДНК, рибосомы, а также ферменты, осуществляющие синтез и гидролиз запасных веществ. Основная функция — синтез и накопление запасных продуктов (в первую очередь крахмала, реже — белков и липидов).

Хромопласты[4]

Встречаются в клетках лепестков многих растений, зрелых плодов, реже — корнеплодов, а также в осенних листьях. Содержат пигменты, относящиеся к группе каротиноидов, придающие им красную, желтую и оранжевую окраску. Внутренняя мембранная система отсутствует или представлена одиночными тилакоидами. Значение в обмене веществ до конца не выяснено. По-видимому, большинство из них представляют собой стареющие пластиды. Косвенное биологическое значение состоит в том, что они обусловливают яркую окраску цветков и плодов, привлекающую насекомых-опылителей и других животных для распространения плодов.

Вакуоли

Вакуоли представляют собой полости, заполненные клеточным соком и отграниченные от цитоплазмы мембраной, которую называют *тонопластом*.

На долю вакуолей в растительной клетке приходится до 90% ее объема. Причем, вакуоли являются постоянными компонентами растительных клеток в отличие от животных, в которых могут возникать временные вакуоли.

Вакуоли развиваются из цистерн ЭПР. В их образовании принимает участие и аппарат Гольджи, в котором упаковываются продукты обмена веществ и затем в виде пузырьков транспортируются в вакуоль.

[2] греч. chloros — зеленый и plastos
[3] греч. leukos — белый и plastos
[4] греч. chroma — цвет, краска и plastos



Молодые клетки, как правило, содержат большое количество мелких вакуолей, которые, постепенно сливаясь, образуют одну большую, занимающую практически всю полость клетки. При этом цитоплазма с органоидами и ядро оказываются оттесненными к цитоплазматической мембране, то есть занимают пристенное положение.

Клеточный сок, содержащийся в вакуолях, представляет собой слабоконцентрированный водный раствор органических и неорганических веществ, образующих истинные и коллоидные растворы. В вакуолях происходит накопление как запасных веществ, так и конечных продуктов обмена веществ. Кроме того, в вакуолях часто содержатся особые пигменты из группы антоцианов, придающие растительным клеткам голубую, фиолетовую, пурпурную, темно-красную и пунцовую окраску.

Функции вакуолей:

- накапливают питательные вещества;
- изолируют конечные продукты обмена веществ;
- поддерживают тургорное давление;
- регулируют водно-солевой обмен;
- способствуют растяжению и росту клеток;
- окрашивают определенные части растений, привлекая опылителей и распространителей плодов и семян;
- могут выполнять функцию лизосом.

Глава 2. Растительные ткани

Ткань — группа сходных по происхождению и строению клеток и неклеточных структур, образующих структурно-функциональный комплекс и выполняющих одинаковые функции.

Обычно при классификации учитывают функции, структуру, происхождение и местоположение тканей. Различают шесть основных групп (систем) тканей:

- Система меристематических (образовательных) тканей:
  - апикальная меристема;
  - латеральная меристема;
  - интеркалярная меристема;
  - раневая меристема.
- Система покровных (пограничных) тканей:
  - эпидерма;
  - перидерма (пробка);
  - корка (ритидом);
  - эпиблема.
- Система основных тканей:
  - ассимиляционная (хлорофиллоносная) паренхима (хлоренхима);
  - запасающая паренхима.
- Система механических (арматурных) тканей:
  - колленхима;
  - склеренхима.
- Система проводящих тканей (сложные ткани, основу которых составляют проводящие элементы):
  - ксилема;
  - Флоэма.
- Система выделительных (секреторных) тканей:
  - наружные секреторные структуры;
  - внутренние секреторные структуры.

2.1. Образовательные ткани (меристемы)

Растения обладают неограниченным ростом благодаря наличию образовательных тканей. Они образованы недифференцированными (паренхимными) округлыми или многогранными клетками без межклетников. Клеточные стенки тонкие, легко растяжимые, цитоплазма густая, вязкая, ядро крупное, занимает центральное положение. Клетки образовательных тканей способны быстро делиться, поэтому они содержат много рибосом и митохондрий .

По происхождению различают:

- *Первичные меристемы* — меристемы зародыша. Они обуславливают развитие проростка и первичный рост органов.

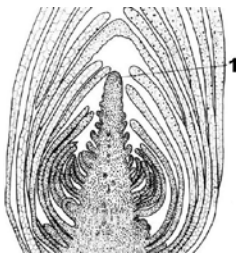


Рис. 3. Конус нарастания:



- *Вторичные меристемы*. Возникают на базе первичных. Обеспечивают рост органов преимущественно в ширину.

По местоположению различают:

- *Верхушечные (апикальные) меристемы*. Находятся на концах главных и боковых осей стебля и корня, определяют главным образом рост органа в длину (рис.3).
- *Боковые (латеральные) меристемы*. Возникают за счет деятельности первичных меристем. Как правило, обуславливают утолщение осевых органов.
- *Вставочные (интеркалярные) меристемы*. Участки интенсивно делящихся клеток, расположенные обычно в узлах побегов или в основаниях листовых пластинок. Представляют собой остатки верхушечной меристемы. Когда рост междоузлий или листа прекращается, интеркалярная меристема превращается в постоянные ткани, то есть их деятельность кратковременна. Но иногда эти меристемы могут функционировать достаточно долго (например, у оснований междоузлий хвощей, злаков).
- *Раневые (травматические) меристемы*. Появляются в местах механического разрушения тканей из живых клеток различных паренхимных тканей. Обеспечивают зарастание раны, перекрывают доступ возбудителям болезней.

2.2. Покровные ткани

Покровные ткани являются постоянными образованиями. Возникнув, клетки этих тканей уже не делятся.

Как правило, *покровными тканями* называют ткани, покрывающие тело растения и взаимодействующие с внешней средой. Они защищают внутренние ткани от действия неблагоприятных факторов среды, регулируют газообмен и транспирацию.

К собственно покровным тканям относятся:

Эпидерма Основные функции — защита молодых органов от высыхания, механическая защита и газообмен, иногда секреторная — клетки служат вместилищем выделений. Это первичная покровная ткань. Чаще всего в эпидерме различают основные покровные клетки, устьичные образования и различные выросты (*трихомы*). Основные покровные клетки, как правило, представлены одним слоем плотно сомкнутых клеток. Стенки клеток обычно извилистые, наружные стенки толще остальных. Это живые клетки с крупными вакуолями, цитоплазма имеет вид тонкого постенного слоя. Обычно хорошо развиты ЭПС и аппарат Гольджи.

Покровная ткань зоны всасывания корней называется *эпиблемой (ризодермой).*

Устьица Для газообмена и транспирации в эпидерме имеются специальные образования — *устьица* (рис. 4). Они представляют собой группу высокоспециализированных клеток. Устьице представляет собой щелевидное отверстие в эпидерме, ограниченное двумя клетками бобовидной формы. Это *замыкающие клетки*. В отличие от остальных клеток эпидермы они содержат хлоропласты. Стенки замыкающих клеток, обращенные в сторону устьичной щели, утолщены. Клетки эпидермы, окружающие замыкающие, называют *побочными или прилегающими*. Под устьицем находится *газовоздушная камера*. Замыкающие и побочные клетки, устьичная щель и газовоздушная камера образуют *устьичный аппарат*. Устьица чаще располагаются на нижней стороне листа.

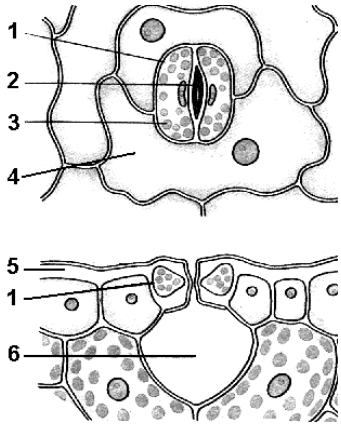


Рис. 4. Строение устьица:

1 — замыкающие клетки; 2 — устьичная щель; 3 — хлоропласты; 4 — прилегающая клетка; 5 — кутикула; 6 — газовоздушная камера.

Кутикула Защитная функция эпидермы может усиливаться наличием кутикулы и воскового налета. *Кутикула* представляет собой бесклеточное образование. Оно является продуктом деятельности протопласта и состоит из особого вещества — кутина и воскоподобных веществ. Воскоподобные вещества могут входить в состав кутикулы или располагаться на ее поверхности. Кутикула и восковой налет встречаются на плодах, листьях стеблях, частях цветка. Кутикула и восковой налет непроницаемы для воды и почти непроницаемы для газов.

Перидерма (пробка) Вторичная покровная ткань (рис. 5), состоящая из *феллемы* — собственно пробки, *феллогена* — пробкового камбия и

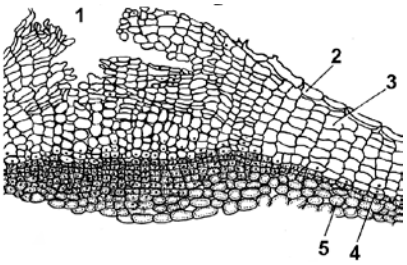


Рис. 5. Перидерма:

1 — чечевичка; 2 — остатки эпидермы; 3 — феллема; 4 — феллоген; 5 — феллодерма.

и *феллодермы* — пробковой паренхимы. Она сменяет эпидерму, которая постепенно отмирает и слущивается. Закладывается преимущественно в стеблях и корнях. Пробка состоит из правильных радиальных рядов плотно расположенных клеток с опробковшими стенками. Содержимое клетки отмирает. Межклетники отсутствуют. Пробка не проницаема для воды и газов. Для газообмена и транспирации в пробке формируются чечевички.

Ритидом, или корка У большинства деревесных растений пробка заменяется коркой, которую иногда называют третичной покровной тканью. При образовании корки новый слой феллогена и перидермы закладывается в основной ткани, лежащей глубже первой наружной перидермы. Вновь образовавшиеся слои пробки отчленяют к периферии органа не только перидерму, но и часть лежащей под ней паренхимы коры. Так возникает толстое многоклеточное и мертвое образование. Так как корка не может растягиваться, при утолщении ствола она лопается и образуются трещины.

2.3. Механические (арматурные) ткани

Интенсивно развиты у наземных растений. Основное назначение — препятствовать разрыву тканей и органов. В стеблях располагаются по периферии, в корнях — в центре. Состоят из клеток с толстыми стенками, часто одревесневшими.

Колленхима Развита главным образом в стеблях, черешках и листьях двудольных растений. Как правило, встречается в периферической части органов непосредственно под эпидермой или чуть глубже. Образована живыми, вытянутыми в длину клетками, часто содержащими хлоропласты. Клеточные стенки неравномерно утолщены.

Склеренхима Наиболее важная механическая ткань высших растений. По происхождению бывает первичной (если она образовалась из прокамбия или из перицикла) и вторичной (если образовалась из камбия). Образована клетками с равномерно утолщенными, часто одревесневшими стенками. Протопласт отмирает рано, и опорную функцию выполняют мертвые клетки, которые называют волокнами.

Волокна Образованы сильно вытянутыми клетками с равномерно утолщенными стенками. Концы клеток часто заострены. Живое содержимое полностью отмирает после окончания их роста в длину. Длина клетки в сотни и тысячи раз превышает их диаметр. Различают лубяные волокна (во вторичном приросте луба, или флоэмы) и древесинные волокна (во вторичной древесине, или ксилеме).

2.4. Проводящие ткани

Обеспечивают транспорт веществ в растении. Это сложное образование, состоящее из проводящих элементов и сопутствующих им механических и основных тканей.

Ксилема (древесина) Состоит из сосудов и трахеид, осуществляющих восходящий ток воды и минеральных веществ, а также древесных волокон и древесной паренхимы.

Трахеиды Вытянутые по длине оси органа клетки с сильно скошенными торцевыми стенками. Проникновение раствора из одной трахеиды в другую происходит через поры. Чаще встречаются у высших споровых и голосеменных растений.

Сосуды Образованы из отдельных члеников, бывших ранее клетками (рис. 6). Это длинные микроскопические трубки. Торцевые стенки члеников сосудов почти полностью растворяются и возникают сквозные отверстия (перфорации). Просвет сосудов шире, чем у трахеид. Это более совершенная проводящая ткань, достигающая наибольшего развития у покрытосеменных.

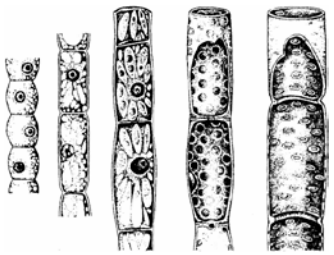


Рис. 6. Образование сосудов.

Флоэма (луб) Состоит из ситовидных элементов, сопровождающих их клеток-спутниц, лубяной паренхимы и флоэмных (лубяных) волокон.

Ситовидные элементы Важнейшая часть флоэмы. Благодаря наличию ситовидных элементов флоэма обеспечивает нисходящий ток воды и органических веществ. Клетки ситовидных элементов имеют живой протопласт, по которому и происходит передвижение воды и органических веществ. Протопласты соседних клеток сообщаются друг с другом через особые мелкие отверстия — *перфорации*. Перфорации собраны в группы — *ситовидные поля*. Различают ситовидные клетки и ситовидные трубки.



Ситовидные клетки Характерны для высших споровых и голосеменных растений. Представляют собой сильно вытянутые клетки с заостренными концами. Ситовидные поля рассеяны по боковым стенкам. В зрелых клетках сохраняется ядро. Ситовидные клетки лишены сопровождающих клеток.

Ситовидные трубки Характерны для покрытосеменных растений (рис 7). Перфорации собраны группами и образуют *ситовидные пластинки*, которые располагаются на торцевых концах клеток. В зрелых члениках ситовидных трубок ядро отсутствует, центральная вакуоль рассасывается, клеточный сок соединяется с цитоплазмой. Однако клетка остается живой. Протопласт принимает вид удлиненных тяжей, проходящих через перфорации из членика в членик.

Рядом с каждым члеником ситовидной трубки располагаются клетки-спутницы. Они принимают участие в транспорте веществ по ситовидным трубкам.

В органах растений ксилема и флоэма располагаются в основном в составе сложных образований — *проводящих пучков*.

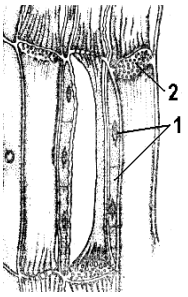


Рис. 7. Ситовидные трубки:

1 — клетки-спутницы; 2 — ситовидные поля.

2.5. Основные ткани

Они составляют основу органов, заполняя пространства между другими тканями, обеспечивают все стороны внутреннего обмена веществ у растений. Их называют *паренхиматическими* или *паренхимой*. В типичных случаях хорошо развиты межклетники.

Ассимиляционная, или хлорофилл-лоносная, паренхима (хлоренхима) Наиболее типична для листьев и зеленых ассимилирующих стеблей. Содержит хлоропласты и выполняет функцию фотосинтеза. Клетки округлой или несколько удлиненной овальной формы. Стенки их тонкие, никогда не одревесневают, иногда бывают складчатыми. Клетки почти полностью заполнены хлоропластами, только в центре имеется вакуоль. Ядро и цитоплазма занимают пристенное положение. Подразделяют на *столбчатую*, или *палисадную*, и *губчатую* хлоренхиму. Клетки столбчатой хлоренхимы располагаются в один или несколько слоев. Торцевыми стенками обращены наружу и внутрь органа. Продольные стенки тесно контактируют друг с другом. Клетки губчатой хлоренхимы располагаются рыхло, с большими межклетниками.

Запасающая паренхима Преимущественно развита в осевых органах, органах репродуктивного и вегетативного размножения. Служат для сохранения питательных веществ. Образована тонкостенными клетками. Хлоропласты отсутствуют. Ядро, цитоплазма и другие органоиды сначала занимают пристенное положение, а затем могут вообще исчезнуть, при этом клетки остаются живыми. В засушливых районах у растений встречаются водозапасающие ткани. В клетках такой ткани содержится много слизи, помогающей удерживать воду.

2.6. Выделительные ткани

Выделяют или накапливают различные вещества. Клетки выделительных тканей тонкостенные. В зависимости от характера секретируемого веществ хорошо развиты гладкая эндоплазматическая сеть или аппарат Гольджи. Выделительные ткани подразделяют на наружные и внутренние.

Эволюционно связаны с покровными тканями. Они выделяют различные химические вещества, играющие определенное значение в жизни растений: одни привлекают насекомых-опылителей, другие являются продуктами обмена веществ и т.д.

Наружные выделительные ткани К таким тканям относят:

- *нектарники* — специализированные железистые выросты, вырабатывающие нектар;
- *гидатоды* — многоклеточные образования, выделяющие капельножидкую воду и растворенные в ней соли;
- *осмофоры* — специализированные клетки эпидермы или особые железки, секретирующие ароматические вещества.

Внутренние выделительные структуры Вырабатывают и накапливают различные вещества. Например, к внутренним выделительным структурам относятся *вместилища выделений*. Они разнообразны по форме, величине и происхождению. Образуются в основной паренхиме разных органов растений недалеко от их поверхности. К ним, например, относятся:

- *смоляные ходы* — длинные трубчатые межклетники, заполненные смолой;
- *млечники* — живые клетки, часто пронизывающие все растение, содержащие млечный сок.



Глава 3. Вегетативные органы

3.1. Корень и корневые системы

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

Функции корня:

- укрепление растения в почве и удержание надземной части растения;
- поглощение воды и минеральных веществ;
- проведение веществ;
- может служить местом накопления питательных веществ;
- служит органом вегетативного размножения.

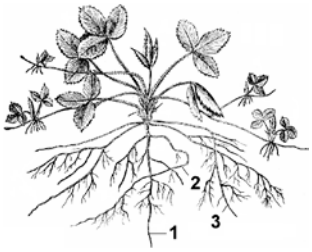


Рис. 8. Виды корней.

1 — главный корень; 2 — боковой корень; 3 — придаточный

3.1.1. Морфология корня

Классификация корней

По происхождению корни делят на главный, боковые и придаточные (рис. 8).

- *Главный корень* — корень, развивающийся из зародышевого корешка. Для него в наибольшей степени (у большинства растений) характерны неограниченный рост и положительный геотропизм. Главный корень обладает наиболее активной верхушечной меристемой.
- *Боковые корни* — корни, развивающиеся на другом корне любого происхождения и являющиеся образованиями второго и последующих порядков ветвления. Образование этих корней начинается с деления клеток специальной меристемы — перицикла, расположенного на периферии центрального цилиндра корня.
- *Придаточные корни* — корни, развивающиеся от стеблей, листьев, старых корней. Появляются за счет деятельности вторичных меристем.

Зоны молодого корня

Главный, боковые и придаточные корни имеют сходное строение. Если рассмотреть любой корень по всей его длине, то можно заметить, что его строение в различных частях, или зонах, неодинаково. Зоны молодого корня — это разные части корня по длине, выполняющие неодинаковые функции и характеризующиеся определенными морфологическими особенностями. У молодого корня обычно различают 4 зоны (рис. 9):

- *Зона деления*. Самое окончание корня длиной 1-2 мм. За счет деления клеток этой зоны происходит постоянное образование новых клеток. Является апикальной (верхушечной) меристемой корня.

  Апикальная меристема корня защищена *корневым чехликом*. Он образован живыми клетками, постоянно образующимися за счет меристемы. Часто содержат зерна крахмала (обеспечивают положительный геотропизм). Наружные клетки продуцируют слизь, которая облегчает продвижение корня в почве, быстро стареют и слущиваются.
- *Зона роста, или растяжения*. Протяженность зоны — несколько миллиметров. В этой зоне клеточные деления практически отсутствуют, клетки максимально растягиваются за счет образования вакуолей.
- *Зона поглощения, всасывания, или корневых волосков*. Протяженность зоны — несколько сантиметров. Здесь происходит дифференциация и специализация клеток. Здесь уже различают наружный слой эпиблемы (ризодермы) с корневыми волосками, слой первичной коры и центральный цилиндр. Корневой волосок представляет собой волосковидный вырост клетки ризодермы. Оболочка корневого волоска очень тонкая. Почти всю клетку занимает вакуоль, окруженная тонким слоем цитоплазмы. Длина корневых волосков от 0,15 до 8 мм. В среднем на 1 мм^2 поверхности корня образуется от 100 до 300 корневых волосков. В результате суммарная площадь зоны всасывания больше площади поверхности надземных органов (у растения озимой пшеницы в 130 раз, например). Поверхность корневых волосков ослизняется и склеивается с частицами почвы, что облегчает поступление воды и минеральных веществ в растение. Поглощению способствует и выделение корневыми волосками кислот, растворяющих минеральные соли. Корневые волоски играют также и механическую

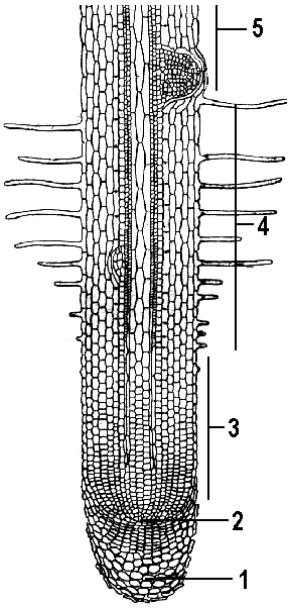


Рис. 9. Зоны молодого корня.

1 — корневой чехлик; 2 — зона деления; 3 — зона роста; 4 — зона всасывания; 5 — зона проведения.

роль — служат опорой кончику корня. Они очень недолговечны. Отмирают через 10-20 дней. На смену отмерших (в верхней части зоны) приходят новые (в нижней части зоны). За счет этого зона всасывания всегда находится на одинаковом расстоянии от кончика корня и все время перемещается на новые участки почвы.

- *Зона проведения*. Побуревшие участки корней составляют большую часть их протяженности. Эпиблема и корневые волоски отмирают. Им на смену приходит экзодерма — периферийный слой первичной коры. В этой зоне вода и минеральные соли, извлеченные из почвы, передвигаются от корней вверх к стеблю и листьям. Здесь же за счет образования боковых корней происходит ветвление корня.

3.1.2. Анатомическое строение корня

Первичное строение корня

Характерно для молодых корней всех групп растений. У плаунов, хвощей, папоротников и однодольных растений сохраняется в течение всей жизни. Первичное строение возникает в результате дифференциации меристемы конуса нарастания. На поперечном срезе корня в зоне всасывания можно различить три части: эпиблему, первичную кору и центральный осевой цилиндр (стелу) (рис. 10).

Эпиблема, или кожица — Первичная покровная ткань корня. Состоит из одного ряда плотно сомкнутых клеток, имеющих выросты — корневые волоски.

Первичная кора — Первичная кора состоит из живых тонкостенных клеток в периферической части корня. Представлена тремя четко отличающимися друг от друга слоями:

- *Экзодерма.* Располагается непосредственно под эпиблемой. Наружная часть первичной коры. Клетки многоугольные, плотно сомкнутые, располагаются в один или несколько рядов. По мере отмирания корневых волосков оказывается на поверхности корня. В этом случае выполняет роль покровной ткани: происходит утолщение и опробковение клеточных оболочек и отмирание содержимого клетки.
- *Мезодерма.* Располагается кнаружи от эндодермы. Состоит из рыхло расположенных клеток с системой межклетников, по которым идет интенсивный газообмен. Здесь происходит синтез и передвижение в другие ткани пластических веществ, накапливаются питательные вещества, располагается микориза.
- *Эндодерма.* Самый внутренний слой коры. Непосредственно прилегает к стеле. У двудольных растений состоит из одного ряда клеток, имеющих утолщения на радиальных стенках (*пояски Каспари*). У однодольных растений образуются подковообразные утолщения клеточных стенок. Среди них встречаются живые тонкостенные клетки. Их называют *пропускными клетками*. Эти клетки также имеют пояски Каспари. Клетки эндодермы контролируют поступление воды и растворенных в ней минеральных веществ из коры в центральный цилиндр и обратно.
- *Центральный цилиндр, осевой цилиндр, или стела.* Наружный слой стелы, примыкающий к эндодерме, называется *перицикл*. Его клетки долго сохраняют способность к делению. Здесь происходит заложение боковых корешков.

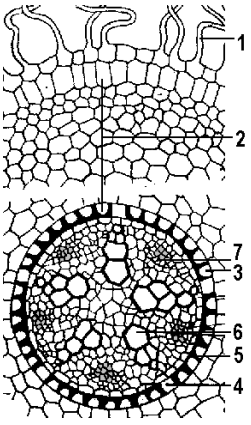


Рис. 10. Первичное строение корня.

1 — корневые волоски; 2 — первичная кора; 3 — эндодерма; 4 — пропускные клетки; 5 — клетки с подковообразными утолщениями; 6 — сосуды ксилемы; 7 — флоэма.

В центральной части осевого цилиндра находится сосудисто-волокнистый пучок. Для корней характерно чередование в стеле участков ксилемы и флоэмы. Ксилема образует звезду, а
между ее лучами располагается флоэма. Количество лучей ксилемы различно — от двух нескольких десятков. У двудольных до пяти, у однодольных — более пяти. В самом центре цилиндра могут находиться элементы ксилемы, склеренхима или тонкостенная паренхима.

Вторичное строение корня

У двудольных и голосеменных растений первичное строение корня сохраняется недолго. Примерно через 10 дней после прорастания семян происходят изменения, в результате которых возникает вторичное строение корня.

Процесс вторичных изменений начинается с появления прослоек камбия под участками первичной флоэмы, внутрь от нее. Камбий возникает из слабо дифференцированной паренхимы центрального цилиндра. Внутрь он откладывает элементы вторичной ксилемы (древесины), наружу элементы вторичной флоэмы (луба). Сначала прослойки камбия разобщены, затем смыкаются, образуя сплошной слой. Это происходит благодаря делению клеток перицикла против лучей ксилемы. Камбиальные участки, возникшие из перицикла, образуют только паренхимные клетки сердцевинных лучей, остальные клетки камбия образуют проводящие элементы —



ксилему и флоэму. При делении клеток камбия исчезает радиальная симметрия, характерная для первичного строения корня.

В перицикле возникает и пробковый камбий (феллоген). Он откладывает наружу слои клеток вторичной покровной ткани — пробки. Первичная кора отмирает.

3.1.3. Корневые системы

Корневая система — это совокупность всех корней растения. В образовании корневой системы участвуют главный корень, боковые и придаточные корни. По форме различают 2 основных типа корневых систем (рис. 11):

- *Стержневая корневая система* — корневая система с хорошо выраженным главным корнем. Характерна для двудольных растений.
- *Мочковатая корневая система* — корневая система, образованная боковыми и придаточными корнями. Главный корень растет слабо и рано прекращает свой рост. Типична для однодольных растений.

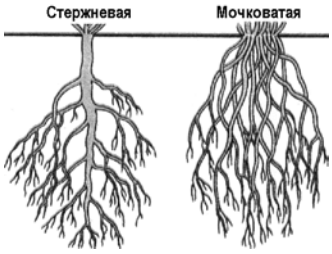


Рис. 11. Типы корневых систем.

3.1.4 Почва

Для нормального роста и развития растений необходимы вода и питательные вещества, источником которых является почва. *Почвой* называют верхний корнеобитаемый, плодородный слой земной коры.

Любая почва состоит из трех главных компонентов:

- твердой фазы — мелкораздробленных простых и сложных минералов, органических веществ;
- жидкой фазы — почвенного раствора;
- газообразной фазы — почвенного воздуха.

Твердая фаза на 90% и более состоит из минералов и примерно на 10% из органических веществ — *гумуса*, образованного остатками растительного и животного происхождения. Именно количества в почве гумуса определяет ее плодородие. Содержание гумуса можно определить по цвету почвы — чем больше в почве гумуса, тем более интенсивна ее темная окраска

Жидкая фаза представляет собой водный раствор различных минеральных солей, углекислоты, минеральных и органических кислот. Она служит непосредственным источником питательных веществ для растений.

Газообразная фаза служит источником кислорода для дыхания корней.

В основе классификации почв лежит размер частиц твердой фазы — от крупного гравия (свыше 2 мм в диаметре) до глины (диаметр частиц менее 0,002 мм). Различают каменистые, песчаные, суглинистые (50% песка, 25% пыли и 25% глины) и подзолистые почвы. Самыми благоприятными для произрастания растений являются черноземы — почвы, богатые перегноем. От механического состава почвы зависит ее влаго- и воздухоемкость.

Помимо гумуса почва содержит большое количество бактерий и грибов, принимающих участие в разложении органических остатков.

3.1.5. Удобрения

Для улучшения роста растений в почву вносят минеральные вещества и органические соединения — удобрения. *Удобрением* называются органические или минеральные вещества, применяемые для улучшения условий питания растений.

Удобрения делят на две группы:

- *органические* (навоз, торф, навозная жижа, птичий помет, фекалии, компосты, зеленое удобрение);
- *минеральные* — азотные, фосфорные, калийные и другие промышленные удобрения, а их местных удобрений — зола.

Минеральные удобрения

Промышленные удобрения в зависимости от содержания основных питательных элементов делятся на:

- *простые*, или *односторонние* — удобрения, содержащие в своем составе лишь один из трех важнейших питательных элементов (N, P или K) — азотные, фосфорные, калийные;
- *сложные*, или *комбинированные* — удобрения, содержащие в своем составе два или три элемента: азотно-калийные, азотно-фосфорные, азотно-фосфорно-калийные (нитрофоски).

Важнейшие удобрения:

- *азотные* — аммиачная селитра, карбамид (синтетическая мочевина), сульфат аммония, хлористый аммоний, натриевая селитра, кальциевая селитра (усиливают рост стеблей и листьев);



- *фосфорные* — суперфосфат простой, суперфосфат двойной, фосфоритная мука, костяная мука (продлевают цветение, ускоряют созревание плодов);
- *калийные*: хлористый калий, сульфат калия, карбонат калия, сернокислый калий (усиливают рост корней, луковиц, клубней);
- *комплексные удобрения*: сульфатная нитрофоска, сернокислая нитрофоска, нитроаммофоска (N, P, K), аммофос, диаммофос (N, P), полифосфат калия, метафосфат калия (P, K).

Кроме N, P, K, требующихся растениям в значительных количествах, растениям необходимы и некоторые другие элементы, такие как бор, марганец, медь, молибден, цинк и другие. Эти элементы требуются не всем культурам и не на всех почвах в незначительных количествах. Они необходимы для получения высоких урожаев. Такие элементы получили название микроэлементов, а удобрения, их содержащие, — *микроудобрениями*. Микроудобрениями могут быть и отходы промышленности, и специально выпускаемые соединения.

Органические удобрения

Достоинством органических удобрений является, прежде всего, их комплексность. Они соединяют в себе и минеральные соли, и органические вещества, образующие при разложении не только минеральные соединений, но и много углекислого газа, то есть улучшают и корневое и воздушное питание растений.

Одним из основных органических удобрений является навоз — отход животноводства, состоящий из выделений животных и подстилки. Органические вещества навоза становится доступным растениям лишь после минерализации. Этот процесс протекает медленно, поэтому в течение нескольких лет растения обеспечиваются необходимыми им веществами.

Вместе с навозом в почву вносится не только бесчисленное количество микробов, но и важный источник их пищи, что усиливает энергию биологических процессов в ней.

Применение навоза одновременно улучшает корневое и воздушное питание культур. Но это еще не все. Органические вещества навоза способствуют увеличению содержания в почве гумуса.

Применение удобрений

Наиболее высокие прибавки урожая получают при правильном сочетании органических и минеральных удобрений, поскольку они взаимодополняют друг друга.

Польза от совместного применения или сочетания органических и минеральных удобрений заключается в том что:

- органические удобрения действуют медленно, минеральные быстро; для растений создаются лучшие условия питания в том случае, когда внесены обе группы удобрений;
- органические вещества поглощают излишки минеральных удобрений и затем постепенно отдают их;
- органические удобрения доставляют пищу полезным микробам, которые превращают ее в необходимые растениям соли
- органические удобрения улучшают структуру и свойства почвы.

Действие удобрений на растения зависит не только от их вида, состава, растворимости, но и от способа внесения в почву. Существует три способа применения удобрений:

- *Основное*. Его вносят перед вспашкой и заделывают в почву (навоз, торф и не менее двух третей минеральных удобрений, предназначенных для культуры). Основное удобрение растения используют для питания в течение большей части вегетационного периода.
- *Припосевное удобрение*. Вносится в небольших количествах при посеве семян, посадке клубней, корней, рассады. Оно снабжает растения хорошо доступной пищей в начале роста, когда корневая система еще слаборазвита. Поэтому в качестве припосевного удобрения используют легко растворимые в воде и быстро усваиваемые растениями вещества.
- *Подкормка* — внесение легкоусвояемых удобрений в сухом или растворенном виде во время роста растений. При подкормке обычно вносят вещества, наиболее необходимые растению в данный период его жизни.

Для правильного внесения удобрений необходимо знать состав почвы и потребность того или иного вида растений в питательных веществах.

3.1.4. Физиология корня

Рост корня

Корень обладает неограниченным ростом. Растет он верхушкой, на которой располагается апикальная меристема.

Возьмем 3-4 дневные проростки семян фасоли, нанесем на развивающийся корень тушью тонкие метки на расстоянии 1 мм друг от друга и поместим их во влажную камеру. Через несколько дней можно обнаружить, что расстояние между метками на кончике корня увеличилось, в то время как в более высоко расположенных участках корня оно не меняется. Этот опыт доказывает верхушечный рост корня (рис. 12).

Данный факт используется в практической деятельности человека. При пересадке рассады культурных растений проводят *пикировку* — удаление верхушки корня. Эта приводит к прекращению роста главного корня и вызывает усиленное развитие боковых корней (рис 13). В результате всасывающая площадь корневой системы значительно увеличивается, все корни располагаются в верхних наиболее плодородных слоях почвы, что приводит к увеличению урожайности растений.

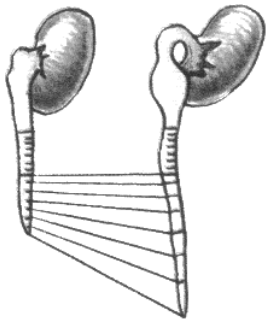


Рис. 12. Рост корня в длину.

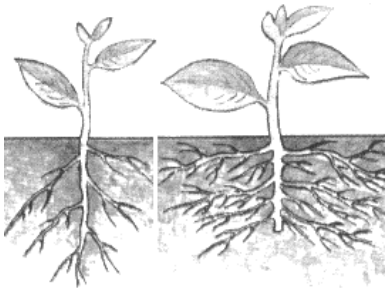


Рис. 13. Пикировка.

Поглощение корнем и передвижение воды и минеральных веществ

Поглощение из почвы и передвижение к наземным органам воды и минеральных веществ — одна из важнейших функций корня. Эта функция возникла у растений в связи с выходом на сушу. Строение корня приспособлено для поглощения воды и элементов питания из почвы. Вода попадает в тело растения через ризодерму, поверхность которой сильно увеличена благодаря наличию корневых волосков. В этой зоне корня формируется проводящая система корня — ксилема, необходимая для обеспечения восходящего тока воды и минеральных веществ.

Поглощение воды и минеральных веществ

Поглощение воды и минеральных веществ растением происходит независимо друг от друга, так как эти процессы основаны на различных механизмах действия. Вода проходит в клетки корня пассивно, а минеральные вещества поступают в клетки корня в основном в результате активного транспорта, идущего с затратами энергии.

Вода поступает в растение в основном по закону *осмоса*. Корневые волоски имеют огромную вакуоль, обладающую большим *осмотическим потенциалом,* который обеспечивает поступление воды из почвенного раствора в корневой волосок.

Горизонтальный транспорт веществ

Поглощению минеральных веществ способствует и выделение корнем различных органических кислот, переводящих неорганические соединения в доступную для поглощения корнями форму.

В корне поперечное движение воды и минеральных веществ осуществляется в следующем порядке: корневой волосок, клетки паренхимы коры, эндодерма, перицикл, паренхима осевого цилиндра, сосуды корня. Горизонтальный транспорт воды и минеральных веществ происходит по трем путям (рис. 14):

- *Путь через апопласт. Апопласт* — система, включающая в себя все межклеточные пространства и клеточные стенки. Данный путь является основным для транспорта воды и ионов неорганических веществ.

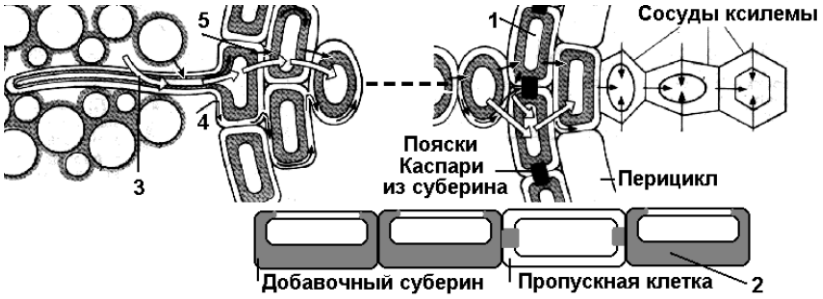


Рис. 14. Горизонтальный транспорт воды и минеральных веществ в корне:

1 — клетки эндодермы двудольных растений; 2 — клетки эндодермы однодольных растений; 3 — вакуолярный путь; 4 — апопластный путь; 5 — симпластный путь.

- *Путь через симпласт. Симпласт* — система протопластов клеток, соединенных посредством плазмодесм. Служит для транспортировки минеральных и органических веществ.
- *Вакуолярный путь.* Вода переходит из вакуоли в вакуоль через другие компоненты смежных клеток (плазматические мембраны, цитоплазма и тонопласт вакуолей). Этот путь используется исключительно для транспорта воды. Передвижение по вакуолярному пути в корне ничтожно мало.

В корне вода передвигается по апопласту до эндодермы. Здесь ее дальнейшему продвижению мешают водонепроницаемые клеточные стенки, пропитанные суберином (пояски Каспари). Поэтому вода попадает в стелу по симпласту через пропускные клетки (вода проходит через плазматическую мембрану под контролем цитоплазмы пропускных клеток эндодермы). Благодаря этому происходит регуляция движения воды и минеральных веществ из почвы в ксилему. В стеле вода уже не встречает сопротивления и поступает в проводящие элементы ксилемы.

Вертикальный транспорт веществ

Корни не только поглощают воду и минеральные вещества из почвы, но и подают их к надземным органам. Вертикальное перемещение воды происходит по мертвым клеткам, которые не способны толкать воду к листьям. Вертикальный транспорт воды и растворенных веществ обеспечивается деятельностью самого корня и листьев. Корень представляет собой нижний концевой двигатель, подающий воду в сосуды стебля под давлением, называемым корневым. Под *корневым давлением* понимают силу, с которой корень нагнетает воду в стебель. Корневое давление возникает главным образом в результате повышения осмотического давления в сосудах корня над осмотическим давлением почвенного раствора. Оно является следствием активного выделения клетками корня минеральных и органических веществ в сосуды. Величина корневого давления обычно — 1-3 атм.

Доказательство наличия корневого давления служит “плач растения” и гуттация.

“*Плач растения*” — это выделение жидкости из перерезанного стебля. Такую жидкость называют *пасокой*.

Гуттация — это выделение воды у неповрежденного растения через кончики листьев, когда оно находится во влажной атмосфере или при интенсивном поглощении воды и минеральных веществ из почвы.

Верхний концевой двигатель, обеспечивающий вертикальный транспорт воды — присасывающая сила листьев. Она возникает в результате *транспирации* — испарения воды с поверхности листьев. При непрерывном испарении воды создается возможность для нового притока воды к листьям. Сосущая сила листьев у деревьев может достигать 15-20 атм.

В сосудах ксилемы вода движется в виде непрерывных водяных нитей. При движении вверх молекулы воды сцепляются друг с другом (когезия), что заставляет их двигаться друг за другом. Кроме того, молекулы воды способны прилипать к стенкам сосудов (адгезия). Таким образом, поднятие воды по растению осуществляется благодаря верхнему и нижнему двигателям водного тока и силам сцепления молекул воды в сосудах. Основной движущей силой является транспирация.

Запасающие корни

Часто корень выполняет функцию накопления запаса питательных веществ. Такие корни называют запасающими. От титпичных корней они отличаются сильным развитием запасающей паренхимы, которая может находиться в первичной (у однодольных) или вторичной коре, а также в древесине или сердцевине (у двудольных). Среди запасающих корней различают корневые клубни и корнеплоды.

- Корневые клубни характерны как для двудольных, так и для однодольных растений, и образуются в результате видоизменения боковых или придаточных корней (чистяк, ятрышник, любка). Вследствие ограниченного роста в длину они могут иметь овальную, веретеновидную форму и не ветвятся. У большинства видов двудольных и однодольных клубень является лишь частью корня, а на остальном протяжении корень имеет типичное строение и ветвится (батат, георгина, лилейник).
- Корнеплод образуется, в основном, в результате утолщения главного корня, но его образовании принимает участие и стебель (рис. 15).

  Корнеплоды характерны и для многих культурных овощных, кормовых и технических двулетних растений, и для дикорастущих травянистых многолетних растений (цикорий, одуванчик, скорцонер, женьшень, мак восточный).

  Чаще всего корнеплоды образуются в результате вторичного утолщения корней (морковь, пастернак, петрушка, сельдерей, репа, редька, редис). При этом запасающая

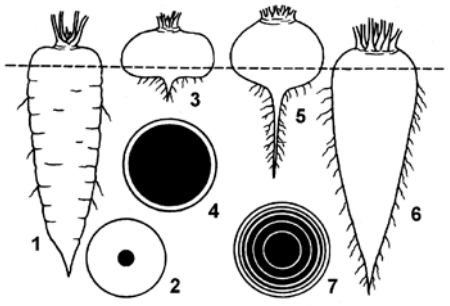


Рис. 15. Корнеплоды:

1, 2 — морковь, 3, 4 — репа; 5, 6, 7 — свекла. Горизонтальный пунктир показывает границу стебля и корня, черным цветом обозначена ксилема.

ткань может развиваться как в ксилеме, так и в флоэме. В утолщении главного корня может принимать участие и перицикл, формируя добавочные камбиальные кольца (у свеклы).

3.2. Побег и системы побегов

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

- *вегетативные побеги* — побеги, выполняющие в типичном случае функцию воздушного питания;
- *генеративные побеги* (в том числе и цветок) — побеги, обеспечивающие размножение.

В ряде случаев побеги, видоизменяясь, могут выполнять и другие функции: увеличение общей поверхности растения за счет ветвления, накопление запаса питательных веществ, вегетативное размножение и т.д.

3.2.1. Морфология побега

Внешнее строение побега

Чаще всего побеги имеют *метамерное* (членистое) строение, то есть в нем хорошо выражены повторяющиеся части — *метамеры*. Они состоят из узлов с отходящими от них листьями и почками и расположенных под ними междоузлий (рис. 16). *Узлом* называют участок стебля, от которого отходит лист (или листья). Участок стебля между двумя соседними узлами называют *междоузлиями*. В зависимости от степени развития междоузлий различают:

- *Укороченные побеги* — побеги со слабо развитыми короткими междоузлиями, у которых узлы сильно сближены (плодушки яблони, груши, смородины). К укороченным побегам относятся и побеги, несущие близко расположенные листья, называемые *розеткой* (одуванчик, примула).
- *Удлиненные побеги* — побеги с длинными междоузлиями (вегетативные побеги яблони, груши). Удлиненные побеги могут состоять из одного сильно вытянутого в длину междоузлия, заканчивающегося цветком или соцветием. Такой побег называют *цветочной стрелкой* (лук, тюльпан).

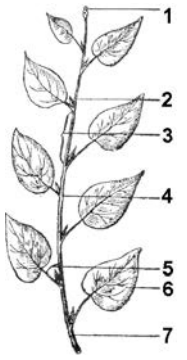


Рис. 16. Строение побега:

1 — верхушечная почка; 2 — пазушная почка; 3 — междоузлие; 4 — узел; 5 — пазуха листа; 6 — лист; 7 — стебель.

Угол, образующийся между стеблем и листом, называют *пазухой листа*.

На побеге можно обнаружить *почечные кольца* — следы от почечных чешуй и *листовой рубец* — след, остающийся на стебле после опадания листа.

По характеру расположения в пространстве побеги бывают (рис. 17):

- *прямостоячие* — побеги с растущим вертикально вверх стеблем (тополь, овес, подсолнечник);
- *приподнимающиеся* — побеги, сначала растущие в горизонтальном, а затем вертикальном направлении (лапчатка метельчатая, сабельник болотный);
- *стелющиеся* — растущие более или менее горизонтально (клюква, лапчатка гусиная);
- *ползучие* — побеги, похожие на стелющиеся, но в отличие от них укореняющиеся с помощью придаточных корней, образующихся в узлах (земляника, живучка ползучая);
- *вьющиеся* — побеги, способные обвиваться вокруг других растений или каких либо опор (вьюнок полевой, хмель);
- *лазающие* — побеги, имеющие приспособления (усики, присоски, крючки и т.д.) для удержания на опорах или на других растениях (горох, виноград, плющ).

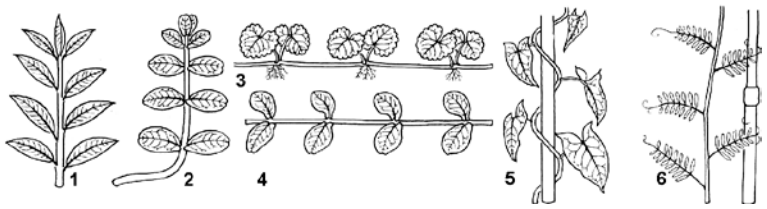


Рис. 17. Типы побегов:

1 — прямостоячий; 2 — приподнимающийся; 3 — ползучий; 4 — стелющийся; 5 — вьющийся; 6 — лазающий.



Почки

Помимо листьев, на стеблях располагаются почки. Почка представляет собой укороченный зачаточный побег.

По составу и функции почки бывают (рис. 18):

- *Вегетативные* почки, из которых развиваются побеги с листьями (у большинства растений). Внутри почки находится зачаточный стебель, заканчивающийся конусом нарастания и зачаточные листья. В пазухах зачаточных листьев закладываются зачатки пазушных почек.
- *Генеративные* (цветочные, репродуктивные) — почки, из которых развиваются цветки или соцветия (ива, форзиция), то есть они содержат только зачаток цветка или соцветия.
- *Вегетативно-генеративные* (смешанные) — почки, из которых развиваются облиственные побеги с цветками (яблоня, груша, сирень). Эти почки похожи на вегетативные, но конус нарастания превращен в зачаточный цветок или соцветие.

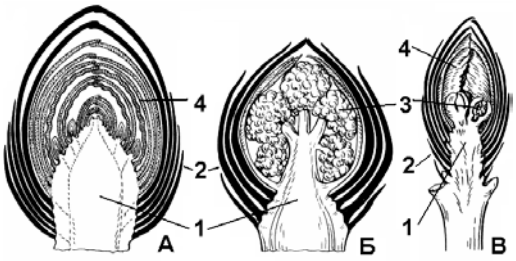


Рис. 18. Виды почек:

А — вегетативная почка; Б — генеративная почка; В — вегетативно-генеративная почка; 1 — зачаточный стебель; 2 — почечные чешуи; 3 — зачаточные цветки; 4 — зачаточные листья.

По местоположению на стебле почки бывают:

- *Верхушечные* — почки, находящиеся на концах главного и боковых побегов. За счет деления клеток конуса нарастания этих почек происходит удлинение побегов.
- *Боковые* — почки, дающие побеги следующего порядка ветвления.

Различают:

- *пазушные почки* — почки, развивающиеся в пазухах листьев;
- *придаточные почки* — любые не верхушечные и не пазушные почки; они возникают на взрослых частях стебля, корня и листа из внутренних тканей.

3.2.2. Развитие побега из почки

У большинства растений умеренной зоны развитие побегов из почки носит периодический характер. У деревьев и кустарников, многих многолетних трав это происходит один раз в год — весной или рано летом. Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, называют *годичными побегами* или *годичными приростами*.

Развитие побега из почки начинается в разрастания листовых зачатков и роста междоузлий. Почечные чешуи быстро засыхают и отпадают при развертывании почки. От оснований чешуек на побегах остаются рубцы, так называемые *почечные кольца*. Они располагаются на границе годичных приростов.

Развитие побега из почки происходит за счет деятельности верхушечной и вставочной меристем. Верхушечная меристема побега — *конус нарастания* — находится внутри почки.

3.2.3. Образование системы побегов. Ветвление

Первый (главный) побег развивается из зародышевого побега. У большинства растений, кроме главного стебля, имеются боковые.

Ветвление — образование системы разветвленных осей. За счет ветвления происходит увеличение поверхности растения.

Обычно побег растет в длину своей верхушкой за счет деятельности верхушечной меристемы. У некоторых растений удлинение побегов происходит благодаря наличию вставочной меристемы (злаковые растения). Нарастание побегов может быть:

- *моноподиальным* — если побег неопределенно долго растет за счет одной и той же верхушечной меристемы;
- *симподиальным* — если верхушечная меристема функционирует ограниченное время (как правило, в течение одного вегетационного периода) и на следующий сезон удлинение побега происходит за счет меристемы ближайшей боковой почки.

Ветвление побега может быть двух типов (рис. 19):

- *Верхушечное* — ветвление, при котором конус нарастания делится на две (*дихотомическое*), три (*тритомическое*) или много (*политомическое*) частей, каждая из которых дает одинаковые или почти одинаковой ветви (мхи, плауны).
- *Боковое* — ветвление, при котором система побегов возникает за счет их развития из боковых почек. Оно может быть:
  - *Моноподиальным*, если конус нарастания функционирует многие годы (верхушечная почка сохраняется на протяжении всей жизни растения и нарастание главного побега в длину происходит неопределенно долго). Пазушные почки дают начало боковым ветвям (ель, подорожник).
  - Симподиальным, если верхушечная почка ежегодно отмирает, а ей на смену приходит одна из ближайших боковых почек, из который развивается побег, принимающий направление и внешний вид главного побега (береза, тополь). Вариантом симподиального ветвления является *ложнодихотомическое*: верхушечная почка отмирает, а две супротивно расположенные боковые почки образуют два верхушечных побега (конский каштан, сирень).

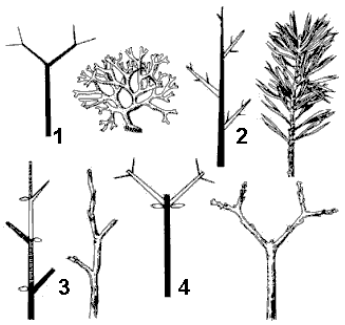


Рис. 19. Ветвление побегов:

1 — верхушечное дихотомическое; 2 — боковое моноподиальное; 3 — боковое симподиальное; 4 — боковое симподиальное (ложнодихотомическое).

Главный и боковые побеги построены и растут одинаково. Главный стебель называют *осью первого порядка*, а побеги, развивающиеся из пазушных почек, — *осями второго, третьего* и т.д. *порядка*.

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

3.2.4. Видоизменения побега

Побег — многофункциональный и лабильный (изменчивый) орган растения. Основной тип побега зеленого растения — *надземный ассимилирующий побег*. На своей оси он несет нормальные зеленые листья. При смене функций может меняться внешний облик и характер роста побегов. В зависимости от характера роста различают *удлиненные* и *укороченные побеги*. При старении ассимилирующие побеги утрачивают функцию фотосинтеза и выполняют только опорную, проводящую или запасающую функцию. Лишенные листьев оси у деревьев называют *стволом* или *сучьями*, у кустарников — *стволиками*.

Видоизменения побега возникают в связи с приобретением им специальных, дополнительных функций. В основном видоизменения носят приспособительный характер и связаны с накоплением запаса питательных веществ, вегетативным размножением, защитой от поедания животными и др.

Различают надземные и подземные видоизменения побегов (рис. 20).

- Надземные видоизмененные побеги:
  - *Надземные столоны*. *Столоны* — побеги с длинными тонкими междоузлиями и чешуевидными бесцветными, реже зелеными листьями (костяника, лютик ползучий). Недолговечны, служат для вегетативного размножения и расселения. Столоны земляники называют усами.
  - *Колючки*. Выполняют главным образом защитную функцию. Могут быть простыми (неветвящимися) и сложными (ветвящимися) (терн, абрикос, облепиха, лимон, боярышник).
  - *Усики.* Развиваются у растений с тонким и слабым стеблем, не способным самостоятельно поддерживать вертикальное положение (арбуз, виноград, циссус).
  - *Кладодии и филлокладии* — видоизмененные боковые побеги, выполняющие функцию листьев. Листья либо редуцированы, либо видоизменены в колючки.

- *Кладодии* — боковые побеги с зелеными плоскими длинными стеблями, способными к неограниченному росту (спаржа, некоторые кактусы).
- *Филлокладии* — боковые побеги с зелеными плоскими короткими стеблями (похожи на листья), имеющие ограниченный рост (иглица). На них образуются чешуевидные листья и соцветия.

- *Стеблевые суккуленты* — мясистые побеги кактусов, молочаев. Выполняют водозапасающую и ассимиляционную функции. Стебли колонновидные, шаровидные или плоские (имеют вид лепешек). Возникают в связи с редукцией или метаморфозом листьев.

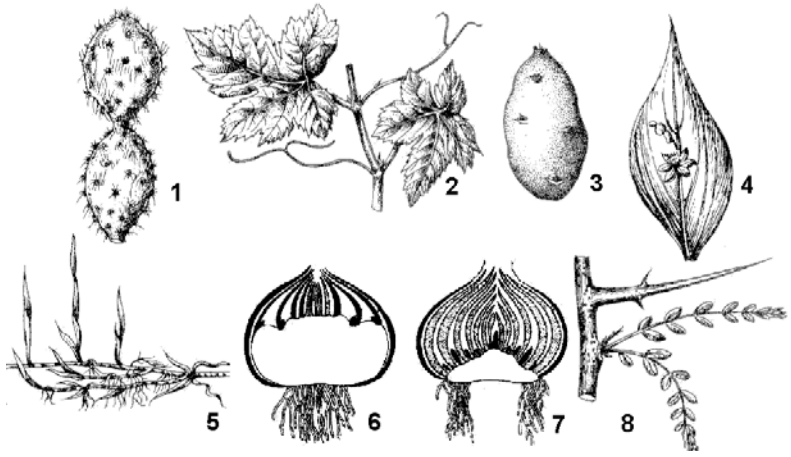


Рис. 20. Видоизменения побегов:

1 — стеблевой суккулент; 2 — усик; 3 — клубень; 4 — филлокладия; 5 — корневище; 6 — клубнелуковица; 7 — луковица; 8 — колючка.

- Подземные видоизмененные побеги.
  - *Корневище* — многолетний подземный (иногда полупогруженный) побег (ландыш, пырей ползучий, валериана и др.). Выполняет функции возобновления, вегетативного размножения и накопления запаса питательных веществ. Внешне напоминает корень, но состоит из метамеров, имеет верхушечную и пазушные почки, редуцированные листья в виде бесцветных чешуй. Узлы обнаруживаются по листовым рубцам и остаткам сухих листьев или по живым чешуевидным листьям. Из стеблевых узлов развиваются придаточные корни. Запасные питательные вещества откладываются в стеблевой части побега.
  - *Клубень* — видоизмененный побег, состоящий из одного или нескольких метамеров, стебель которого сильно утолщен. Выполняет запасающую функцию, может быть органом возобновления многолетних растений, часто служит для вегетативного размножения. Клубень представляет собой утолщения подземного побега (картофель, топинамбур, настурция клубненосная). Формирование клубня происходит на верхушке подземного столона за счет деятельности верхушечной меристемы. Верхушечная почка столона утолщается, ее ось разрастается. Маленькие пленчатые чешуевидные листья быстро отмирают и опадают, а на их месте образуются листовые рубцы — *бровки*. В пазухе каждого листа в углублениях возникают группы из трех-пяти почек — *глазков*. Почки располагаются на клубне спирально. Среди почек различают верхушечные и боковые. На поперечном срезе клубня картофеля можно обнаружить 4 слоя: перидерму, камбий, древесину и сердцевину.
  - *Луковица*. Представляет собой укороченный, главным образом подземный побег (лук, чеснок, лилии). Стеблевая часть луковицы (*донце*) с сильно укороченными междоузлиями несет многочисленные сочные видоизмененные листья — чешуи. Наружные чешуи быстро истощаются, подсыхают и выполняют защитную функцию. В сочных чешуях откладываются запасные питательные вещества. В пазухах луковичных чешуй находятся почки, из которых формируются надземные побеги или новые луковицы. На донце образуются придаточные корни. Луковица может быть однолетней (лук, кандык) и многолетней (нарцисс, гиацинт).
  - *Клубнелуковица*. Представляет собой укороченный побег, внешне похожий на луковицу (гладиолус, шафран, безвременник). Является промежуточной формой между клубнем и луковицей. Основную массу клубнелуковицы составляет утолщенная стеблевая часть, покрытая чешуевидными сухими листьями. Образуется клубнелуковица путем разрастания и утолщения одного или нескольких междоузлий. Фактически клубнелу-

ковица — это облиственный клубень. На оси клубнелуковицы хорошо заметны узлы, междоузлия и пазушные почки.

3.2.5. Стебель — осевой орган побега

Общая характеристика стебля

Стеблем называют ось побега, несущую на себе листья, почки, цветы и плоды.

Основные функции:

- опорная;
- проводящая;
- запасающая.

Дополнительные функции:

- орган вегетативного размножения;
- орган фотосинтеза.

Стебель, как и корень, развивается из зародыша семени, характеризуется радиальной симметрией и неограниченным ростом. Но в отличие от корня стебель обладает свойством отрицательного геотропизма.

Продолжительность жизни стеблей различна. У основной массы травянистых растений стебли живут в течение одного вегетационного периода (лен, гречиха, горох), у эфемеров и эфемероидов — от 2-6 недель до 5-6 месяцев (мокрица, бурачок пустынный, пролеска сибирская, тюльпаны). Наибольшая долговечность характерна для стеблей древесных растений: яблоня — до 200, сосна — до 500, дуб, ель — до 1200, кипарис — до 3000, секвойя — до 5000, драцена, баобаб — до 6000 лет.

Размеры стеблей колеблются в широких пределах: у ряски — несколько мм, а у ротанговой пальмы-лианы — до 300 м.

Выделяют два основных типа стебля:

- *деревянистый* — обычно многолетний, утолщающийся неопределенно долго, образованный одревеснева-ющими тканями (береза, виноград, смородина);
- *травянистый* — обычно существующий один вегетационный период, как правило, не утолщающийся (или слабо утолщающийся) и неодревесневающий (или слабо одревесневающий) (крапива, лебеда).

Анатомия стебля

Анатомическое строение стебля более разнообразно, чем у корня. Оно может быть первичным и вторичным. Рассмотрим строение стебля древесного двудольного растения.

Стебли двудольных растений характеризуются следующими особенностями:

- первичное строение рано сменяется вторичным;
- кроме эпидермы, развиваются вторичные покровные ткани — перидерма и корка;
- первичная кора хорошо развита и дифференцирована;
- проводящие пучки расположены упорядоченно;
- проводящие пучки открытого типа (имеют камбий).

Рассмотрим строение древесного стебля двудольного растения на примере стебля липы (рис.21).

Эпидерма, перидерма и первичная кора

Молодые (однолетние) побеги липы покрыты эпидермой. На поперечном срезе заметны первичная кора, флоэма, камбий, вторичная ксилема, примыкающая к первичной ксилеме, окружающей сердцевину. Уже летом под эпидермой закладывается пробковый камбий — феллоген. Он откладывает наружу клетки пробки, а внутрь — клетки феллодермы. Пробка, феллоген и феллодерма образуют общий вторичный покров — перидерму. Под некоторыми устьицами закладываются чечевички. У двух-трехлетней ветви липы под перидермой находятся кора (первичная и вторичная), камбий, древесина и сердцевина.

Камбий

Большая часть стебля образована тканями, возникшими в результате деятельности камбия, располагающегося между вторичной корой и древесиной. Именно благодаря ему происходят вто-

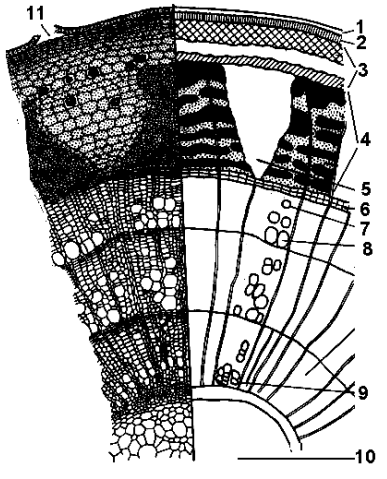


Рис. 21. Внутреннее строение стебля липы:

1 — эпидерма; 2 — пробка; 3 — первичная кора; 4 — луб; 5 — сердцевинный луч; 6 — камбий; 7 — осенний сосуд; 8 — весенний сосуд; 9 — первичная древесина; 10 — сердцевина; 11 — чечевичка.

ричные изменения в строении стебля. (соотношение 4:1 соответственно Обычно внутрь камбий откладывает большее число производных, чем наружу). Весной клетки камбия активно делятся, с приближением осени деятельность камбия ослабевает, и зимой он вступает в период покоя.

Кора Все ткани, лежащие кнаружи от камбия, называют *корой*, которая образована флоэмой (лубом) и сердцевинными лучами. На срезах сердцевинные лучи имеют вид светлых треугольников. Они чередуются с трапецевидными участками флоэмы. В виде узких лент сердцевинные лучи продолжаются в ксилеме (древесине). По ним в радиальном направлении осуществляется передвижение питательных веществ. К осени в них накапливаются крахмал и масло, которые расходуются весной.

Состав флоэмы липы неоднороден. Луб образован ситовидными трубками, клетками-спутницами, лубяной паренхимой и лубяными волокнами. По ситовидным трубкам происходит передвижение веществ, образованных в листьях в процессе фотосинтеза. В лубяной паренхиме накапливаются питательные вещества, которые весной гидролизуются и расходуются растением. Лубяные волокна обеспечивают прочность.

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

В результате периодической деятельности камбия в древесине образуются *годичные кольца* — прирост древесины за один вегетационный период. Весной камбий откладывает широкопросветные и тонкостенные сосуды и трахеиды, к которым примыкают клетки древесной паренхимы. Осенью в древесине преобладают узкопросветные и толстостенные сосуды, трахеиды и древесные волокна. Переход от весенней древесины к осенней постепенный, от осенней к весенней всегда резкий. Весенняя древесина более светлая, чем осенняя. Поэтому между годичными кольцами возникает хорошо заметная граница. По годичным кольцам можно определить возраст дерева. Ширина годичных колец неодинакова: в благоприятные годы образуются более широкие кольца, чем в неблагоприятные. У тропических растений, растущих непрерывно в течение года, годичные кольца не образуются.

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

Транспорт веществ по стеблю

Одна из основных функций стебля — транспорт воды, минеральных и органических веществ.

Транспорт воды и минеральных веществ Вода и минеральные вещества поглощаются растением из почвы корнями поступают в сосуды и трахеиды ксилемы стебля. (Механизм транспорта см. в теме "Корень").

Транспорт органических веществ Главное направление перемещения метаболитов — отток продуктов фотосинтеза (*ассимилятов*) от листьев в другие органы растения. Функцию транспорта органических веществ выполняет флоэма, основные элементы которой (ситовидные трубки и клетки-спутницы) образуют единую транспортную систему.

Доказательством транспорта органических веществ служат опыты с "кольцеванием" стеблей древесных растений, впервые проведенные в XVII итальянцем Марчелло Мальпиги. Если на фотосинтезирующем дереве срезать кольцо коры, то над ним будет происходить образование утолщения (кора набухает). Это свидетельствует о накоплении продуктов ассимиляции, передвигающихся от листьев вниз по флоэме.

По флоэме растворенные органические вещества перемещаются в двух направлениях — вверх и вниз (в отличие от ксилемы, по которой вода и минеральные вещества транспортируются только вверх). По-видимому, одновременный разнонаправленный ток органических веществ осуществляется по разным ситовидным трубкам.

3.2.6. Лист — боковой орган побега

Лист — боковой (латеральный) орган, характеризующийся ограниченным ростом.

Как правило, лист — плоский дорсовентральный (разносторонний) орган: верхняя (брюшная) и нижняя (спинная) стороны построены различно.

Лист растет только в ограниченный период времени своим основанием путем вставочного роста (однодольные) или всей поверхностью (двудольные).

У большинства растений лист живет, как правило, в течение одного вегетационного периода, а у вечнозеленых — 1-5 лет (иногда 10-15 лет, как у ели, араукарии). У однолетних растений продолжительность жизни листа примерно равна длительности жизни стебля, у многолетних — значительно короче.

Главные функции листа:
- ▣ фотосинтез;
- ▣ газообмен;
- ▣ транспирация.

Дополнительные функции листа:
- ▣ запасающая (сочные чешуи луковицы);
- ▣ вегетативное размножение (бегония);
- ▣ защитная (колючки кактуса).

Морфология листа

Основные части листа

Лист большинства растений состоит из пластинки, черешка, прилистников основания (рис.22).

Листовая пластинка

Листовая пластинка — расширенная, обычно плоская часть листа, выполняющая функции фотосинтеза, транспирации и газообмена.

По форме листовые пластики бывают: округлые (настурция), овальные (лещина древовидная), элиптические (яблоня лесная), яйцевидные (сирень), линейные (пшеница), ланцетные (ива) и т.д. В основе классификации листьев по форме листовой пластинки лежит соотношение длины и ширины пластинки и местоположение наибольшей ширины. Отдельно выделяют также:
- ▣ стреловидный лист — лист, у которого боковые лопасти в нижней части листовой пластинки расходятся под острым углом к черешку (стрелолист);
- ▣ копьевидный лист — лист, у которого лопасти отходят под прямым или тупым углом (щавель).

Форма края листовой пластинки (рис. 23) бывает: цельнокрайной (сирень), зубчатой (крапива), пильчатой (липа), городчатой (будра), выемчатой (осина) и т.д.

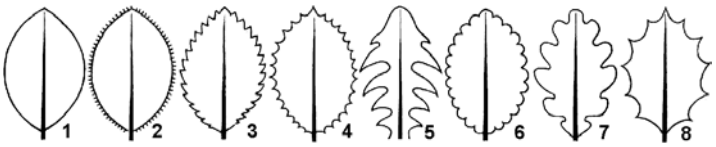


Рис. 23. Форма края листовой пластинки:

1 — цельнокрайный; 2. — реснитчатый; 3 — пильчатый; 4 зубчатый; 5 — струговидный; 6 — городчатый; 7 — волнистый; 8 — выемчатый.

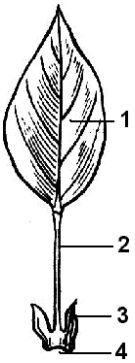


Рис. 22. Внешнее строение листа:

1 — листовая пластинка; 2 — черешок; 3 — прилистники; 4 — основание листа.

Если надрезанность края не превышает одной четверти ширины полупластинки, то листья называют *цельными* (сирень, береза). Если же надрезанность пластинки больше, то такие листья называются *расчлененными* (смородина, одуванчик). По степени расчленения листовой пластинки различают (рис. 24):
- ▣ *лопастные* листья — выемки не доходят до половины полупластинки (огурец, дуб);
- ▣ *раздельные* листья — выемки заходят глубже половины полупластинки (лютик, герань);
- ▣ *рассеченные* листья— выемки достигают главной жилки листа (картофель, гусиная лапка).

Расчленение листовой пластинки может быть пальчато-лопастные (клен), пальчато-раздельные (клещевина) и пальчато-рассеченные (лютик) листья, а также перисто-лопастные (дуб), перисто-раздельные (полынь) и перисто-рассеченные (тысячелистник).

Черешок

Черешок — суженная часть листа, соединяющая листовую пластинку с основанием и регулирующая положение листа по отношению к свету. Листья с черешками называют *черешковыми*, без черешков — *сидячими*.

Основание листа

Основание листа — нижняя часть листа, примыкающая к стеблю (рис. 25). Часто

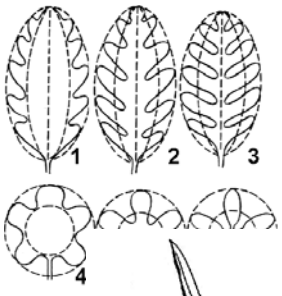


Рис. 24. Р

1 — перисто- раздельный; рассеченный; 5 — пальчато то-рассеченн

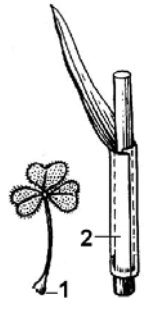


Рис. 25. Основание листа:

1 — листовая подушечки; 2 — влагалище



слабо развита. Защищает верхушечные и пазушные почки во время их развития. Одной из форм является *листовое влагалище* — расширенное основание листа в виде трубки, охватывающее часть стебля (пшеница, лук-порей).

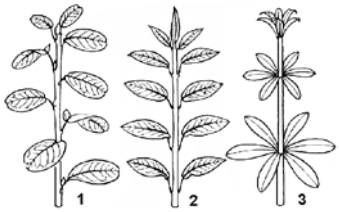
Прилистники

Прилистники — листовидные образования у основания листа, которые служат для защиты молодого листа и пазушной почки. Встречаются не у всех растений. У большинства растений у взрослых листьев прилистники отсутствуют (дуб, береза, черемуха). Иногда прилистники достигают значительного развития, их размеры превышают размеры листовых пластинок (горох). В этом случае прилистники выполняют роль фотосинтезирующих органов.

Листорасположение

Листорасположение — порядок размещения листьев на оси побега (рис. 26). Может быть:

- *очередное, или спиральное* — на каждом узле располагается по одному листу, причем основания листьев можно соединить условной спиральной линией, растянутой вдоль оси побега (береза, липа);
- *супротивное* — от узла отходят два сидящих друг против друга листа (клен, сирень);
- *мутовчатое* — от узла отходит более двух листьев (олеандр, вороний глаз).



1 -
—

Классификация листьев

Различают листья простые и сложные. Листья, имеющие одну пластинку (цельную или выемчатую), называются *простыми*. Простые листья при
листопаде опадают целиком или вообще не опадают (у большинства травянистых растений). Такие листья свойственны подавляющему большинству растений (береза, клен, одуванчик).

Сложные листья- — листья, состоящие из нескольких четко обособленных листовых пластинок (листочков), каждый из которых своим черешком прикреплен к общему черешку (рахису). Часто сложный лист опадает по частям: сначала листочки, а потом черешок.

В зависимости от расположения листочков различают (рис. 27):

- *Перистосложные* листья — листья, у которых листочки располагаются по бокам рахиса. Когда верхушка рахиса заканчивается одним непарным листочком, такие листья называются *непарноперистыми* (шиповник, акация белая). У *парноперистого* листа все листочки имеют себе пару (горох, акация желтая).
- *Пальчатосложные* листья — листья, у которых листочки располагаются не по длине рахиса, а лишь на его верхушке в одной плоскости (каштан, люпин).

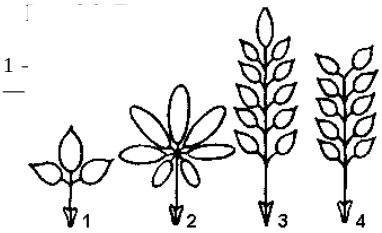


Рис. 27. Сложные листья:

1 — тройчатосложный; 2 — пальчатосложный; 3 — непарноперистосложный; 4 — парноперистосложный.

Частным случаем сложного листа является *тройчатый* лист — лист, имеющий только три листочка (клевер, кислица).

Рахис сложных листьев может образовывать боковые ответвления, тогда возникают дважды- , трижды- четыреждыперистосложные листья. Например, у мимозы дваждыперистосложный лист.

Жилкование листьев

Жилкование — это система проводящих пучков в листовых пластинках.

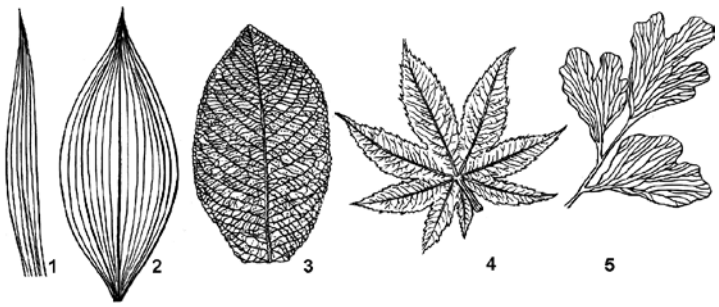


Рис. 28. Жилкование листьев:

1 — параллельное; 2 — дуговое; 3 — сетчатое с перистым расположением основных жилок; 4 — сетчатое с пальчатым расположением основных жилок; 5 — дихотомическое.

Характер расположения жилок и форма листовых пластинок тесно взаимосвязаны (рис. 28). Различают:

- *простое жилкование* — листовую пластинку от основания до верхушки пронизывает только одна жилка (мхи, плауны);
- *дихотомическое жилкование* — листовую пластинку пронизывают вильчато разветвленные жилки (гинкго);
- *дуговое жилкование* — листовую пластинку от основания до верхушки пронизывает несколько одинаковых жилок, располагающихся дугообразно (ландыш, чемерица);
- *параллельное жилкование* — листовую пластинку от основания до верхушки пронизывает несколько одинаковых жилок, располагающихся строго параллельно (рожь, осока);
- *сетчатое жилкование* — обычно из черешка в листовую пластинку входит одна жилка, которая затем дает ответвления — боковые жилки, образующие густую сеть. Сетчатое жилкование может быть перистым и пальчатым.

Анатомия листа

Микроскопическое строение листа сходно у многих растений (рис. 29). На поперечном срезе листовой пластинки видно, что сверху и снизу лист покрыт эпидермой (кожицей). Поверх эпидермы располагается слой кутина. Как правило, на верхней эпидерме почти полностью отсутствуют устьица. Нижняя поверхность листа покрыта эпидермой с множеством устьиц. На 1 мм^2 листа приходится от 50 до 500 устьиц. У плавающих на поверхности воды листьев устьица располагаются на верхней эпидерме, а у погруженных листьях обычно отсутствуют.

Между верхней и нижней эпидермой располагается мезофилл, образованный столбчатой и губчатой хлоренхимой. Столбчатая хлоренхима располагается под верхней кожицей листа. В основном в ней осуществляются процессы фотосинтеза. У растений средних широт (огурец, клевер) столбчатая паренхима обычно образована одним рядом клеток, у южных растений чаще образуется 2-3 ряда.

Ближе к нижней эпидерме располагается губчатая хлоренхима,
осуществляющая преимущественно функции газообмена и транспирации. Клетки губчатой хлоренхимы принимают участие и в фотосинтезе, но в меньшей слабой степени, чем клетки столбчатой паренхимы, так как число хлоропластов в них в 2 -6 раз меньше.

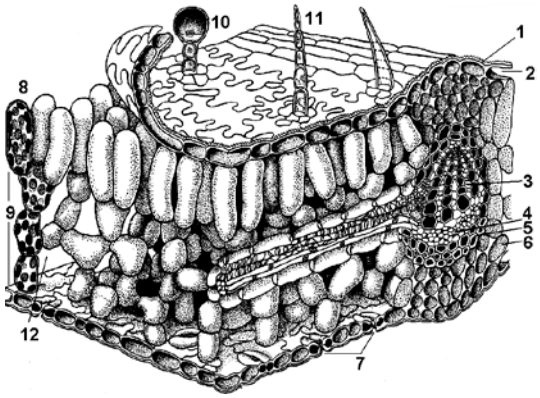


Рис. 29. Внутреннее строение листа:

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

Жилки образуют проводящую систему листа. В жилках имеются проводящие пучки (одним или несколькими). Большинство пучков закрытые, лишь более крупные могут быть отрытыми, но камбий развит слабо. Камбиальная активность наиболее сильно выражена у вечнозеленых растений.

В проводящих пучках ксилема обращена к верхней стороне листа, а флоэма — к нижней. Крупные проводящие пучки образованы сосудами и ситовидными трубками. В мелких пучках сосуды сменяются трахеидами, а ситовидные трубки — паренхимными клетками. Обычно проводящие пучки окружены обкладкой из паренхимы — *обкладочной паренхимой*. Обкладка увеличивает площадь контакта мезофилла с проводящими элементами ксилемы и флоэмы.

Проводящие пучки выполняют и механическую функцию. Крупные жилки, как правило, окружены склеренхимой.

Функции листа

Фотосинтез

Одна из основных функций листа — фотосинтез. Сущность фотосинтеза заключается в том, что зеленые растения поглощают солнечную энергию и из воды и углекислого газа при участии минеральных веществ создают сложные органические соединения.

Фотосинтез — сложный, многоступенчатый процесс. Он представляет собой последовательную цепь окислительно-восстановительных реакций, часть которых идет с непосредственным использованием света, другая

же света не требует. Таким образом, весь процесс фотосинтеза можно разделить на две фазы: световую и темновую.

Световая фаза фотосинтеза

В световой фазе фотосинтеза происходит активирование молекул хлорофилла за счет энергии солнечного света. Избыточная энергия молекул хлорофилла используется на синтез АТФ и фотолиз (расщепление) воды на ионы H^+ и OH^-. Эти процессы носят ферментативный характер и происходят с участием системы переносчиков электронов. Атомы водорода участвуют в восстановлении НАДФ, а ионы OH^-, взаимодействуя друг с другом, образуют молекулярный кислород и воду. Молекулярный кислород выделяется в атмосферу, а АТФ и НАДФ·H_2 используются для восстановления углерода в темновой фазе фотосинтеза.

Темновая фаза фотосинтеза

Темновая фаза фотосинтеза включает реакции, идущие за счет энергии, накопленной в световую фазу или при дыхании. В темновой фазе фотосинтеза выделяют несколько этапов:

- фиксация CO_2 рибулозобифосфатом;
- перенос активного водорода на соединение, в котором фиксирована поглощенная молекула CO_2;
- восстановление акцептора CO_2;
- образование сахаров.

(Подробнее о процессе фотосинтеза см. раздел "Общая биология").

Дыхание

Дыхание — одна из важнейших сторон обмена веществ. Оно служит источником энергии, необходимой для осуществления всех процессов жизнедеятельности растения.

Как и любой орган, лист интенсивно дышит, то есть поглощает кислород и выделяет углекислый газ. Причем процесс дыхания осуществляется постоянно, как на свету, так и в темноте. Если поместить в сосуд свежесрезанные листья, плотно закрыть его и поставить в темное теплое место, то на следующий день можно обнаружить, что состав воздуха в сосуде изменился. Если поместить в него свечу, то она погаснет, а известковая вода мутнеет. Этот простой опыт доказывает, что в сосуде уменьшилось количество кислорода и увеличилось количество углекислого газа, то есть листья дышат (рис. 30).



Рис. 30. Дыхание листа.

В отличие от фотосинтеза, во время дыхания происходит освобождение энергии, органические вещества окисляются, и происходит выделение углекислого газа.

Дыхание представляет собой цепь окислительно-восстановительных реакций, катализируемых ферментами. Эти реакции протекают в митохондриях клеток. (Механизм клеточного дыхания см. раздел "Общая биология").

Транспирация

Под *транспирацией* понимают испарение воды листьями (рис. 31). Транспирация обеспечивается рядом анатомических и физиологических механизмов и поэтому является физиологическим процессом, в отличие от чисто физического испарения воды.

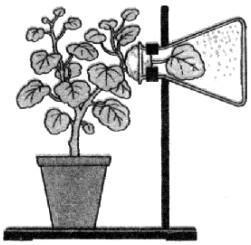


Рис. 31. Испарение воды листьями.

Значение транспирации очень велико, так как обеспечивает

- терморегуляцию растения;
- деятельность верхнего концевого двигателя водного тока.

Различают два вида транспирации — кутикулярную и устьичную.

Кутикулярная транспирация

Кутикулярная транспирация представляет собой процесс испарения воды с поверхности кутикулы, покрывающей лист. Кутикулярная транспирация составляет порядка 10-20% общего испарения воды взрослыми листьями.

Устьичная транспирация

Под *устьичной транспирацией* понимают процесс испарения воды листьями с помощью особых структур — устьиц. Устьичная транспирация является основным механизмом водообмена между растением и атмосферой.

Процесс устьичной транспирации можно разделить на 3 основные этапа:

- испарение воды с поверхности клеток в межклетники;
- выход паров воды из межклетников через устьичную щель;
- диффузия паров воды от поверхности листа в более далекие слои атмосферы.

В настоящее время общепризнана гипотеза устьичных движений, связанная с перераспределением ионов калия между замыкающими и сопутствующими клетками, приводящим к перемещению воды. Причем основную

роль в создании осмотического давления в замыкающих клетках играют ионы калия, которые закачиваются в них, и образующаяся на свету глюкоза.

Определенную роль играет и концентрация CO_2. Избыток CO_2, по-видимому, вызывает подкисление цитоплазмы. Это приводит к изменению pH, что приводит к закрыванию устьиц.

Таким образом, устьица чутко реагируют на изменения внешних условий и физиологические изменения в тканях листа, что влияет на интенсивность транспирации, приспосабливая ее к конкретным условиям.

При открывании устьиц углекислота поступает в лист и создает предпосылки для фотосинтеза. В отсутствие света фотосинтез в замыкающих клетках прекращается (как и во всех других), тургорное давление снижается и устьица закрываются. При недостатке поступления воды в растение устьица тоже закрываются, сберегая таким образом то небольшое количество влаги, которое доступно растению.

Видоизменения листа

Лист — один из самых пластичных органов растения. В процессе приспособления к условиям среды обитания у всего листа или его части может произойти смена главной функции. Это приводит к качественным изменениям во внешнем облике и внутреннем строении листа, то есть возникают видоизменения или метаморфозы листа (рис. 32).

Колючки

Это видоизменение характерно для растений, обитающих в сухом и жарком климате, хотя нередко они возникают и у растений других климатических зон. Колючки уменьшают транспирацию и защищают растения от поедания животными.

Метаморфоз всего листа в колючку характерен для кактусов. У многих астрагалов, эспарцетов в колючку превращается рахис сложного листа, у белой акации — прилистники.

Усики

Это нитевидные образования, чувствительные к прикосновению и приспособленные для лазания. У вики, чечевицы, гороха в усик преобразуются верхняя часть рахиса и несколько верхних листочков. У чины безлистной все листочки редуцируются, а рахис представляет собой единственный усик (функцию фотосинтеза берут на себя прилистники.

Ловчие аппараты

Встречаются у растений, произрастающих на болотистых, торфяных, бедных минеральными веществами почвах. При помощи ловчих аппаратов росянка в средней полосе, венерина мухоловка в Северной Америке, непентес в тропической Азии используют богатую азотом и фосфором органическую пищу, переваривая животных. Строение ловчих аппаратов различно (кувшинчики непентесов, ловушки венериной мухоловки, листья росянки), но все они способны улавливать и переваривать насекомых и других мелких животных с помощью ферментов, выделяемых особыми пищеварительными железками.

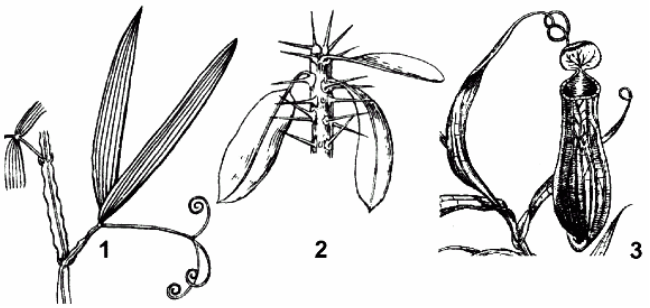


Рис. 32. Видоизменения листа:

1 — усик чины безлистной; 2 — колючка молочая блестящего; 3 — ловчий аппарат непентеса.

Листопад

При достижении листьями предельных размеров в них начинаются процессы старения, приводящие к гибели листа. По мере старения в листьях снижается интенсивность фотосинтеза и дыхания, уменьшается содержание в тканях белкового азота и РНК. Начинают преобладать процессы распада, а не синтеза. Органические вещества оттекают из старых тканей листа. Одновременно с этим в листьях накапливаются некоторые соли, например кристаллы оксалата кальция.

Верным признаком старения листа является изменение его окраски. Листья теряют зеленую окраску в результате деградации хлоропластов. Пожелтение и покраснение листьев связано с накоплением в них каротиноидов и антоциана.

У однодольных и травянистых двудольных листья постепенно отмирают и разрушаются, оставаясь на стеблях. У деревьев и кустарников листья опадают. Массовое опадание листьев называют *листопадом*. Опадание листьев обусловлено изменениями, происходящими в листе, а именно в месте прикрепления листа к стеблю. У основания черешка в поперечном направлении образуется специальный отделительный слой, состоящий из легко расслаивающейся паренхимы (рис. 33). Со стороны стебля ближайшие к основанию черешка клетки пробковеют и образуют защитный слой, сохраняющийся после опадания листа в виде листового рубца. Некоторое время лист держится за счет жилок. Но под действием силы тяжести листа и порывов ветра они разрываются, и листья опадают.

Листопад — важное приспособление растений к уменьшению испарения влаги. Также он предохраняет растения от механических повреждений в зимний период.

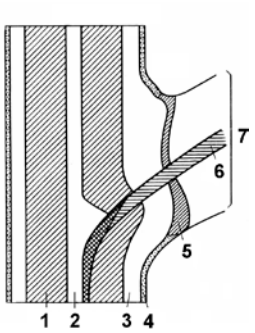


Рис. 33. Образование отделительного слоя:

1 — древесина; 2 — сердцевина; 3 — луб; 4 — перидерма; 5 — отделительный слой; 6 — проводящий пучок; 7 — черешок листа.

Глава 4. Размножение растений

Размножение является неотъемлемым свойством живых организмов воспроизводить себе подобных. Благодаря размножению обеспечивается непрерывность и преемственность жизни. Различают две основные формы размножения: бесполое и половое.

4.1. Бесполое размножение

Широко распространено во всех группах растений. В бесполом размножении принимает участие один организм. Собственно бесполое размножение происходит путем митотического деления или с помощью спор. Особой формой бесполого размножения является вегетативное.

Деление

Размножение путем деления характерно для одноклеточных водорослей. Деление происходит путем митоза. В результате деления образуются две идентичные родительской дочерние особи.

Размножение спорами

Споры — репродуктивные, одноклеточные образования, при прорастании которых развиваются новые особи. У наземных растений и грибов споры не имеют специальных приспособлений для активного передвижения. У большинства обитающих в воде водорослей споры подвижны, так как имеют жгутики. Такие споры называют *зооспорами*.

Споры образуются в органах бесполого размножения — *спорангиях* или *зооспорангиях*. У водорослей практически любая клетка может стать спорангием, у высших растений спорангий — многоклеточный орган. У растений споры всегда гаплоидны. Если они возникают на диплоидном растении, то их образованию предшествует мейоз, если на гаплоидном — митоз.

Растение, на котором образуются споры, называют *спорофит*. Различают равноспоровые и разноспоровые растения.

- *Равноспоровые растения* — растения, у которых все образующиеся споры имеют одинаковые размеры.
- *Разноспоровые растения* — растения, образующие споры, отличающиеся по величине и физиологическим особенностям:
  - *микроспоры* — более мелкие споры, формирующиеся в микроспорангиях, из них вырастают мужские заростки (гаметофиты);
  - *мегаспоры* — более крупные споры, формирующиеся в мегаспорангиях, из них вырастают женские заростки (гаметофиты).

Разноспоровость чаще встречается среди высших растений (некоторые плауны, папоротники, все голосеменные и покрытосеменные).

Размножение спорами имеет большое приспособительное значение:

- в результате мейоза происходит рекомбинация генетического материала;
- обычно у растений споры образуются в огромных количествах, что обеспечивает высокую интенсивность размножения;
- благодаря малым размерам и легкости споры разносятся на большое расстояние, обеспечивая расселение растений и освоение ими новых территорий;

- плотная оболочка споры служит надежной защитой от неблагоприятных условий среды.

4.2. Вегетативное размножение растений

Вегетативное размножение — это увеличение числа особей за счет отделения жизнеспособных частей вегетативного тела и их последующей регенерации (восстановления до целого организма). Данный способ размножения широко распространен в природе. Вегетативным способом размножаются водоросли, высшие растения. Особенно разнообразны способы вегетативного размножения у покрытосеменных растений.

Вегетативное размножение бывает *естественным* и *искусственным*.

Естественное вегетативное размножение

Естественное вегетативное размножения является важной характерной особенностью многих видов. Благодаря этому способу размножения происходит быстрое увеличение числа особей вида, их расселение и как следствие — успех в борьбе за существование. Естественное вегетативное размножение происходит несколькими путями:

- фрагментация материнской особи на две или более дочерних в результате перегнивания протонемы или слоевища (моховидные);
- разрушение участков наземно-ползучих и полегающих побегов (плауны, голосеменные, цветковые);
- с помощью особых структур (клубни, луковицы, корневища, клубнелуковицы, пазушные почки, придаточные почки на листьях или корнях, выводковые корзиночки моховидных и т.д.), специально предназначенных для вегетативного размножения.

Искусственное вегетативное размножение

Искусственное вегетативное размножение осуществляется при участии человека при выращивании культурных растений. В практике сельского хозяйства искусственное вегетативное размножение обладает рядом преимуществ над семенным:

- обеспечивает получение потомков, повторяющих признаки родительского организма;
- осуществляется быстрее, ускоряет получение продуктивных потомков;
- позволяет получить большое количество потомков;
- позволяет воспроизвести клоны, которые образуют нежизнеспособные семена или вообще их не образуют.

Способы вегетативного размножения

Существуют различные способы вегетативного размножения:

- фрагментацией;
- специализированными вегетативными структурами;
- частями вегетативных органов, отделенных от материнского растения до или после их укоренения;
- прививками;
- культурой тканей.

Фрагментация

Фрагментацией называют разделение особи на две или несколько частей, каждая из которых регенерирует в новую особь (рис. 34). Такое размножение характерно для нитчатых и пластинчатых водорослей (обрывки нитей или части таллома), некоторых цветковых растений (например, элодея канадская). В Европу попали только женские экземпляры элодеи, не способные образовывать семена из-за отсутствия мужских растений и единственным способом размножения оказалась фрагментация.



Рис. 34. Фрагментация у элодеи.

Специальные вегетативные структуры

Специальные вегетативные структуры, используемые для вегетативного размножения, являются видоизменениями побега и корня (рис. 35). Эти структуры возобновляют растения и себя через образование придаточных корней и побегов и используются человеком для их размножения.

- *Луковица*. В природе луковицами размножаются многие растения: тюльпаны, гусиный лук, пролеска, подснежник и т.д. В сельскохозяйственной практике луковицами размножают лук, чеснок, декоративные растения: тюльпаны, нарциссы, гиацинты и другие.

  Вегетативное размножение луковичных растений осуществляют разросшимися взрослыми луковицами, детками, отдельными чешуями.
- *Клубнелуковица*. К клубнелуковичным растениям относятся гладиолус, крокус, водяной орех. Запасные питательные вещества клубнелуковицы расходуются на цветение, но к концу сезона формируется новая клубнелуковица. Кроме того, может образоваться одна или несколько клубнелуковичек — мясистых почек, развивающихся между старой и новой клубнелуковицами.



- *Корневище*. В лесах, степях, на лугах обитает большое количество корневищных растений, прежде всего злаков. К корневищным растениям относятся пырей, тимофеевка, белоус, купена, кислица, хвощ полевой и другие дикорастущие растения. У многих корневища ветвятся, и при отмирании старых частей происходит обособление новых растений.

  В сельском хозяйстве корневищами размножают ревень, мяту, спаржу, бамбук, в декоративном садоводстве — ландыш, ирис и другие. Они легко размножаются делением корневища на части, каждая из которых должна содержать вегетативную почку.

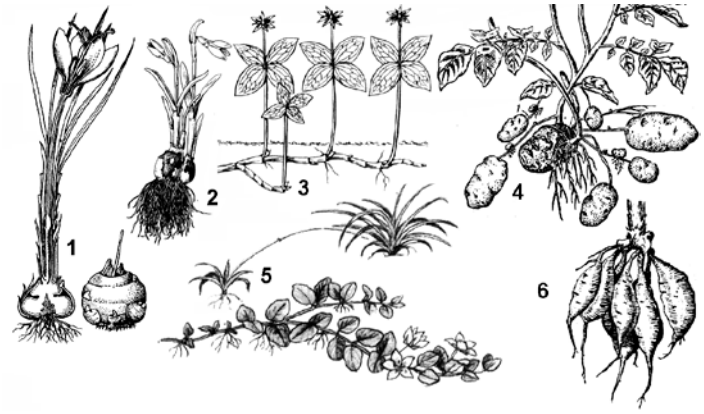


Рис. 35. Размножение специализированными вегетативными структурами:

1 — клубнелуковицами; 2 — луковицами; 3 — корневищем; 4 — клубнями; 5 — надземным столоном и ползучими побегами; 6 — корнеклубнями.

- *Клубень*. Клубни, как хранилище запаса питательных веществ, образуются у таких дикорастущих растений, как сыть, седмичник.

  Из сельскохозяйственных растений, размножающихся клубнями, наиболее известны картофель и топинамбур. Их можно размножать, высаживая целые клубни. Но при посадке целого клубня верхушечная почка тормозит развитие остальных. Поэтому клубни рекомендуется резать на части, так как это нарушает доминирование верхушечной почки.
- *Усы*. Усами размножаются такие растения, как лютик ползучий, камнеломка отпрысковая. В узлах усов образуются боковые почки и придаточные корни. После засыхания междоузлий растения обособляются.

  В сельскохозяйственной практике усами размножают клубнику и землянику.
- *Корневые клубни*. Представляют собой утолщения боковых корней. Корневыми клубнями размножаются чистяк весенний, любка, из культурных — батат, в декоративном садоводстве — георгин. При размножении георгинов необходимо брать корневые клубни с основанием стебля, несущим почки, так как корнеклубни почек не образуют.

Размножение частями вегетативных органов, отделенных от материнского растения после их укоренения

Данные приемы вегетативного размножения растений очень эффективны, так как развивающееся растения длительное время сохраняет связь с материнским, что способствует более быстрому и мощному развитию корневой системы.

Деление кустов

Флоксы, дельфиниумы, примулы, лук-батун, ревень хорошо размножаются частями кустов. Кусты обычно делят весной или во второй половине лета.

Размножение отводками

Отводки — это участки побегов, которые специально прижимаются к земле, а после развития придаточных корней отделяются от материнского растения (рис. 36). Отводками размножаются крыжовник, виноград, из дикорастущих — пихта, черемуха.

При размножении отводками побеги пригибаются к земле и засыпаются. При достаточном увлажнении на засыпанном участке побега образуются придаточные корни. Уко-

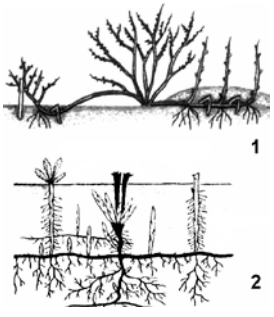


Рис. 36. Размножение отводками и корневыми отпрысками:

1 — смородина; 2 — бодяк полевой.

ренившийся побег отделяют от материнского растения и пересаживают на постоянное место. Для лучшего укоренения побег можно надрезать. Это нарушает отток питательных веществ и их скопление в месте надреза, что создает благоприятные условия для образования придаточных корней.

Размножение корневыми отпрысками

Корневые отпрыски — побеги, возникающие из придаточных почек на корнях (рис. 36). Корневыми отпрысками размножается растения, легко образующие на корнях придаточные почки: вишня, слива, малина, сирень, осина, осот, бодяк полевой и др.

Корневые отпрыски обычно выкапывают и пересаживают в период покоя растения.

Размножение частями вегетативных органов, отделенных от материнского растения до их укоренения

Существует целый ряд растений, способных размножаться с помощью черенков. *Черенок* — отрезок вегетативного органа.

В зависимости от происхождения различают стеблевые, корневые и листовые черенки (рис. 37).

Стеблевые черенки

Стеблевой черенок представляет собой участок надземного побега. Стеблевыми черенками размножают виноград, смородину, крыжовник, декоративные виды спиреи, красный перец, баклажан и другие. Для размножения берут черенки длиной от 2-3 до 6-8 см, состоящих из одного междоузлия и двух узлов. На верхнем узле листья оставляются (если листовые пластинки крупные, то их наполовину срезают). Черенки высаживают в специальные парнички, а после укоренения — в открытый грунт.

Листовые черенки

Листовой черенок представляет собой листовую пластинку с черешком или часть листовой пластинки. Листовыми черенками размножаются бегонии, узумбарская фиалка (сенполия), глоксиния, колеус. Листовые черенки могут воспроизводить придаточные корни и почки, из которых развиваются побеги.

Листовые черенки помещают в парничок нижней стороной на песок. Для предотвращения оттока питательных веществ крупные жилки перерезают. Иногда для образования придаточных корней и почек листовой черенок достаточно поместить в склянку с водой.

На листьях бриофиллума в углах зубчиков листовой пластинки образуются придаточные почки, развивающиеся в новые растения с придаточными корнями. Опадая, они закрепляются в почве.

Корневые черенки

Корневой черенок представляет собой часть корня. Ими размножаются виды, на корнях которых легко развиваются придаточные почки: хрен, малина, вишня, розы.

Корневые черенки заготавливают осенью, реже весной. Для этого используют боковые корни первого порядка в возрасте 2-3 лет. Длина черенка до 10-15 см, диаметр — 0,6-1,5 см. черенки высаживают в почву на глубину 2-3 см.

Черенками размножаются и многие дикорастущие растения: ива, тополь, осина, одуванчик.

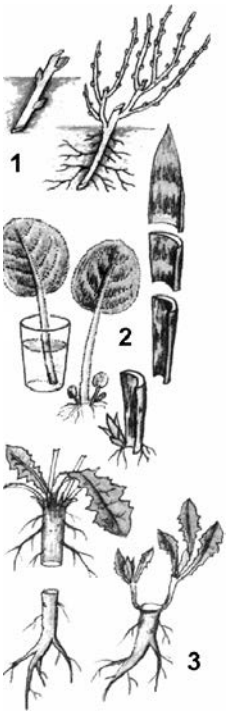


Рис. 37. Размножение черенками:

1 — стеблевыми; 2 — листовыми; 3 — корне вы

Прививки

Прививка (или *трансплантация*) — искусственное сращивание части (черенка, почки) одного растения с побегом другого. Черенок или почка с прилегающим к ней участком коры и древесины (*глазок*), привитые на другое растение, называют *привоем. Подвой* — растение или его часть, на котором осуществлена прививка. Прививка позволяет использовать корневую систему подвоя для сохранения или размножения определенного сорта, замены сорта, получения новых сортов, ускорения плодоношения, получения морозоустойчивых растений, ремонта или омоложения старых взрослых деревьев.

Известно более 100 способов прививки, однако все их можно свести к двум основным типам:

- прививка сближением, когда привой и подвой остаются на своих корнях;
- прививка отделенным привоем, когда корни имеет только подвой.

Наиболее распространенными способами прививки являются следующие (рис. 38):

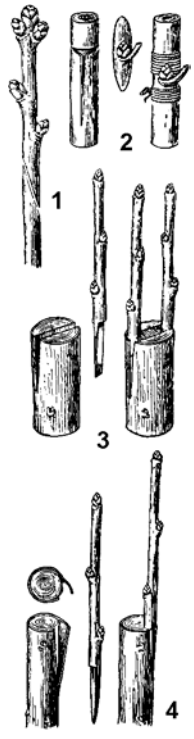


Рис. 38. Прививка:

1 — копулировка; 2 — окулировка; 3 — в расщеп; 4 — под кору.

- *Прививка в расщеп или в полурасщеп*. Применяют в том случае, если привой тоньше подвоя. Поперечный срез подвоя полностью или частично разделяют и вставляют в него привой, косо срезанный с двух сторон.
- *Прививка под кору*. Привой также тоньше подвоя. На подвое делают горизонтальный срез под стеблевым узлом, кору надрезают в вертикальном направлении и осторожно отворачивают ее края. На привое делают срез в виде полуконуса, вставляют его под кору, зажимают отворотами коры и обвязывают.
- *Копулировка*. Применяется в том случае, если привой и подвой имеют одинаковую толщину. На привое и подвое делают косые срезы и совмещают их, обеспечив плотность соединения.
- *Окулировка*. Прививка почки-глазка. На подвое делается Т-образный разрез, края коры отгибаются, и за кору вставляют почку с небольшим участком древесины.

Культура тканей

Культура тканей представляет собой рост тканей или органов на искусственных средах. Метод культуры тканей позволяет получать клоны некоторых высших растений. *Клонирование* — получение совокупности особей из одной материнской вегетативным путем. Клонирование используется для размножения ценных сортов растений и для оздоровления посадочного материала.

4.3. Половое размножение

Половое размножение связано с образованием растениями особого типа клеток — *гамет*. Растение, на котором происходит образование гамет, называют *гаметофитом*. Процесс формирования гамет называют *гаметогенезом*. Он происходит в особых органах — *гаметангиях*. У равноспоровых растений гаметофит обычно обоеполый: несет и женские, и мужские гаметангии. У разноспоровых растений из микроспор развивается гаметофит с мужскими гаметангиями, а из мегаспор — гаметофит с женскими гаметангиями.

Гаметы всегда гаплоидны. При слиянии мужской и женской гамет происходит образование *зиготы*, из которой развивается новый организм. Процесс слияния гамет называют *оплодотворением*.

Сущность полового процесса едина для всех живых организмов, а его формы разнообразны. Различают следующие типы полового процесса: хологамия, изогамия, гетерогамия и оогамия (рис. 39).

Хологамия

Хологамия — слияние гаплоидных одноклеточных, внешне неотличимых организмов друг с другом. Этот тип полового процесса характерен для некоторых примитивных водорослей. В данном случае сливаются не гаметы, а целые организмы, выступающие в роли гамет. Образовавшаяся диплоидная зигота обычно сразу же делится мейотически и образуется 4 дочерних гаплоидных одноклеточных организма.

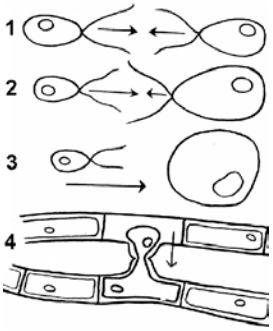


Рис. 39. Типы полового размножения:

1 — изогамия; 2 — гетерогамия; 3 — оогамия; 4 — конъюгация.

Конъюгация

Особой формой полового процесса является *конъюгация*, характерная для некоторых нитчатых водорослей. Отдельные гаплоидные клетки нитевидных талломов, расположенных близко друг от друга, начинают образовывать выросты. Они растут навстречу друг другу, соединяются, перегородки в месте
стыка растворяются, и содержимое одной клетки (мужской) переходит в другую (женскую). В результате конъюгации образуется диплоидная зигота.

Изогамия

При изогамии (равный брак) гаметы морфологически сходны между собой, то есть одинаковы по форме и размерам, но физиологически они разнокачественны. Данный половой процесс характерен для многих водорослей и некоторых грибов. Изогамия происходит только в воде, для передвижения в которой гаметы снабжены жгутиками. Они очень похожи на зооспоры, но имеют меньшие размеры.

Гетерогамия

При гетерогамии (разный брак) происходит слияние подвижных половых клеток, сходных по форме, но различающихся размерами. Женская гамета в несколько раз больше мужской и менее подвижна. Гетерогамия характерна для тех же групп организмов, что и изогамия, и также происходит в воде.

Оогамия

Характерна для некоторых водорослей и всех высших растений. Женская гамета — *яйцеклетка* — крупная и неподвижная. У низших растений образуется в одноклеточных гаметангиях — *оогониях*, у высших растений (исключая покрытосеменные) — в многоклеточных *архегониях*. Мужская гамета (*сперматозоид*) мала и подвижна, образуется у грибов и водорослей в одноклеточных, а у высших растений (исклю-

чая покрытосеменные) — в многоклеточных гаметангиях — *антеридиях*. Сперматозоиды способны передвигаться только в воде. Поэтому наличие воды — обязательное условие для оплодотворения у всех растений, за исключением семенных. У большинства семенных растений мужские гаметы утратили жгутики и называются *спермиями.*

Глава 5. Генеративные органы

Генеративные, или *репродуктивные*, органы выполняют функцию полового размножения.

5.1. Цветок

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

5.1.1. Морфология цветка

У цветка различают цветоножку, цветоложе, околоцветник, образованный чашечкой из чашелистиков и лепестками венчика, тычинки и один или несколько пестиков (рис. 40).

У некоторых цветков отдельные части могут отсутствовать.

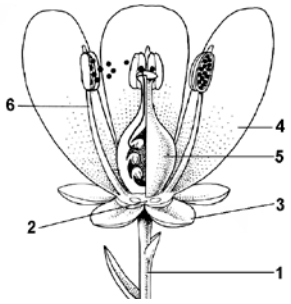


Рис. 40. Строение цветка:

1 — цветоножка; 2 — цветоложе; 3 — чашелистики; 4 лепесток; 5 — пестик; 6 — тычинка

Поскольку цветок — это видоизмененный побег, у него различают части, имеющие стеблевое и листовое происхождение. Укороченной стеблевой частью цветка является *цветоложе*, находящееся на конце междоузлия — *цветоножки*. Остальные части цветка можно рассматривать как видоизмененные листья.

Цветки могут иметь различную симметрию, которая определяется, главным образом, венчиком (рис.41). В зависимости от типа симметрии различают:

- *правильные* цветки — цветки, через которые можно провести несколько плоскостей симметрии (капуста, гвоздика, лилия, ландыш);
- *неправильные* цветки — цветки, через которые можно провести одну плоскость симметрии (горох, астра);
- *несимметричные* цветки — цветки, не имеющие ни одной плоскости симметрии (валериана, канна).

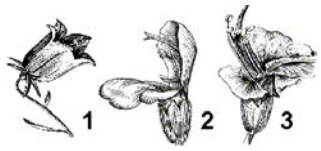


Рис. 41. Симметрия цветка:

1 — правильный; 2 — неправильный; 3 — асимметричный

Основная масса цветков имеет и тычинки, и пестики (свыше 70%). Их называют *обоеполыми* (вишня, горох). Некоторые цветки — *однополые*:

- пестичные (женские) имеют только пестики;
- тычиночные (мужские) имеют только тычинки.

В зависимости от распределения однополых цветков на растениях различают:

- однодомные растения (5-8%) — растения, у которых на одних и тех же экземплярах располагаются и женские, и мужские цветки (огурец, кукуруза, дуб);
- двудомные растения (около 3-4%) — растения, у которых на одних экземплярах располагаются женские, а на других — мужские цветки (крапива двудомная, конопля, облепиха);
- многодомные растения (10-20%) — растения, у которых на одних и тех же экземплярах встречаются как обоеполые, так и однополые цветки в различных количественных соотношениях (гречиха, некоторые виды ясеня, клена).

Цветоножка

Цветоножка — это междоузлие под цветком. Цветки, лишенные цветоножки, называются *сидячими* (цветки в соцветии корзинка у подсолнечника, астры, одуванчика).

Цветоложе

Цветоложе — укороченная стеблевая часть цветка. На ней располагаются все остальные части цветка. Форма цветоложа может быть различной: плоской (пион), выпуклой полушаровидной (лютик, ветреница), удлиненной конической (магнолия) и др. У некоторых растений цветоложе срастается с нижними частями покровов цветка и тычинок (цветочная трубка), образуя при этом особую структуру - *гипантий*. Форма гипантия может быть воронковидной (вишня), бокаловидной (таволга дубровколистная), шаровидной (роза морщинистая), блюдцевидной (смородина альпийская).

Околоцветник

Околоцветник — стерильная часть цветка, его покров (рис. 42). Выполняет функцию защиты главных частей цветка — пестиков и тычинок, функцию привлечения опылителей.

Околоцветник может быть:

- *Простой* — околоцветник, не дифференцированный на чашечку и венчик, образованный совокупностью однородных листочков, имеющих одинаковые размеры и окраску. В зависимости от особенностей строения различают:
  - *венчиковидный околоцветник* — околоцветник, образованный ярко окрашенными листочками (тюльпан, лилия);
  - *чашечковидный околоцветник* — околоцветник, образованный зелеными листочками (крапива, конопля).
- *Двойной* — околоцветник, дифференцированный на чашечку и венчик, отличающиеся друг от друга размерами и окраской (картофель, горох).

Встречаются так называемые *голые* цветки — цветки, лишенные околоцветника (ива, тополь).

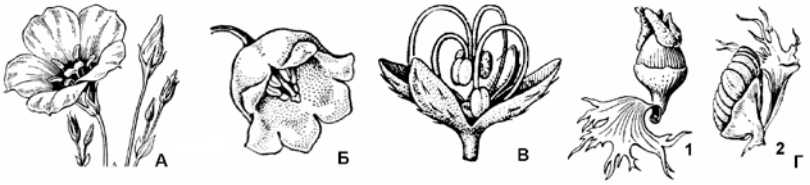


Рис. 42. Околоцветник:

А — двойной ; Б — простой венчиковидный; В — простой чашечковидный; Г — голые цветки ивы (1 — мужской; 2 — женский).

Чашечка

Чашечка — наружная часть двойного околоцветника. Чашечка представляет собой совокупность *чашелистиков* — видоизмененных прицветных листьев Обычно чашелистики имеют небольшие размеры и зеленую окраску. Они сходны с обычными листьями, но устроены проще. Обычно чашечка образована одним кругом чашелистиков. Цветки некоторых растений имеют особую структуру — *подчашие*, развивающееся из прицветников (мальва), иногда из прилистников (земляника).

Различают:

- раздельнолистную чашечку — чашечку, образованную свободными (несросшимися) чашелистиками (капуста, лютик);
- сростнолистную чашечку — чашечку, образованную частично или полностью сросшимися чашелистиками (картофель, табак, горох).

Главная функция — защита внутренних частей цветка до раскрывания бутона.

Венчик

Венчик — внутренняя, обычно окрашенная часть двойного околоцветника. Представляет собой совокупность лепестков, часто имеющих яркую окраску.

Количество лепестков венчика может быть различным — от одного-двух до неопределенного числа, чаще три, четыре или пять. *Махровыми* называют цветки с ненормально увеличенным числом лепестков.

Лепестки могут быть более или менее одинаковыми (лютик, яблоня), либо отличаться размерами и формой (фиалка, горох). В результате венчик может быть правильным, неправильным или асимметричным.

Венчик, как и чашечка, может быть раздельнолепестным и сростнолепестным.

Раздельнолепестной венчик состоит из свободных, несросшихся лепестков. *Сростнолепестной венчик* состоит из сросшихся в той или иной степени лепестков.

Главная функция венчика — привлечение опылителей. У некоторых растений венчик защищает главные части цветка от неблагоприятных воздействий.

Андроцей

Андроцей — это совокупность тычинок (микроспорофиллов) одного цветка.

Количество тычинок в цветке — от одной (орхидные) до нескольких сотен (некоторые кактусы). У большинства растений тычинок сравнительно немного: у ирисовых — 3, у сложноцвет-

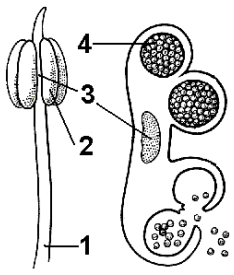


Рис. 43. Строение тычинки

1 — тычиночная нить; 2 — пыльцевой мешок; 3 — связник; 4 — микроспорангий.

ных — 5, у лилейных — 6, у мотыльковых — 10.

У большинства растений тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника (рис. 43).

Тычиночная нить

Тычиночная нить — нижняя, как правило, суженная стерильная часть тычинки. Нижний конец тычиночной нити отходит от цветоложа, а верхний конец несет пыльник.

Обычно тычиночные нити тонкие, длинные, в сечении округлые.

Пыльник

Пыльник — верхняя расширенная фертильная часть тычинки.

Пыльник состоит из двух половинок, соединенных связником. Каждая половинка имеет, как правило, два *пыльцевых гнезда*, или *пыльцевых мешка* (*микроспорангия*), в которых происходит образование микроспор, а впоследствии пылинок. *Связник* является продолжением тычиночной нити. Это стерильная средняя часть пыльника. Через связник в пыльник поступают питательные вещества, так как в нем имеется сосудисто-волокнистый пучок.

Микроспорогенез и микрогаметогенез

Микроспорогенез — процесс образования микроспор в микроспорангиях (гнездах пыльника) (рис. 44). Микроспоры формируются из материнских клеток — *микроспороцитов*, имеющих диплоидный набор хромосом. В результате редукционного деления (мейоза) каждая материнская клетка образует четыре гаплоидных микроспоры (*тетраду*). Эта стадия очень кратковременна. Микроспоры быстро обособляются друг от друга. Сформированная микроспора представляет собой тонкостенную клетку с одним гаплоидным ядром.

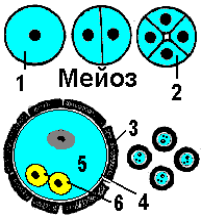


Рис. 44. Микроспорогенез и микрогаметогенез:

1 — микроспороцит; 2 — тетрада микроспор; 3 — экзина; 4 — интина; 5 — сифоногенная клетка; 6 — два спермия.

Микрогаметогенез — процесс образования мужского гаметофита из микроспор. Развитие мужского гаметофита также происходит в пыльнике и сводится к одному митотическому делению, которое заканчивается образованием *пыльцевого зерна*, или *пылинки*. К моменту прорастания пыльцевого зерна ядро споры митотически делится, что приводит к возникновению двух клеток:

- *генеративной*, или спермагенной — мелкой клетки, прилегающей к оболочке микроспоры. Позже из нее образуются два спермия.
- *сифоногенной*, или "клетки пыльцевой трубки" — крупной клетки, принимающей впоследствии участие в образовании пыльцевой трубки. Часто ее называют "вегетативной".

Таким образом, пылинка представляет собой незрелый *мужской гаметофит* покрытосеменного растения, состоящий из двух клеток (спермагенной и сифоногенной), покрытых оболочкой.

Оболочка (спермодерма) пыльцевого зерна состоит из двух главных слоев:

- *интина* — внутренняя, тонкая, состоящая в основном из пектиновых веществ;
- *экзина* — наружная, толстая, часто кутинизированная.

У большинства пыльцевых зерен спермодерма имеет утонченные места или даже сквозное отверстие в экзине, служащие для выхода пыльцевой трубки.

Гинецей

Гинецей — совокупность плодолистиков в цветке, образующих один или несколько пестиков.

Пестик — закрытое вместилище для семязачатков (семяпочек, или мегаспорангиев), образованное в результате смыкания или срастания краев плодолистика или плодолистиков (рис. 45).

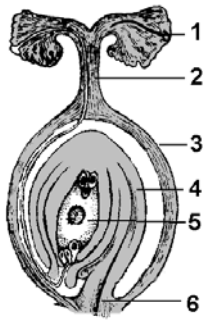


Рис. 45. Строение пестика:

1 — рыльце; 2 — столбик; 3 — завязь; 4 — семязачаток; 5 — зародышевый мешок; 6 — плацента.

Обычно пестик состоит из трех частей: завязи, столбика и рыльца.

Завязь — наиболее важная часть пестика (замкнутая, нижняя, полая), несущая и защищающая семязачатки.

В зависимости от положения по отношению к другим частям цветка завязь бывает (рис. 46):

- *верхняя* — располагается на цветоложе свободно, образована только плодолистиками, не срастается с другими частями цветка (мак, чистотел, гвоздика);
- *нижняя* — плодолистики срастаются с цветоложем, основаниями чашелистиков, лепестков и тычинок (яблоня, груша, огурец);
- *полунижняя* — плодолистики приблизительно до половины срастаются с цветоложем или другими частями цветка, то есть завязь свободна только в верх

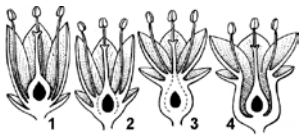


Рис. 46. Типы завязи:

1 — верхняя; 2 — полунижняя; 3 — нижняя; 4 — верхняя, окруженная стенками гипантия.

ней части, а околоцветник отходит как бы от середины завязи (жимолость, бузина, камнеломка).

В завязи может располагаться от одного (пшеница, вишня) до нескольких тысяч (мак) семязачатков.

Стенки завязи выполняет функцию защиты семязачатков от неблагоприятных факторов среды (высыхание, колебание температур, поедание насекомыми и т.д.), внутри завязи (в семязачатках) происходит мегаспорогенез и мегагаметогенез, они принимают участие в образовании околоплодника.

Столбик — средняя более или менее удлиненная стерильная часть пестика, отходящая обычно от верхушки завязи. Он соединяет завязь и рыльце.

У одних растений столбик отсутствует (мак, пшеница), у других — достигает значительной длины (лилия).

Рыльце — верхняя расширенная часть пестика. Предназначено для восприятия пыльцы.

Рыльце может быть самой разнообразной формы (головчатое, двухлопастное, звездчатое, перистолопастное и т.д.) и размера в зависимости от особенностей опыления. При отсутствии столбика рыльце называют *сидячим*.

Семязачаток — многоклеточное образование семенных растений, из которого развивается семя (рис. 47).

Место возникновения или прикрепления семязачатка к плодолистику называется *плацентой*.

Сформированный семязачаток состоит из *нуцеллуса* (ядра) — центральной части, являющейся мегаспорангием, двух покровов — *интегументов*, которые при смыкании образуют узкий канал — *микропиле*, или *пыльцевход*, через который пыльцевая трубка проникает к зародышевому мешку. С помощью *семяножки* семязачаток прикрепляется к плаценте. Место прикрепления семязачатка к семяножке называют *рубчиком*. Противоположную микропиле часть семязачатка, где сливаются нуцеллус и интегументы, называют *халазой.*

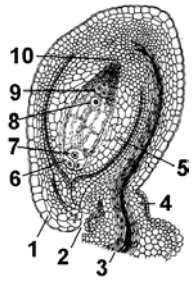


Рис. 47. Семязачаток:

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

В семязачатке происходит мегаспорогенез, мегагаметогенез и процесс оплодотворения. После оплодотворения (реже без него) из семязачатка формируется семя.

Мегаспорогенез и мегагаметогенез

Мегаспорогенез — процесс формирование мегаспор (рис. 48). Он происходит в нуцеллусе семязачатка. После заложения семязачатка и формирования нуцеллуса в области микропиле начинает разрастаться одна археспориальная (спорогенная) клетка — *мегаспороцит*, или *материнская клетка* мегаспор.

Материнская клетка мегаспор имеет диплоидный набор хромосом. У большинства покрытосеменных из нее путем мейоза формируется 4 гаплоидных мегаспоры. Из четырех мегаспор лишь одна (обычно нижняя, обращенная к халазе (*халазальная*), реже верхняя, обращенная к микропиле (*микропилярная*) дает начало женскому гаметофиту — *зародышевому мешку*. Остальные мегаспоры отмирают. Женский гаметофит внешне напоминает мешочек, в котором после оплодотворения развивается зародыш. Поэтому он и назван зародышевым мешком.

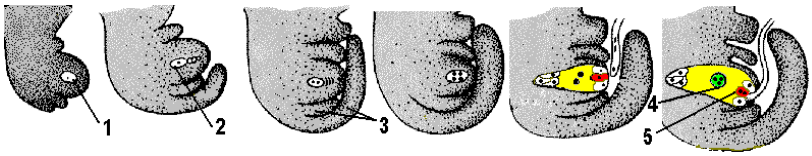


Рис. 48. Мегаспорогенез и мегагаметогенез:

1 — мегаспороцит; 2 — мегаспора; 3 — интегументы; 4 — триплоидная центральная клетка; 5 — яйцеклетка.

Формирование женского гаметофита начинается с того, что мегаспора разрастается и отодвигает ткань нуцеллуса к интегументам. Ядро мегаспоры (*первичное ядро зародышевого мешка*) подвергается трехкратному митотическому делению. В результате первого деления образуются два ядра, которые расходятся к полюсам

разросшейся клетки. Между ними образуется крупная вакуоль. Каждое из этих ядер еще дважды делится, и у каждого полюса образуется по 4 ядра (8-ядерная стадия развития зародышевого мешка). С каждого полюса к центру зародышевого мешка отходит по одному ядру, которые называются *полярными*. Оставшиеся ядра обособляются. На микропилярном полюсе одна из клеток отличается большими размерами и преобразуется в яйцеклетку. Две рядом расположенные клетки являются вспомогательными. Их называют *синергидами*. Вместе с яйцеклеткой они образуют яйцевой аппарат. На противоположном, халазальном полюсе образуется группа из трех клеток, называемых *антиподами*. Их функции неизвестны. Два полярных ядра в центре зародышевого мешка сливаются, образуя *вторичное* (*центральное*) *ядро* зародышевого мешка. Таким образом, сформированный женский гаметофит включает 6 гаплоидных клеток (яйцеклетка, 2 клетки-синергиды и 3 клетки-антиподы) и диплоидное вторичное ядро.

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

5.1.2. Соцветия

Цветки на побегах очень редко располагаются одиночно (мак, тюльпан). У большинства растений они образуют группы — соцветия (морковь, пшеница, сирень, лилия). *Соцветие* — это система видоизмененных побегов покрытосеменного растения, несущих цветки. Величина соцветий у разных растений колеблется от 2-3 мм до 12-14 м (пальмы рода Каламус). Число цветков в соцветии также различно: у гороха — 1-3, у рогоза — до 300 000, у пальмы корифы — до 6 000 000.

Любое соцветие имеет главную ось (*ось соцветия*) и боковые оси, которые могут быть ветвящимися и неветвящимися. Главную ось называют осью первого порядка, боковые оси — осями второго, третьего и т.д. порядков. Конечные ответвления осей (цветоножки) несут цветки. В зависимости от степени ветвления соцветия делят на простые и сложные.



Рис. 49. Простые соцветия:

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

ТИЯ Соцветие, имеющее только главную ось, на которой располагаются цветки на цветоножках или сидячие, называется *простым* (рис. 49).

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

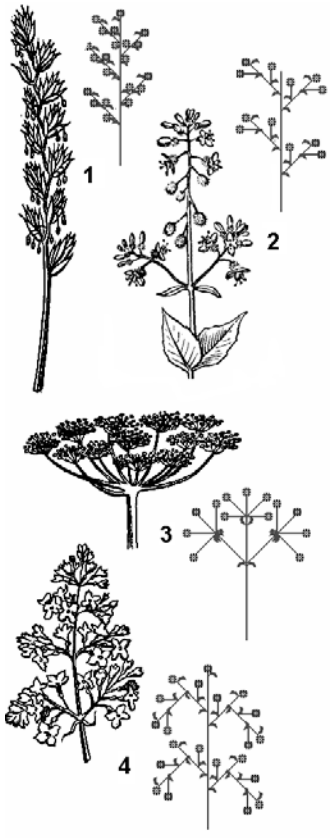


Рис. 50. Сложные соцветия:

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



главной осью, на которой располагаются плотно сомкнутые сидячие цветки (подсолнечник, астра, одуванчик). Такую главную ось называют ложем соцветия. Снизу и с боков ложе соцветия окружено оберткой

Сложные соцветия

Сложными называют соцветия, у которых, помимо главной, имеются и боковые оси, несущие цветки (рис. 50). Можно говорить, что в сложных соцветиях на главной оси располагаются не цветки, а простые (элементарные) соцветия. В сложном соцветии цветков, расположенных на главной оси, нет.

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

Биологическое значение соцветий заключается в повышении вероятности опыления как насекомоопыляемых, так и ветроопыляемых растений.

5.1.3. Опыление

Опыление — это перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Различают:

- *естественное опыление* — опыление, происходящее в природе;
- *искусственное опыление* — опыление, осуществляемое человеком.

Естественное опыление

Естественное опыление бывает двух видов: самоопыление и перекрестное опыление.

Самоопыление

Самоопыление, или *автогамия* — опыление, при котором пыльца с тычинок переносится на рыльце пестика того же самого цветка. Оно происходит только у растений с обоеполыми цветками. Самоопыление происходит у многих культурных растений (овес, просо, ячмень, многие сорта пшеницы, рис, горох, помидор). Оно происходит как у раскрывшихся цветков (сельдерейные), так и у закрытых (арахис, фиалка, кислица). Чаще всего оно происходит в еще не раскрывшихся цветках. Самоопыление встречается реже, чем перекрестное. Лишь у немногих растений происходит строгое самоопыление (горох), у большинства самоопыляющихся растений хотя бы небольшой процент растений способен к перекрестному опылению.

При самоопылении происходит стабилизация видовых признаков. Эта особенность используется в селекции для получения чистых линий. Однако самоопыление может привести и к вырождению вида в результате возникновения явления депрессии.

Перекрестное опыление

Перекрестное опыление, или *аллогамия* — опыление, при котором пыльца с пыльника тычинки одного цветка переносится на рыльце пестика другого. Данный способ опыления характерен для большинства (90%) покрытосеменных растений.

Различают две формы перекрестного опыления:

- С*оседственное опыление* — опыление, происходящее в пределах одного растения, то есть пыльца с одного цветка попадает на пестик другого цветка, находящегося на том же растении. С генетической точки зрения эта форма перекрестного опыления равноценна самоопылению.
- *Собственно перекрестное опыление* — опыление, при котором пыльца тычинки цветка одной особи переносится на рыльце пестика цветка другой особи.

Строго перекрестноопыляемых растений мало (рожь). При неблагоприятных условиях, препятствующих перекрестному опылению, обычно в конце цветения, у перекрестноопыляемых растений может происходить самоопыление.

Механизмы перекрестного опыления

Механизмы перекрестного опыления подразделяют на два основных типа:

- *Абиотическое* — опыление с помощью неживых факторов среды:
  - *анемофилия* — опыление с помощью ветра;
  - *гидрофилия* — опыление с помощью воды.
- *Биотическое* — опыление с помощью животных:
  - *энтомофилия* — опыление насекомыми;
  - *орнитофилия* — опыление птицами.

Наиболее часто опыление происходит с помощью ветра и насекомых.

Ветроопыляемые растения (рожь, кукуруза, хмель, тополь , береза, осина) имеют, как правило, мелкие, невзрачные цветки (околоцветник может быть вообще редуцирован), лишенны в большинстве случаев запаха и нектара, образуют многоцветковые соцветия. Тычинки и рыльца пестиков выступают за пределы околоцветника. Часто рыльца пестиков мохнатые. Пыльца мелкая, легкая, гладкая, образуется в огромных количествах. Такие растения, как правило, произрастают на открытых пространствах или группами. Деревья и кустарники часто цветут до развертывания листьев.

У *насекомоопыляемых растений* (сирень, гвоздика, мак, липа, белая акация) яркоокрашенные цветки. Одиночные цветки крупные, мелкие собраны в хорошо заметные соцветия. Они выделяют нектар и имеют запах. Пыльца обычно крупная с шероховатой поверхностью, часто липкая.

Искусственное опыление

Искусственное опыление используется человеком для повышения урожайности растений или для выведения новых сортов.

5.1.4. Оплодотворение. Образование плодов и семян

Попав на рыльце пестика, под воздействием веществ, выделяемых пестиком, пыльца начинает прорастать. Она набухает, и ее содержимое, одетое интиной, начинает выпячиваться через поры экзины. В результате образуется пыльцевая трубка, внедряющаяся в ткань рыльца. Кончик пыльцевой трубки выделяет вещества, размягчающие ткань рыльца и столбика, тем самым облегчая ее продвижение. По мере роста в пыльцевую трубку переходят сифоногенная и спермагенная клетки. У некоторых растений спермагенная клетка еще до прорастания пыльцы, а у других — в процессе прорастания, дает начало двум спермиям. Пыльцевая трубка продвигается по столбику пестика и врастает в зародышевый мешок, как правило, через микропиле. После проникновения в зародышевый мешок кончик пыльцевой трубки разрывается, и спермии попадают внутрь зародышевого мешка. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой, образуя диплоидную зиготу, а второй — с центральным ядром зародышевого мешка, образуя триплоидное ядро, из которого формируется эндосперм (питательная ткань) — часть семени, накапливающаяся вещества, обеспечивающие питание зародыша. Синергиды и антиподы дегенерируют. Этот процесс получил название *двойного оплодотворения*.

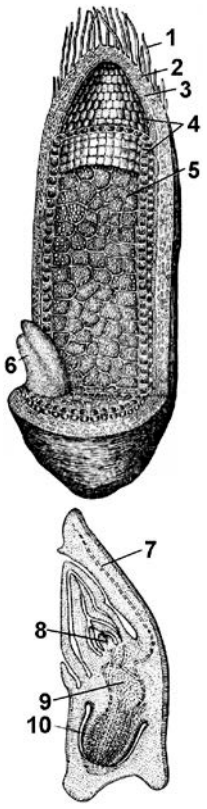


Рис. 51. Строение зерновки:

1 — хохолок; 2 — околоплодник; 3 — семенная кожура; 4 — алейроновый слой; 5 — эндосперм; 6 — зародыш; 7 — щиток; 8 — почка; 9 — стебелек; 10 — коре-

Таким образом, после двойного оплодотворения из яйцеклетки формируется зародыш семени, из центрального ядра зародышевого мешка — эндосперм, из интегументов — семенная кожура, из всего семязачатка — семя, а из стенок завязи — околоплодник. В целом из завязи пестика формируется плод с семенами.

Двойное оплодотворение у цветковых растений было открыто в 1898 году русским ботаником С.Г.Навашиным.

5.2. Семя

Семя — высокоспециализированный орган полового размножения, расселения и переживания неблагоприятных условий жизни у семенных растений, развивающийся обычно после оплодотворения из семязачатка.

5.2.1. Состав семян

Семена характеризуются определенным химическим составом, который зависит от биологических особенностей вида и сорта, условий питания, возраста, температуры и т.д. Все вещества семени можно разделить на две группы: неорганические и органические.

Неорганические вещества семян представлены водой и минеральными веществами. Даже самые сухие на вид семена содержат от 7 до 12% воды. В этом можно убедиться, нагревая семена в пробирке. При этом на стенках пробирки будут образовываться капли воды. При сжигании семян остается зола, представляющая собой смесь различных минеральных солей.

Семена всех растений содержат органические вещества — белки, жиры и углеводы. Однако их процентное содержание в семенах различных растений не одинаково. В семенах одних растений накапливается большое количество крахмала (у пшеницы 66%, у ржи — 67%), в других — жиры (у льна до 48%, у клещевины до 70%), в третьих — белки (у гороха — 22-34%, у сои — 34-45%). В любом случае, в большем или меньшем количестве в семенах содержатся все органические вещества.

5.2.2. Строение семени

Типичное семя состоит из покровов (кожуры), зародыша и питательной ткани.

Семенная кожура Формируется обычно из покровов семязачатка. На поверхности семенной кожуры можно заметить маленькое отверстие — бывший *семявход*, или *микропиле*, а также *рубчик* — место бывшего прикрепления семязачатка в завязи.

Главная функция семенной кожуры — защита зародыша от высыхания, механических повреждений и т.д. Кроме того, она способствует распространению семян.

Зародыш Возникает из оплодотворенной яйцеклетки. Имеет диплоидный набор хромосом. Зародыш — главная часть семени, состоящая из корешка, стебелька, почечки с листочками и одной или двух семядолей (первых зародышевых листьев).

Запасающие ткани Запасающие ткани семени — эндосперм, перисперм, основная ткань семядолей. Эндосперм развивается из оплодотворенного центрального ядра зародышевого мешка (имеет триплоидный набор хромосом), перисперм — из нуцеллуса (имеет диплоидный набор хромосом). Они состоят из тонкостенных паренхимных клеток, обычно целиком заполненных питательными веществами.

5.2.3. Типы семян

В зависимости от места локализации запасных питательных веществ различают четыре типа семян:

- семена с эндоспермом (пшеница);
- семена с эндоспермом и периспермом (перец);
- семена с периспермом (куколь);
- семена без эндосперма и без перисперма (фасоль).

Семена с эндоспермом Рассмотрим строение семян с эндоспермом на примере зерновки пшеницы (рис. 51).

В зерновке пшеницы различают три основные части:

- семенную кожуру, сросшуюся с околоплодником;
- зародыш семени;
- питательную ткань — эндосперм.

Эндосперм составляет основную часть семени. В центральной части эндосперма находятся триплоидные паренхимные клетки с запасом питательных веществ в виде зерен крахмала. По периферии эндосперм окружен клетками алейронового слоя с запасным белком в виде алейроновых зерен. К эндосперму прилежит зародыш. В зародыше хорошо различимы корешок, почечка с листочками, стебелек и одна семядоля, которая преобразована в щиток (вторая семядоля редуцирована). Щиток обеспечивает всасывание питательных веществ из эндосперма в период прорастания семени.

Семена без эндосперма и без перисперма Рассмотрим стро-ение семян без эндосперма и перисперма на примере семени фасоли (рис. 52).

Снаружи семя покрыто толстой кожурой, на вогнутой стороне которой можно обнаружить рубчик и микропиле. Под кожурой располагается зародыш, состоящий из двух крупных семядолей, имеющих почковидную форму, и расположенных между ними зародышевого корешка, стебелька и почечки с листочками. После оплодотворения в процессе развития семени питательные вещества из эндосперма поглощаются зародышем и откладываются в виде крахмальных и алейроновых зерен в семядолях, поэтому семядоли сильно разрастаются.

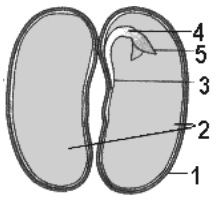


Рис. 52. Строение семени фасоли:

1 — семенная кожура; 2 — семядоли; 3 — корешок; 4 — стебелек; 5 — почечка с листочками.

5.2.4. Условия прорастания семян

Для прорастания семян необходимы определенные условия, главными из которых являются:

- наличие воды;
- доступ кислорода;
- определенная температура;

- живой зародыш семени.

Перед прорастанием семяна должны набухнуть. При этом семена поглощают большое количество воды. Это необходимо для активизации ферментов, которые переводят запасные вещества семени в легкоусвояемую и доступную для зародыша форму. Семена некоторых растений нуждаются в скарификации. *Скарификация* — механическое повреждение водонепроницаемых покровов семени. Она может проводиться вручную или с помощью специальных механизмов.

Прорастающие семена интенсивно дышат. Кислород необходим для осуществления окислительно-восстановительных процессов, стимулирующих деление и рост клеток зародыша.

Температура имеет большое значение для прорастания семян, так как от нее зависит протекание биохимических процессов синтеза и разложения в прорастающих семенах. Семена многих растений способны прорастать в довольно широком диапазоне температур. Однако для каждого вида существуют определенные верхний и нижний пределы. Для большинства растений минимальное значение температуры — 0-5°С, а максимальное — 45-48°С. Оптимальной для прорастания семян многих растений считается температура 25-35°С. Семена многих растений умеренных и холодных климатических поясов не прорастают без промораживания. Поэтому в сельскохозяйственной практике применяют *стратификацию* — выдерживание семян во влажном песке при низких температурах. Этот прием ускоряет прорастание семян многих растений.

Семена большинства растений безразличны к свету. Но есть растения, семена которых прорастают либо только на свету (салат, табак), либо только в темноте (некоторые вероники).

5.3. Плод

Плод — репродуктивный орган покрытосеменных, обеспечивающий семенное размножение. Функции плода: формирование, защита и распространение семян.

Плоды характерны только для цветковых растений. Плод образуется из цветка, как правило, после оплодотворения. Главную роль в образовании плода играет гинецей. Нижняя часть пестика — завязь, содержащая семязачатки, разрастается за счет усиленного деления и увеличения размеров клеток, в которых накапливаются различные вещества (белки, крахмал, сахара, жирные кислоты, витамины и т.д.), и превращается в плод.

Плод состоит из околоплодника и семян, число которых соответствует числу семязачатков. Иногда в образовании плода принимают участие и другие части цветка (тычинки, околоцветник, цветоложе).

5.3.1. Околоплодник

Околоплодник, или *перикарп* — это стенка плода, развивающаяся из стенки завязи. Как правило, перикарп составляет основную массу плода. В нем обычно различают три слоя (рис. 53):

- *экзокарпий*, или *внеплодник* — наружный слой околоплодника;
- *мезокарпий*, или *межплодник* — средний слой околоплодника;
- *эндокарпий*, или *внутриплодник* — внутренний слой околоплодника.

У различных плодов слои околоплодника выражены по-разному. Например, у костянки (плод вишни) экзокарпий — тонкий кожистый, мезокарпий — толстый сочный и мясистый, эндокарпий — твердый деревянистый (косточка). У ореха лещины слои околоплодника практически неразличимы.

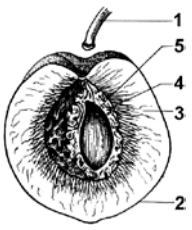


Рис. 53. Строение плода:

1 — плодоножка; 2 — экзокарпий; 3 — мезокарпий; 4 — эндокарпий; 5 — семя.

4.3.2. Классификация плодов

Общепринятой классификации плодов нет. Различные классификации строятся на основе следующих признаков:

- Количество плодолистиков, образующих плод:
  - *простой* плод — плод, образованный из завязи единственного пестика (горох, вишня, мак);
  - *сложный*, или *сборный*, плод — плод, образованный из нескольких пестиков одного цветка (малина, ежевика, лютик).

У некоторых растений может образовываться *соплодие* — более или менее сросшиеся в единое целое плоды, образовавшиеся из цветков одного соцветия (инжир, ананас, шелковица, сахарная свекла).

- Консистенция околоплодника:
  - *сухие* плоды — плоды с сухим, деревянистым или кожистым околоплодником (фасоль, лещина, белена);
  - *сочные* плоды — плоды, у которых весь околоплодник или его часть сочная или мясистая (груша, смородина, арбуз).
- Число семян:



- *односеменные* плоды (слива, пшеница);
- *многосеменные* плоды (крыжовник, дыня, помидор).

- Особенностей вскрывания плодов:
  - *вскрывающиеся* — плоды, которые после созревания семян растрескиваются по швам или по поверхности плодолистика (горох, бальзамин, фиалка);
  - *невскрывающиеся* — плоды, из которых семена освобождаются после разрушения околоплодника (овес, одуванчик, лещина).

Выделяют следующие виды плодов.

- Простые плоды:
  - *Коробочковидные плоды* (рис. 54)*:*
    - *боб* — одногнездный, чаще многосеменной плод (иногда односеменной например, у клеверов), вскрывающийся одновременно по брюшному и спинному швам, семена прикрепляются к створкам плода вдоль брюшного шва (акация белая, люпин, душистый горошек);
    - *стручок, стручочек* — двугнездный, многосеменной плод, образованный двумя плодолистиками, семена располагаются на перегородке между створками (левкой, сурепка, капуста); у стручка длина в четыре и более раз превышает ширину (горчица, капуста), у стручочка — в два-три раза или равна ей.
    - *коробочка* — многосемянный плод, образованный двумя или более плодолистиками (табак, хлопчатник). Коробочки могут быть одногнездными и многогнездными.



Рис. 54. Простые коробочковидные плоды:

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

  - *Ореховидные плоды* (рис. 55)*:*
    - *орех* — плод с деревянистым околоплодником, не срастающимся с семенной кожурой, образованный из двух плодолистиков (лещина). У лещины орехи заключены в *плюску* — листовидную обертку, развивающуюся из трех сросшихся прицветников;
    - *орешек* — отличается от ореха меньшими размерами (гречиха, липа);
    - *крылатка* — орех без плюски, имеющий крыло, образующееся из сросшихся с околоплодником чешуевидных прицветников и прицветничков (береза, ольха) или из приросших к околоплоднику сегментов околоцветника (вяз, щавель);
    - *желудь* — плод с тонкокожистым или тонкодеревянистым околоплодником, не срастающимся с семенем, образованный тремя плодолистиками; имеет чашевидную плюску, образованную видоизмененными стерильными веточками соцветия (дуб, бук);
    - *семянка* — плод с кожистым околоплодником, не срастающимся с семенем, образованный чаще всего из двух плодолистиков; часто имеет придатки, представляющие собой видоизмененные прицветники или части околоцветника (астра, одуванчик);
    - *зерновка* — плод с тонким пленчатым (реже мясистым — у некоторых бамбуков) околоплодником, срастающимся с семенной кожурой, образованный из двух (реже трех) плодолистиков (рожь, рис, бамбук).

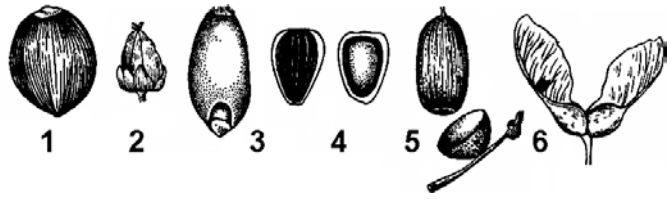


Рис.55. Простые ореховидные плоды:

1 — орех; 2 — орешек; 3 — зерновка; 4 — семянка; 5 — желудь; 6 — крылатка.

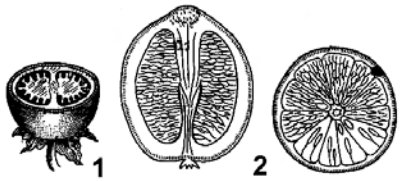


Рис. 56. Сочные ягодовидные плоды:
1 — ягода; 2 — померанец.

- *Ягодовидные плоды* (рис. 56):
  - *ягода* — как правило, многосеменной плод с сочным мясистым эндо- и мезокарпием, в мякоть которых погружены семена, и тонким пленчатым или кожистым экзокарпием (виноград, томаты, брусника, черника, клюква);
  - *померанец*, или *гесперидий* — плод цитрусовых растений (апельсин, лимон). Экзокарпий состоит из наружной эпидермы, покрытой кутикулой и слоем воска, и хлорофиллоносной паренхимы с маслянистыми железками (при созревании плода хлоропласты превращаются в хромопласты, и зеленые плоды становятся желтыми или оранжевыми). Мезокарпий рыхлый, белый, губчатой консистенции, сухой и безвкусный. Эндокарпий пленчатый, состоящий из нескольких слоев плотной паренхимы и внутренней эпидермы. Клетки эндокарпа образуют соковые мешочки на длинных ножках, заполненных клеточным соком, из которых состоит съедобная мякоть плода.
  - *гранатина* — плод, мякоть которого образуется из сочного наружного слоя семенной кожуры многочисленных семян. Околоплодник и ткани цветочной трубки у зрелого плода подсыхают и образуют твердую кожистую кожуру.
  - *яблоко* (рис. 57) — как правило, многосеменной плод, у которого мякоть развивается в основном из тканей цветочной трубки (основания тычинок, лепестков и чашелистиков) или в малой степени из тканей экзо- и мезокарпия; внутренняя часть плода (эндокарпий), перепончатая или хрящеватая, образует стенки гнезд с семенами (яблоня, груша, рябина, боярышник);
  - *тыквина* (рис. 57) — многосемянный плод с твердым, жестким, одревесневающим или кожистым экзокарпием и мясистым мезо- и эндокарпием; в образовании плода принимают участие разросшиеся плаценты(тыква, огурец).
- *Костянковидные плоды*:
  - *сочная костянка* — плод с мясистым сочным мезокарпием и деревянистым эндокарпием (косточка) (слива, вишня, черешня);
  - *сухая костянка* — по строению сходен с сочной костянкой, но при полном созревании мезокарпий подсыхает (миндаль, грецкий орех).

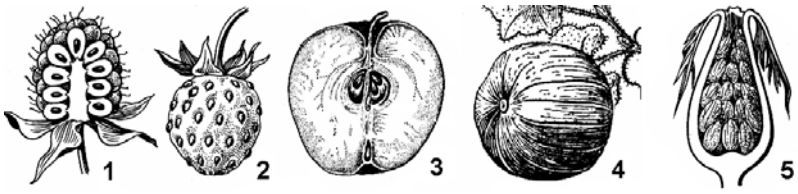


Рис. 57. Сочные простые и сборные плоды:

1 — сборная костянка; 2 — земляничина; 3 — яблоко; 4 — тыквина; 5 — цинародий.

- *Сборные плоды* (рис. 57):
  - *сборная костянка* (*многокостянка*) — совокупность множества костянок, располагающихся на общем цветоложе (малина, ежевика):
  - *сборная орешек* (*многоорешек*) — совокупность множества орешков (лютик, горицвет, лапчатка). Многоорешек земляники и клубники представляет собой сильно разросшийся мясистый и сочный гипантий, на выпуклой поверхности которого у углублениях расположены орешки. Его называют *земляничиной*. Многоорешек шиповника — *цинородий* — плод, образованный разросшимся кувшинчатым гипантием, в нижней части которого прикреплены орешки.

Систематика растений

Систематика занимается изучением и описанием видов растений и распределением их по группам на основе сходства строения и родственных связей между ними.



Согласно правилам ботанической номенклатуры устанавливаются определенные таксономические категории. Под *таксономической категорией* понимают определенный ранг или уровень классификации. Основными таксономическими категориями являются: вид, род, семейство, порядок, класс, отдел, царство. Иногда используют промежуточные таксономические категории: подвид, надрод, подцарство, надцарство и другие.

Таблица 1.

Таксономические категории и таксоны на примере картофеля:

Таксономические категории	Таксоны
Царство	Растения
Отдел	Покрытосеменные
Класс	Двудольные
Порядок	Пасленовые
Семейство	Пасленовые
Род	Паслен
Вид	Картофель, или паслен клубненосный

Глава 6. Низшие растения, или Водоросли

Водоросли — большая сборная группа фотосинтезирующих, преимущественно водных, автотрофных эукариотических растений. К водорослям традиционно относят и цианобактерии (сине-зеленые водоросли), являющиеся прокариотическими организмами, так как особенности их экологии и невозможность получения штаммов некоторых сине-зеленых водорослей в культуре, не позволяют полностью отлучить их от сборной группы "водоросли".

Для большинства водорослей характерно:

- в основном водная среда обитания, но большое число видов встречается и на суше (на поверхности почвы, влажных камнях, коре деревьев и т.д.);
- большинство водорослей находится в толще воды во взвешенном состоянии или активно плавает (фитопланктон), некоторые ведут прикрепленный образ жизни (фитобентос);
- тело водорослей может быть одноклеточным, колониальным или многоклеточным;
- тело не дифференцировано на органы и ткани (*таллом*, или *слоевище*); у сложно организованных водорослей может наблюдаться элементарная дифференцировка тела, имитирующая органы высших растений;
- клетки большинства водорослей имеют клеточную стенку, образованную целлюлозой или пектином (только у примитивных подвижных одноклеточных и колониальных водорослей, у зооспор и гамет клетки ограничены лишь плазмалеммой);
- клеточная стенка всегда или иногда покрыта слизью;
- протопласт клеток состоит из цитоплазмы, одного или нескольких ядер и *хроматофоров* (пластид), содержащих хлорофилл и другие пигменты; в хроматофорах имеются особые образования — *пиреноиды* — белковые тельца, вокруг которых накапливается крахмал, образующийся в процессе фотосинтеза; вакуоли, как правило, хорошо развиты; иногда (особенно в подвижных клетках) имеются особые сократительные вакуоли; большинство подвижных водорослей имеют светочувствительное образование — *глазок*, или *стигму*, благодаря которому водоросли обладают *фототаксисом* (способностью к активному движению по направлению к свету); подвижные клетки имеют жгутики (преобладают двужгутиковые формы);
- питание автотрофное, но имеются виды сапрофиты и паразиты;
- размножение половое и бесполое; одной из форм бесполого размножения является вегетативное, которое может осуществляться путем:
  - фрагментации таллома;
  - деления клеток одноклеточных водорослей;
  - у колониальных — распада колоний.

  Настоящее бесполое размножение водорослей осуществляется с помощью зооспор или спор.

  Половое размножение происходит путем образования множества специализированных половых клеток — гамет — с их последующей копуляцией (слиянием), что представляет собой половой процесс. В результате слияния образуется зигота, которая покрывается толстой защитной оболочкой. После периода покоя (реже сразу же) зигота прорастает в новую особь, образующуюся в основном путем мейотического деления. Этим завершается половое размножение. Формы полового процесса водорослей: изогамия, гетерогамия, оогамия.

Для некоторых водорослей половой процесс осуществляется в форме конъюгации. У высокоорганизованных водорослей гаметы развиваются в специальных органах полового размножения: яйцеклетки — в оогониях, сперматозоиды — в антеридиях.

Споры и гаметы могут развиваться в клетках как одной и той же особи, так и разных.

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

6.1. Красные водоросли, или багрянки

Одно из подцарств царства Растения. Насчитывает более 600 родов, около 3800 видов. По количеству видов багрянки превосходят всех остальных прочих многоклеточных морских водорослей. Основная масса багрянок— морские водоросли, ведущие прикрепленный образ жизни. Распространены, в основном, в тропической и субтропической, реже умеренной, климатических зонах. Лишь незначительное количество видов (около 5 %) обитают в пресных водах и на почве. Многие багрянки — обитатели больших глубинах (один из видов багрянок был обнаружен на глубине 268 м при освещенности 0,0005 % полного дневного света).

Среди багрянок встречаются как одноклеточные, так и многоклеточные нитчатые и пластинчатые водоросли. Однако большинство красных водорослей имеет таллом, образованный плотным переплетением одной или многих нитей, которые удерживаются вместе слизистым матриксом и прикреплены к субстрату с помощью ризоидов (рис. 58).

Окраска красных водорослей разнообразна: от ярко-красной до голубовато-зеленой и желтой. Она определяется различным количественным содержанием пигментов: хлорофиллы a, b и d, каротиноиды и фикобиллины — красный (фикоэритрин) и синие (фикоцианин и аллофикоцианин). Причем окраска водорослей одного и того же вида может быть различной на разной глубине. Пигменты сосредоточены в хроматофорах, имеющих вид зерен или пластинок, пиреноидов нет.

Клеточная стенка — пектиново-целлюлозная, способная к сильному ослизнению, в результате чего у некоторых водорослей весь таллом приобретает слизистую консистенцию. В стенках может откладываться известь.

Продуктом ассимиляции является багрянковый крахмал, откладывающийся в цитоплазме. В отличие от обычного крахмала при окрашивании йодом он приобретает буро-красный цвет.

Для багрянок характерны все виды размножения — бесполое, вегетативное, половое. Бесполое размножение с помощью гаплоидных безжгутиковых спор, развивающихся в спорангиях. Вегетативное размножение частями таллома характерно лишь для низкоорганизованных багрянок. Участки таллома высших багрянок погибают.

Для багрянок характерен оогамный половой процесс. На гаметофите образуются неподвижные мужские и женские гаметы. Большинство багрянок - двудомные растения. Зрелые спермации (неподвижные мужские гаметы) выходят из антеридиев и токами воды переносятся к женский орган полового размножения — карпогону. Содержимое спермация проникает в брюшко карпогона, где сливается с яйцеклеткой. Зигота без периода покоя делится митозом и образует диплоидные карпоспоры, из которых развивается диплоидный таллом. На нем в результате мейоза развиваются тетраспоры, дающие начало гаплоидному таллому. На гаплоидной талломе вновь образуются половые органы багрянок. Гаметофит и спорофит по внешнему виду неразличимы.



Рис. 58. Формы таллома багрянок.

Багрянки имеют большое практическое значение. Из них получают агар-агар, использующийся в кондитерской и микробиологической промышленности, многие из них являются сырьем для получения клея. Из золы багрянок получают йод и бром. Некоторые красные водоросли используются на корм скоту и даже используется в пищу человеком.

6.2. Отдел Бурые водоросли

Отдел включает около 1500 видов многоклеточных, преимущественно макроскопических (до 60-100 м) водорослей, ведущих прикрепленный (бентосный) образ жизни. Чаще всего они встречаются в прибрежных мелководьях всех морей и океанов, иногда вдали от берега (например, в Саргассовом море).

Талломы бурых водорослей имеют наиболее сложное строение среди водорослей. Одноклеточные и колониальные формы отсутствуют. У низкоорганизованных нитчатых бурых водорослей таллом образован одним рядом клеток. У высокоорганизованных клетки таллома отчасти дифференцируется, образуя тканеподобные анатомические структуры (например, ситовидные трубки с косыми перегородками). В результате этого происходит образование “стеблевой” и “листовой” частей таллома, выполняющих неоднородные функции. В субстрате водоросли закрепляются с помощью ризоидов.

Клетки бурых водорослей одноядерные с многочисленными хроматофорами, имеющими вид дисков или зерен. Бурая окраска водорослей обусловлена смесью пигментов (хлорофилла, каротиноидов, фукоксантина). Основным запасным веществом является ламинарин (полисахарид с иными, чем у крахмала, связями между остатками глюкозы), откладывающийся в цитоплазме. Клеточные стенки сильно ослизняются. Слизь помогает удерживать воду и тем самым препятствует обезвоживанию, что важно для водорослей приливно-отливной зоны.

Размножение бесполое, половое и вегетативное:

- Бесполое размножение происходит с помощью многочисленных двужгутиковых зооспор, образующиеся в одноклеточных, реже многоклеточных зооспорангиях.
- Вегетативное размножение осуществляется частями таллома.
- Формы полового процесса различны — изогамия, гетерогамия, оогамия.
- Спорофит и гаметофит по размеру и форме могут быть как одинаковыми, так и различными.
- У большинства бурых водорослей в жизненном цикле наблюдается чередование поколений.

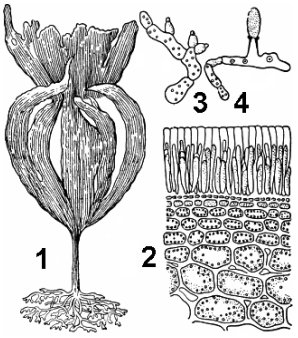


Рис. 59. Ламинария:

1 — целое растение в момент смены листа (старый вверху); 2 — разрез пластинки с зооспорангиями; 3 — мужской заросток с антеридиями; 4 — женский заросток с оогониями.

Ламинария

Представители рода ламинария известны под названием «морская капуста» (рис. 59). Они широко распространены в северных морях. Зрелый спорофит ламинарии — растение длиной от 0,5 до 6 и более метров. Слоевище ламинарии имеет одну или несколько листоподобных пластинок, располагающихся на простом или разветвленном "стволе", прикрепленном к субстрату ризоидами. "Ствол" с ризоидами многолетние, а пластинка ежегодно отмирает и весной вновь отрастает. Для ламинарии характерен вставочный рост. Зона роста располагается между пластинкой и "стволом".

На поверхности пластинок формируются зооспорангии, в которых в результате мейотического деления образуются гаплоидные зооспоры с двумя неравными жгутиками. Они прорастают в микроскопические нитчатые гаметофиты, на которых образуются половые органы. Половой процесс оогамный. В оогониях и антеридиях образуется по одной гамете. Оплодотворение происходит за пределами оогония. Из зиготы без периода покоя развивается диплоидный спорофит.

Ламинарию используют в пищу, для лечебного питания.

6.3. Отдел Зеленые водоросли

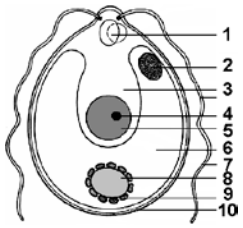


Рис. 60. Строение хламидомонады:

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

Это самый большой отдел водорослей (около 20000 видов). Распространены повсеместно. В основном зеленые водоросли обитатели пресных водоемов, но есть и морские виды. Некоторые обитают на суше. Есть виды, вступающие в симбиотические отношения с некоторыми животными (губками, кишечнополостными, оболочниками) и грибами.

Зеленые водоросли бывают как одноклеточными, так и многоклеточными. Клетки имеют плотную целлюлозную или пектиновую оболочку, бывают одноядерные или многоядерные. В цитоплазме находятся хроматофоры с пигментами (в основном хлорофилл a и b,). Кроме хлорофилла, в клетках содержатся каротиноиды, ксантофиллы и другие пигменты. Хлоропласты сходны с пластида-

ми высших растений.

Основным запасным веществом, накапливающимся в хлоропластах, является крахмал. Часто наблюдается правильное чередование полового и бесполого поколений.

Хламидомонада

Одноклеточная водоросль, обитающая преимущественно в мелких водоемах, загрязненных органическими веществами (рис. 60). Клетка хламидомонады имеет округлую или овальную форму, передний конец заострен в виде носика. На нем располагаются два одинаковой величины жгутика, с помощью которых хламидомонада передвигается в воде. Оболочка клетки пектиново-целлюлозная. В центре клетки располагается чашевидный хроматофор с крупным пиреноидом. В углублении хроматофора располагается ядро. На переднем конце клетки находятся стигма и пульсирующие вакуоли.

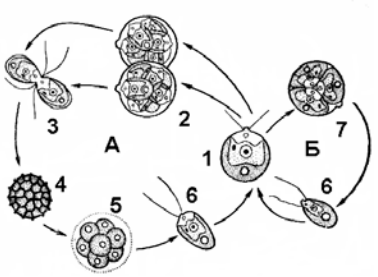


Рис. 61. Жизненный цикл хламидомонады:

А — половое размножение (1 — материнское растение; 2 — образование гамет; 3 — копуляция гамет; 4 — зигота; 5 — прорастание зиготы; 6 — зооспора); Б — бесполое размножение (7 — образование зооспор).

Размножается хламидомонада как бесполым, так и половым путем. В жизненном цикле преобладает гаплоидная фаза. При бесполом размножении хламидомонада теряет жгутики, содержимое клетки дважды делится митотически, и под оболочкой материнской клетки образуются четыре дочерние. Каждая из них выделяет оболочку и образует жгутики, превращаясь в зооспоры. Под воздействием ферментов оболочка материнской клетки разрушается, и они выходят наружу, растут до размеров материнской и тоже переходят к бесполому размножению (рис. 61).



Рис. 62. Хлорелла.

Половой процесс у многих видов хламидомонады происходит по типу изогамии. Содержимое клетки делится, образуя от 8 до 32 гамет, которые напоминают зооспоры, но имеют более мелкие размеры. Клетки с разным половым знаком сближаются передними полюсами, их жгутики склеиваются и образуется, так называемая *оплодотворяющая трубка*. Благодаря ей осуществляется контакт между клетками. Сначала сливается цитоплазма двух клеток, а затем происходит слияние ядер. Образовавшаяся зигота покрывается толстой оболочкой, превращается в *зигоспору* и впадает в период покоя. При наступлении благоприятных условий содержимое зигоспоры делится мейотически, и образуются четыре гаплоидные клетки, каждая из которых становится новой хламидомонадой.

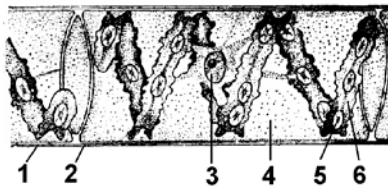


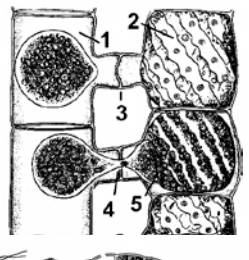
Рис. 63. Спирогира:

1 — слизистый покров; 2 — клеточная стенка; 3 — ядро; 4 — цитоплазма; 5 — пиреноид; 6 — хроматофоры.

У некоторых видов половой процесс осуществляется по типу гетерогамии (обе гаметы подвижны, но женская крупнее мужской) или по типу оогамии (женская гамета неподвижна).

Хлорелла

Одноклеточная водоросль, обитающая в пресных и соленых водоемах, на влажной почве, скалах (рис. 62). Клетки имеют вид зеленых шариков диаметром до 15 мкм. Жгутиков, глазков и сократительных вакуолей не имеет. В клетках имеется чашевидный хроматофор с пиреноидом или без него и мелкое ядро. Половой процесс для этой водоросли не известен. Бесполое размножение происходит путем митотического деления содержимого материнской клетки дважды или трижды. В результате деления формируется четыре или восемь дочерних клеток. После разрыва материнской оболочки клетки выходят наружу, увеличиваются в размерах и делятся вновь.



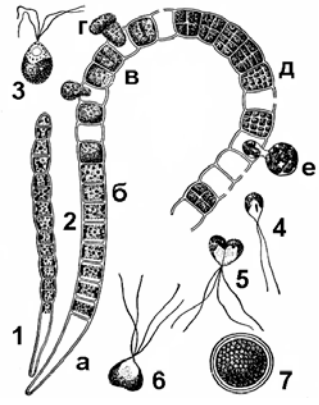


Рис. 65. Улотрикс:

1 — молодая нить; 2 — взрослая нить (а — ризоидальная клетка; б — вегетативная клетка; в — начало спорообразования; г — выход зооспор; д — образование гамет; е — выход гамет); 3 — зооспора; 4 — гамета; 5-6 — копуляция гамет; 7 — зигота.

Хлорелла интересна тем, что ее клетки содержат большое количество питательных веществ — 50 полноценных белков, жирные масла, углеводы, витамины В, С и К и даже антибиотики. Она размножается так интенсивно, что за сутки происходит тысячекратное увеличение числа ее клеток. Хлорелла стала первой водорослью, которую человек стал выращивать в культуре. Она использовалась в качестве экспериментального объекта для изучения некоторых этапов фотосинтеза. В некоторых странах (США, Япония, Израиль) были созданы опытные установки для выращивания хлореллы и изучалась возможность использования хлореллы как источника питания для человека. Японцы научились перерабатывать хлореллу в белый порошок, богатый белками и витаминами. Его можно добавлять

в муку для выпечки хлебобулочных изделий. Кроме того, хлорелла используется как источник дешевых кормов для скота и при биологической очистке сточных вод.

Спирогира Зеленые нитчатые водоросли длиной до 8-10 см (рис. 63). Многочисленные виды спирогир обитают в пресных водоемах. Скопления нитей спирогиры образуют тину. Нити неветвящиеся, образованные одним рядом цилиндрических клеток. В центре клеток находится крупное ядро. Оно окружено цитоплазмой, расходящейся в виде тяжей от центра клетки к периферии. Здесь они соединяются с постенным слоем цитоплазмы. Тяжи пронизывают крупную вакуоль. В клетках находятся лентовидные, закрученные в виде спирали хроматофоры. Они располагаются постенно с внутренней стороны оболочки. У разных видов спирогиры количество хроматофоров колеблется от 1 до 16. В хроматофорах в большом количестве располагаются крупные бесцветные пиреноиды. Снаружи водоросль окружена слизистым чехлом.

Рост водоросли в длину осуществляется путем поперечного деления клеток.

Размножается спирогира бесполым и половым способом. Бесполое размножение осуществляется частями нитей при их случайном разрыве.

Половой процесс осуществляется путем конъюгации (рис. 64). Конъюгация может быть лестничной и боковой. При лестничной конъюгации две нити располагаются параллельно друг другу. У рядом расположенных клеток образуют куполообразные выросты, растущие навстречу друг другу. В месте соприкосновения перегородки, разделяющие клетки, растворяются, и образуется канал, связывающий обе клетки. Содержимое одной клетки (мужской) округляется и перетекает по трубке в другую (женскую), и их содержимое (в первую очередь ядра) сливается. При боковой конъюгации оплодотворение происходит в пределах одной нити. При этом наблюдается слияние протопластов двух рядом расположенных клеток.

Зигота, образовавшаяся в результате оплодотворения, накапливает питательные вещества, окружается толстой клеточной стенкой и впадает в период покоя. Весной зигота редукционно делится и образует четыре гаплоидных ядра. Три ядра дегенерируют, а четвертое разрывает клеточную стенку, делится митотически и дает начало новой гаплоидной нити.

Улотрикс Произрастает в быстротекущих реках, ведет прикрепленный образ жизни (рис. 65). Однорядные неветвящиеся нити улотрикса, прикрепляясь к подводным предметам — камням, сваям, корягам и т.д., образуют зеленые дерновинки. Все клетки (за исключением вытянутой в длину бесцветной ризоидальной клетки, с помощью которой происходит прикрепление водоросли) имеют сходное строение. В центре клетки находится ядро и хроматофор, имеющий форму незамкнутого кольца. В хроматофоре находится несколько пиреноидов. Рост нити в длину происходит за счет деления клеток в поперечном направлении.

При благоприятных условиях улотрикс размножается зооспорами, имеющими по четыре жгутика. Они образуются в четном количестве (2, 4, 8 и более). Зооспоры бывают разных размеров — крупные и мелкие. Способность к активному перемещению зооспор способствует расселению улотрикса.

Половой процесс происходит по типу изогамии. Отдельные клетки нити превращаются в гаметангии, в которых образуются двужгутиковые гаметы. При слиянии гамет образуется четырехжгутиковая зигота. Затем она отбрасывает жгутики и переходит в состояние покоя. В дальнейшем зигота редукционно делится, давая начало четырем клеткам, каждая из которых образуется новую нить.

6.4. Значение водорослей

Будучи автотрофами, водоросли являются основными продуцентами (т. е. производителями) органических веществ в различных водоемах. Кроме того, в процессе фотосинтеза они выделяют кислород, создавая тем самым благоприятные условия для жизни не только водных, но и наземных организмов.

Водоросли играют огромную роль в жизни человека. Они являются кормом для многих промысловых рыб и других животных, служат добавками в различных питательных смесях, входят в состав комбикормов. Некоторые водоросли (например, «морскую капусту») употребляют в пищу. Морские водоросли используются для получения из них удобрений, йода, брома и других вещества. Из красных водорослей добывают агар-агар, используемый микробиологической и кондитерской промышленности, из бурых водорослей добывают альгиновую кислоту, применяемую для изготовления пластмасс и непромокаемых тканей. В пресных водах водоросли участвуют в образовании сапропеля, применяемого при грязелечении.

При массовом развитии они могут наносить ущерб, поскольку ухудшается качество воды и затрудняется водоснабжение. Водоросли могут накапливать различные вещества, попадающие в водоемы со стоками различных производств и постепенно их дезактивировать. Происходит постепенное очищение воды от загрязнителей.

Способность водорослей к самоочищению воды имеет огромное народнохозяйственное значение и занимает важное место в круговороте веществ в водоемах.

Высшие растения

Глава 7. Отдел Моховидные (Bryophyta)

Отдел наиболее низкоорганизованных высших споровых растений, объединяющий около 25 тыс. современных видов. Для мхов характерно:

- встречаются практически на всех континентах в самых разнообразных условиях;
- предпочитают места обитания с повышенной влажностью;
- жизненные формы — однолетние и многолетние травянистые растения;
- в жизненном цикле преобладает гаметофит, представляющий собой "листостебельное растение"; настоящие стебли и листья отсутствуют, у мхов развиваются листовидные и стеблевидные структуры;
- корни отсутствуют, их функцию выполняют нитевидные выросты в нижней части стебля — ризоиды;
- представлены как однодомными, так и двудомными растениями;
- антеридии (мужские органы полового размножения) представляют собой однослойные мешочкоподобные образования на ножке, заполненные сперматозоидными клетками, из которых образуется двужгутиковые сперматозоиды; архегонии (женские органы полового размножения) — бутылеобразные структуры, состоят из брюшка, содержащего яйцеклетку, и шейки;
- для оплодотворения необходима вода;
- из зиготы сначала развивается спорофит; он полностью зависит от гаметофита, так как получает от него воду и питательные вещества;
- спорофит состоит из коробочки, в которой развивается спорангий, ножки (у некоторых мхов она может отсутствовать), на которой располагается коробочка, стопы, или *гаустории*, обеспечивающей связь с гаметофитом;
- в спорангии в результате редукционного деления происходит образование гаплоидных спор;
- моховидные — равноспоровые растения;
- из спор образуется протонема, на ней закладываются почки, из которых развивается гаметофит.

Класс Листостебельные мхи

Кукушкин лен

Кукушкин лен — один из наиболее широко распространенных представителей подкласса Зеленые мхи (рис. 66). Произрастает на влажных местах, в болотах, заболоченных лесах. Это многолетнее растение, достигающее высоты 15-40 см. Произрастает группами, образуя крупные подушковидные дернины.



Рис. 66. Кукушкин лен

"Стебель" мха прямостоячий, неветвящийся. В центре "стебля" располагаются более вытянутые (удлиненные) клетки, соответствующие ксилеме и флоэме. "Стебель" густо покрыт узкими линейно-ланцетными "листьями". Они состоят из нескольких слоев клеток. У основания стебля развиваются многоклеточные нитевидные ризоиды — аналоги корней.

Кукушкин лен относится к двудомным растениям (рис. 67). На мужском гаметофите между бесплодными красноватыми (или желтоватыми) "листочками", образующими розетку, располагаются мужские половые органы — антеридии, в которых образуются двужгутиковые сперматозоиды. Антеридии имеют вид продолговатых или округлых мешочков на ножке. На женском гаметофите между верхними междоузлиями образуются женские половые органы — архегонии. В брюшке развивается яйцеклетка. Внутри шейки

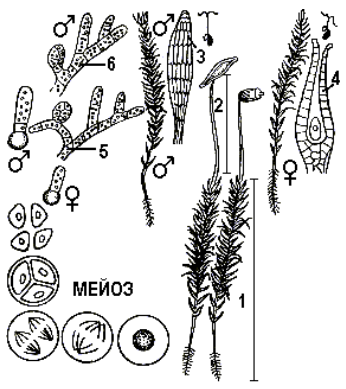


Рис. 67. Цикл развития мха кукушкин лен:

1 — гаметофит; 2 — спорофит; 3 — антеридий; 4 — архегоний; 5, 6 — протонема.

расположены канальцевые клетки. Как и архегонии, антеридии располагаются на верхушке растения среди бесплодных листочков. При созревании архегония шейковые и брюшные клетки ослизняются, и на их месте формируется узкий канал, по которому сперматозоиды могут проникнуть к яйце-

клетке. Оплодотворение происходит в дождливую погоду, так как для передвижения сперматозоидов необходима водная среда. Предполагают, что сперматозоиды обладают положительным хемотаксисом к содержимому слизи архегония. Сперматозоиды, передвигаясь по воде, проникают внутрь архегония, в котором происходит слияние одного из них с яйцеклеткой. Зигота является начальной стадией спорофита и содержит диплоидный набор хромосом. Через несколько месяцев из зиготы прорастает спорофит. Он располагается в верхней части стебля женских растений мха. Спорофит кукушкина льна состоит из гаустории, ножки и коробочки. Гаустория (присоска) служит для внедрения в тело гаметофита. Спорофит полностью зависит от гаметофита. На верхнем конце коробочки до созревания находится колпачок. Он развивается из стенки брюшка архегония. Под колпачком расположена крышечка коробочки. В коробочках в спорангии путем мейотического деления происходит образование спор. Следовательно, споры имеют гаплоидный набор хромосом. Все споры морфологически одинаковы (изоспоры).

После созревания колпачок и крышечка отпадают и споры легко рассеиваются с помощью ветра. При благоприятных условиях спора прорастает в тонкую ветвящуюся зеленую нить — *протонему*, или *предросток*. На протонеме образуются почки, из которых развиваются гаметофиты — взрослые растения мха, какого-либо одного пола, имеющие гаплоидный набор хромосом.

Торфяной мох сфагнум

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

Мох сфагнум — небольшие растение (до 15—20 см) белесоватого цвета с ветвящимся на верхушке стеблем, густо покрытым узкими длинными листьями (рис. 68). Растет обычно плотными дернинами.

Стебель взрослого растения ризоидов не имеет. Он ежегодно нарастает верхушкой, в то время как его нижняя часть постояннно отмирает. Спрессованные слои отмершего сфагнума образуют залежи торфа.

Сердцевина стебля заполнена паренхимными клетками, к которым примыкают одревесневшие клетки, придающие стеблю прочность. Снаружи он покрыт 1-3 слоями мертвых клеток, оболочки которых пронизаны отверстиям (сквозным порам), через которые происходит всасывание воды.

Листья сфагнума яйцевидной формы, без средней жилки. Они образованы одним слоем клеток двух типов:

- ▣ узких длинных живых, содержащих хлоропласты (ассимилирующие), образующие как бы сетку;
- ▣ широких мертвых со спиральными утолщениями (гиалиновые), располагающихся между живыми, способных накапливать и удерживать большое количество воды (в 25—37 раз больше своего веса).

Антеридии и архегонии формируются боковых веточках в верхней части стебля. Оплодотворение яйцеклеток двужгутиковыми сперматозоидами происходит при наличии воды. Из зиготы развивается спорофит, состоящий из круглой коробочки со спорангиями и небольшой ножки.

К моменту созревания спор (в результате мейоза) верхняя часть стебля удлиняются и коробочки поднимаются над облиственной частью стебля. Крышечка коробочки отделяется и споры рассеиваются. Попав в благоприятные условия, споры прорастают в однослойную пластинчатую протонему, на которой возникают почки, дающие начало новым побегам мха.

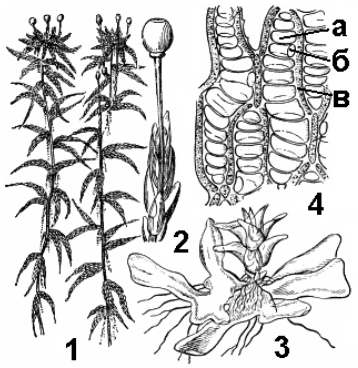


Рис. 68. Сфагновый мох:

1 — общий вид; 2 — спорангий; 3 — протонема; 4 — часть листа при большом увеличении (а — гиалиновая клетка; б — пора; в — ассимилирующая клетка).

Сфагнум в четыре раза гигроскопичнее ваты и содержит вещество — сфагнон, обладающее антисептическим действием. Это делает возможным использовать сфагнум как перевязочный материал.

Значение мхов

Моховидные в природе часто поселяются на таких субстратах и в таких местообитаниях, которые недоступны для других растений. В этом случае они выступают в роли пионерной растительности, играя большую роль в почвообразовательных процессах. Моховидные играют существенную роль в регуляции водного баланса суши. Они регулируют испарение влаги из почвы. На лугах мхи препятствуют семенному возобновлению трав, в лесах — прорастанию семян деревьев. Аккумулируя воду, мхи вызывают заболачивание почв. Сфагновые и зеленые

мхи являются основными торфообразователями. Наличие мохового покрова является одним из основных стабилизирующих факторов в условиях вечной мерзлоты.

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

Глава 8. Отдел Плауновидные (Lecopodiophyta)

В настоящее этот отдел высших споровых растений объединяет около 1 тыс. видов. Для плауновидных характерно:

- в основном тропические растения;
- современные плауновидные — многолетние травянистые, обычно вечнозеленые растения, реже кустарники;
- в жизненном цикле преобладает спорофит, представляющий собой листостебельное растение;
- подземные органы — корневища и придаточные корни;
- стебли в основном стелющиеся, дихотомически ветвящиеся;
- листья мелкие с одной жилкой;
- листорасположение спиральное, супротивное или мутовчатое;
- плауновидные — равноспоровые и разноспоровые растения;
- спорангии защищены спорофиллами и собраны в спороносные колоски;
- гаметофит равноспоровых — обоеполый, многолетний, разноспоровых — раздельнополый, быстро созревающий.

Плаун булавовидный

Плаун булавовидный произрастает преимущественно в лесной зоне, особенно в хвойных лесах.

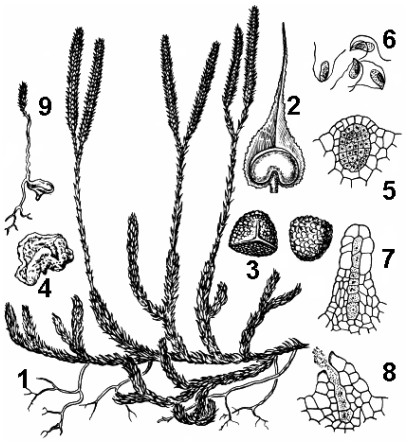


Рис. 69. Плаун булавовидный:

1 — общий вид спорофита; 2 — спорофилл со спорангием; 3 — спора с двух сторон; 4 — заросток; 5 — антеридий; 6 — сперматозоиды; 7 — молодой архегоний; 8 — архегоний после оплодотворения яйцеклетки; 9 — заросток с молодым спорофитом.

Это вечнозеленое травянистое многолетнее растение с ползучим стеблем, достигающим длины 3 метров (рис. 69). В центральной части стебля находится проводящий пучок, в котором ксилема окружена флоэмой. В периферической части стебля развита механическая ткань, покрытая снаружи эпидермой.

В междоузлиях стебель укореняется с помощью тонких придаточных корней. От стелющегося по земле основного стебля вертикально вверх отходят дихотомически ветвящиеся побеги высотой до 25 см. Поверхность стебля густо покрыта спирально расположенными мелкими ланцетно-линейными листьями.

В середине лета у взрослых растений на боковых побегах стебля образуются булавовидные спороносные колоски, каждый из которых состоит из оси и сидящих на ней листочков — остроконечных спорофиллов. В основании спорофилла на его верхней части находится почкообразный спорангий, в котором образуются гаплоидные споры. Из спор при благоприятных условиях в течение 10—20 лет развивается гаплоидный гаметофит — маленький беловатый (около 2 см в диаметре) заросток, углубленный в почву и прикрепленный к ней ризоидами. Заросток вступает в симбиоз в симбиоз с грибом и живет как сапрофит. На верхней стороне заростка образуются архегонии и антеридии, погруженные в ткань заростка. Двужгутиковый сперматозоид оплодотворяет яйцеклетку и образуется зигота, из которой развивается зародыш. Он внедряется в ткань гаметофита и питается за его счет. Лишь после образования корней он переходит к самостоятельному существованию и дает начало новому спорофиту — бесполому поколению плауна.

Значение плаунов

Хозяйственное значение плаунов невелико. Животные обычно их не едят. Некоторые виды плаунов содержат яд, сходный по действию с ядом кураре. Споры плауна, или *ликоподий*, — тончайший светло-желтый порошок, бархатистый, жирный на ощупь — используется при обсыпке пилюль, в качестве детской присыпки (натуральный тальк), иногда в промышленности при фасонном литье для обсыпания моделей. Плаун бадренец используют для получения желтой краски для шерсти, а плаун обоюдоострый — для получения зеленой краски.

Глава 9. Отдел Хвощевидные (Equisetophyta)

Отдел высших споровых растений, включающий в себя в настоящее лишь один род, представленный 25 видами. Для хвощей характерно:

- распространенны на всех континентах, кроме Австралии, Новой Зеландии и тропической Африки;
- жизненная форма — многолетние, корневищные травянистые растения;
- в жизненном цикле преобладает спорофит, представляющий собой листостебельное растение;
- корни придаточные, образуются в узлах корневища;
- стебли имеют хорошо выраженное метамерное строение, обычно однолетние, выполняющие функцию фотосинтеза;
- хлорофиллоносная ткань располагается непосредственно под эпидермой стебля, стенки клеток кожицы пропитаны кремнеземом;
- в стебле имеется механическая ткань, проводящие пучки образуют кольцо; ксилема образована трахеидами, флоэма — ситовидными элементами и паренхимой;
- имеют два типа побегов летние — ассимилирующие и весенние — спороносные, образующиеся на одном корневище;
- листья сильно редуцированы, имеют вид бурых чешуек, мутовчато расположенных в узлах побегов;
- хвощи — равноспоровые растения;
- спорангии группами (по 8-10) располагаются на видоизмененных спороносных боковых побегах, образующих спороносные колоски, развивающиеся на верхушках ассимилирующих или на специализированных спороносных бесхлорофилльных побегах;
- из спор (физиологически различных) развиваются одно- или обоеполые заростки — гаплоидные гаметофиты, имеющие вид небольших зеленых рассеченных пластинок с ризоидами;
- антеридии развиваются на концах лопастей заростков, а архегонии — в центральной части; архегонии созревают раньше антеридиев (на обоеполых заростках);
- из зиготы сначала развивается зародыш, а из него — взрослый диплоидный спорофит.

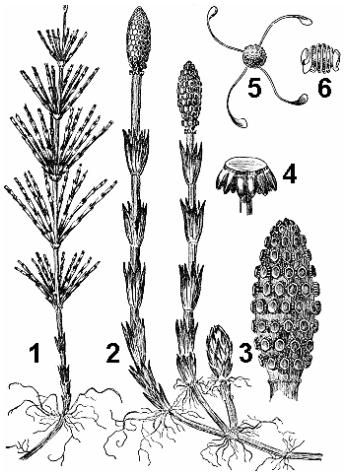


Рис. 70. Хвощ полевой:

1 — вегетативный побег; 2 — спороносный побег; 3 — колосок с мутовками спорофиллов; 4 — спорофилл со спорангиями; 5 — спора с развернутыми элатерами; 6 — спора со свернутыми элатерами.

Хвощ полевой

Широко распространенное в умеренной зоне растение, часто встречающееся на песчаных откосах, залежах, пашнях, в посевах, на лугах. Это многолетнее травянистое прямостоячее растение высотой до 50 см (рис. 70). Подземная часть хвоща — тонкое длинное членистое ветвящееся корневищами с клубеньками, в которых откладывается крахмал. От узлов корневища пучками отходят придаточные корни.

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

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

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

Значение хвощей

Большинство хвощей несъедобно, но некоторые виды хвощей (хвощ полевой) используются как корм животных. В некоторых местностях он может быть и ядовитым. Его используют также и в медицине в качестве кровоостанавливающего и мочегонного средства при отеках. Иногда крахмалистые клубни и молодые спороносные колоски используются в пищу. Хвощ полевой — злостный сорняк. Хвощ болотный, хвощ приречный, хвощ дубравный — ядовитые растения. Жесткие стебли хвоща зимующего можно использовать в качестве абразивного материала.

Глава 10. Отдел Папоротниковидные (Polypodiophyta)

Отдел высших споровых растений, объединяющий около 12 тыс. современных видов. Для папоротников характерно:

- широко распространены в самых разнообразных климатических зонах, наибольшее число видов характерно для тропиков;
- жизненные формы разнообразны — многолетние травянистые, древовидные растения, лианы, эпифиты;
- в жизненном цикле преобладает спорофит, представляющий собой листостебельное растение с хорошо выраженными корнями, стеблями и листьями;
- корни всегда придаточные, с корневыми волосками;
- стебли хорошо развиты у древовидных форм; у травянистых папоротников побеги чаще всего представлены корневищами, часто покрытые различными волосками и чешуйками;
- в коре стебля имеется механическая ткань, в центре — несколько концентрических прово-дящих пучков; ксилема, образованная трахеидами, окружена флоэмой из ситовидных клеток без клеток-спутниц;
- листья (*вайи*), длительное время сохраняют способность к верхушечному росту; могут быть как цельными, так и перистыми; типичный цельный лист дифференцирован на черешок и листовую пластинку; у подавляющего большинства папоротников листья перистые, имеющие черешок, продолжающийся в рахис — ось листа, на которой располагаются перья; часто листья совмещают функцию фотосинтеза и спороношения;
- спорангии располагаются на нижней поверхности листьев и чаще всего собраны группами — *сорусами*, покрытыми общим покрывальцем — *индузием*, представляющим собой вырост ткани листа;
- в основном папоротники — равноспоровые растения;
- из спор у подавляющего большинства равноспоровых папоротников развивается обоеполый гаметофит (называемый также заростком), имеющий вид зеленой пластинки, прикрепляющийся к субстрату ризоидами;
- архегонии и антеридии развиваются на нижней поверхности заростка;
- для оплодотворения необходима вода;
- из зиготы сначала развивается зародыш, а затем взрослый спорофит.

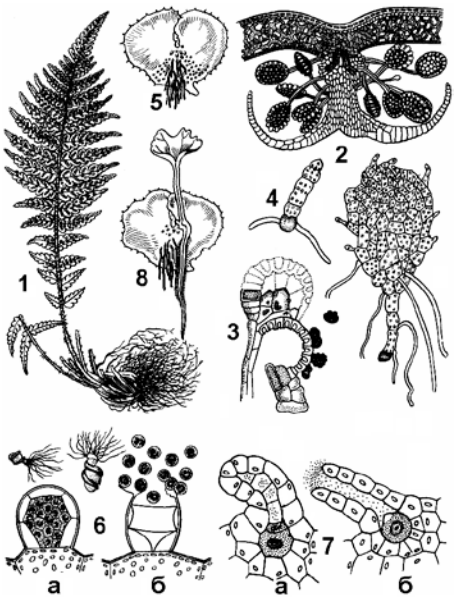


Рис. 71. Щитовник мужской:

1 — общий вид спорофита; 2 — сорус спорангиев; 3 — вскрывшийся спорангий; 4 — прорастание споры; 5 — заросток; 6 — антеридий (а — молодой; б — со сперматозоидами); 7 — архегоний (а — молодой; б — зрелый); 8 — развивающийся спорофит.

Щитовник мужской

Один из наиболее широко распространенных в Европе видов папоротников (рис. 71). Произрастает преимущественно в тенистых лесах. Спорофит представлен крупным многолетним травянистым растением высотой до 1 метра. Корневище мощное, обильно покрытое



остатками черешков листьев прошлых лет и ржаво-бурыми чешуйками. От нижней части корневища отходят тонкие придаточные корни. Пластинка листа дваждыперисторассеченная. Два года листья развиваются в почках под землей и только на третий год весной появляются над поверхностью почвы, а к осени отмирают. Молодые листья закручены в виде улиток и долго растут своей верхушкой, постепенно раскручиваясь.

На нижней поверхности листьев вдоль средних жилок к осени образуются спорангии, собранные в сорусы. В результате мейотического деления клеток спорогенной ткани образуются гаплоидные споры. После созревания спор стенка спорангия разрывается, обеспечивая тем самым распространение спор.

Попав в благоприятные условия, спора прорастает и, из нее формируется гаметофит, который имеет вид сердцевидной пластинки длиной 1,5-5 мм. Заросток однослойный и только в средней части многослойный. На нижней, обращенной к земле, стороне образуется большое количество ризоидов, расположенных ближе к заостренной части пластинки. Здесь же находятся архегонии и антеридии. Архегонии располагаются на утолщенной части заростка, ближе к сердцевидной выемке, а антеридии — ближе к заостренной части, часто среди ризоидов. В антеридиях образуются лентовидные многожгутиковые (несколько десятков) сперматозоиды. Попав в воду, они устремляются к архегонию и через шейку проникают в его брюшко. Здесь происходит оплодотворение яйцеклетки и образование зиготы. Зародыш начинает развиваться в архегонии. До образования зеленого листа и собственных корней он зависит от гаметофита.

Значение папоротников

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

Семенные растения

Глава 11. Отдел Голосеменные (Gimnospermae)

Отдел высших семенных растений, объединяющий около 800 современных видов. Для голосеменных характерно:

- широкое распространение по поверхности суши; встречаются во всех климатических зонах — от тропиков до лесотундры;
- предпочитают местообитания с относительно прохладным или холодным климатом и достаточным количеством влаги;
- жизненные формы: преимущественно деревья, кустарники, древовидные лианы и даже эпифиты;
- в жизненном цикле преобладает спорофит, представляющий собой листостебельное растение с хорошо выраженными корнями, стеблем и листьями;
- главный и боковые корни имеют обычное для деревьев и кустарников строение, придаточные корни встречаются очень редко (у примитивных представителей); способны к вторичному утолщению, часто с микоризой;
- стебель практически всегда деревянистый, ветвление моноподиальное;
- анатомическое строение стебля сложное: древесина почти целиком состоит из трахеид, имеются ситовидные клетки, сосуды есть только у высших представителей; у многих образуется перидерма и корка;
- у большинства голосеменных листья игловидные (хвоя) или чешуевидные;
- преимущественно вечнозеленые растения;
- размножение в основном семенное, редко вегетативное — черенками (кипарисовые) и отводками (секвойя, пихта);
- голосеменные — разноспоровые растения;
- гаметофит сильно редуцирован, лишен самостоятельного существования; женский гаметофит развивается внутри видоизмененного мегаспорангия — нуцеллуса семязачатка и представляет собой эндосперм с архегониями; мужской гаметофит образуется в микроспорангии, представлен пыльцевым зерном, лишен антеридиев, состоит из нескольких клеток, завершает свое развитие в семязачатке;
- семязачатки располагаются открыто на семенных чешуях; из семязачатка развиваются открыто лежащие семена;
- оплодотворению предшествует опыление; оплодотворение осуществляется спермиями, доставляемыми к архегониям пыльцевой трубкой.

Среди современных голосеменных господствующее положение занимают хвойные.

Сосна обыкновенная

Широко распространена в Евразии. Высокое (до 50 м) светолюбивое вечнозеленое растение. Сосна неприхотлива к почвам: растет и на песках, и на болоте. Продолжительность жизни — до 400 лет.

Корневая система хорошо выражена, уходит в почву на большую глубину. Анатомическое строение корней сосны и покрытосеменных растений сходно. Корни вступают в симбиотические отношения с грибами, образуя микоризу. Корневые волоски развиты слабо и локализованы в узкой зоне верхушки корня.

Сосны имеют хорошо развитый, одревесневающий, моноподиально ветвящийся стебель. Основную массу стебля составляет древесина, кора и сердцевина развиты слабо. В древесине и коре имеется большое количество смоляных ходов (каналов). У сосны различают два типа побегов: удлиненные и укороченные. Удлиненные (ростовые) побеги покрыты видоизмененными бурыми чешуевидными листьями, в пазухах которых располагаются сильно укороченные побеги, несущие игловидные листья — хвоинки.

Сизо-зеленые хвоинки сосны длинные, жесткие, заостренные, сидят попарно на укороченных побегах, опадают обычно через 2-3 года. Эпидерма покрыта толстым слоем кутикулы. Под ней располагается несколько слоев толстостенной гиподермы. Устьица располагаются в углублениях на поверхности листа. В центре листа проходит два проводящих пучка. Листья, как кора и древесина, пронизаны смоляными ходами.

Сосна — однодомное растение. На 30-40-м году жизни (у отдельно стоящих — на 15-20) она начинает давать семена. Весной на молодых побегах появляются шишки: мужские — у основания, женские — на верхушках годичных побегов (рис. 72).

Зеленовато-желтая мужская шишка длиной 4-5 см представляет собой побег, к оси которого спирально прикреплены чешуи — микроспорофиллы, на нижней стороне которых формируется по два микроспорангия. Мужские шишки собраны в группы. Красноватые женские шишки крупнее мужских и располагаются одиночно. На главной оси женской шишки располагаются кроющие чешуи, в пазухах которых сидят семенные, несущие по два семязачатка.

На мужской шишке внутри микроспорангиев развивается большое количество материнских клеток микроспор. Они мейотически делятся и образуют многочисленные тетрады гаплоидных микроспор. Каждая микроспора одета наружной плотной оболочкой (*экзиной*), под которой позже формируется внутренняя оболочка (*интина*). У сосны экзина отстает от интины, и образуется два воздушных мешка, увеличивающих поверхность пыльцы и способствующих ее распространению ветром. Еще в микроспорангиях начинает формироваться сильно редуцированный мужской гаметофит. Ядро микроспоры дважды делится митотически. При этом происходит образование двух мелких проталлиальных клеток, которые быстро разрушаются. Оставшаяся крупная клетка еще раз делится, образуя более мелкую антеридиальную и крупную сифоногенную клетку (клетку трубки). Позже из антеридиальной клетки образуются спермии, а сифоногенная клетка образует пыльцевую трубку. Покровы микроспоры становятся покровами пыльцы.

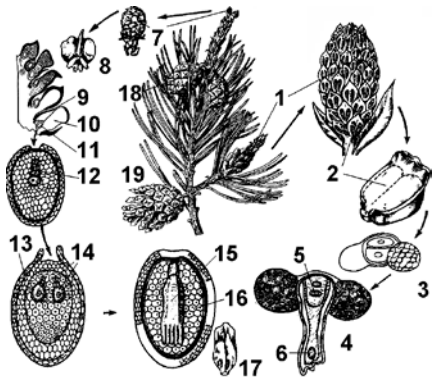


Рис. 72. Цикл размножения голосеменных:

1 — мужская шишка; 2 — микроспорофиллы с двумя микроспорангиями; 3 — пыльцевое зерно; 4 — мужской гаметофит; 5 — генеративная клетка; 6 — сифоногенная клетка; 7 — женская шишка; 8 — мегаспорофиллы; 9 — кроющая чешуйка; 10 — семенная чешуйка; 11 — семязачаток; 12 — мегаспоры; 13 — интегументы; 14 — архегонии с яйцеклетками; 15 — зародыш; 16 — эндосперм; 17 — чешуйка с двумя семенами; 18 — шишка первого года; 19 — шишка второго года.

В конце весны или начале лета пыльца созревает, микроспорангии вскрываются и пыльца высыпается наружу. К этому времени чешуи женских шишек раздвигаются, и пыльца с помощью ветра попадает в промежутки между семенными чешуями, где задерживается, благодаря выделяющейся здесь жидкости. После опыления семенные чешуи смыкаются. Оплодотворение происходит лишь спустя 20 месяцев после опыления, так как в момент опыления ни мужской, ни женский гаметофиты еще не сформированы. Развитие мужского гаметофита заканчивается уже после опыления внутри семязачатка.

Лишь через месяц после опыления в женских шишках начинается *мегаспорогенез*. Семязачаток состоит из мегаспорангия — нуцеллуса (центральная многоклеточная часть семязачатка) и интегумента (покров семязачатка). В средней части нуцеллуса обособляется одна материнская клетка мегаспоры. Делясь мейотически, она образует четыре гаплоидные мегаспоры, три из которых дегенерируют. Ядро оставшейся клетки многократно делится митотически и дает начало женскому гаметофиту -гаплоидному эндосперму с двумя архегониями.

Приблизительно за 12 месяцев до образования яйцеклетки пыльцевое зерно начинает прорастать. За счет сифоногенной клетки происходит образование пыльцевой трубки, врастающей в ткань нуцеллуса и продвига-

ющейся по направлению к развивающемуся архегонию. Прежде чем пыльцевая трубка достигнет женского гаметофита, антеридиальная клетка дает начало двум спермиям.

Через 15 месяцев после опыления пыльцевая трубка достигает архегония. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой, а другой дегенерирует, разрушается и второй архегоний. Полноценный зародыш развивается лишь из одной зиготы. Зрелый зародыш состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей и почечки.

Семена у сосны обыкновенной созревают лишь на второй год после опыления. Они состоят из семенной кожуры (образованной из интегументов семязачатка), зародыша и запаса питательных вещества (гаплоидного эндосперма). Семя снабжено крылышком, формирующимся из тканей семенной кожуры. В период формирования семян женские шишки сильно разрастаются, одревесневают и из зеленых становятся бурыми. Лишь через полтора года после опыления происходит созревание семян. В конце зимы в солнечные дни шишки растрескиваются, их чешуи раздвигаются и семена высыпаются. Благодаря наличию крыловидных придатков, семена разносятся на большие расстояния.

Весной, попав в благоприятные условия, зрелые семена прорастают, образуя сначала проросток, а затем молодое растение.

Значение голосеменных

Хвойные являются ландшафтообразователями. Имеют водоохранное и противоэрозионное значение. Хвоя и молодые побеги составляют основу питания лосей и глухарей в зимнее время, семенами кедра сибирского питаются многие животные.

Велико значение голосеменных в хозяйственной деятельности человека. Хвойные растения дают основную массу строительной древесины, используются как топливо, являются сырьем для деревообрабатывающей и целлюлозно-бумажной промышленности. Из них получают вискозу, шелк, целлюлозу, штапель, бальзамы и смолы, сосновую шерсть и камфару, спирт и уксусную кислоту, дубильные экстракты, скипидар и канифоль, деготь и древесный уголь, сосновое эфирное масло и т.д., а также пищевые продукты и витамины. Древесина хвойных является хорошим поделочным материалом.

Используются голосеменные и в медицине. Они служат исходным сырьем для получения витаминов, шишкоягоды можжевельника входят в состав мочегонных сборов. Эфедру используют для получения эфедрина — средства, возбуждающего нервную систему и использующегося для лечения аллергических заболеваний дыхательных путей. В народной медицине хвойные используются для лечения туберкулеза, нервных расстройств, болезней почек, мочевого пузыря, глухоты.

Из семян сибирской сосны получают кедровое масло.

Глава 12. Отдел Покрытосеменные (Angiospermae)

Покрытосеменные — самый крупный и высокоорганизованный отдел царства растений, объединяющий не менее 250 тыс. видов. Для покрытосеменных характерно:

- широкое распространение во всех климатических зонах Земли с самыми разнообразными экологическими условиями;
- огромное многообразие жизненных форм: древесные формы — деревья, кустарники и кустарнички, полудревесные — полукустарники и полукустарнички, однолетние, двулетние и многолетние; лианы, подушковидные и стелющиеся формы, эпифиты;
- произрастают в основном на суше, но встречаются и вторичноводные формы;
- подавляющее большинство покрытосеменных — автотрофы, но есть паразитические и полупаразитические формы;
- продолжительность жизни различна — от 3-4 недель до нескольких тысяч лет;
- в жизненном цикле преобладает разноспоровый спорофит, представляющий собой листостебельное растение; гаметофит крайне редуцирован (мужской — до пыльцевого зерна, женский — до зародышевого мешка); архегонии и антеридии отсутствуют; гаметофит развивается значительно быстрее, чем у голосеменных;
- органом бесполого и полового размножения является цветок, представляющий собой видоизмененный побег;
- семязачатки небольшие, со слабо развитыми покровами, защищены стенками завязи, образованной в результате срастания одного или нескольких плодолистиков;
- оплодотворение не зависит от наличия воды; двойное; образуется не только диплоидный зародыш, но и триплоидный эндосперм;
- оплодотворению предшествует опыление, которое может осуществляться с помощью ветра (анемофилия), воды (гидрофилия), насекомых (энтомофилия), птиц (орнитофилия), других животных (зоофилия);
- после оплодотворения образуются семена, имеющие зародыш, запас питательных веществ и кожуру, они защищены тканями околоплодника от внешних воздействий;

- у большинства покрытосеменных проводящая система представлена сосудами ксилемы, а не трахеидами, вместо ситовидных клеток флоэмы возникают ситовидные трубки с клетками-спутницами;
- форма листьев разнообразна, появляются новые формы жилкования;
- единственная группа растений, способная образовывать сложные многоярусные сообщества.

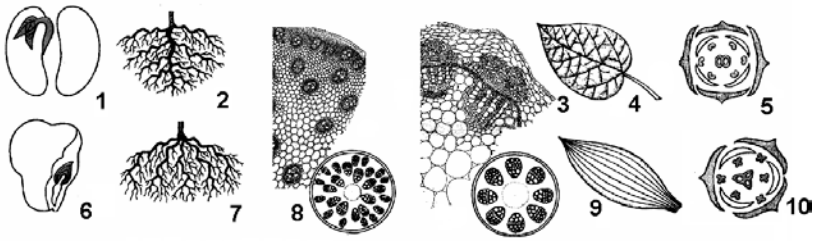


Рис. 73. Признаки растений классов Двудольные и Однодольные:

1-5 — признаки растений класса Двудольные; 6-10 — признаки класса Однодольные.

Покрытосеменные объединяют два класса растений: однодольные и двудольные (рис.73).

Таблица 2.

Важнейшие отличительные признаки однодольных и двудольных:

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

Жизненные формы	
Представлены все жизненные формы.	Обычно травянистые растения, редко древовидные формы.

12.1. Двудольные растения

Семейство Крестоцветные



Рис. 74. Семейство Крестоцветные:

А — редька посевная; Б — капуста (1 — андроцей и гинецей; 2 — соцветие; 4 — плод); В — стручочек ярутки.

- Около 3000 видов, в основном однолетние, двулетние и многолетние травянистые растения, редко кустарники и кустарнички (рис. 74).
- Листья простые, без прилистников; листорасположение очередное, иногда листья собраны в прикорневые розетки.
- Цветки обоеполые, правильные. Околоцветник двойной, четырехчленный. Чашечка из четырех свободных чашелистиков, венчик из четырех свободных лепестков, расположенных накрест и чередующихся с чашелистиками. Тычинок шесть: во внешнем круге две короткие, во внутреннем — четыре длинные. Пестик один, образованный двумя плодолистиками. Завязь верхняя.
- Цветки собраны в простые и сложные кистевидные соцветия.
- Плод — стручок или стручочек.
- Большое количество овощных (капуста, редька), масличных (рыжик, рапс, различные горчицы), декоративных (левкой, вечерница) видов. Есть лекарственные виды (пастушья сумка, желтушник, сердечник луговой). Много злостных сорняков полей и огородов (сурепка, ярутка, пастушья сумка). Многие крестоцветные являются хорошими медоносами.

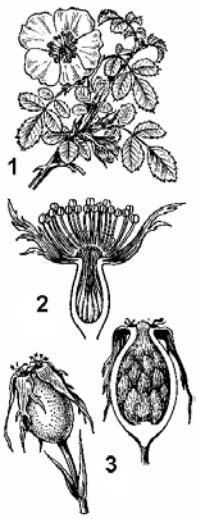


Рис. 75. Роза собачья:

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

Розовые

- До 3500 видов, жизненные формы — деревья, кустарники и травы (рис. 75).
- Листья обычно простые или сложные, с прилистниками (иногда рано опадают). Листорасположение очередное, реже супротивное.
- Цветки обычно правильные, обоеполые. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка из пяти чашелистиков (свободных или сросшихся основаниями), венчик — пяти (реже четырех) лепестков, всегда раздельнолепестной. Иногда имеется подчашие. Тычинок обычно неопределенное количество, расположенных кругами по пять-десять. Пестик один или много. Завязь нижняя, полунижняя или верхняя.
- Одна из особенностей цветка — наличие гипантия в виде блюдца, чаши или бокала.
- Цветки часто собраны в различные соцветия — кисть, метелка, простой зонтик, щиток и т. д.
- Плоды разнообразны: орешки, коробочки, костянки, многокостянки, яблоки, земляничины.
- Много культурных пищевых (вишня, абрикос, слива, клубника, черешня, малина, яблоня, груша, айва, алыча) и декоративных видов (шиповник, роза, спирея). Лепестки некоторых видов роз используют для получения розового масла. Много лекарственных растений (шиповник, малина обыкновенная, лапчатка прямостоячая, кровохлебка лекарственная и др.).

Семейство Бобовые (или Мотыльковые)



Рис. 76. Горох:

1 — побег с цветами и плодами; 2 — цветок; 3 — лепестки; 4 — андроцей; 5 — гинецей; 6 — семя.

- Около 18000 видов, многолетние и однолетние

травы, реже деревья, кустарники, лианы (рис. 76).

- Характерная особенность бобовых — наличие клубеньков на корнях, возникающих в результате возникновения симбиоза с азотофиксирующими клубеньковыми бактериями.
- Листья перисто- и пальчатосложные, реже простые, с прилистниками, листорасположение очередное.
- Цветки обоеполые, неправильные. Чашечка состоит из пяти сросшихся чашелистиков; венчик пятилепестной, «мотылькового» типа: самый крупный, верхний лепесток — парус или флаг, два боковых — крылья или весла, два нижних срослись в лодочку. Тычинок десять, пестик один, образованный одним плодолистиком. Завязь верхняя.
- Цветки чаще собраны в соцветия кисть, головка, колос, иногда одиночные.
- Плод — боб.
- Много пищевых (фасоль, горох, чечевица, бобы, соя, арахис и др.), кормовых (вика, люцерна, чина, клевер и др.) и лекарственных (солодка, вязель, дрок, донник и др.) видов. В результате симбиотических отношений с клубеньковыми бактериями являются накопителями азотистых веществ в почве, в семенах содержится большое количество белка. Имеются декоративные виды (люпин, душистый горошек).



Рис. 77. Картофель:

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

Семейство Пасленовые

- Около 2900 видов, в основном это травянистые растения, изредка древовидные формы — полукустарники, кустарники, деревья (рис. 77).
- Листья простые, с цельной или рассеченной листовой пластинкой, без прилистников. Листорасположение очередное.
- Все пасленовые ядовиты, так как содержат разные алкалоиды.
- Цветки обоеполые, пятичленные, правильные. Околоцветник двойной, образованный чашечкой из пяти сросшихся чашелистиков и венчиком из пяти сросшихся лепестков. Тычинок обычно пять. Они чередуются с зубцами венчика и прирастают к его трубке. Пестик один, чаще всего образован путем срастания двух плодолистиков, завязь верхняя.
- Цветки чаще собраны в соцветия завиток или одиночные.
- Плод — коробочка, ягода.
- К этому семейству относятся овощные (томат, баклажан, перец, картофель), лекарственные (белена, дурман, красавка) растения. Из декоративных пасленовых наиболее известны петуния гибридная, душистый табак, физалис. Табак настоящий и табак махорка являются техническими культурами. Некоторые пасленовые (паслен черный и красный) являются сорными растениями.



Рис. 78. Одуванчик лекарственный:

1 — общий вид растения; 2 — соцветие в разрезе; 3 — язычковый цветок; 4 — плод.

Семейство Астровые (или Сложноцветные)

- Одно из самых крупных семейств, насчитывающее около 25000 видов, представленных многолетними или однолетними травами, полукустарниками, реже кустарниками, лианами или небольшими деревьями (рис. 78).
- Листья простые, цельные или рассеченные, без прилистников. Листорасположение очередное, реже супротивное или мутовчатое.
- Самая характерная особенность растений семейства — простое соцветие корзинка. Корзинки могут быть собраны в сложные соцветия щиток или метелку.

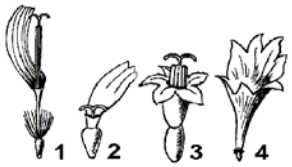


Рис. 79. Цветки сложноцветных:

1 — язычковый; 2 — ложноязычковый; 3 — трубчатый; 4 — воронковидный.

- Цветки, как правило, мелкие, правильные или неправильные, обоеполые, однополые или бесполые. Околоцветник двойной, но типичной чашечки нет. Венчик пятичленный, сростнолепестной. Тычинок пять, сросшихся пыльниками, пестик один. Различают четыре типа цветков (рис. 79):
  - *Трубчатый цветок*. Околоцветник двойной, цветок правильный. Чашечка развита слабо, часто имеет вид хохолка. Лепестки венчика срастаются в трубку.
  - *Язычковый цветок*. Околоцветник двойной, цветок неправильный. Чашечка развита слабо, в виде хохолка или зубчиков. Лепестки венчика срастаются. В нижней части образуется короткая трубка, которая с одной стороны расщеплена, а с другой — образует язычок, заканчивающийся пятью зубчиками. Цветок обоеполый.
  - *Ложноязычковый цветок*. Венчик состоит из трех сросшихся лепестков, имеет вид более или менее длинного язычка, заканчивающегося тремя зубцами. Эти цветки чаще пестичные, иногда бесполые.
  - *Воронковидный цветок*. Венчик по форме напоминает воронку. Бесполый цветок, служит для привлечения насекомых.
- Плод — семянка.
- Среди сложноцветных встречаются пищевые (топинамбур), масличные (подсолнечник), кормовые (латук дикий), медоносные (девясил), лекарственные (мать-и-мачеха) и декоративные (георгины, астры,) растения. Многие являются сорняками (полынь, бодяк, осот, горчак).

11.2. Однодольные растения

Семейство Лилейные

- Около 470 видов, многолетние корневищные, клубнелуковичные и луковичные травянистые растения (рис. 80).
- Листья простые, цельные, с параллельным жилкованием, часто сидячие, влагалищные. Листорасположение очередное.
- Цветки правильные, обоеполые. Околоцветник простой, венчиковидный, шестичленный, сростно- или раздельнолепестной. Тычинок шесть. Пестик один.
- Цветки часто собраны в соцветия кисть или зонтик, реже одиночные.
- Плод — коробочка, ягода.
- Среди линейных много красивоцветущих декоративных растений: лилия, тюльпан, рябчик, гиацинт, сцилла.



Рис. 80. Лилия:

1 — простой околоцветник; 2 — пестик; 3 — шесть тычинок; 4 — луковица.

Семейство Мятликовые (или Злаковые)

- Известно до 11000 видов, в основном это многолетние, реже однолетние или двулетние травы. Лишь представители подсемейства Бамбуковые имеют более или менее одревесневший стебель (но не способный к вторичному утолщению).
- Стебель — соломина, цилиндрический, членистый, с хорошо выраженными узлами и полыми (реже сплошными) междоузлиями.
- Листья простые, сидячие. Листовая пластинка с параллельным жилкованием. Листорасположение очередное.
- Цветки сильно редуцированные, обоеполые, редко однополые, собранные в соцветия колоски, которые в свою очередь образуют сложные соцветия: сложный колос, метелка, ложный колос (султан), реже початок. Каждый колосок представляет собой укороченное соцветие, в основании которого находятся две колосковые чешуи (видоизмененные листья), часто заканчивающиеся остями. Цветок состоит из двух цветковых чешуй, двух цветковых пленочек — лодикул, трех тычинок и одного пестика с двумя перистыми рыльцами (рис. 81).
- Плод — чаще всего зерновка.

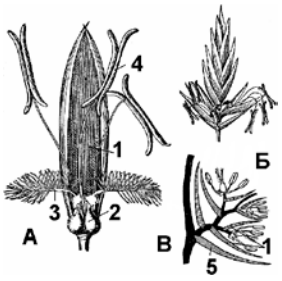


Рис. 81. Строение цветка и колоска злаков:

А — строение цветка овсяницы; Б — колосок овсяницы; В — схема строения трехцветкового колоска (1 — цветочная чешуя; 2 — цветочные пленки; 3 — гинецей; 4 — андроцей; 5 — колосковая чешуя).

- Составляют основу нашего питания (хлеб, крупа, макаронные изделия и т.д.). Среди них много кормовых растений — пырея, овсяницы, костры, мятлики, лисохвосты, тимофеевки и т.д. некоторые злаки используются в текстильной и химической промышленности, в строительстве. Много сорных растений — овсюг, пырей ползучий, куриное просо и т.д. Некоторые злаки используются как лекарственные растения.

Раздел 2. Царство Грибы (Mycota)

Глава 13. Отдел Грибы

Древняя группа организмов, разнообразных по строению и распространению. Объединяет около 100 тыс. видов.

Для грибов характерно:

- большинство грибов имеет многоклеточное тело — *мицелий*, состоящий из разветвленных нитей — *гиф*; мицелий низших грибов лишен перегородок и представляют собой как бы одну сильно разветвленную гигантскую многоядерную клетку (*нечленистый, несептированный мицелий*); мицелий высших грибов разделен поперечными перегородками (*септами*) на отдельные клетки, содержащие одно или несколько ядер (*членистый, септированный мицелий*)
- клетки грибов сходны с растительными; клеточная стенка состоит из хитиновых волокон; под клеточной стенкой находится плазмалемма, ограничивающая внутреннее пространство клетки, заполненное цитоплазмой с органоидами: ядром (или ядрами), митохондриями, эндоплазматическим ретикулумом, аппаратом Гольджи, рибосомами; пластиды отсутствуют; имеются вакуоли;
- многие грибы образуют плодовые тела, представляющие собой тесно переплетенные гифы мицелия;
- основной тип питания — гетеротрофный (сапротрофный или паразитический), поглощение питательных веществ происходит всей поверхностью тела осмотически;
- аэробный тип обмена веществ (лишь немногие способны получать энергию путем брожения в анаэробных условиях);
- основным запасным веществом является гликоген;
- митоз и мейоз осуществляется без разрушения ядерной оболочки, веретено деления образуется под ядерной оболочкой, после распределения хромосом ядро разделяется перетяжкой;
- бесполое размножение осуществляется при помощи спор, образующихся в специальных органах — спорангиях (эндогенное спороношение); у некоторых споры образуются непосредственно на вертикальных гифах — конидиеносцах (экзогенное спороношение); вегетативное размножение происходит частями мицелия или почкованием;
- формы полового процесса:
  - гаметогамия — слияние гамет, образующихся в гаметангиях (изогамия, гетерогамия, оогамия);
  - соматогамия — слияние двух клеток вегетативного мицелия;
  - гаметангиогамия — слияние двух половых структур, не дифференцированных на гаметы.

13.1.1. Плесневые грибы. Дрожжи

Мукор Класс Зигомицеты. Широко распространенный сапротрофный гриб, поселяющийся на пищевых продуктах (рис. 82).

Мицелий несептированный, ветвящийся, многоядерный (ядра содержат гаплоидный набор хромосом), имеющий вид белой плесени. Обычно мицелий погружен в субстрат, на котором он развивается. На поверхности субстрата мицелий образует многочисленные вертикальные спорангиеносцы со спорангиями. В спорангиях эндогенно образуется до 10 тыс. многоядерных спор.

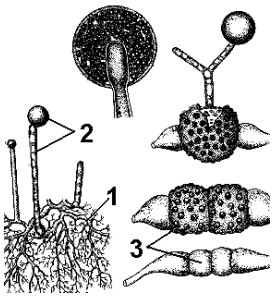


Рис. 82. Мукор:

1 — мицелий; 2 — спорангий на спорангиеносце; 3 — гаметангиогамия.



К моменту созревания спор спорангии чернеют и споры высыпаются. Попадая в подходящие условия, споры прорастают и дают начало новому мицелию мукора. Так происходит бесполое размножение мукора.

При истощении субстрата мукор переходит к половому размножению по типу гаметангиогамии. Гифы разных мицелиев (обычно одну нить обозначают знаком "-", считая ее мужской, а другую знаком "+", считая женской) сближаются вздутыми концами — *гаметангиями*, которые отделяются от мицелия перегородками, оболочки между ними растворяются, и происходит слияние цитоплазмы и ядер разных знаков. Образуется зигота с многочисленными диплоидными ядрами, покрывающаяся толстой шиповатой оболочкой. После периода покоя ядра претерпевают мейоз, наружная оболочка зиготы лопается, и она прорастает в короткую гифу, заканчивающуюся небольшим спорангием. В нем в результате мейотического деления образуются "+" и "-" споры. Из этих спор развивается вегетативные "+" и "-" мицелии.

Мукоровые принимают участие в круговороте органических (особенно азотосодержащих) веществ почвы. Нередко вызывают порчу продуктов. Они используются для получения алкогольных напитков (мукоровые дрожжи), соевого сыра. Некоторые вызывают заболевание легких у птиц, поражают органы слуха и центральную нервную систему человека, вызывают дерматомикозы.

Пеницилл (кистевик)

Класс Аскомицеты. Сапротрофные почвенные и плесневые грибы, поселяющиеся на хлебе, овощах и других продуктах (рис. 83). Мицелий гаплоидный, септированный, ветвящийся. Сначала имеет вид белого паутинного налета, а затем приобретает зеленоватый или голубоватый оттенок. От мицелия вверх поднимаются *конидиеносцы*, концы которых образуют кисточку. На кончике каждого ответвления экзогенно образуется цепочка округлых спор — *конидий*. Они разносятся токами воздуха и дают начало новому мицелию. Половое размножение происходит редко. При этом происходит слияние гаметангиев и образование плодовых тел, содержащих аски (сумки), в которых развиваются гаплоидные аскоспоры. Образование плодовых тел можно обнаружить по появлению лимонно-желтой окраски, появляющейся там, где наблюдается скопление плодовых тел.

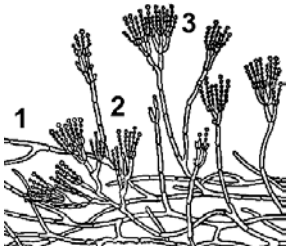


Рис. 83. Пеницилл:

1 — мицелий; 2 — конидиеносцы; 3 — конидии.

Сапротрофные виды пеницилла минерализуют органические вещества почвы. Некоторые виды используются для приготовления антибиотика пенициллина. Также используются в пищевой промышленности для приготовления особых сортов сыра.

Дрожжи

Класс Аскомицеты. Одноклеточные грибы. Вегетативное тело состоит из одиночных овальных клеток с одним ядром (рис. 84). Дрожжи представлены большим числом видов, широко распространенных в природе. Только в культуре существуют пекарские дрожжи, представленные сотнями рас: винными, хлебопекарными, пивными. Винные встречаются в природе на поверхности плодов.

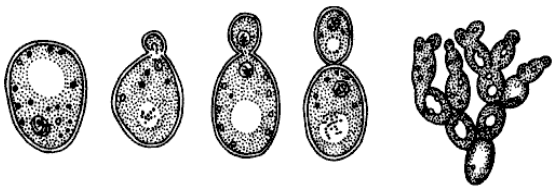


Рис. 84. Дрожжи.

Дрожжи характеризуются сильно выраженным аэробным обменом веществ. В качестве источника углерода они используют различные сахара, простые и многоатомные спирты, органические кислоты и другие вещества. Способность сбраживать углеводы, расщепляя глюкозу с образованием этилового спирта и углекислого газа, послужила основой для введения дрожжей в культуру.

При благоприятных условиях (наличие в среде углеводов и нужной температуры) дрожжи длительное время размножаются вегетативным способом — почкованием. Почка возникает на одном конце клетки, начинает разрастаться и отделяется от материнской клетки. Часто дочерняя клетка не теряет связи с материнской и сама начинает образовывать почки. В результате образуются короткие цепочки клеток. Однако связь между ними непрочная, и при встряхивании такие цепочки распадаются на отдельные клетки. При недостатке питания и избытке кислорода происходит половой процесс в форме *хологамии* — копуляция (слияние) двух гаплоидных кле-

ток. Образовавшаяся зигота превращается в сумку, в которой путем мейоза образуются 4 аскоспоры, каждая из которых развивается в новые дрожжевые клетки.

Дрожжи используют в хлебопечении, пивоварении, виноделии. Дрожжи содержат до 50% белка, жиры, углеводы, в большом количестве синтезируют витамины (особенно B_2). Поэтому они обладают ценными пищевыми и кормовыми свойствами. Пивные дрожжи используются при лечении малокровия. Кормовые дрожжи используют для производства кормовых белков. Некоторые виды дрожжей паразитируют на плодовых растениях, вызывая курчавость листьев персика, "ведьмины метлы" у вишни, "дутые" плоды сливы, вишни, алычи.

13.1.2. Шляпочные грибы

Морфология шляпочных грибов

Класс Базидиомицеты. Высшие грибы, вегетативное тело которых представляет собой разветвленный мицелий, состоящий из членистых гиф. Отличительная особенность базидиомицетов — наличие в каждой клетке мицелия двух гаплоидных ядер. Такую клетку называют *дикарионной*, а развивающийся из нее мицелий — *дикарионическим*.

Для большинства базидиомицетов характерно образование плодовых тел. Они могут иметь вид пленки, копытообразных выростов, но чаще всего состоят из шляпки и ножки. Именно их в обыденной жизни называют грибами. Как правило, шляпка покрыта окрашенными гифами, образующими кожицу.

Функция плодовых тел — образование спор. На нижней стороне шляпки находится спорообразующий слой, образованный *базидиями*[5], которые чередуются с бесплодными грибными нитями. Спороносную поверхность шляпки называют *гименофором*. Он может быть:

- *пластинчатым* — имеет форму пластинок, радиально расходящихся из центральной нижней поверхности шляпки в виде лучей (сыроежка, лисичка, груздь, шампиньон);
- *трубчатым* — имеет вид трубок, плотно прилегающих друг к другу (подберезовик, подосиновик, масленок, боровик).

За счет образования пластинок и трубочек значительно увеличивается поверхность спорообразования.

Размножение грибов

Края пластинок или внутренняя поверхность трубок представлена слоем из базидий. В базидиях завершается дикарионная фаза развития базидиомицетов. Ядра дикариона сливаются, образуя диплоидное ядро. Оно мейотически делится, и гаплоидные ядра переходят в базидиоспоры, образующиеся на поверхности базидия.

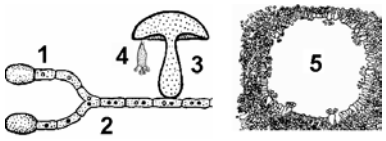


Рис. 85. Размножение шляпочных грибов:

1 — гаплоидный мицелий; 2 — дикарионический мицелий; 3 — плодовое тело; 4 — базидия; 5 — трубочки с базидиями.

Половое размножение происходит по типу соматогамии. Гаплоидная базидиоспора прорастает, образуя первичный одноядерный мицелий. При встрече гиф, имеющих разный половой знак ("+" и "-"), содержимое клетки одной гифы ("-") переходит в клетку другой ("+"). Причем сливаются только протопласты клеток, а ядра образуют пары — дикарионы, которые начинают синхронно делиться. В результате образуется вторичный дикарионический мицелий (рис. 85).

Питание грибов

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

Съедобные и ядовитые грибы

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

13.1.3. Грибы-паразиты растений

Огромное количество болезней растений возникает в результате их поражения разнообразными грибами-паразитами. Споры грибов, образующиеся в огромных количествах, распространяются водой и воздушными потоками и



Рис. 86. Грибы-паразиты:

А — пыльная головня; Б — спорынья (1 — рожки; 2 — спорангии на спорангионосцах).

[5] специальные выросты мицелия, на которых экзогенно образуются базидиоспоры

проникают в тело растения через повреждения покровов. Вместе с тем, многие грибы способны активно внедряться в растения.

Головневые грибы

Головневые грибы — наиболее опасные паразиты злаков (рис. 86). При поражении головней вместо зерна получается черная пыль, представляющая собой споры гриба. Колосья становятся похожими на обугленные головешки. Заражение некоторыми видами происходит на стадии цветения злаков, когда споры с пораженного растения попадают на рыльца пестиков здоровых растений. Они прорастают, гифы гриба проникают в зародыш семени, и образуется зерновка, внешне здоровая. На следующий год к моменту цветения начинается спороношение гриба, цветки не образуются, и соцветие приобретает вид обугленного.

Спорынья

Класс Аскомицеты. Наибольшее значение имеет спорынья пурпурная (рис. 86), паразитирующая на злаках, в основном на ржи. Легко обнаруживается в период цветения ржи: на колосях среди зерновок хорошо заметны черно-фиолетовые рожки, выступающие из колоса.

Они состоят из плотно переплетенных гифов. Это стадия покоя гриба. В период созревания ржи они опадают на землю и зимуют под снегом. Весной на них образуются шаровидные головки красноватого цвета на длинных ножках. Созревание спор происходит во время цветения ржи.

Созревшие споры попадают на рыльце пестика ржи и прорастают, образуя мицелий. Гифы мицелия внедряются в завязь и разрушают ее. На концах грибных нитей образуются в огромном количестве округлые конидиоспоры. При этом нити гриба выделяют сладкую жидкость — медвяную росу, привлекающую насекомых. Перелетая с одного колоса на другой, насекомые разносят споры грибы на незараженные колосья. Конидии, попав на завязь, образуют грибницу, которая к осени уплотняется, наружные слои ее окрашиваются, и вместо зерновки в колосе формируются рожки.



Рис. 87. Гриб-трутовик.

Рожки спорыньи содержат ядовитые алкалоиды, которые, попадая в организм человека, вызывают отравление (иногда со смертельным исходом). Некоторые из этих алкалоидов спорыньи применяются в медицине.

Грибы-трутовики

Серьезный ущерб лесному хозяйству наносят грибы — трутовики (рис. 87). Трутовики поражают многие лиственные породы. Спора трутовика, попав на ранку в дереве, прорастает в грибницу и разрушает древесину. Через несколько лет образуются многолетние копытообразные плодовые тела. Трутовики выделяют ферменты, разрушающие древесину и превращающие ее в труху. Даже после гибели дерева гриб продолжает жить на мертвом субстрате (как сапротроф), ежегодно производя большое количество спор и заражая здоровые деревья. Поэтому погибшие деревья и плодовые тела трутовиков рекомендуется удалять из леса.

13.1.4. Значение грибов

Грибы играют большую роль в круговороте веществ в природе, являясь редуцентами остатков растительного происхождения. Участвуют в процессах почвообразования. Разрушая органическое вещество почвы, способствует ее очищению от патогенных организмов. Грибы улучшают условия питания растений (образуя микоризу с корнями высших растений), превращая сложные органические соединения в более простые.

Важна их роль и в хозяйственной деятельности человека. Они используются в хлебопекарной, пивоваренной, молочной и винодельной промышленности для производства вина, спирта, пива, кваса, кефира. Шляпочные грибы имеют пищевое значение, так как содержат в большом количестве белки, жиры, углеводы, витамины, ценные соли и ароматические вещества. Ферменты некоторых грибов используются для осветления фруктовых соков, переработки грубых кормов, гидролиза белков. Используются для получения антибиотиков (пенициллин), гиббереллина — ростового вещества, препаратов для уничтожения вредных насекомых. Дрожжи используются как лечебный продукт, так как богаты витаминами.

Велика и отрицательная роль грибов. Они вызывают различные заболевания, паразитируя на растениях, животных и человеке, портят продукты питания. Дереворазрушающие грибы наносят большой ущерб лесному хозяйству, уничтожают большое количество заготовленной древесины, разрушают деревянные постройки деревянные части строений.

13.2. Отдел Лишайники (Lichenophyta Lichenes)

13.2.1. Морфология лишайников

Лишайники представляют собой симбиотические организмы, в состав которых входят:

- грибы (чаще аскомицеты, реже — базидиомицеты);
- водоросли (зеленые) или цианобактерии;
- иногда — азотофиксирующие бактерии.

Между симбионтами возникает тесная взаимосвязь, в результате чего формируется морфологически и физиологически целостный организм. Такое сосуществование гриба и водоросли является постоянным.

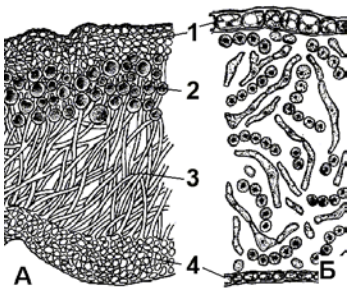


Рис. 88. Слоевище лишайника:

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

Тело лишайника представляет собой слоевище, которое не дифференцировано на органы. Основу слоевища составляют переплетения гиф гриба, среди которых располагаются водоросли. В зависимости от особенностей расположения гиф гриба и водорослей различают два основных типа строения слоевища (рис. 88):

- *гомеомерное слоевище* — слоевище, в котором клетки водорослей более или менее равномерно распределены по всей толще слоевища;
- *гетеромерное слоевище* — слоевище, у которого гифы гриба с верхней и нижней стороны образуют плотное сплетение — *корку*, между которыми имеется сердцевина из рыхло расположенных гиф и слой водорослей (непосредственно под верхней коркой).

Чаще всего встречается следующие типа организации слоевища (рис. 89):

- *накипные*, или *корковые* — тело в виде корочки или накипи, тесно связанное с субстратом всей поверхностью (леконора);
- *листоватые* — тело в виде листовидных пластинок, прикрепленных к почве или деревьям при помощи пучков гиф (пармелия, ксантория);
- *кустистые* — тело имеет вид более или менее разветвленных кустиков, высотой до 12-15 см (исландский лишайник, ягель, олений лишайник — кладония).

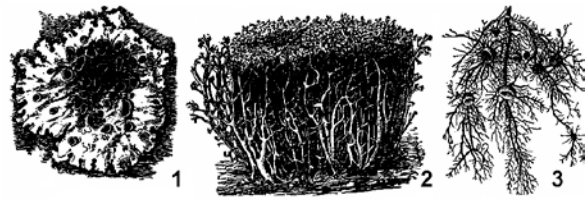


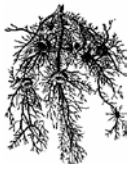
Рис. 89. Морфологические формы слоевища лишайника:

1 — листоватый лишайник (ксантория); 2 — кустистый олений лишайник (ягель); 3 — кустистый бородатый лишайник (уснея).

13.2.2. Физиология лишайников

Гриб является гетеротрофным компонентом лишайника (*микобионт*), а водоросль — автотрофным (*фикобионт*). Водоросли создают органическое вещество, которое использует и сама водоросль, и гриб. Грибы защищают водоросли от высыхания и действия крайних температур и снабжают их водой и минеральными солями. Взаимоотношения гриба и водоросли достаточно сложны. Гриб может питаться сапротрофно отмершими водорослями и продуктами их обмена или как паразит, проникая внутрь клетки и поглощая ее содержимое. Поэтому партнерство в лишайнике является скорее не симбиозом, а контролируемым паразитизмом гриба на водоросли.

Лишайники способны поглощать воду как из субстрата, так и из воздуха всем талломом, светолюбивы, нетребовательны к субстрату, чувствительны к загрязнению воздуха.



Характерной особенностью лишайников является образование ими особой группы органических соединений — лишайниковых кислот. Их известно около 300.

Растут лишайники крайне медленно — прирост за год у корковых — 1-8 мм, у кустистых — 1-35 мм.

Размножение лишайников как половое, так и бесполое. Половое размножение осуществляется за счет грибного компонента, т. к. клетки водорослей могут размножаться только вегетативно. В основном лишайники размножаются бесполым путем:

- ⊡ частями таллома (чаще всего);
- ⊡ специальными образованиями, состоящих из гиф гриба, оплетающих клетки водорослей (рис. 90):
  - ⊡ *соредиями*, образующимися внутри слоевища и освобождающимися в результате разрыва коркового слоя;
  - ⊡ *изидиями*, формирующимися на поверхности слоевища.

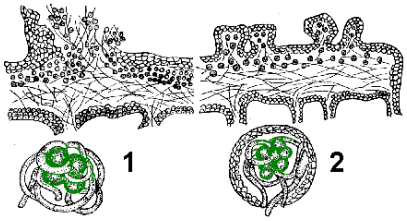


Рис. 90. Размножение лишайников:

1 — соредии; 2 — изидии.

Лишайники могут существовать в самых неблагоприятных условиях. Они поселяются в самых бесплодных местах, где не способны существовать другие организмы. Поскольку лишайники очень неприхотливы, они встречаются на скалах среди вечных льдов и снегов в высокогорьях, во внутренних районах Антарктиды, на безжизненных арктических островах, в бесплодных пустынях, на совершенно голых вулканических образованиях. Вместе с тем, они хорошо себя чувствуют и во влажном тропическом лесу.

13.2.3. Значение лишайников

Являясь первыми поселенцами незаселенных пространств, лишайники играют существенную роль в почвообразовательном процессе, постепенно разрушая горные породы и подготавливая условия для заселения данной территории высшими растениями. На обширных территориях Арктики лишайники являются основным кормом для северных оленей (ягель).

Лишайники играют немалую роль и в жизни человека. Благодаря наличию лишайниковых кислот, многие из них обладают выраженным бактерицидным действием. В парфюмерии лишайники используются как фиксаторы запаха духов, для получения лакмуса. Есть лишайники (лишайниковая манна), которые можно использовать в пищу.

Лишайники не являются паразитами, но их присутствие на стволах деревьев нарушает газообмен и создает условия для размножения насекомых-вредителей. Поэтому с ветвей и стволов плодовых деревьев лишайники следует счищать.

Раздел 3. Царство Дробянок (Mychota)

Глава 14. Бактерии

Распространены повсеместно: в воде, почве, воздухе, живых организмах. Они обнаруживаются как в самых глубоких океанических впадинах, так и на высочайшей горной вершине Земли — Эвересте, как во льдах Арктики и Антарктиды, так и в горячих источниках. В почве они проникают на глубину 4 и более км, споры бактерий в атмосфере встречаются на высоте до 20 км, гидросфера вообще не имеет границ обитания этих организмов. Бактерии способны поселяться практически на любом как органическом, так и неорганическом субстрате.

Несмотря на простоту строения, они обладают высокой степенью приспособленности к самым разнообразным условиям среды. Это возможно благодаря способности бактерий к быстрой смене поколений. При резкой смене условий существования среди бактерий быстро появляются мутантные формы, способные существовать в новых условиях среды.

14.1. Морфология бактерий

Размер и форма

Все бактерии — исключительно одноклеточные организмы. Некоторые способны образовывать колонии.

Размеры их клеток колеблются в пределах от 1 до 15 мкм. По форме клеток различают (рис. 91):

- ▣ Шаровидные — кокки:

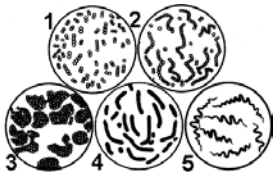


Рис. 91. Форма и взаимное расположение бактерий:

1 — палочек; 2, 3, 4 — кокков; 5 — спирилл.

- *микрококки* — делятся в разных плоскостях, лежат одиночно;
- *диплококки* — делятся в одной плоскости, образуют пары;
- *тетракокки* — делятся в двух плоскостях, образуют тетрады;
- *стрептококки* — делятся в одной плоскости, образуют цепочки;
- *стафилококки* — делятся в разных плоскостях, образуют скопления, напоминающие грозди винограда;
- *сарцины* — делятся в трех плоскостях, образуют пакеты по 8 особей.

- Вытянутые — *палочки*:
  - *бациллы* (палочковидные) — делятся в разных плоскостях, лежат одиночно;
- Извитые:
  - *вибрионы* — в виде запятой;
  - *спириллы* — имеют от 4 до 6 витков;
  - *спирохеты* — длинные и тонкие извитые формы с числом витков от 6 до 15.

Помимо основных, в природе встречаются и другие, весьма разнообразные, формы бактериальных клеток.

Среди структур бактериальных клеток различают:

- *основные структуры* — клеточную стенку, цитоплазматическую мембрану, цитоплазму с различными цитоплазматическими включениями и нуклеоид;
- *временные структуры* (имеются лишь на определенных этапах жизненного цикла) — капсула, жгутики, фимбрии, у некоторых — эндоспоры (рис. 92).

Капсула

У многих бактерий поверх клеточной стенки располагается слизистый матрикс — капсула. Капсулы образованы полисахаридами. Иногда в состав капсулы входят полипептиды. Как правило, капсула выполняет защитную функцию, предохраняя клетку от действия неблагоприятных факторов среды. Кроме того, она может способствовать прикреплению к субстрату и участвовать в передвижении.

Клеточная стенка

Бактериальная клетка заключена в плотную, жесткую клеточную стенку, на долю которой приходится от 5 до 50% сухой массы клетки.

Клеточная стенка выполняет роль наружного барьера клетки, устанавливающего контакт микроорганизма со средой.

Основным компонентом клеточной стенки бактерий является полисахарида — муреин. По содержанию муреина все бактерии подразделяются на две группы: грамположительные и грамотрицательные[6].

Известны также и формы, не имеющие клеточной стенки — микоплазмы.

Цитоплазматическая мембрана и ее производные

Цитоплазма клеток микроорганизмов отделена от клеточной стенки цитоплазматической мембраной. Она является основным полифункциональным элементом клетки.

Цитоплазматическая мембрана регулирует поступление питательных веществ в клетку и выход продуктов метаболизма наружу, принимает участие в метаболизме клеток. Имеет типичное строение: бимолекулярный слой фосфолипидов с встроенными белками. Белки мембраны в основном представлены структурными белками, обладающими ферментативной активностью. Обычно темпы роста цитоплазматической мембраны опережают темпы роста клеточной стенки. Это приводит к тому, что мембрана часто образует многочисленные инвагинации (впячивания) различной формы — *мезосомы*.

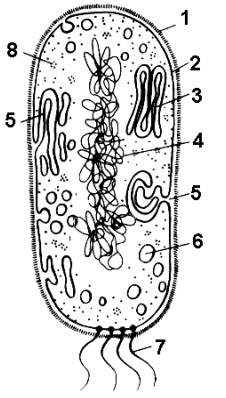
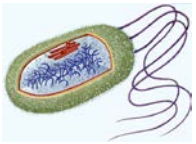


Рис. 92. Строение бактериальной клетки:

1 — клеточная стенка; 2 — наружная цитоплазматическая мембрана; 3 — хлоросома; 4 — нуклеоид; 5 — мезосома; 6 — вакуоли; 7 — жгутики; 8 — рибосомы.

[6] В 1884 г. Х..Грам предложил метод окрашивания бактерий, основанный на различной способности микроорганизмов удерживать красители в клетках. Клетки, способные удерживать краситель называют грамположительными, не способные — грамотрицательными.



Мезосомы различаются формой, размерами, локализацией в клетке. Наиболее просто устроенные имеют вид везикул (пузырьков), более сложные имеют пластинчатое и трубчатое строение. Предполагают, что мезосомы принимают участие в формировании поперечной перегородки при делении клетки. Мезосомы, связанные с нуклеоидом, играют определенную роль в репликации ДНК и последующем расхождении хромосом. Возможно, мезосомы обеспечивают разделение клетки на отдельные обособленные отсеки, создавая тем самым благоприятные условия для протекания ферментативных процессов.

В клетках фотосинтезирующих бактерий имеются внутрицитоплазматические мембранные образования — *хроматофоры*, обеспечивающие протекание бактериального фотосинтеза.

Цитоплазма и цитоплазматические включения

Цитоплазма представляет собой внутреннее содержимое клетки. В цитоплазме различают:

- ▣ цитозоль — густую гомогенную часть, содержащую растворимые компоненты РНК, белки, вещества субстрата и продукты метаболизма;
- ▣ структурные элементы: рибосомы, внутрицитоплазматические включения и нуклеоид.

Рибосомы

Рибосомы свободно лежат в цитоплазме и не связаны с мембранами (как у эукариот). Для бактерий характерны 70S-рибосомы, образованные двумя субъединицами: 30S и 50S. Рибосомы бактериальных клеток собраны в полисомы, образованные десятками рибосом.

Цитоплазматические включения

Бактериальные клетки могут иметь разнообразные цитоплазматические включения — газовые вакуоли, пузырьки, содержащие бактериохлорофилл, полисахариды, отложения серы и другие.

Нуклеоид

Бактерии не имеют структурно оформленного ядра. Генетический аппарат бактерий называют *нуклеоидом*. Он представляет собой молекулу ДНК, сосредоточенную в ограниченном пространстве цитоплазмы.

Молекула ДНК имеет типичное строение. Она состоит из двух полинуклеотидных цепей, образующих двойную спираль. В отличие от эукариот, ДНК имеет кольцевую структуру, а не линейную. Молекулу ДНК бактерий отождествляют с одной хромосомой эукариот. Но если у эукариот в хромосомах ДНК связана с белками, то у бактерий ДНК комплексов с белками не образует.

ДНК бактерий закреплена на цитоплазматической мембране в области мезосомы.

Клетки многих бактерий имеют нехромосомные генетические элементы — *плазмиды*. Они представляют собой небольшие кольцевые молекулы ДНК, способные реплицироваться независимо от хромосомной ДНК. Среди них различают *F-фактор* — плазмиду, контролирующую половой процесс.

Жгутики

Среди бактерий имеется много подвижных форм. Основную роль в передвижении играют жгутики.

Жгутики бактерий только внешне похожи на жгутики эукариот, строение же их иное. Они имеют меньший диаметр и не окружены цитоплазматической мембраной. Нить жгутика состоит из 3-11 винтообразно скрученных фибрилл, образованных белком флагеллином. У основания располагается крюк и парные диски, соединяющие нить с цитоплазматической мембраной и клеточной стенкой. Движутся жгутики, вращаясь в мембране. Жгутики вызывают вращательное движение клеток бактерий по часовой стрелке, и они как бы ввинчиваются в среду. Жгутик может менять направление движения. При этом бактерия останавливается и начинает кувыркаться. Число и расположение жгутиков на поверхности клетки может быть различно.

Фимбрии

Фимбрии — это тонкие нитевидные структуры на поверхности бактериальных клеток, представляющие собой короткие прямые полые цилиндры, образованные белком пилином.

Благодаря фимбриям, бактерии могут прикрепляться к субстрату или сцепляться друг с другом. Особые фимбрии — *половые фимбрии*, или *F-пили* — обеспечивают обмен генетического материала между клетками.

Эндоспоры

При наступлении неблагоприятных условий, у некоторых бактерий происходит образование эндоспор (рис. 93). При этом клетка обезвоживается, нуклеоид сосредотачивается в спорогенной зоне, цитоплазматическая мембрана образует впячивание, отделяющее спорогенную зону, а затем полностью окружает ее, отделяя от остального содержимого клетки. Образуются защитные оболочки, предохраняющие споры бактерий от действия неблагоприятных условий (споры многих бактерий выдерживают нагревание до 130˚С, сохраняют жизнеспособность десятки лет). При наступлении благоприятных условий спора прорастает, и образуется вегетативная клетка.

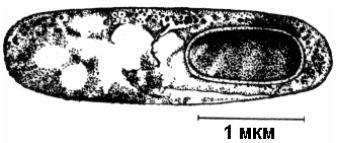
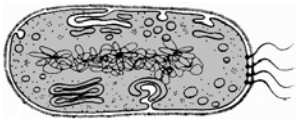


Рис. 93. Почти зрелая эндоспора в бактериальной клетке.



14.2. Физиология бактерий

Питание бактерий

Вместе с пищей бактерии, как и другие организмы, получают энергию для процессов жизнедеятельности и строительный материал для синтеза клеточных структур. Среди бактерий различают:

- Гетеротрофов, потребляющих готовое органическое вещество. Они могут быть:
  - *сапротрофами*, то есть питаться мертвым органическом веществом;
  - *паразитами*, то есть потреблять органическое вещество живых растений и животных.
- Автотрофов, способных синтезировать органические вещества из неорганических. Среди них различают:
  - *фотосинтетиков*, осуществляющих процессы синтеза за счет энергии солнечного света с помощью бактериохлорофилла;
  - *хемосинтетиков*, синтезирующих органические вещества за счет химической энергии окисления серы, сероводорода, аммиака и т.д.

Среди прокариот есть группа микроорганизмов, способных, в отличие от эукариот, в процессе катаболизма осуществлять окисление неорганических веществ. К ним относятся нитрифицирующие бактерии, железобактерии, водородные бактерии и т.д.

Фотосинтез

Небольшая группа автотрофных бактерий способна осуществлять фотосинтетическое фосфорилирование. К ним относятся цианобактерии, зеленые и серные пурпурные бактерии. Фотосинтез цианобактерий сходен с фотосинтезом растений и сопровождается выделением кислорода. Зеленые и пурпурные бактерии в качестве донора электронов используют сероводород, серу, сульфат, молекулярный водород и т.д., но не воду. Поэтому в данном случае молекулярного кислорода не образуется.

Размножение бактерий

Бактерии способны к интенсивному размножению. Некоторые бактерии при благоприятных условиях способны делиться каждые 20 минут.

Бесполое размножение

Бесполое размножение является основным способом размножения бактерий. Оно может осуществляться путем бинарного деления и почкования.

Бинарное деление

Большинство бактерий размножается путем бинарного равновеликого поперечного деления клеток. При этом образуются две одинаковые дочерние клетки.

Перед делением происходит репликация ДНК.

Деление может происходить в одной или нескольких плоскостях. Если после деления дочерние клетки не расходятся, то в первом случае происходит образование цепочек разной длины, а во втором — групп клеток разнообразной формы.

Почкование

Некоторые бактерии размножаются путем почкования. При этом на одном из полюсов материнской клетки образуется короткий вырост — *гифа*, на конце которого формируется почка, в нее переходит один из поделившихся нуклеоидов. Почка разрастается, превращаясь в дочернюю клетку, и отделяется от материнской в результате формирования перегородки между почкой и гифой.

Почкование бактерий можно рассматривать как один из вариантов бинарного деления клетки — неравновеликого.

Половой процесс, или генетическая рекомбинация

Можно говорить о том, что у бактерий наблюдается и половой процесс. Гаметы у бактерий не образуются, слияния клеток нет, но происходит главнейшее событие полового процесса — обмен генетической информацией. Этот процесс называют *генетической рекомбинацией*. Часть ДНК (реже вся) клеткой-донором передает клетке-реципиенту и замещает часть ДНК клетки-реципиента. Образовавшуюся ДНК называют *рекомбинантной*. Она содержит гены обеих родительских клеток.

Различают три способа передачи генетической информации:

- конъюгация;
- трансдукция.
- трансформация;

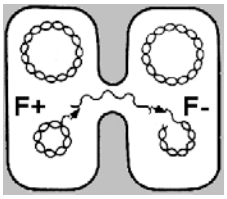
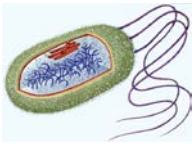


Рис. 94. Конъюгация у бактерий.

Конъюгация

Конъюгация — это прямая передача участка ДНК от одной клетки другой во время непосредственного контакта клеток друг с другом (рис. 94). Передача генетической информации возможна благодаря образованию клеткой-донором особых структур, называемых F-пилями, или половыми фимбриями. Их образование контролируется особой плазмидой — *F-фактором* (*половым фактором*). Плазмида кодирует специфические белки фимбрий. F-пили образуются очень быстро, в течение 4-5 минут. Конец половой фимбрии клетки-донора прикрепляется к белку наружной мембраны клетки-реципиента и через канал F-пили ДНК клетки-донора переходит в клетку-реципиента. После завершения конъюгации половые пили быстро сбрасываются клеткой.



Во время конъюгации ДНК передается только в одном направлении (от донора к реципиенту), обратной передачи нет.

Трансдукция

Трансдукция — это перенос фрагмента ДНК от одной бактерии к другой с помощью бактериофага.

После заражения бактерии ДНК бактериофага встраивается в ДНК бактерии и реплицируется вместе с ней. При образовании новых вирусных частиц ДНК фага высвобождается. При этом она может захватить с собой часть генетического материала бактерии. Во время заражения новых клеток таким вирусом в ДНК бактерии встраивается не только вирусная ДНК, но и часть генетического материала другой бактериальной клетки.

Трансформация

Трансформация — это передача генетической информации без непосредственного контакта клеток. Клетка-реципиент активно поглощает генетическую информацию погибших бактерий.

14.3. Значение бактерий

Бактерии играют огромное значение и в биосфере, и в жизни человека. Бактерии принимают участие во многих биологических процессах, особенно в круговороте веществ в природе. Значение для биосферы:

- Гнилостные бактерии разрушают азотсодержащие органические соединения неживых организмов, превращая их в перегной.
- Минерализующие бактерии разлагают сложные органические соединения перегноя до простых неорганических веществ, делая их доступными для растений.
- Многие бактерии могут фиксировать атмосферный азот. Причем, *азотобактер*, свободноживущий в почве, фиксирует азот независимо от растений, а *клубеньковые бактерии* проявляют свою активность только в симбиозе с корнями высших растений (преимущественно бобовых), благодаря этим бактериям почва обогащается азотом и повышается урожайность растений.
- Симбиотические бактерии кишечника животных (прежде всего, травоядных) и человека обеспечивают усвоение клетчатки.
- Бактерии являются не только редуцентами, но и продуцентами (создателями) органического вещества, которое может быть использовано другими организмами. Соединения, образующиеся в результате деятельности бактерий одного типа, могут служить источником энергии для бактерий другого типа.
- Помимо углекислого газа, при разложении органического вещества в атмосферу попадают и другие газы: H_2, H_2S, CH_2 и др. Таким образом, бактерии регулируют газовый состав атмосферы.
- Существенную роль играют бактерии и в процессах почвообразования (разрушение минералов почвообразующих пород, образование гумуса).

Некоторые вещества, образующиеся в процессе жизнедеятельности бактерий, важны и для человека. Значение их в следующем:

- деятельность бактерий используется для получения молочнокислых продуктов, для квашения капусты, силосования кормов;
- для получения органических кислот, спиртов, ацетона, ферментативных препаратов;
- в настоящее время бактерии активно используются в качестве продуцентов многих биологически активных веществ (антибиотиков, аминокислот, витаминов и др.), используемых в медицине, ветеринарии и животноводстве;
- благодаря методам генетической инженерии, с помощью бактерий получают такие необходимые вещества, как человеческий инсулин и интерферон;
- без участия бактерий невозможны процессы, происходящие при сушке табачных листьев, приготовлении кожи для дубления, мацерации волокон льна и пеньки;
- человек использует бактерии и для очистки сточных вод.

Отрицательную роль играют патогенные бактерии, вызывающие заболевания растений, животных и человека.

Многие бактерии вызывают порчу продуктов, выделяя при этом токсичные вещества.

Основные вопросы для повторения

Ткани

1. Что такое ткань?
2. Виды образовательных тканей.

3. Виды основных тканей.
4. Виды проводящих тканей.
5. Виды механических тканей.
6. Виды покровных тканей.
7. Виды выделительных тканей.
8. По каким тканям проводится вода и соли?
9. По каким тканям проводятся органические вещества?

Корень

1. Что такое корень?
2. Чем отличаются корневые системы двудольных и однодольных растений?
3. Зоны корня.
4. Какие корни называются главными, придаточными, боковыми?
5. Три слоя первичной коры корня?
6. Ткани осевого цилиндра корня.
7. По каким путям вода и соли перемещаются по коре корня в осевой цилиндр?
8. Основной двигатель водного тока по стеблю и листьям?

Побег

1. Что такое побег?
2. Чем образована вегетативная почка?
3. Чем образована генеративная почка?
4. Виды роста побега в длину.
5. Типы ветвления побегов?
6. Чем представлена флоэма и ксилема стебля покрытосеменных?
7. Надземные видоизменения побегов.
8. Подземные видоизменения побегов.
9. Способы вегетативного размножения побегами?
10. Способы вегетативного размножения корнями и листьями.

Лист

1. Что такое лист?
2. Расположение листьев.
3. Два вида хлорофиллоносной паренхимы мезофилла?
4. Что входит в состав жилки?
5. За счет чего повышается осмотическое давление в замыкающих клетках устьиц?
6. Что происходит в световую и темновую фазы фотосинтеза?
7. Пять видов жилкования листьев.
8. Виды сложных листьев.
9. Основные функции листа.

Цветы и соцветия

1. Приведите по два примера однодомных и двудомных растений.
2. Чем представлены андроцей? Гинецей?
3. Какие структуры в различают в семязачатке?
4. Где расположены микроспорангии, сколько их?
5. Чем представлены мегаспорангии цветковых?
6. Чем представлен мужской гаметофит? Женский гаметофит?
7. Что образуется из оплодотворенной яйцеклетки? Центральной клетки? Интегументов? Стенок завязи?
8. Запишите названия семи видов простых соцветий, трех видов сложных соцветий.
9. Что характерно для ветроопыляемых растений?

Плоды и семена

1. Что такое семя?

2. Из каких частей состоит семя фасоли? Зерновка пшеницы?
3. Отличия проростков двудольных и однодольных.
4. Перечислите условия прорастания семян.
5. Сухие и сочные односемянные плоды.
6. Из каких частей состоит зародыш семени?.
7. Состав семян.
8. Сухие и сочные многосемянные плоды.
9. 4 вида ложных плодов.

Классификация цветковых

1. Признаки двудольных растений?
2. Назовите признаки растений семейства Крестоцветные?
3. Назовите признаки растений семейства Розоцветные?
4. Назовите признаки растений семейства Пасленовые?
5. Назовите признаки растений семейства Бобовые?
6. Назовите признаки растений семейства Сложноцветные?
7. Назовите признаки растений семейства Лилейные?
8. Назовите признаки растений семейства Злаки?

Грибы

1. К какому классу относится мукор? Какие споры у мукора и где образуются?
2. К какому классу относятся пеницилл? Какие споры и где у него образуются?
3. К какому классу относятся шляпочные грибы? Какие споры и где у них образуются?
4. Как называется часть корня растений, оплетенная грибницей?
5. Какой мицелий характерен для мукора?
6. Какой мицелий характерен для шляпочных грибов?
7. Какие грибы-паразиты вам известны?

Водоросли

1. Какие растения относятся к низшим растениям?
2. С помощью каких структур происходит бесполое размножение хламидомонады?
3. Как происходит бесполое размножение хлореллы?
4. Как называется половое размножение улотрикса?
5. Как называется бесполое размножение спирогиры?
6. Как называется половое размножение спирогиры?

Лишайники

1. Назовите мико- и фикобионты лишайников.
2. Какие морфологические типы слоевищ у лишайников?
3. Способы бесполого размножения лишайников.
4. Какие четыре слоя различают в гетеромерном лишайнике?

Моховидные

1. Какие растения относятся к высшим споровым растениям?
2. Чем представлен гаметофит и спорофит у кукушкина льна?
3. Какие диплоидные структуры у кукушкина льна известны?
4. Что развивается из споры мха?
5. Однодомный или двудомный гаметофит у кукушкина льна?
6. Где образуются архегонии и антеридии у мхов?

Папоротникообразные

1. Чем представлены гаметофит и спорофит папоротника?
2. Как называются листья папоротника?
3. В каких структурах развиваются споры папоротника?

4. Однодомный или двудомный заросток у папоротника?
5. Можно ли назвать папоротники равноспоровыми растениями?

Голосеменные

1. Какие растения относятся к высшим семенным растениям?
2. Чем представлен спорофит голосеменных?
3. Что характерно для ксилемы голосеменных?
4. Чем представлены микроспорангии голосеменных?
5. Чем представлены мегаспорангии голосеменных?
6. Чем представлен мужской гаметофит голосеменных?
7. Чем представлен женский гаметофит голосеменных?
8. Какой эндосперм у голосеменных?

Раздел 4. Царство Животные (Zoa)

Царство Животные делят на *подцарство Простейшие* (Одноклеточные) и *подцарство Многоклеточные*. Основой строения всех животных является клетка, состоящая из оболочки, цитоплазмы и ядра. Жидкая часть цитоплазмы, *гиалоплазма*, содержит органоиды, выполняющие определенные функции (митохондрии, рибосомы, эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, центриоли и др.). У одноклеточных животных клетка является целым организмом, у многоклеточных происходит специализация клеток, появляются ткани, органы, системы органов.

Систематика животных является предметом дискуссий. В последнее время животных подцарства Простейшие разделяют на 7 типов, подцарства Многоклеточные — на 20 типов. В отличие от растений большинство животных активно передвигается, большинство многоклеточных животных имеют нервную систему.

*Питание***.** Для животных характерен *голозойный* и *гетеротрофный* тип питания, то есть использование готовых органических веществ, которые захватываются внутрь тела, а не поглощаются осмотическим путем. Но среди одноклеточных животных есть организмы со смешанным, *миксотрофным* типом питания: на свету они способны с помощью фотосинтеза образовывать органические вещества, используя углерод неорганических соединений (*автотрофное* питание), могут питаться и готовыми органическими веществами.

*Дыхание***.** Подавляющее большинство животных — *аэробные* организмы, которым необходим кислород для процессов окисления, но есть организмы, которые получают энергию путем брожения, кислород им не нужен, это *анаэробные* животные.

Выделение. В результате жизнедеятельности в организмах образуются вещества, для организма ненужные. Выведение таких веществ происходит с помощью многих систем органов — дыхательной, пищеварительной, через покровы, но, кроме того, формируется специальная, выделительная система, которая отвечает за выведение продуктов метаболизма (обмена веществ).

*Размножение***.** У животных существует два типа размножения — половое и бесполое. При различных формах бесполого размножения происходит быстрое увеличение численности популяции, но дочерние особи генетически не отличаются (или редко отличаются) от материнского организма.

При половом размножении каждый дочерний организм имеет уникальный генотип, попадает под контроль естественного отбора, при этом выживают особи с наиболее удачными генотипами для конкретных условий существования. Это помогает приспособиться к изменяющимся условиям среды.

*Многообразие***.** Известно около 1,5 млн. видов животных, изучением многообразия животных занимается наука *систематика*. Главная задача систематики — распределение видов по *таксонам* на основе единства происхождения и сходства строения, то есть их *классификация*.

В основе классификации — *вид*, родственные виды объединяются в *роды*, родственные роды — в *семейства*, семейства в *отряды*, отряды в *классы*, классы в *типы*, типы в *подцарства*, подцарства в *царство*.

По задачам исследования в зоологии выделяют следующие разделы: *систематика* занимается классификацией животных; *морфология* — описывает внешнее и внутреннее строение; *физиология* — изучает функции

организма, систем органов; *эмбриология* — изучает эмбриональное развитие; *экология* — взаимоотношения организмов с факторами среды; *палеозоология* изучает вымерших животных; *этология* — поведение.

По объектам исследования: *протозоология* — изучает простейших; *гельминтология* — паразитических червей; *паразитология* — паразитических животных; *энтомология* — насекомых; *малакология* — моллюсков; *герпетология* — пресмыкающихся; *орнитология* — птиц; *териология* — млекопитающих.

*Филогения***.** Первые живые организмы появились на Земле 3,5 — 4 млрд. лет назад. Эукариоты — около 1500 млн. лет назад.

Основные этапы эволюции животных можно представить следующим образом (рис. 95): первыми были простейшие, затем незеленые колониальные жгутиконосцы дали начало низшим многоклеточным, к которым относятся пластинчатые и губки. От низших многоклеточных произошли высшие многоклеточные животные с радиальной и двусторонней симметрией. Двухслойное строение тела сменяется трехслойным, паренхима между внутренними органами заменяется первичной, а затем вторичной полостью тела. Вторичнополостные развивались в нескольких направлениях, главные из которых привели к появлению трохофорных животных с первичным ртом и вторичноротых животных — иглокожих, полухордовых и хордовых. Среди хордовых наиболее сложное строение у позвоночных животных, особенно у теплокровных — птиц и млекопитающих.

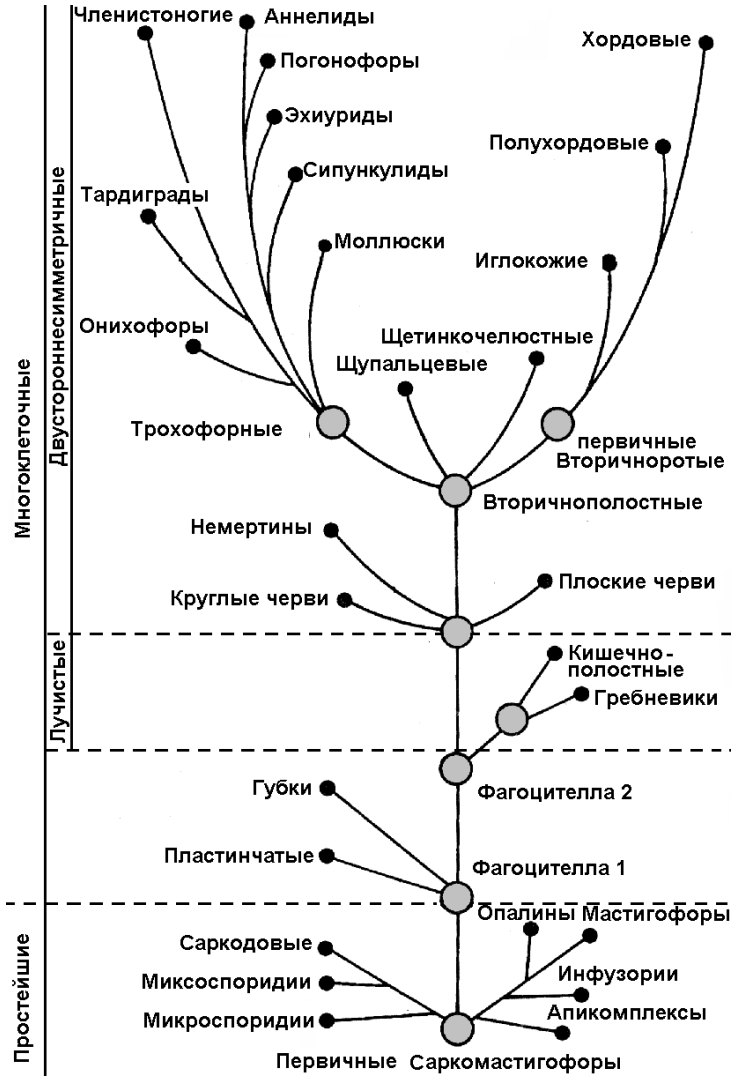


Рис. 95. Основные этапы эволюции животных.

Глава 15. Подцарство Простейшие (Protozoa)

15.1. Общая характеристика

К подцарству Простейшие относятся одноклеточные животные, каждой особи присущи все основные жизненные функции: обмен веществ, раздражимость, движение, размножение. Есть и колониальные виды.

- *Среды обитания*: морские и пресные водоемы, почва, организмы растений, животных и человека.
- *Строение*. Клетка простейших является самостоятельным организмом, имеющим одно или несколько ядер. В цитоплазме находятся как органоиды, характерные для клеток многоклеточных животных (митохондрии, рибосомы, комплекс Гольджи и др.), так и органоиды, свойственные только этой группе животных (стигмы, трихоцисты, аксостиль и другие органоиды). Цитоплазма ограничена наружной мембраной, которая может образовывать пелликулу (эластичная и прочная клеточная стенка). Наружный слой цитоплазмы обычно более светлый и плотный — эктоплазма, внутренний — эндоплазма, содержащая различные включения. У некоторых простейших над мембраной имеется раковинка.
- *Питание* гетеротрофное: у одних пища может поступать в любом месте тела, у других она поступает через специализированные органоиды: клеточный рот, клеточную глотку. Пищеварение внутриклеточное с помощью пищеварительной вакуоли. Непереваренные остатки выделяются или в любом месте тела, или через специальное отверстие — порошицу. Есть миксотрофные организмы, питающиеся на свету с помощью фотосинтеза и имеющие хроматофоры, а при отсутствии света переходящие на гетеротрофный тип питания. Часто эти организмы имеют сократительные вакуоли.
- *Дыхание.* Подавляющее большинство простейших — аэробные организмы.
- *Ответная реакция* на воздействия внешней среды — раздражимость — проявляется в виде таксисов — движений всего организма, направленных либо в сторону раздражителя, либо от него. Например, эвглена зеленая проявляет положительный фототаксис — движется в сторону света. При наступлении неблагоприятных условий большинство простейших образуют цисты. Инцистирование — способ переживания неблагоприятных условий.
- *Размножение*. Бесполое размножение: или митотическое деление вегетативной особи на две дочерние клетки, или множественное деление, при котором образуется несколько дочерних клеток. Существуют половой процесс — конъюгация (у инфузорий) и половое размножение (у инфузорий, вольвокса, малярийного плазмодия).
- *Многообразие*. Насчитывается от 30 до 70 тысяч видов (по данным разных авторов).

15.2. Тип Корнежгутиковые (Sarcomastigophora)

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

15.2.1. Класс Корненожки, или Саркодовые (Sarcodina)

Форма тела непостоянная, некоторые виды образуют раковинки. Органоиды движения и захвата пищи — ложноножки. У большинства видов одно ядро. В цитоплазме различают два слоя — эктоплазму (светлый наружный слой) и эндоплазму (внутренний зернистый слой). Захват пищи происходит с помощью ложноножек. Выделение непереваренных остатков происходит в любом участке клетки. При наступлении неблагоприятных условий способны к инцистированию. Большинство видов размножается бесполым способом (митотическое деление клетки).

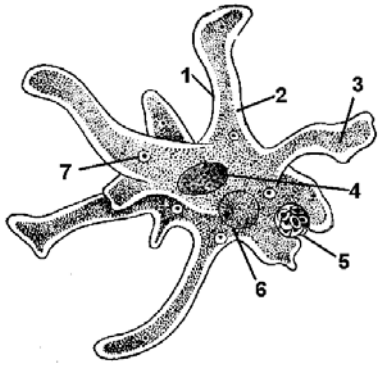


Рис. 96. Строение амебы:

1 — ложноножка; 2 — эктоплазма; 3 — эндоплазма; 4 — ядро; 5 — фагоцитирование пищи; 6 — сократительная вакуоль; 7 — пищеварительная вакуоль.

Представители — амеба обыкновенная, амеба дизентерийная, раковинные амебы. Среди животных этого класса имеются виды, паразитирующие в организме человека и животных.

Амеба протей (рис. 96) — одна из самых крупных свободноживущих амеб (до 0,5 мм), обитает в пресных водоемах. Имеет длинные ложноножки, одно ядро, оформленного клеточного рта и порошицы нет. Передвигается с помощью движения цитоплазмы в определенном направлении. Происходит образование ложноножек, с их помощью захватывается пища. Этот процесс захвата твердых пищевых частиц называется фагоцитозом. Вокруг захваченной пищевой частицы образуется пищеварительная вакуоль, в которую поступают ферменты.

Кроме пищеварительной вакуоли, образуется сократительная вакуоль, которая удаляет излишки воды из организма амебы. Осмотическое давление внутри амебы выше, чем осмотическое давление пресной воды, поэтому вода постоянно поступает в амебу. Для удаления избытка воды и существует сократительная вакуоль. У паразитических и морских видов, среда обитания которых имеет осмотическое давление такое же, как и внутри простейших, сократительные вакуоли отсутствуют.

Амеба размножается путем митотического деления пополам. При неблагоприятных условиях она способна к инцистированию, цисты вместе с пылью переносятся на большие расстояния.

Ряд амеб обитает в кишечнике человека, например кишечная амеба и дизентерийная амеба. Дизентерийная амеба может жить в кишечнике, не причиняя вреда хозяину, такое явление называется носительством. Но иногда дизентерийные амебы проникают под слизистую кишечника, вызывают его изъязвление. В результате развивается амебная дизентерия — расстройство кишечника с кровавыми выделениями, кишечные боли (колиты). Распространение дизентерийных амеб происходит с помощью цист, переносчиками могут быть мухи.

15.2.2. Класс Жгутиконосцы (Mastigophora)

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

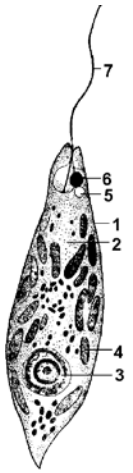


Рис. 97. Строение эвглены:

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

Растительные жгутиконосцы способны к смешанному (миксотрофному) питанию. К ним относится эвглена зеленая, вольвокс. Имеют одно ядро. Бесполое размножение происходит с помощью продольного мито- тического деления клетки, половое размножение осуществляется с образованием и слиянием гамет (у вольвокса).

Эвглена зеленая обитает в пресных водоемах. Имеет один жгутик, одно ядро, постоянную форму тела вследствие наличия пелликулы (рис. 97). В передней части клетки расположены стигма (органоид световосприятия) и сократительная вакуоль, в цитоплазме — около двадцати хроматофоров. Эвгленам свойствен миксотрофный способ питания. В цитоплазме накапливаются зерна запасных питательных веществ. В передней части тела имеется глотка. Размножение — только бесполое, продольным митотическим делением.

Вольвокс — колония жгутиковых животных, имеющая шаровидную форму. Клетки колонии называются зооидами. Они располагаются по периферии колонии и связаны друг с другом цитоплазматическими мостиками. Центральная часть колонии заполнена студенистым веществом, образующимся в результате ослизнения клеточных стенок. Среди клеток имеется специализация: они могут быть *вегетативными* и *генеративными*. Генеративные зооиды связаны с воспроизведением. Весной генеративные зооиды погружаются внутрь колонии и там митотически делятся, образуя дочерние колонии. Затем материнская колония разрушается, а дочерние колонии начинают самостоятельное существование. Осенью из генеративных зооидов образуются макрогаметы и микрогаметы. Происходит копуляция гамет, зигота зимует, делится мейотически, и гаплоидные зооиды образуют новую колонию.

У *животных жгутиконосцев* питание осуществляется путем захвата твердых частиц. Среди них имеются как сапротрофные, так и паразитические организмы. Сапротрофные организмы — это бесцветные жгутиковые, питающиеся продуктами распада органических

веществ. Некоторые свободноживущие жгутиковые простейшие питаются бактериями, одноклеточными водорослями, простейшими.

К паразитическим животным жгутиконосцам относятся, например, *лейшмании*, *трипаносомы*.

Эти животные вызывают болезни, которые относятся к категории *трансмиссивных*. Трансмиссивные болезни — заболевания, возбудитель которых передается через укус кровососущего насекомого или клеща.

Некоторые виды лейшманий вызывают кожный лейшманиоз («пендинскую язву»), переносчиком возбудителей являются москиты, источником инвазии — дикие грызуны или больные люди (рис. 98).

Трипаносомы (рис. 99) вызывают «сонную болезнь», на начальных этапах паразитируют в крови больного, затем переходят в спинномозговую жидкость, вызывают сонливость, затем наступает смерть больного от истощения. Переносчиком возбудителя болезни являются мухи цеце, источником инвазии — копытные животные и больные люди (рис. 100). В настоящее время заболевание лечится.

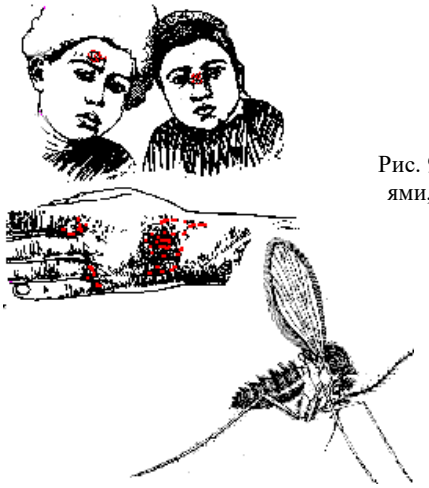


Рис. 98. Язвы, вызываемые лейшманиями, и москит — переносчик заболевания.

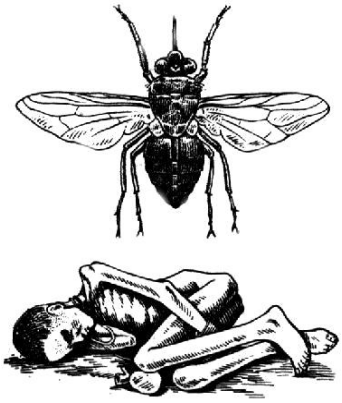


Рис. 99. Муха цеце и больной сонной болезнью на последних стадиях заболевания.



Рис. 100. Жизненный цикл Trypanosoma rhodesiense.

19.2.3. Тип Инфузории, или Ресничные (Ciliophora)

К типу относятся более 7 тыс. видов наиболее высокоорганизованных простейших, особенности строения рассмотрим на примере инфузории туфельки (рис. 101). Форма тела постоянная благодаря эластичной и прочной пелликуле. Активно передвигаются с помощью ресничек. Другой важный признак — наличие двух качественно различных ядер: крупного полиплоидного вегетативного ядра — *макронукле-*

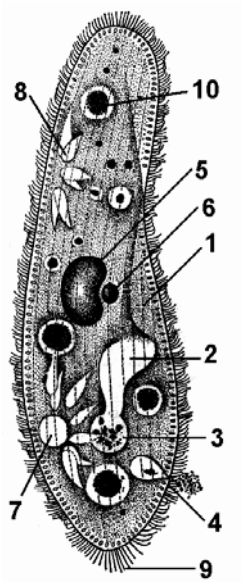


Рис. 101. Строение инфузории туфельки:

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

уса и мелкого диплоидного генеративного ядра — *микронуклеуса*. В эктоплазме многих инфузорий находятся особые защитные приспособления — *трихоцисты*. При раздражении животного они выстреливают длинную упругую нить, парализующую добычу.

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

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

Бесполое размножение — поперечное митотическое деление, чередующееся с половым процессом — конъюгацией и половым размножением. Следует помнить, что половое размножение сопровождается увеличением числа особей.

Конъюгация и половое размножение инфузорий туфелек происходит при неблагоприятных условиях. Две инфузории соединяются друг с другом околоротовыми областями (рис. 102), в этом месте происходит разрушение пелликулы, и образуется цитоплазматический мостик, соединяющий обе инфузории. Затем макронуклеусы разрушаются, микронуклеусы претерпевают мейотическое деление, образуются четыре гаплоидных ядра. Три ядра разрушаются, четвертое делится митотически. В это время в каждой инфузории по два гаплоидных ядра, женское (стационарное) ядро остается на месте, мужское мигрирует по цитоплазматическому мостику в другую инфузорию. После этого происходит слияние мужских и женских ядер. Конъюгация продолжается несколько часов, затем инфузории расходятся.

В каждом из экс-конъюгантов диплоидное ядро претерпевает ряд митотических делений, происходит деление самих экс-конъюгантов, в результате образуются 8 инфузорий, в каждой из которых один полиплоидный макронуклеус и один диплоидный микронуклеус.

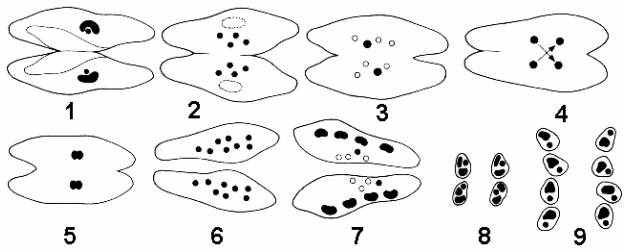


Рис. 102. Размножение инфузории туфельки:

1 — конъюгация; 2 — разрушение макронуклеусов, мейоз микронуклеусов; 3 — разрушение микронуклеусов; 4 — обмен мужскими ядрами; 5 — слияние мужских и женских ядер; 6 — три митотических деления, образование четырех микронуклеусов и четырех макронуклеусов; 7 — разрушение трех микронуклеусов; 8 — деление каждой инфузории на две особи с двумя макронуклеусами и микронуклеусом; 9 — образование восьми особей.

Таким образом, в конъюгации принимали участие две особи, размножение закончилось образованием восьми особей.

У человека в толстом кишечнике может паразитировать инфузория балантидий, которая вызывает тяжелое заболевание — балантидиаз. Заболевание проявляется в колитах (болях в кишечнике), кровавом стуле, лихорадочном состоянии. Основным источником заражения являются свиньи, зараженные балантидиями. Заражение происходит на стадии цист.

15.2.4. Тип Споровики (Sporozoa)

К типу относятся исключительно паразитические простейшие. В связи с паразитическим образом жизни происходит упрощение организации (исчезновение органоидов захвата и приема пищи, пищеварительных и со-

кратительных вакуолей). Происходит усложнение жизненного цикла — смена хозяев, чередование бесполого и полового размножения. Представитель типа — малярийный плазмодий.

Малярийный плазмодий вызывает у человека заболевание малярией. Заражение происходит через укус малярийным комаром (рода Anopheles), который содержит возбудителя на стадии *спорозоитов* (рис. 103).

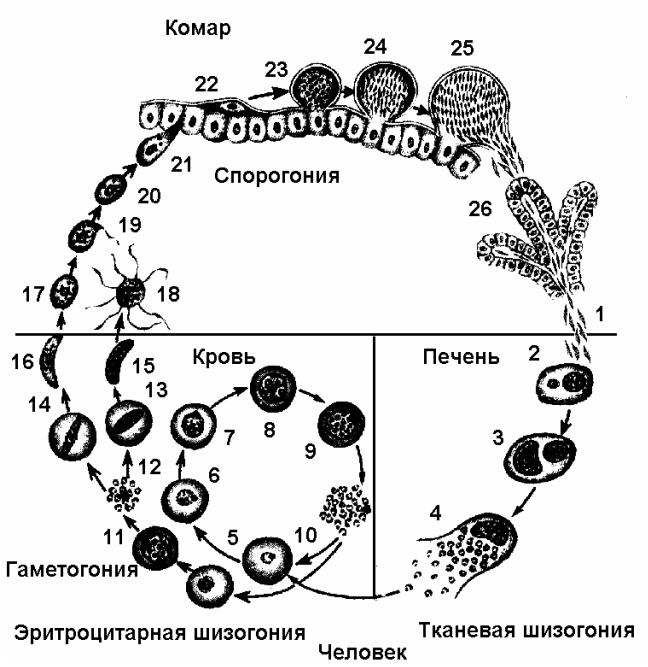


Рис. 103. Жизненный цикл малярийного плазмодия:

1 — проникновение спорозоитов в организм человека; 2-4 — шизогония в клетках печени; 5-10 — эритроцитарная шизогония; 11-16 — образование гамонтов; 17-18 гаметы в желудке комара; 19-22 — копуляция гамет, образование оокинеты; 23-25 образование ооцисты и спорогония; 26 — миграция спорозоитов в слюнные железы комара.

Спорозоиты — тонкие, червеобразные клетки, с током крови попадают в клетки печени, где превращаются в шизонтов, которые размножаются множественным делением — *шизогонией*. При этом ядро многократно делится, затем из каждой клетки образуется большое количество дочерних клеток. Образовавшиеся *мерозоиты* выходят из клеток печени и внедряются в эритроциты. Здесь они питаются, затем вновь происходит шизогония. Таким образом, различают две формы шизогонии — в клетках печени и в эритроцитах. В результате эритроцитарной шизогонии образуются 10—20 мерозоитов, которые разрушают эритроцит, выходят в кровь и заражают следующие эритроциты. Цикличность приступов малярии обусловлена цикличностью выходов мерозоитов и продуктов их метаболизма из эритроцитов в плазму крови. После нескольких циклов шизогонии в эритроцитах образуются *гамонты*, которые в организме комара превратятся в макрогаметы и микрогаметы. Когда гамонты попадают в желудок комара, они превращаются в гаметы, происходит копуляция, слияние гамет. Зигота подвижна и называется *оокинета*. Оокинета мигрирует через стенку желудка комара и превращается в *ооцисту*. Ядро ооцисты многократно делится, и ооциста распадается на огромное количество спорозоитов — до 10000. Этот процесс называется *спорогония*. Спорозоиты мигрируют в слюнные железы комара.

Таким образом, в жизненном цикле малярийного плазмодия человек является промежуточным хозяином (преэритроцитарная шизогония, эритроцитарная шизогония, начало гаметогонии), а малярийный комар — окончательным (завершение гаметогонии, оплодотворение и спорогония).



Подцарство Многоклеточные
Глава 16. Тип Кишечнополостные (Coelenterata)

16.1. Появление многоклеточных животных

Одноклеточные организмы имеют микроскопически малые размеры, а это накладывает ограничения на возможность усложнения и появления различных органов для более эффективного освоения среды обитания. Необходимо объединение и специализация клеток, преимущество получают многоклеточные организмы.

Существует несколько теорий происхождения многоклеточных животных. Большинство зоологов считает, что первые многоклеточные животные произошли от колониальных жгутиконосцев.

Э.Геккель предположил, что вольвоксовидный древний организм, схожий с *бластулой*, претерпел нехитрое изменение. Его однослойная стенка стала впячиваться внутрь, образовалось ротовое отверстие и первичная кишечная полость, наружный слой клеток — эктодерма, внутренний — энтодерма. Такой процесс называется *инвагинацией,* а образующийся при этом организм — *гаструлой* (от лат. *«гастер»* — желудок), обладающий первичной пищеварительной системой. Эта теория получила название *теория гастреи.* Подтверждение тому — низшие многоклеточные животные двуслойны; в эмбриогенезе многие животные проходят стадию бластулы, и гаструлы.

С Э.Геккелем не согласился один из крупнейших наших зоологов И.И.Мечников. Он считал, что инвагинация — процесс вторичный. И.И.Мечников, изучая онтогенез низших многоклеточных, обнаружил, что у многих из них второй слой клеток — энтодерма — образуется не путем впячивания, а в результате миграции амебоидных клеток внутрь колонии и, размножаясь там, они образовывают паренхиму. Эти клетки способны к амебоидному движению и фагоцитозу. Но для захвата крупных пищевых частиц необходимо отверстие, к которому пищевые частицы подгоняются с помощью жгутиков. Пища попадает внутрь колонии и окружается амебоидными клетками, которые формируют второй зародышевый листок — энтодерму. Остальные амебоидные клетки стали паренхимой, они обеспечивают передачу питательных веществ всем клеткам организма. Теория происхождения многоклеточных животных по И.И.Мечникову называется *теория фагоцителлы*.

Самое примитивное многоклеточное животное, относящееся к типу Пластинчатые — *трихоплакс* — представляет собой плоскую пластинку, медленно ползающую по субстрату в морской воде. Самое удивительное, что у него нет энтодермы, это как бы расплющенная по поверхности субстрата *фагоцителла*.

Возможно, что оба ученых правы и многоклеточные организмы образовывались различными способами. Существуют и другие гипотезы происхождения многоклеточных животных.

16.2. Общая характеристика типа

К кишечнополостным животным относятся более 9 тыс. видов, ведущих исключительно водный образ жизни. Представителей типа делят на три класса: класс Гидрозои, (Hydrozoa), класс Сцифоидные медузы (Scyphozoa) и класс Коралловые полипы (Anthozoa). Среди них встречаются свободно плавающие и сидячие животные.

Строение. Кишечнополостные — двуслойные животные, в большинстве своем имеющие лучевую симметрию. Наружный слой клеток называется *эктодерма*, внутренний слой — *энтодерма*. Полость тела, открывающаяся наружу одним ротовым отверстием, называется *гастральной*. Между эктодермой и энтодермой находится или тонкая *базальная мембрана*, или *мезоглея* — студенистый неклеточный слой.

В эктодерме произошла дифференциация клеток на *эпителиально-мускульные, стрекательные, промежуточные* (*интерстициальные*), *нервные* и *железистые*. Наличие стрекательных клеток — характернейшая черта типа Кишечнополостные. Энтодерма подразделяется на *эпителиально-мускульные* и *железистые* клетки. В не-

большом количестве имеются нервные клетки, которые своими отростками соединяющиеся в *диффузную* нервную систему.

*Пищеварение***.** Происходит в *гастральной* полости, становится полостным, но сохраняется и внутриклеточное пищеварение, так как клетки энтодермы имеют жгутики и способны к фагоцитозу. Непереваренные остатки пищи удаляются из организма через ротовое отверстие. Железистые клетки секретируют в гастральную полость пищеварительные ферменты.

*Размножение***.** Бесполое размножение — *почкование*. Половое размножение происходит обычно осенью. Для многих кишечнополостных характерно *чередование поколений* .У одного поколения размножение бесполое, у другого половое. Полипы размножаются почкованием и дают начало как полипам, так и медузам. Медузы размножаются половым путем, из оплодотворенных яиц образуются личинки — *планулы*, покрытые ресничками. Они прикрепляются к субстрату и дают начало новому поколению полипов.

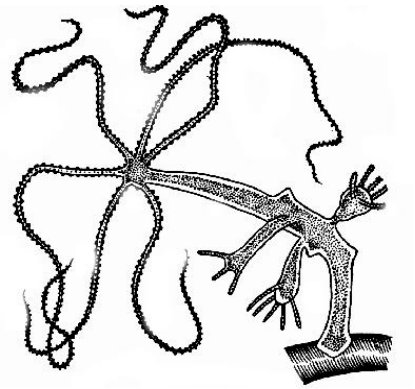


Рис. 104. Внешнее строение гидры.

16.2. Класс Гидроидные полипы (Hydrozoa).

Представители этого класса имеют наиболее простое строение по сравнению с другими кишечнополостными. Рассмотрим биологические особенности животных этого класса на примере пресноводного полипа гидры (греч. Polipus — многоногий).

*Строение***.** Тело гидры (рис. 104) около 1 см, нижняя его часть — подошва служит для прикрепления к субстрату, на противоположной стороне находится ротовой конус, вокруг которого располагается 6 — 12 щупалец. В эктодерме имеются эпителиально-мускульные клетки (рис. 105), в основании которых находятся мускульные волокна, расположенные вдоль оси тела.

При их сокращении тело гидры укорачивается. В эктодерме присутствуют *стрекательные клетки*, имеющие чувствительный волосок — *книдоциль*, внутри клетки находится стрекательная капсула, в которой расположена стрекательная нить. На конце стрекательной нити находятся обращенные назад шипики. При прикосновении к чувствительному волоску нить выбрасывается. Одни нити предназначены для того, чтобы парализовать добычу, другие закручиваются вокруг выступов на теле жертвы, третьи приклеиваются к ее поверхности.

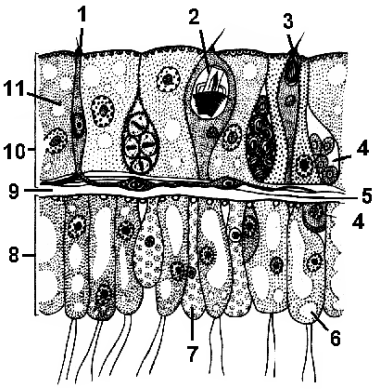


Рис. 105. Стенка тела гидры:

1 — чувствительная клетка; 2 — стрекательная клетка; 3 — молодая стрекательная клетка; 4 — интерстициальные клетки; 5 — нервные клетки; 6 — эпителиально-мускульные клетки энтодермы; 7 — железистые клетки; 8 — энтодерма; 9 — базальная мембрана; 10 — эктодерма; 11 — эпителиально-мускульные клетки эктодермы.

Промежуточные клетки способны превращаться в клетки других типов и отвечают за регенерацию. Трамбле стал знаменитым, описав свои опыты с гидрой: он разрезал гидру вдоль, поперек — утраченные части тела восстанавливались, он щетинкой выворачивал ее наизнанку, но через проделанные щетинками отверстия клетки эктодермы мигрировали наружу.

Нервные клетки расположены на базальной мембране и имеют звездчатое строение из-за своих длинных отростков. С их помощью они соединяются и образуют примитивную нервную систему диффузного типа.

Здесь же, в эктодерме, развиваются половые клетки, *сперматозоиды* образуются ближе к ротовому полюсу, *яйцеклетки* — ближе к подошве. Некоторые виды гидр раздельнополы, но есть и гермафродитные виды.

Клетки энтодермы выстилают гастральную полость. *Эпителиально-мускульные клетки* в своем основании имеют мускульное волокно, расположенное поперечно относительно оси тела, при их сокращении тело гидры становится узким. На противоположном конце клеток, обращенном в гастральную полость, расположены от 1 до 3 жгутиков, поверхность способна образовывать ложноножки и захватывать пищевые частицы. Кроме эпителиально-мускульных имеются железистые клетки, секретирующие пищеварительные ферменты в гастральную полость.

Питание. Гидра питается мелкими животными, которых парализует и обездвиживает с помощью стрекательных клеток и направляет в гастральную полость. Там происходит кишечнополостное и внутриклеточное



пищеварение, непереваренные остатки выводятся через ротовое отверстие. Продукты обмена веществ так же выводятся в гастральную полость.

Размножение и развитие. Весной и летом гидры размножаются с помощью почкования, когда на ее теле, обычно ближе к середине, формируются почки, на конце которых прорываются ротовые отверстия и образуются щупальца. Через некоторое время молодые гидры отделяются от материнского организма и начинают вести самостоятельную жизнь.

Осенью образуются половые клетки, происходит оплодотворение, оплодотворенное яйцо покрывается плотными оболочками. Гидра погибает, а из яйца весной развивается новая гидра. В яйце происходит дробление и гаструляция, затем молодая гидра выходит из яйцевых оболочек.

16.3. Класс Сцифоидные медузы (Scyphozoa)

Эти медузы значительно крупнее гидромедуз, цианея, например, может достигать 2 м в диаметре и 30 м по длине щупалец. Тело имеет эктодерму и энтодерму, между которыми находится студенистый слой — *мезоглея*, содержащий до 98% воды. Медузы имеют вид колокола. В центре, с вогнутой стороны тела находится ротовое отверстие, окруженное щупальцами и открывающееся в *гастральную* полость. По краю зонтика находятся многочисленные щупальца, некоторые из них видоизменены и образуют краевые тельца, или *ропалии*, несущие органы чувств. Каждый ропалий содержит «обонятельную ямку», орган равновесия и стимуляции движения зонтика — *статоцист*, светочувствительные глазки. Нервная система испытывает усложнение и по периметру, около каждого ропалия, возникают 8 скоплений нервных клеток, *ганглиев*, первый пример образования значительных нервных узлов.

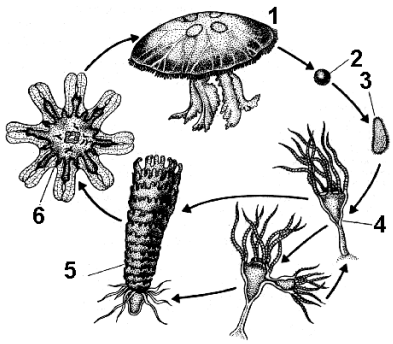


Рис. 106. Развитие сцифоидных медуз:

1 — взрослая медуза. 2 — ренное яйцо; 3 — личинка, планула; 4 — сидячий полип, сцифистома; 5 — стробиляция; 6 —эфира

Размножение. Медузы раздельнополы. Созревшие половые клетки выделяются через рот медузы. Из оплодотворенного яйца образуется типичная планула. Проплавав некоторое время, планула прикрепляется к морскому дну и превращается в одиночного полипа — *сцифистому* (рис. 106). Сцифистома размножается почкованием, через некоторое время сцифистома начинает отпочковывать молодых медуз, которые называются *эфиры*. Эфиры постепенно превращаются во взрослых медуз, и все повторяется.

Многообразие. Все медузы хищники, однако глубоководные виды питаются также погибшими организмами. Интересен способ передвижения — реактивный, за счет сокращений зонтика. Одна из самых распространенных медуз Aurelia aurita, она обитает почти во всех морях, кроме Каспийского и Аральского. В Японии и Китае некоторых медуз (аурелий и рапиллем) употребляют в пищу. Для человека опасны такие медузы, как *крестовичок*, обитающая в южной части Сахалина и Курильских островов и *корнерот,* обитающая в теплых водах Черного и Азовского морей. Контакт с ними вызывает поражения кожи и нарушения работы внутренних органов.

Глава 17. Тип Плоские черви (Plathelminthes)

17.1. Общая характеристика типа

Тип Плоские черви делится на три класса: Ресничные черви — *Turbellaria*, Сосальщики — *Trematoda*, Ленточные черви — *Cestoda*. Описано около 12 000 видов плоских червей. Часть из них живет в морях, пресных водоемах и во влажной почве, но большинство ведут паразитический образ жизни. Многие причиняют значительный вред животноводству, вызывая заболевания, а иногда и гибель скота. Некоторые плоские черви служат причиной серьезных заболеваний людей.

- *Внешнее строение*. Большинство имеет листообразную или лентовидную двусторонне-симметричную форму тела.
- *Покровы*. Тело плоских червей защищено однослойным эпителием. У свободноживущих ресничных червей клетки покровов несут многочисленные реснички, у паразитических червей клетки эпителия сливаются, образуя *синцитий*, причем ядра уходят под базальную мембрану. Такой покров носит название *гиподермы*,

его верхняя безъядерная пластинка называется *тегументом*. Эпителий и мускулатура формируют кожно-мускульный мешок.

- *Мускулатура*. Мышцы кожно-мускульного мешка слагаются из нескольких слоев мышечных волокон. В наружном слое эти волокна тянутся поперек тела (кольцевые), а во внутреннем они направлены вдоль тела (продольные). Кроме них, имеются еще спинно-брюшные и диагональные мышцы. Такое строение мускулатуры позволяет червям совершать сложные движения.
- *Полость тела* отсутствует, пространство внутри кожно-мускульного мешка, в котором находятся внутренние органы, заполнено рыхлой массой соединительнотканных клеток — паренхимой. В промежутках между клетками циркулирует тканевая жидкость. В паренхиме находятся пищеварительные, выделительные и половые органы.
- *Пищеварительная система* свойственна не всем плоским червям. У ленточных червей, в связи с паразитическим образом жизни, редуцируется. У других плоских червей пищеварительная система состоит из двух отделов: переднего и среднего. Передний начинается ртом, который ведет в глотку. Из глотки пища переходит в пищевод, а затем в кишечник, ветви которого заканчиваются слепо.
- *Выделительная система* представлена протонефридиями (рис. 107). Среди клеток паренхимы расположены крупные клетки, в которые вдаются пучки длинных ресничек, колеблющихся, как пламя свечи. За счет осмоса в них поступает тканевая жидкость, с помощью ресничек она направляется в канальцы, которые соединяются в более крупные протоки. Пока жидкость движется по канальцам, происходит реабсорбция — обратное всасывание в эпителий канальцев воды, витаминов, глюкозы. Канальцы открываются наружу выделительными порами.

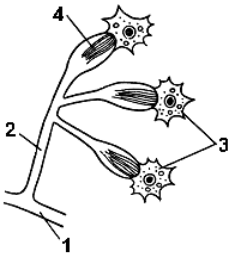


Рис. 107. Схема строения протонефридиев:

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

- *Органы дыхания*. Специальные органы дыхания отсутствуют. Свободноживущие черви и эктопаразиты дышат через покровы, эндопаразиты, живущие в среде бедной кислородом, получают энергию за счет гликолиза.
- *Кровеносная система* отсутствует. Кишечник у подавляющего большинства червей сильно разветвлен, питательные вещества из стенок кишечника диффундируют по тканевой жидкости в клетки органов.
- *Нервная система* решетчатого типа, напоминает решетку. Состоит из парного мозгового ганглия и идущих от него нервных стволов, соединенных кольцевыми перемычками. Обычно особого развития достигают два продольных ствола. Органы чувств наиболее хорошо развиты у свободноживущих, у турбеллярий. Некоторые имеют органы равновесия — статоцисты, почти всегда имеются глаза. Есть рецепторы для восприятия механических и химических раздражений.
- *Половая система*. Плоские черви — гермафродиты. Обычно в эту систему, помимо семенников и яичников, входят различные придаточные образования, обеспечивающие процесс оплодотворения, снабжение яйцеклеток необходимыми питательными веществами для развития эмбриона и создания вокруг яйца защитных оболочек. Развитие плоских червей проходит в большинстве случаев с метаморфозом, через ряд личиночных стадий.
- *Активное передвижение привело к ряду крупных ароморфозов, которые позволили повысить общий уровень организации животных: 1. Они стали двустороннесимметричными, появляется передняя часть тела, на которой концентрируются нервные клетки, формируются органы чувств. Появляется спинная — дорсальная, брюшная — вентральная и боковые — латеральные стороны тела; 2. Нервная система усложняется, нервные клетки концентрируются и объединяются в нервные узлы и нервные стволы, что обеспечивает более сложное поведение. 3. Формируется третий зародышевый листок — мезодерма, из которого образуются внутренние органы; 4. Появляется мышечная ткань, с помощью которой животные получают возможность быстро передвигаться; 5. Усложняется пищеварительная система, формируется кишечник, обеспечивающий более эффективное пищеварение. 6. Образуется выделительная система, состоящая из специализированных клеток — протонефридиев; 7. Появляются половые органы и их придатки.*

17.2. Класс Ресничные (Turbellaria)

Особенности строения и жизнедеятельности

Класс Ресничные черви (Turbellaria) объединяет более 3000 видов свободноживущих плоских червей. Живут в морях, пресной воде, влажной почве.

- *Покровы и*

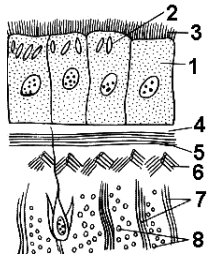


Рис. 108. Схема строения кожно-мускульного мешка ресничных червей:

1 — клетки эпителия; 2 — рабдиты; 3 — реснички; 4 — базальная мембрана; 5 — кольцевые мышцы; 6 — диагональные мышцы; 7 — спинно-брюшные мышцы; 8 — продольные мышцы.

кожно-мускульный мешок. Тело покрыто однослойным ресничным эпителием (рис. 108). В эпителии находятся различные кожные железы, разновидностью которых являются рабдитные клетки, содержащие рабдиты — образования в форме палочек, находящиеся в клетках перпендикулярно поверхности. При раздражении они выбрасываются и образуют слизь, которая играет защитную функцию. Эпителий находится на базальной мембране, под которой располагается гладкая мускулатура — кольцевые, диагональные и продольные мышцы. Кроме этого, имеются спинно-брюшные мышцы. Таким образом, ресничные черви передвигаются за счет биения ресничек и благодаря сокращениям кожно-мускульного мешка.

- *Пищеварительная система*. Внутри кожно-мускульного мешка находится паренхима, в которой расположены внутренние органы турбеллярий. Рот у типичного представителя — молочной планарии — находится на брюшной стороне, ближе к задней части тела. Планария — хищник, питается мелкими животными, размеры самой планарии — около 2 см. Мускулистая глотка способна высовываться из глоточного кармана и захватывать добычу. Кишечник сильно разветвлен (рис. 109), что способствует доставке питательных веществ ко всем клеткам тела. Непереваренные остатки выбрасываются через ротовое отверстие. Внутриклеточное пищеварение, наряду с кишечнополостным, имеет большое значение в усвоении питательных веществ.

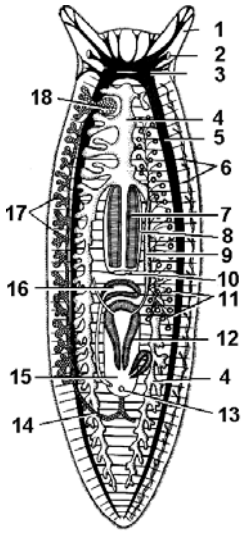


Рис. 109. Строение планарии:

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

- *Выделительная система* протонефридиального типа. С помощью протонефридиев жидкость из паренхимы направляется в каналы, открывающиеся выделительными порами наружу. Реабсорбция сохраняет вещества, необходимые для организма планарии.
- *Нервная система* представлена двойным ганглием на передней части тела и отходящими от него парными нервными стволами. Мозговой ганглий является примитивным мозгом планарии. Из органов чувств следует отметить глаза, которые имеются у большинства ресничных червей.
- *Размножение и развитие*. Ресничные черви — гермафродиты, мужские половые органы — семенники, находятся в паренхиме, по семяпроводам сперматозоиды попадают в семяизвергательный канал совокупительного органа, который находится в половой клоаке. Кроме мужских органов, они имеют и яичники (их два у молочной планарии), яйца по яйцеводам попадают в половую клоаку. Оплодотворенные яйцеклетки окружаются яйцевыми оболочками, и образуются яйца, из которых у пресноводных планарий выйдут молодые планарии. Некоторые способны к бесполому размножению путем поперечного деления — фрагментации.

17.3. Класс Сосальщики (Trematoda)



Рис. 110. Печеночный сосальщик.

Этот класс объединяет более 4000 видов паразитических червей. Форма тела листовидная. Имеются две присоски — брюшная и ротовая. Брюшная присоска необходима только для фиксации, ротовая — для питания. Размеры печеночного сосальщика (*Fasciola hepatica*) около 2 см (рис. 110). Кожно-мускульный мешок сосальщиков построен по такому же плану, что и у ресничных червей (рис. 111). Но ресничек в эпителиальных клетках нет, цитоплазма с ядрами клеток эпителия погружены под базальную мембрану, в паренхиму, а их внешняя часть сливается и представляет безъядерную цитоплазматическую пластинку — *тегумент*.

- *Пищеварительная система* начинается ротовой присоской и глоткой сосущего типа. Затем идет пищевод и кишечник, обычно двуветвистый. Поверхность кишечника сильно ветвится, что важно для доставки питательных веществ ко всем клеткам тела. Анальное отверстие отсутствует.
- *Выделительная система* протонефридиального типа, то есть начинается протонефридиями, каналы соединяются в два главных канала, которые на задней части тела открываются в мочевой пузырь, и через выделительное отверстие продукты выделения удаляются из организма.

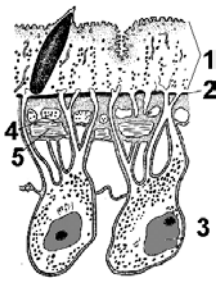


Рис. 111. Схема строения кожно-мускульного мешка сосальщиков:

1 — тегумент; 2 — базальная мембрана; 3 — погруженные ядра; 4 — кольцевые мышцы; 5 — продольные мышцы.

- *Нервная система* представлена окологлоточным нервным кольцом и отходящими от него тремя парами нервных стволов, которые соединены перемычками (рис. 112). Из этих трех пар наиболее развита пара брюшных стволов. Органы чувств, в связи с паразитическим образом жизни, развиты слабо, у взрослых сосальщиков органы зрения отсутствуют.
- *Размножение и развитие*. Половая система устроена сходно с таковой у ресничных червей; сосальщики — гермафродиты, но паразитический образ жизни привел к смене хозяев (в промежуточном хозяине возможно размножение по типу *полиэмбрионии* на личиночных стадиях развития).
- Оплодотворенные яйца печеночного сосальщика по желчным протокам хозяина попадают в кишечник и вместе с фекалиями выходят во внешнюю среду. Для дальнейшего развития они должны попасть в воду, где из яйца выходит покрытая ресничками личинка — *мирацидий*. Она активно ищет промежуточного хозяина — малого прудовика — и внедряется в его внутренние органы. Здесь мирацидий теряет реснички и превращается в бесформенный мешок — *спороцисту.*

Из *зародышевых клеток* в теле спороцисты развивается дочернее поколение личинок — множество *редий*. Редия имеет ротовое отверстие и пищеварительную систему.

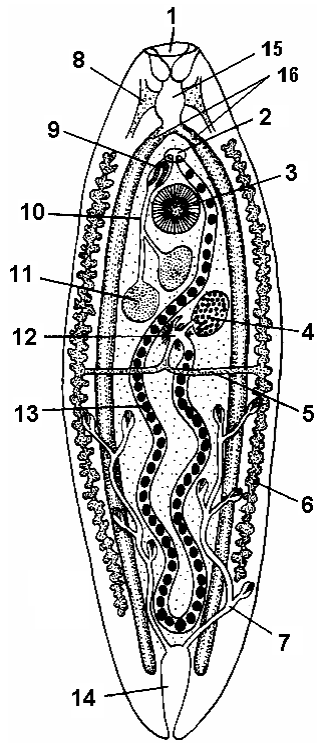
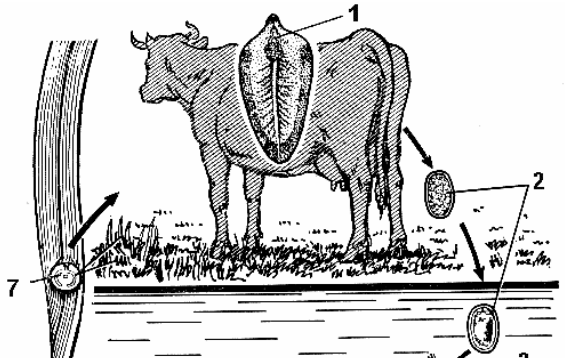


Рис. 112. Строение сосальщика:

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



Из зародышевых клеток редии образуется внучатое поколение личинок — *церкарии* (рис. 113). У них имеется длинный хвост, две присоски, пищеварительная система. Церкарии покидают организм промежуточного хозяина и активно плавают. Затем они прикрепляются к траве, теряют хвост, инцистируются и превращаются в неподвижный *адолескарий*.

Вместе с водой или травой адолескарии попадают в пищеварительную систему крупного рогатого скота, оболочка цист растворяется, и паразиты по кишечным венам попадают в печень, где достигают половозрелого состояния. Заражение человека происходит при питье сырой воды из природных водоемов, в которых обитает малый прудовик.

17.4. Класс Ленточные (Cestoda)

Класс Ленточные черви насчитывает более 3000 видов червей, ведущих исключительно паразитический образ жизни. Лентовидное тело может достигать в длину от 1 мм до 10 м и более. На передней части тела находится головка с органами фиксации — присосками или крючками, за которой следует нерасчлененная шейка и затем тело, состоящее из члеников. Самые маленькие и самые молодые членики — около шейки, самые крупные — в задней части тела. Новые членики постоянно образуются в задней части шейки.

- *Покровы и кожно-мускульный мешок.* принципиально не отличаются от таковых у сосальщиков, но тегумент образует огромное количество волосковых выростов, увеличивающих площадь всасывания питательных веществ (рис. 114).
- *Пищеварительная система* полностью отсутствует. Питательные вещества поглощаются с помощью тегумента, расщепление их и получение необходимой энергии происходит в результате бескислородного окисления — гликолиза.
- *Выделительная система* представлена протонефридиями и каналами. Самые крупные — боковые выделительные каналы — открываются на последнем членике.
- *Нервная система* развита слабо, как и у сосальщиков. Представлена нервными ганглиями, которые находятся в головке, и нервными стволами, из которых боковые развиты сильнее и соединены поперечными нервными перемычками. Органы зрения не развиты.

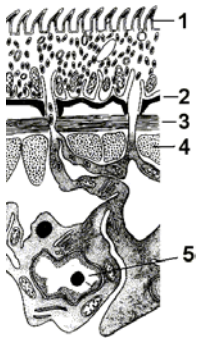


Рис. 114. Покровы ленточных червей:

1 — волосковые выросты тегумента; 2 — базальная мембрана; 3 — кольцевые мышцы; 4 — продольные мышцы; 5 — ядра клеток гиподермы.

- *Размножение и развитие*. Половая система гермафродитного типа. В молодых члениках половые органы не развиты, их развитие начинается после 200 членика, в последних члениках атрофируются семенники, семяпроводы, яичники и яйцеводы и очень сильно развивается матка, в которой находятся оплодотворенные яйца. Оплодотворение у цепней или перекрестное, или происходит самооплодотворение между различны-

ми члениками. Последние членики стробилы отрываются целыми группами и с фекалиями выводятся наружу.

Бычий цепень.

У бычьего цепня окончательным хозяином является человек, червь паразитирует в его тонком кишечнике, достигая 10 метров в длину. Органы фиксации — 4 присоски. Промежуточный хозяин — крупный рогатый скот, который вместе с травой может проглотить членики или яйца бычьего цепня. В яйцах развивается личинка с тремя парами крючьев. В желудке оболочка яйца растворяется, и личинка с помощью крючьев попадает в кровь. В мышцах личинки превращаются в следующую личиночную стадию — *финну*. Финна — пузырек, заполненный жидкостью, с ввернутой внутрь головкой, размером с рисовое зерно. Заражение человека происходит при употреблении финнозного мяса, прошедшего недостаточную термическую обработку. При попадании в кишечник человека головка выворачивается, и шейка начинает продуцировать членики.

Свиной цепень.

И у *свиного цепня* (рис. 115) окончательным хозяином также является человек. Паразитирует цепень в тонком кишечнике, достигая размеров 2 — 3 м.

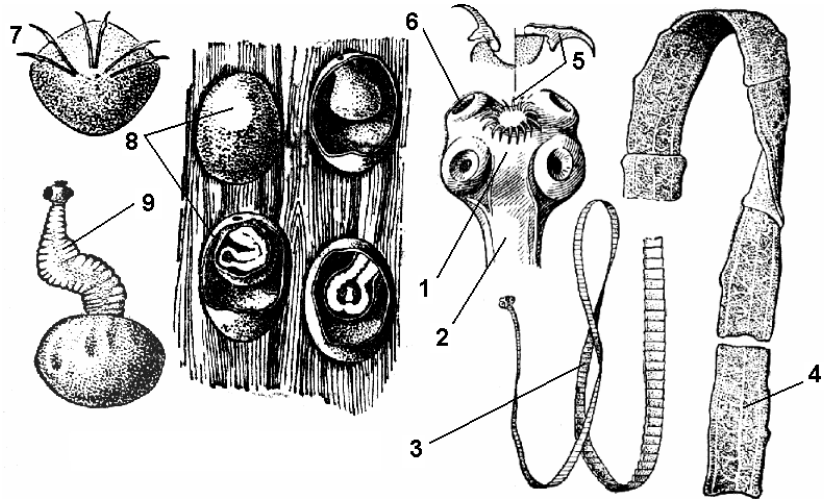


Рис. 115. Развитие свиного цепня:

1 — головка; 2 — шейка; 3 — стробила; 4 — членики (проглоттиды); 5 — крючки— зацепки; 6 — присоски; 7 — онкосфера, личинка с шестью крючками; 8 — финны в свином мясе (частично вскрытые); 9 — вывернутая из яйца молодая ленточная форма.

Кроме 4 присосок на головке находится венчик с крючьями — дополнительный орган фиксации. В последних члениках формируются яйца с личинками, с фекалиями выводятся из организма. Промежуточным хозяином является свинья, в ее желудке оболочка яйца растворяется, и личинки попадают в кровь и в мышцы, где превращаются в финны. Человек заражается при употреблении финнозного свиного мяса при недостаточной тепловой обработке последнего.

Человек может стать и промежуточным хозяином свиного цепня, если зрелые членики из кишечника попадут в желудок человека (например, при рвоте), тогда оболочка яиц растворяется, и личинки с током крови могут попасть в любые органы, где сформируются финны.

Эхинококк.

Наиболее опасен для человека *эхинококк* (рис. 116). Окончательным хозяином эхинококка могут быть волки, лисы, собаки. Эхинококк паразитирует у них в тонком кишечнике, размеры тела 3 — 5 мм, тело состоит из головки, шейки и 3 — 4 члеников. Вместе с травой яйца попадают в организм травоядных животных, в желудках которых из них выходят личинки. Токомкрови они заносятся в различные органы, где превращаются в финны. Фин-

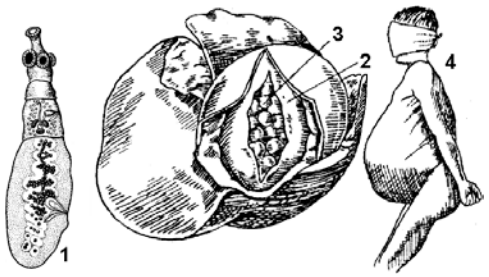


Рис.116. Эхинококк:

1 — половозрелый червь; 2 — финна в печени человека; 3 — дочерние пузыри внутри финны; 4 — человек, пораженный эхинококком.



ны развиваются очень долго, на их боковых стенках образуются дочерние пузыри с многочисленными головками. В печени коровы находили пузыри эхинококка массой 60 кг. Эти пузыри разрушают органы, в которые они попали, сдавливают соседние органы, кровеносные сосуды, нервы. Удаление возможно только хирургическим путем. Заражение человека чаще всего происходит при отсутствии гигиены в обращении с собаками (собаки любят валяться на траве и яйца могут попасть на их шерсть). Заражение хищных млекопитающих происходит при поедании финнозного мяса животных.

Ленточные черви приносят большой вред организму хозяина. Симптомами заболевания являются кишечные расстройства, утомляемость, развивается малокровие. *Анемия* связана с тем, что ленточные черви поглощают из пищи витамин B_{12}, необходимый для *эритропоэза* (образования эритроцитов).

Первичнополостные
Глава 18. Тип Круглые черви (Nemathelminthes)

18.1. Общая характеристика типа

Тип Круглые черви объединяет животных, имеющие круглое в поперечном сечении тело, часто оно нитевидно вытянуто. В настоящее время известно более 20 тыс. видов круглых червей, обитающих на дне морей, в пресных водоемах, почве, а также ведущих паразитический образ жизни. Тип делится на несколько классов, наиболее многочисленный среди них класс Нематоды.

- *Внешнее строение*. Форма тела веретеновидная или нитевидная, круглая в поперечном сечении. Тело цельное, несегментированное, снаружи покрыто кутикулой.
- *Полость тела*. Внутри кожно-мускульного мешка развивается первичная полость тела, межклеточная жидкость замещает паренхиму. Внутренние органы находятся в этой первичной полости тела.
- *Пищеварительная система* состоит из трех отделов: передний, средний и задний отделы кишечника. Передний отдел и задняя кишка имеют эктодермальное происхождение, а средний отдел — энтодермального. Появляется анальное отверстие и пища начинает двигаться в одном направлении.
- *Выделительная система* протонефридиального типа, у некоторых представителей имеются видоизмененные гиподермальные (кожные) железы, их называют "шейные железы".
- *Нервная система* **с**остоит из окологлоточного нервного кольца, окружающего глотку, и отходящих вперед и назад 6 нервных стволов, из которых спинной и брюшной развиты наиболее сильно.
- *Размножение*. Преимущественно раздельнополые организмы, развитие прямое.
- Появление круглых червей сопровождалось следующими ароморфозами: *1. Образовалась первичная полость, схизоцель, которая сформировалась путем замещения паренхимы жидкостью. Жидкость находится под большим давлением и является гидроскелетом, выполняя опорную функцию; участвует в обмене веществ внутри организма, транспортируя различные вещества; 2. Появилась задняя кишка и заднепроходное отверстие, что позволило сделать процесс пищеварения поэтапным; 3. Произошла дальнейшая концентрация нервных клеток, образуется 6 нервных стволов и формируется окологлоточное нервное кольцо; 4. Произошло разделение полов, что обеспечило комбинативную изменчивость и генетическое разнообразие потомков.*

18.2. Строение и жизнедеятельность нематод

- *Форма тела и кожно-мускульный мешок*. Тело цельное, несегментированное, веретеновидное или нитевидное, круглое в поперечном сечении, снаружи покрыто кутикулой. Кутикула обычно достигает большой толщины и прочности, во время роста червей она периодически сбрасывается, затем возобновляется. Под кутикулой находится гиподерма, которая представляет собой продукт слияния клеток.
- Под гиподермой расположены продольные мышцы, разделенные валиками гиподермы на 4 ленты. При сокращении спинные и брюшные ленты действуют как антагонисты, и тело червя может изгибаться в спинно-брюшном направлении. Внутри кожно-мускульного мешка имеется *первичная полость* (рис. 118), она не имеет собственной мезодермальной выстилки, и в ней находятся внутренние органы тела. Полость заполнена жидкостью, которая находится под давлением и играет роль «гидроскелета».
- *Пищеварительная система* (рис. 117) начинается на переднем конце тела ротовым отверстием, которое окружено губами. Состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего. Передний отдел обычно разделяется на ротовую полость, глотку и пищевод. Пищеварение происходит в средней части кишки. Задняя кишка заканчивается анальным отверстием.

- *Органы дыхания* отсутствуют. У свободноживущих и паразитов растений газообмен происходит через покровы тела. У паразитов животных дыхание анаэробное.
- *Кровеносная система* отсутствует, транспортную функцию выполняет полостная жидкость.
- *Выделительная система* своеобразна (рис. 119). Имеется шейная железа, представленная одной или двумя секреторными клеткой, расположенной снизу передней части тела. От них отходят один или два канала, проходящие в боковых валиках гиподермы. Сзади они слепо замкнуты, спереди соединяются в выводной проток, открывающийся выделительной порой. На стенках выделительных каналов в передней части тела находятся четыре крупные фагоцитарные клетки. Они захватывают и накапливают в цитоплазме остаточные продукты обмена.

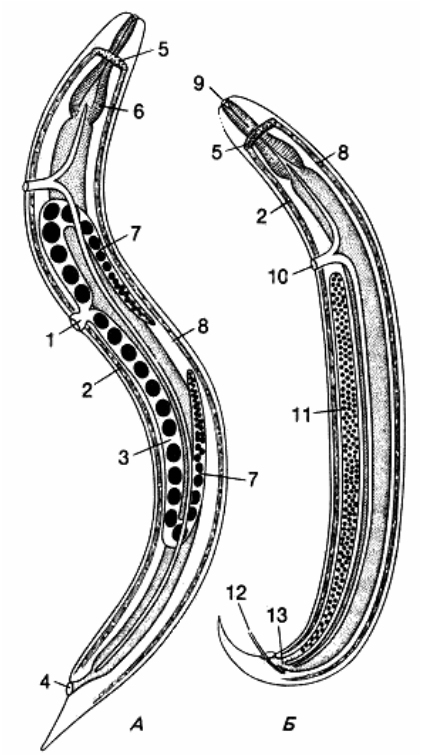


Рис. 117. Схема строения самки (А) и самца (Б) нематоды:

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

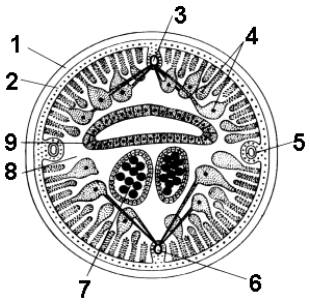


Рис.118. Поперечный срез через тела аскариды:

1 — кутикула; 2 — гиподерма; 3 — спинной нервный тяж; 4 — ядра мускульных клеток; 5 — боковой валик гиподермы с выделительным каналом; 6 — брюшной нервный тяж; 7 — яичники; 8 — схизоцель; 9 — кишечник.

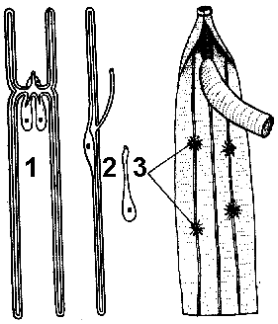


Рис. 119. Выделительная система круглых червей:

1 — двуклеточная шейная железа; 2 —одноклеточная шейная железа; 3 — фагоцитарные клетки.

- *Нервная система* состоит из окологлоточного нервного кольца, окружающего глотку и пищевод и отходящих вперед и назад 6 нервных стволов, из которых спинной и брюшной наиболее развиты. Нервная система образована небольшим числом нервных клеток, что свидетельствует о ее примитивности. Органы чувств развиты слабо. Имеются органы осязания, органы химического чувства.



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

Аскарида человеческая

К нематодам относят *аскариду человеческую* (Ascaris lumbricoides), паразитирующую в тонком кишечнике. Это крупный гельминт: самки — до 40 см, самцы — до 25 см. У самок задний конец прямой, у самцов — заострен и загнут на брюшную сторону. Самка аскариды откладывает более 200 000 яиц в сутки. Яйцам аскариды нужно попасть во внешнюю среду, для развития личинок внутри яйца необходим кислород, определенная влажность, достаточно высокая температура. Яйца покрыты несколькими защитными оболочками и способны сохранять жизнеспособность до 10 лет. При благоприятных условиях в течение 15 — 20 суток в яйце формируется личинка. Такое яйцо называется *инвазионным*. Заражение людей происходит при употреблении овощей и фруктов, загрязненных яйцами аскариды. Развитие аскариды происходит без смены хозяев. В тонком кишечнике личинки освобождаются от оболочки, пробивают упругим телом слизистую кишечника и попадают в кровь. С током крови они попадают в сердце, а оттуда — в легкие. В альвеолах легких они некоторое время находятся в среде, богатой кислородом. Из легочной ткани они проникают в бронхи, из них — в трахею, а затем — в глотку и вторично проглатываются. Миграция личинок продолжается 9 — 12 суток. За это время личинки растут, несколько раз линяют. Попав вторично в кишечник, личинки в течение 3 месяцев растут и превращаются в половозрелых особей. Продолжительность жизни аскарид около 1 года.

Аскарида — опасный паразит человека. Она отравляет организм человека ядовитыми продуктами своего метаболизма и, проникая в различные органы и полости, механически повреждает их. Большое их количество может вызвать закупорку кишечника.

Острица человеческая

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

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

Широкое распространение и большой вред, наносимый паразитическими организмами, в том числе и червями, привели к появлению специальной науки — паразитологии. В задачи паразитологии входит изучение биологии, распространения паразитических организмов и на этой основе разработка мер борьбы с ними, профилактические мероприятия. Большой вклад в развитие паразитологии внес академик К. И. Скрябин, под руководством которого изучался видовой состав, биология паразитических червей, были разработаны санитарные мероприятия по ликвидации наиболее опасных глистных заболеваний. К ним относятся очистка воды, ветеринарно-санитарный контроль за качеством мяса, очистка населенных пунктов, недопущение использования в качестве удобрений необезвреженных фекалий. Большой положительный эффект дают систематические медосмотры, особенно в детских учреждениях. Ведется большая разъяснительная работа среди населения о необходимости соблюдения правил личной и общественной гигиены.

Вторичнополостные
Глава 19. Тип Кольчатые Черви (Annelida)

19.1. Общая характеристика типа

Тип Кольчатые черви включает около 9 тыс. видов ныне живущих животных. Это первичноротые, двусторонне-симметричные черви, имеющие *вторичную полость.* Распространены в соленых и пресных водах, встречаются в почве. Делятся на три класса: класс Многощетинковые (Polychaeta), класс Малощетинковые (Oligochaeta), класс Пиявки (Hirudinea).

Для кольчатых червей характерны следующие морфофизиологические особенности:

- *Внешнее строение.* Тело сегментировано, различают головную лопасть, сегменты туловища и анальную лопасть. Снаружи кожно-мускульного мешка находится однослойный эпидермис, затем наружный слой кольцевых мышц, под которым располагается внутренний слой продольных мышц.
- *Полость тела*. Появляется вторичная полость тела — целом, разделенный перегородками на сегменты, каждый сегмент имеет пару целомических мешков.
- *Кровеносная система*. Для большинства видов характерно появление замкнутой кровеносной системы, образовавшейся из остатков первичной полости тела.
- *Выделительная система* представлена попарно расположенными в каждом членике метанефридиями.
- *Нервная система* состоит из надглоточных и подглоточных ганглиев, связанных нервами (комиссурами) в окологлоточное кольцо, от которых отходит брюшная нервная цепочка, состоящая из попарно сближенных брюшных нервных узлов в каждом сегменте.
- *Размножение*. Половая система у ряда видов гермафродитная, некоторые виды раздельнополы.
- Появление аннелид сопровождалось рядом крупных ароморфозов: *1. Произошло расчленение тела на сегменты (метамеры) с повторяющимися наборами внутренних органов. 2. Появилась вторичная полости — целом, имеющий собственную мезодермальную выстилку. 3.Произошло дальнейшее усложнение нервной системы: концентрация нервных клеток на брюшной стороне в каждом сегменте (образовалась брюшная нервная цепочка), значительное увеличение мозговых ганглиев (надглоточный , подглоточный нервные ганглии, окологлоточное кольцо). 4. Возникла замкнутая кровеносная система, обеспечившая быстрый транспорт веществ по организму. 5. Появились органы дыхания, увеличившие дыхательную поверхность и интенсивность газообмена. 6. Усложнилась пищеварительная система: произошла дифференцировка средней кишки на отделы, что привело к поэтапному процессу пищеварения. 7. Образовались параподии — конечности для передвижения. 8. Произошло дальнейшее усложнение органов выделения: сформировалась метанефридиальная многоклеточная выделительная система.*

19.2. Строение и жизнедеятельность

Тело червей состоит из *сегментов.* Наружной сегментации соответствуют разделение полости тела перегородками на отдельные камеры и посегментное расположение ряда внутренних органов. У многощетинковых червей на сегментах находятся примитивные конечности, несущие пучки щетинок.

- *Кожно-мускульный мешок*. Образован кутикулой, однослойным эпителием и двумя слоями мышц — наружными кольцевыми и внутренними продольными. Внутренняя сторона продольных мышц выстлана эпителием мезодермального происхождения. Таким образом, полость тела ограничена не мышцами, как у круглых червей, а имеет свою эпителиальную выстилку (рис. 120). Такую полость называют вторичной (целомической). За счет целомического эпителия образуются двуслойные поперечные перегородки между сегментами. Вторичная полость разделяется на камеры, в каждом сегменте находится пара целомических мешков. Целомическая жидкость находится под давлением и играет роль гидроскелета.
- *Пищеварительная система* состоит из передней, средней и задней кишки. В переднем и среднем отделах кишечника имеются дифференцированные участки (например, зоб, желудок), отсутствовавшие у предыдущих типов червей.
- *Органы дыхания*. Дыхание осуществляется или всей поверхностью тела (малощетинковые черви), или с помощью жабр, расположенных на конечностях (многощетинковые черви). Жабры представляют собой выросты кожи, пронизанные кровеносными сосудами.
- *Кровеносная система* замкнутая, то есть кровь движется по сосудам, не выливаясь в полость тела. Движение крови обуславливается пульсацией крупных сосудов, главным образом, опоясывающих пищевод. Кровь обеспечивает снабжение всех органов и тканей питательными веществами, транспортируя их от кишечника, и кислородом, поступающим в капилляры кожи из внешней среды. Важно запомнить, что по

спинному сосуду кровь движется от заднего конца тела к переднему, а по брюшному сосуду — в обратном направлении. Оба сосуда посегментно соединены кольцевыми сосудами, охватывающими кишечник. Из них выделяются своей толщиной сосуды, окружающие пищевод, называемые *сердцами*. Железосодержащий белок, близкий к гемоглобину позвоночных и транспортирующий кислород, содержится в растворенном состоянии в плазме крови, эритроциты отсутствуют.

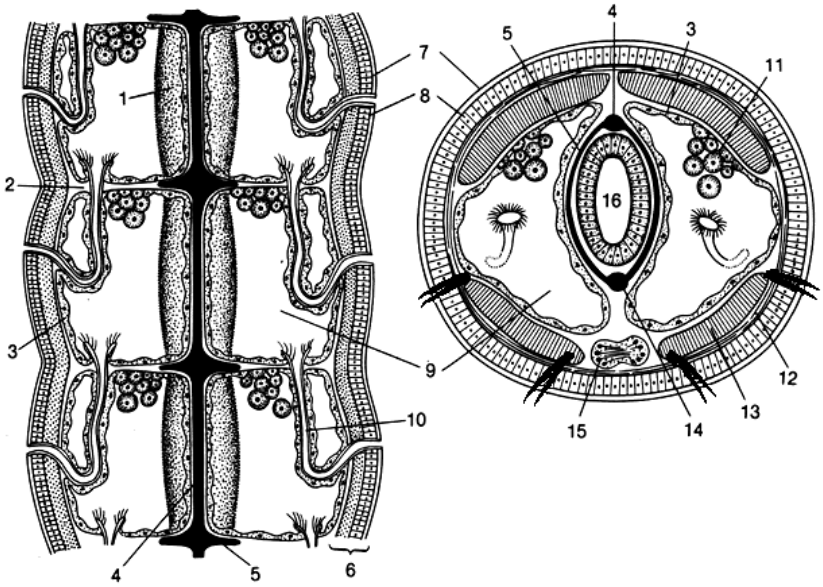


Рис. 120. Внутреннее строение кольчатых червей:

1 — кишка; 2 — перегородки; 3 — мезодерма; 4 — дорсальный кровеносный сосуд; 5 — кольцевой кровеносный сосуд; 6 — кожно-мускульный мешок; 7 — кутикула; 8 — эктодерма; 9 — целом; 10 — метанефридий; 11 — яйцеклетки; 12 — кольцевая мускулатура; 13 — продольная мускулатура; 14 — вентральный кровеносный сосуд; 15 — брюшная нервная цепочка.

- *Нервная система* более сложная, чем у плоских и круглых червей. Она состоит из нервного окологлоточного кольца с ганглиями и брюшной нервной цепочки. Надглоточный парный ганглий выполняет функции головного мозга и развит сильнее, чем подглоточный. Нервная цепочка берет начало от подглоточного узла и представляет собой посегментно расположенные пары нервных узлов, соединенных меду собой поперечными и продольными комиссурами. От ганглиев отходят нервы к различным органам. Органы чувств развиты у кольчатых червей в различной степени. У почвенных дождевых червей глаза и щупальца отсутствуют, но в их коже заложены многочисленные чувствующие клетки и нервные окончания.
- *Органы выделения* представлены посегментно расположенными парными метанефридиями. Они имеют вид извитых трубочек, начинаются в полости тела воронкой с ресничками. От воронки отходит канал, который пронизывает поперечную перегородку, проходит в полость следующего сегмента. Конечный отдел метанефридия имеет расширение — мочевой пузырь, который открывается наружу.
- *Органы размножения*. Размножаются половым способом и бесполым путем — фрагментацией.

Класс Малощетинковые кольчатые черви (Oligochaeta).

Малощетинковые черви, в основном, обитают в почве, но есть и пресноводные формы. Типичный представитель, обитающий в почве, — *дождевой червь*. Имеет вытянутое, цилиндрическое тело. Мелкие формы — около 0,5 мм, наиболее крупный представитель достигает почти 3 м (гигантский дождевой червь из Австралии). На каждом сегменте по 8 щетинок, располагаются четырьмя парами по боковым сторонам сегментов. Цепляясь ими за неровности почвы, червь с помощью мышц кожно-мускульного мешка продвигается вперед.

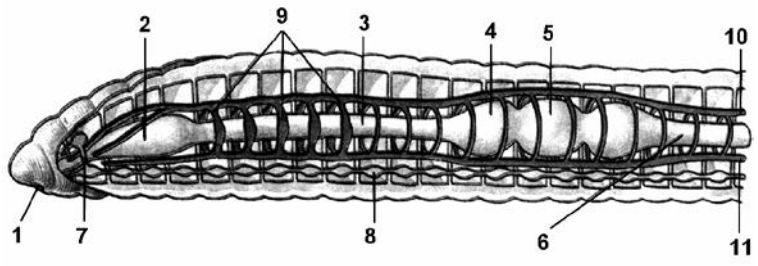


Рис. 121. Продольный разрез тела дождевого червя:

1 — рот; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — зоб; 5 — желудок; 6 — кишка; 7 — окологлоточное

В результате питания гниющими остатками растений и перегноем, пищеварительная система имеет ряд особенностей (рис. 121). Ее передний отдел дифференцирован на мускулистую глотку, пищевод, зоб и мышечный желудок. Для увеличения всасывающей поверхности на верхней части кишечника образовалась складка (тифлозоль).

Дождевой червь дышат всей поверхностью своего тела благодаря наличию густой подкожной сети капиллярных кровеносных сосудов.

Дождевые черви — гермафродиты. Оплодотворение перекрестное. Черви прикладываются друг к другу брюшными сторонами и обмениваются семенной жидкостью, которая попадает в семяприемники. После этого черви расходятся. В передней трети тела имеется поясок, который образует слизистую муфточку, в нее откладываются яйца. При продвижении муфты через сегменты, содержащие семяприемники, яйца оплодотворяются спермиями, принадлежащими другой особи. Муфта сбрасывается через передний конец тела, уплотняется и превращается в яйцевой кокон, где и развиваются молодые черви (рис. 122).

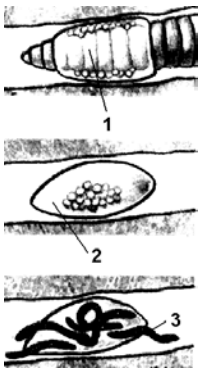


Рис. 122. Размножение дождевого червя

1 — слизистая муфта; 2 — кокон; 3 — выход молодых червей из кокона.

Для дождевых червей характерна высокая способность к регенерации. Еще Ч. Дарвин отметил их полезное влияние на плодородие почвы. Затаскивая в норки остатки растений, они обогащают ее перегноем. Прокладывая в почве ходы, они способствуют проникновению воздуха и воды к корням растений.

Класс Многощетинковые кольчатые черви (Polychaeta).

Представителей этого класса еще называют *полихетами*. Обитают они главным образом в морях. Членистое тело полихет состоит из трех отделов: головной лопасти, сегментированного туловища и задней анальной лопасти. Головная лопасть вооружена придатками — щупальцами и несет мелкие глазки. На следующем сегменте находится рот с глоткой, которая может выворачиваться наружу и часто имеет хитиновые челюсти. На члениках туловища имеются двуветвистые параподии, вооруженные щетинками и часто имеющими жаберные выросты.

Среди них есть активные хищники, способные плавать довольно быстро, волнообразно изгибая тело (*нереиды*), многие из них ведут роющий образ жизни, проделывая в песке или в иле длинные норки (*пескожил*).

Оплодотворение обыкновенно наружное, зародыш превращается в характерную для полихет личинку — трохофору, которая активно плавает с помощью ресничек.

Класс Пиявки (Hirudinea).

Объединяет около 400 видов сильно измененных потомков древних олигохет. У пиявок постоянное число сегментов (33, реже 30), тело вытянутое и сплюснутое в спинно-брюшном направлении. На переднем конце имеется одна ротовая присоска (из четырех слившихся сегментов) на заднем — другая присоска (из семи сегментов). У них нет параподий и щетинок, они плавают, волнообразно изгибая тело, или «шагают» по грунту или листьям. Тело пиявок покрыто кутикулой, разделенной на мелкие кольца, наружная сегментация не соответствует более крупной внутренней сегментации. Главное отличие пиявок от олигохет — исчезновение целома. Он заменяется паренхимой, остатки целома превращаются в *незамкнутую* ложно-кровеносную систему. Пиявки гермафродиты, постэмбриональное развитие прямое.



Подавляющее большинство — пресноводные организмы. Пресноводные пиявки в большинстве случаев способны вести земноводный образ жизни. Известны тропические пиявки, живущие во влажных местах. Пиявки — свободноживущие хищники и *эктопаразиты*, некоторые из них, например, *лошадиная пиявка*, превращаются в *эндопаразитов*, забираясь в глотку и дыхательное горло теплокровных животных. Пиявки, особенно медицинские, способны поглощать большое количество крови. Желудок пиявок имеет до 11 пар карманов, в которые попадает и сохраняется кровь. Кровь не свертывается благодаря выделению слюнными железами пиявок белка *гирудина*, препятствующего свертыванию. Он предупреждает развитие тромбов, закупоривающих кровеносные сосуды.

Глава 20. Тип Моллюски (Mollusca)

Класс Двустворчатые (Bivalvia), Класс Брюхоногие (Gastropoda)

20.1. Общая характеристика типа

Моллюски, или *мягкотелые,* объединяют около 130 тыс. видов животных, обитающих в пресной и соленой воде, ряд видов приспособились к жизни на суше. Первичноротые, вторичнополостные животные. Животные типа объединяются в несколько классов: класс Брюхоногие (Gastropoda), класс Двустворчатые (Bivalvia), класс Головоногие (Cephalopoda). Для животных этого типа характерны следующие морфофизиологические особенности:

Внешнее строение. Двусторонне-симметричные животные, но некоторые виды становятся асимметричными из — за спирального закручивания тела. Метамерия сохраняется только у ряда примитивных видов, у остальных образуется несегментированное тело, состоящее у большинства из головы, туловища и ноги;

Вторичнополостные животные, в полостях целома находятся сердце и гонады. Туловище образует мантию, в мантийной полости находятся органы дыхания, в нее открываются выделительная, половая и пищеварительные системы;

На спинной стороне обычно располагается защитная раковина, в глотке большинства моллюсков имеется радула, терка для размельчения пищи;

Нервная система. Центральная нервная система разбросанно — узлового типа.

Кровеносная система незамкнутая, имеется сердце, состоящее из желудочка и предсердий, иногда появляются дополнительные сердца.

Дыхательная система. Органы дыхания — жабры или легкие.

Выделительная система. Органы выделения представлены одной или двумя почками метанефридиального типа.

Размножение. Многие моллюски раздельнополы, но встречаются и гермафродиты. Развитие прямое или с превращением, личинка у низших — трохофора, у большинства остальных — личинка велигер.

Филогения. Появились моллюски в конце протерозойской эры от неспециализированной группы многощетинковых червей. Основные ароморфозы, которые привели к появлению типа Моллюски, следующие:

1. Сегменты сливаются в небольшое количество отделов тела, каждый из которых обеспечивает определенные функции. 2. Произошла дальнейшая концентрация нервной системы — образование крупных нервных узлов в различных отделах тела. 3. Появилось сердце, увеличившее скорость кровообращения, что существенно повысило интенсивность метаболических процессов. 4. Возникли пищеварительные железы, обеспечившие более быстрое и полное переваривание пищи. 5. Образовались раковины, выполняющие функции наружного или внутреннего скелета и защищающие моллюсков.

20.2. Строение и жизнедеятельность

Внешнее строение. Тело моллюсков чаще всего состоит из трех отделов: головы, туловища и ноги. Основание туловища окружено обширной кожной складкой — *мантией*. Между мантией и туловищем образуется *мантийная полость*, в которую открываются заднепроходное отверстие, протоки почек и половых желез, там

же находятся органы дыхания, некоторые органы чувств. На спинной стороне, как правило, расположена образуемая мантией защитная раковина. Наружный слой раковины — органический, средний — известковый, внутренний — перламутровый. У некоторых видов моллюсков раковина погружена под кожу (слизни, кальмары, каракатицы) или редуцирована совсем (осьминоги, паразитические виды моллюсков). Мускулатура у моллюсков хорошо развита и состоит из мышечных пучков. Особенно сильно они развиты в ноге животного.

На голове находятся ротовое отверстие, органы чувств. Сильно утолщенная брюшная сторона образует различные типы ног. Нога, как орган передвижения, может иметь различную форму: у плавающих форм превращается в широкие лопасти или в жгуты — "руки", у ползающих — в плоскую подошву.

- *Полость тела.* Внутренние органы находятся внутри тела в паренхиме, но имеются полости, заполненные жидкостью. Вторичная полость частично редуцировалась, в остатках целома находится сердце (в *перикарде*) и половые железы (в *полости гонад*). Таким образом, полость тела образована остатками первичной полости и сильно редуцированным целомом. Такая полость называется *смешанной полостью*, или *миксоцелью*.
- *Пищеварительная система* состоит из передней, средней и задней кишки. В глотку открываются протоки *слюнных желез,* в среднюю кишку открываются протоки *печени.*
- *Органы дыхания* у большинства видов представлены *жабрами*, у наземных представителей и у форм, вторично перешедших к водному образу жизни — *легкими*. Жабры и легкие — видоизмененные участки мантии, в которых очень много кровеносных сосудов. Для вентиляции легочной полости моллюски, живущие в воде (прудовики, катушки), периодически поднимаются к ее поверхности.
- *Кровеносная система незамкнутая*, состоит из сердца и кровеносных сосудов. Сердце находится в околосердечной сумке *перикарде* и состоит из одного или нескольких *предсердий* и одного *желудочка*. От желудочка отходят *артерии,* сосуды, по которым кровь течет от сердца ко всем органам. Часть пути кровь проходит не по сосудам, а по полостям между внутренними органами. Затем кровь по венозным сосудам течет к жабрам или легким, происходит газообмен и обогащенная кислородом кровь возвращается в сердце.
- *Органы выделения. Почки*, представляющие собой видоизмененные метанефридии. Каналец каждой почки начинается воронкой в околосердечной сумке (в целомической полости), а другим концом открывается в мантийную полость.
- *Нервная система* у большинства моллюсков представлена несколькими парами нервных узлов, которые расположены в различных частях тела и связаны *комиссурами*, от них отходят нервы к различным органам. Нервная система такого типа называется *разбросанно — узловой*. Помимо рефлекторной деятельности нервная система выполняет функции регуляции роста и размножения путем выделения различных *нейрогормонов*. Из органов чувств — органы химического чувства и равновесия, они встречаются у всех представителей, у многих видов имеются глаза.
- *Размножение.* Размножаются моллюски только половым способом. Большинство из них раздельнополые, у гермафродитных форм (легочные моллюски) оплодотворение перекрестное. Из яйца выходит личинка — *трохофора*, которая по строению очень похожа на личинку кольчатых червей. У некоторых видов из этой личинки или минуя ее, образуется другая личиночная стадия — *велигер (парусник)*, из которой развивается взрослая форма. Среди моллюсков также встречается прямое развитие (многие пресноводные и наземные моллюски, головоногие моллюски). В этом случае из яйца выходит маленький моллюск, похожий на взрослого.
- *Представители.* Наиболее распространенные моллюски относятся к трем классам: Брюхоногие (Gastropoda), Двустворчатые (Bivalvia), Головоногие (Cephalopoda).

Класс Двустворчатые (Bivalvia).

В этот класс объединяют малоподвижных морских и пресноводных моллюсков, тело которых заключено в раковину, состоящую из двух створок. Типичным обитателем дна пресных водоемов является *беззубка (Anodonta cygnea).* На спинной стороне створки соединяются с помощью эластичной связки (*лигамента*), или с помощью замка. Закрываются створки при помощи двух мышц — замыкателей. Голова не обособлена. Нога клиновидной формы, у прикрепленных моллюсков (*устрица*) нога редуцируется. Передвигаются двустворчатые медленно, обычно выдвигая ногу, а затем подтягивая к ней все тело.

Тело покрыто мантией, которая свешивается с боков виде складок. На спинной стороне мантия срастается с телом моллюска. Нередко свободные края мантии срастаются, оставляя отверстия — сифоны для ввода и вывода воды из мантийной полости. Внешним эпителием мантии образуются створки раковины. Наружный слой раковины состоит из органического вещества; средний слой образован из углекислой извести и имеет наибольшую толщину. Внутренний слой — перламутровый.

По обеим сторонам ноги у большинства видов расположены по две пластинчатые жабры (рис. 123). Жабры, а также внутренняя поверхность мантии, снабжены ресничками, движением которых создается ток воды.

Через нижний (вводной, или жаберный) сифон вода попадает в мантийную полость, выводится вода через выводной (клоакальный) сифон, расположенный сверху.

Пищевые частицы, попавшие в мантийную полость, склеиваются и отправляются в ротовое отверстие моллюска, находящееся у основания ноги. Такой способ питания называется фильтрационным, а животные — фильтраторами. В пищеварительной системе отсутствует радула и слюнные железы. Пища из ротовой полости попадает в пищевод, открывающийся в желудок. Средняя кишка делает несколько изгибов в основании ноги, затем переходит в заднюю кишку, которая заканчивается порошицей. Печень имеет крупные размеры и со всех сторон окружает желудок.

Нервная система двустворчатых моллюсков представлена тремя парами ганглиев, которые связаны нервными тяжами — *комиссурами*. Первая пара ганглиев находится около пищевода, вторая в — ноге и третья — под задним мускулом — замыкателем раковины (рис. 124). От узлов отходят нервы к различным органам. Органы чувств развиты слабо, имеются специальные клетки, обеспечивающие кожную чувствительность, имеются органы равновесия — статоцисты, органы химического чувства.

Кровеносная система незамкнутая и состоит из сердца и сосудов, сердце трехкамерное, имеет два предсердия и один желудочек. Кровь из желудочка выходит в переднюю и заднюю аорты, которые распадаются на мелкие артерии, затем кровь выливается в лакуны и направляется через жаберные сосуды в жабры. Окисленная кровь по выносящим жаберным сосудам попадает от каждой стороны тела в свое предсердие и общий желудочек.

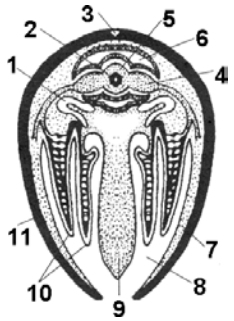


Рис. 123. Поперечный срез двустворчатого моллюска:

1 — почка, 2 — кишка, 3 — лигамент, 4 — предсердие, 5 — желудочек сердца, 6 — целом, 7 — мантия, 8 — мантийная полость, 9 — нога, 10 — жабры, 11 — раковина.

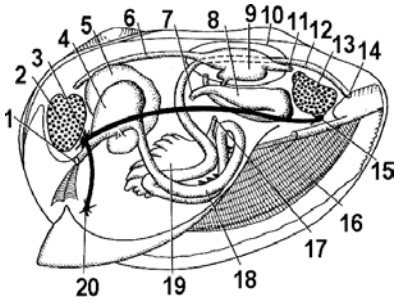


Рис. 124. Схема внутреннего строения двустворчатых моллюсков:

1 — рот, 2 — передний мускул-замыкатель, 3, 15, 20 — нервные узлы, 4 — желудок, 5 — печень, 6 — передняя аорта, 7 — наружное отверстие почки, 8 — почка, 9 — сердце, 10 — перикардий, 11 — задняя аорта, 12 — задняя кишка, 13 задний мускул-замыкатель, 14 — анальное отверстие, 16 — жабры, 17 — отверстие гонады, 18 — средняя кишка, 19 — половая железа.

Органы выделения представлены двумя почками, лежащими под сердцем. Каждая из них начинается в полости перикарда воронкой, выстланной мерцательным эпителием. Мочеточники открываются в мантийную полость.

Размножение. Большинство двустворчатых моллюсков раздельнополы. Семенники и яичники парные. Половые протоки открываются в мантийную полость. Оплодотворение наружное, у пресноводных форм в мантийной полости, куда сперматозоиды проникают через жаберный сифон. Развитие происходит с метаморфозом. Личинка морских моллюсков — трохофора, в результате ряда изменений превращается в характерную для многих моллюсков личинку велигер, или парусник.

Личинки пресноводных моллюсков (беззубок и перловиц), называются *глохидиями*, имеют двустворчатую раковинку с зазубренными шипами на краях и липкой *биссусной* нитью (рис. 125). Когда над беззубкой проплывает рыба, моллюск выталкивает через выводной сифон личинок в окружающую воду. При помощи биссусной нити и шиповатых створок глохидии прикрепляются к коже рыбы. Вокруг личинки образуется небольшая опухоль, внутри которой глохидий питается за счет хозяина и в течение нескольких недель превращается в миниатюрного моллюска. Опухоль лопается, и молодой моллюск опускается на дно. Временный паразитизм выгоден в для обеспечения питания и в расселения медлительных моллюсков на далекие расстояния. Отсутствие личи-

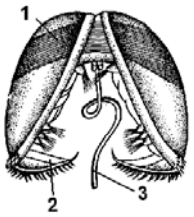


Рис. 125. Глохидий беззубки

1 — мускул — замыкатель; 2 — зубчики; 3 — биссусная нить

нок — трохофор объясняется тем, что они сносились бы течением и моллюски не смогли бы расселяться вверх по рекам.

Значение двустворчатых моллюсков достаточно велико. Многие из них употребляются как продукты питания — *устрицы*, *мидии*, *гребешки*.

Морских жемчужниц Тихого и Индийского океанов используют для добычи жемчуга: песчинки, попадая в мантийную полость, окружаются слоями перламутра, превращаясь в жемчуг. Самые крупные из двустворчатых моллюсков — *гигантские тридакны*, масса которых достигает полутонны, длина до 2 м.

Существуют и вредные для человека представители двустворчатых моллюсков: *дрейссена,* корабельный червь — *тередо*. Дрейссены прикрепляются биссусными нитями к подводным предметам и, размножаясь в больших количествах, нарушают работу гидротехнических сооружений. Тередо — червеобразный моллюск до 10 см длиной, с раковиной, редуцированной до двух маленьких пластиночек. В деревянных подводных предметах тередо проделывает многочисленные ходы, сверлит дерево и глотает опилки. Переваривание древесины осуществляют бактерии — симбионты. В результате его деятельности дерево становится похожим на губку.

В тех местах, где двустворчатых (пластинчатожаберных) особенно много, эти моллюски становятся мощными естественными очистителями воды (биофильтраторами).

Класс Брюхоногие (Gastropoda).

Животные этого класса обитают в морских и пресных водоемах, многие живут на суше. Характерной чертой является *асимметричность* строения. Раковина и туловище брюхоногих спирально закручены. У животных, плавающих в толще воды морей, раковина в той или иной мере редуцирована. Она отсутствует также у наземных слизней, прячущихся на день в норки. Раковина состоит из *двух* слоев: тонкого органического наружного слоя и фарфоровидного известкового слоя. Тело состоит из трех отделов: головы, туловища и ноги. На голове находятся 1–2 пары щупалец, хорошо развитые глаза, которые нередко помещаются на вершине щупалец; нога обычно широкая с плоской подошвой, туловище спирально закручено. Мантия образует раковину, которая на вершине слепо замкнута, на другом конце имеется отверстие — *устье*, из которого выступают голова и нога животного. Раковина *большого прудовика*, обитающего в наших водоемах, достигает 4 — 5 см в длину.

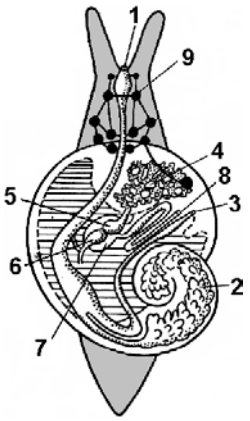


Рис. 126. Внутреннее строение легочного моллюска:

1 — рот, 2 — печень, 3 — анальное отверстие, 4 — капиллярная сеть легкого, 5 — предсердие, 6 — желудочек, 7 — перикардий, 8 — отверстие почки.

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

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

В кровеносной системе находится сердце, состоящее из желудочка и двух предсердий (рис. 126); у ряда видов, например, у большого прудовика, в связи с асимметрией тела одно предсердие редуцируется. От сердца кровь течет по аорте, которая делится на более мелкие артерии и попадает в мелкие лакуны. Кровь отдает кислород и собирается в венозные лакуны, откуда попадает в кровеносные сосуды, несущие кровь к органам дыхания (в легкое или жабры) и, окислившись, возвращается в сердце. Кровь чаще всего бесцветна и содержит амебоциты. Иногда в крови присутствует вещество, близкое к гемоглобину, у некоторых — гемоцианин, пигмент, содержащий медь и связывающий кислород в небольших количествах.

В выделительной системе большого прудовика сохраняется только одна почка. Одним концом, имеющим ресничную воронку, она сообщается с полостью перикарда, другим открывается в мантийную полость рядом с анальным отверстием.



Большой прудовик гермафродит, оплодотворение перекрестное. Откладывает яйца в виде слизистых шнуров. Развитие прямое, без личиночной стадии. Из яиц развиваются молодые особи.

Прудовик малый является промежуточным хозяином печеночного сосальщика — опасного паразита человека и сельскохозяйственных животных.

Виноградная улитка — наземный брюхоногий моллюск южных и западных районов СНГ. Объедая почки и листья виноградной лозы, наносит вред виноградникам. В ряде стран Европы используется в пищу.

Слизни имеют вытянутое, лишенное раковины, покрытое слизью тело. Полевые слизни повреждают озимые посевы, капусту, свеклу, табак, клевер и многие другие культуры.

Глава 20. Тип Членистоногие (Arthropoda)

20.1. Общая характеристика типа

Членистоногие животные занимают первое место на Земле по числу видов — их более 1 млн., больше, чем во всех остальных типах вместе взятых. Разнообразны среды обитания членистоногих: почва, вода, воздух, поверхность земли, растительные, животные организмы и человек. Подразделяются на подтипы: Жабродышащие (Branchiata), Хелицеровые (Chelicerata), Трахейные (Tracheata).

- *Внешнее строение*. Членистоногие — двусторонне-симметричные первичноротые животные. Тело сегментировано. В большинстве случаев сегменты объединены в три отдела: голову, грудь и брюшко. Имеют членистые конечности, расположенные посегментно. Снаружи животные покрыты хитинизированной кутикулой. Мышцы образованы поперечно-полосатой мускулатурой.
- *Смешанная полость тела* — миксоцель, образованная из первичной и вторичной полостей.
- *Пищеварительная система* состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишок. Появляются сложно устроенные различные типы ротовых аппаратов, усложняются пищеварительные железы.
- *Кровеносная система* незамкнутая. Кровь из сосудов попадает в синусы полости тела, смешивается с полостной жидкостью и поэтому называется гемолимфа. Есть сердце, имеющее парные отверстия (остии), снабженные клапанами. Расположено оно на спинной стороне тела.
- *Органы дыхания* разнообразны. В соответствии со средой обитания они представлены органами водного дыхания — жабрами, органами воздушного дыхания — легочными мешками и (или) трахеями. Легочные мешки — тонкостенные листовидные выросты стенки тела, вдающиеся в полость, которая сообщается с наружной средой дыхательной щелью. Трахеи представляют собой систему разветвленных трубочек, внутри которых имеются хитиновые кольца, не дающие стенкам трубочек спадаться. Обмен газами между тканями и трахеями происходит без участия гемолимфы, которая у насекомых теряет дыхательную функцию. Кислород доставляется непосредственно к клеткам различных тканей. Это принципиально отличает трахейное дыхание от жаберного и легочного.
- *Органы выделения* представлены видоизмененными целомодуктами (половые воронки с каналами, выводящими половые клетки наружу) — антеннальными железами и мальпигиевыми сосудами, открывающимися в кишку. Они представляют собой замкнутые с одной стороны трубчатые образования, которые из полостной жидкости поглощают продукты метаболизма.
- *Нервная система* сходна по строению с таковой у кольчатых червей. Центральная нервная система представлена головным мозгом, расположенным над глоткой, и брюшной нервной цепочкой. Брюшная нервная цепочка усложняется за счет слияния нервных узлов в головном, грудном и брюшном отделах. Органы чувств хорошо развиты: сложные глаза, органы обоняния, вкуса, слуха, и равновесия.
- *Размножение.* Членистоногие — раздельнополые животные с выраженным половым диморфизмом. Развитие как прямое, так и с метаморфозом, полным или неполным.

20.2. Подтип Жабродышащие (Branchiata)
Класс Ракообразные (Crustacea)

Строение и жизнедеятельность

Насчитывается 30 — 35 тыс. видов ракообразных, ведущих водный образ жизни. Только некоторые виды, такие как мокрицы

и сухопутные крабы, способны жить на суше. Размеры тела ракообразных колеблются от долей миллиметра до 3 м. Это самая древняя группа среди членистоногих.

Отличительными особенностями класса является дыхание при помощью *жабр*. У мелких ракообразных жабры отсутствуют, газообмен происходит через поверхность тела. Второй отличительной особенностью является наличие на головном отделе *двух пар усиков*, выполняющих осязательную и обонятельную функции. Третья особенность ракообразных — двуветвистые конечности.

Подробнее особенности строения класса рассмотрим на примере речного рака (Astacus astacus). Речные раки водятся в реках, озерах с илистым дном и крутыми берегами. С наступлением темноты раки выходят добывать себе пищу.

- *Внешнее строение*. Тело состоит из головогруди и брюшка. Головной отдел несет пять пар конечностей. На головной его лопасти находятся короткие усики — антеннулы (органы обоняния).

  На первом сегменте имеются длинные усики — антенны (органы осязания). На трех остальных — пара верхних челюстей и две пары нижних челюстей.

  В состав грудного отдела входит восемь сегментов: первые три несут ногочелюсти, принимающие участие в поддерживании и размельчении пищи. Кроме того, на ногочелюстях имеются жабры, которые участвуют в дыхании. За ними расположены пять пар ходильных конечностей, первые три пары заканчиваются клешнями, из которых первая пара очень крупная и служат для защиты и для захвата пищи.

  Членистое подвижное брюшко состоит из шести сегментов, на каждом из которых находится по паре конечностей. У самцов первая и вторая пара брюшных конечностей видоизменены в совокупительный орган. У самки первая пара конечностей сильно укорочена, к остальным прикрепляются яйца и молодь. Заканчивается брюшко хвостовым плавником, образованным шестой парой широких двуветвистых пластинчатых конечностей и анальной уплощенной лопастью. Таким образом, тело речного рака начинается головной лопастью, за которой следуют 18 сегментов (рис. 123), и заканчивается анальной лопастью. Четыре головных и восемь туловищных сегментов срослись и образовали головогрудь, затем идет шесть брюшных сегментов.

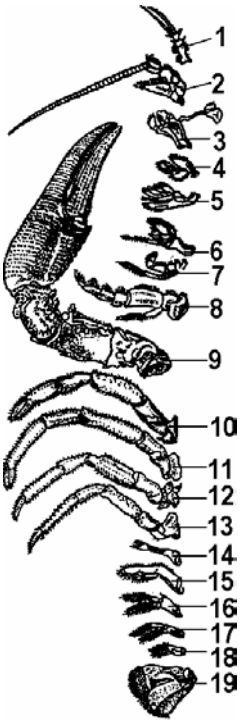


Рис. 123. Конечности рака:

1 — антеннулы; 2 — антенны; 3 — мандибулы; 4, 5 — максиллы; 6—8 — ногочелюсти; 9—13 — ходильные ноги; 14—19 — брюшные ножки (14 пара — совокупительные ножки, 19 пара — пара плавательных ножек).

- *Покровы тела* ракообразных представлены хитинизированной кутикулой. В периферических слоях кутикулы откладывается известь, в результате чего покровы рака становятся жесткими и прочными. Внутренний слой состоит из мягкого и эластичного хитина. Кутикула образует наружный скелет.

  Панцирь защищает тело от внешних воздействий и служит местом для прикрепления мышц. Мускулатура ракообразных состоит из поперечно-полосатых волокон, формирующих мощные мышечные пучки. Наружный скелет мешает росту животного и периодически происходит линька. В желудке рака образуется пара чечевицеобразных «жерновков» из карбоната кальция, этот запас позволяет быстрее твердеть покровам рака, «жерновки» исчезают после линьки.

- *Пищеварительная система* состоит из трех частей: переднего, среднего и заднего отделов кишечника. Передняя кишка начинается ротовым отверстием и имеет хитиновую выстилку. Короткий пищевод впадает в желудок, разделенный на две части: жевательный и цедильный. В жевательном отделе происходит механическое измельчение пищи с помощью трех больших утолщений кутикулы — «зубов», а в цедильном пищевая кашица процеживается, уплотняется и поступает далее в среднюю кишку. В нее открывается проток пищеварительной железы, которая выполняет функции печени и поджелудочной железы. Здесь не только выделяются пищеварительные ферменты, но и переваривается жидкая пищевая кашица. Длинная задняя кишка заканчивается анальным отверстием на анальной лопасти. Хвоста у рака, как у всех членистоногих, нет.
- *Органы дыхания* представлены жабрами — пластинчатыми или ветвистыми тонкостенными выростами грудных конечностей и боковых стенок грудной части туловища. Расположены они по бокам груди в жаберных полостях, прикрываемых головогрудным панцирем. У мелких ракообразных жабры отсутствуют.
- *Кровеносная система* незамкнутая, состоит из сердца в виде пятиугольного мешочка, расположенного на спинной стороне головогруди, и отходящих от него нескольких крупных кровеносных сосудов — передние и задние аорты. Из них гемолимфа изливается в полость тела, просачивается между органами и поступает к



жабрам. Окисленная гемолимфа поступает в околосердечную сумку и через отверстия (три пары) вновь возвращается в сердце. Гемолимфа ракообразных может быть бесцветной, красноватой от гемоглобина и голубоватой от гемоцианина.

- *Выделительная система* представлена парой зеленых желез (почек), видоизмененных целомодуктов. Каждый орган состоит из трех частей: концевого мешочка (участок целома), отходящего от него извитого канала с железистыми стенками и мочевого пузыря. Мочевые пузыри открываются наружу у основания антенн выделительными порами.
- *Нервная система*. Центральная нервная система состоит из головного мозга, окологлоточного нервного кольца и пары брюшных нервных стволов с ганглиями в каждом сегменте. Органы чувств развиты хорошо. Чувство осязания связано с волосками на поверхности антеннул, антенн и других конечностей. У большинства десятиногих раков в основании антеннул имеются органы равновесия. Они сообщаются с внешней средой, и внутрь попадают песчинки, за счет давления которых рак воспринимает силу земного тяготения.

  Глаза у рака сложные, фасеточные. Каждый глаз состоит из множества мелких глазков, у речного рака их более трех тыс. Каждый глазок воспринимает часть предмета, а из их суммы складывается общая картина (мозаичное зрение).
- *Размножение и развитие*. Раки раздельнополы, у речного рака выражен половой диморфизм — у самца узкое брюшко. В конце зимы самки откладывают оплодотворенные яйца на брюшные конечности. В начале лета из яиц выходят рачата, которые еще долго находятся под защитой самки, прячась на ее брюшке с нижней стороны. Молодые раки интенсивно растут и несколько раз в году линяют, взрослые линяют лишь раз в году.

Ракообразные имеют большое значение в природе и хозяйстве человека. Бесчисленное множество микроскопических ракообразных, населяющих морские и пресные воды, служат пищей для многих видов рыб, китообразных и других животных. Дафнии, циклопы, диаптомусы, бокоплавы — прекрасный корм для пресноводных рыб и их личинок. Многие мелкие ракообразные питаются фильтрационным способом, процеживают пищевую взвесь. Благодаря их пищевой деятельности осветляется природная вода и улучшается ее качество. Многие ракообразные являются крупными промысловыми видами, например: омары, крабы, лангусты, креветки, речные раки. Морские ракообразные средних размеров используются человеком для приготовления питательной белковой пасты.

Есть ракообразные, ведущие паразитический образ жизни. Такова карповая вошь — кожный паразит карповых рыб. Многие жаброногие, например раки, щитень, при массовом развитии наносят ощутимый урон молоди рыб, выращиваемой в прудовых хозяйствах. Некоторые виды циклопов — промежуточные хозяева ленточных червей (например, лентеца широкого).

20.3. Подтип Хелицеровые (Chelicerata)
Класс Паукообразные (Arachnida)

Строение и жизнедеятельность

От ракообразных хелицеровые отличаются отсутствием антеннул на головной лопасти и наличием двух пар ротовых конечностей: — *хелицер* и *ногочелюстей*, или *педипальп*. Остальные *четыре пары* — ходильные ноги.

Класс Паукообразные объединяет около 60 тыс. видов животных, важнейшие отряды — пауки и клещи. Тело пауков состоит из головогруди и брюшка (рис. 124), у клещей все отделы тела слиты.

▣ *Покровы.* У паукообразных они несут относительно тонкую хитиновую кутикулу, под которой находится гиподерма. Кутикула предохраняет организм от потери влаги при испарении, поэтому паукообразные заселили самые засушливые районы земного шара. Прочность кутикуле придают белки, инкрустирующие хитин.

▣ *Пищеварительная система* типичная, представлена передней, средней и задней кишкой. Ротовые аппараты различные, в зависимости от характера пищи. В среднюю кишку, имеющую слепые выросты, открываются протоки пищеварительной железы — печени.

▣ *Органы дыхания*. У одних органы дыхания — легочные мешки, у других — трахеи, у третьих — и те, и другие одновременно. У некоторых мелких паукообразных, в том числе у части клещей, органы дыхания отсутствуют, дыхание осуществляется через тонкие покровы. Легочные мешки — более древние образования. Считается, что жаберные конечности погрузились внутрь тела, при этом образовалась полость с легочными листочками (рис. 125). Трахеи возникли независимо и позже их, как органы, более приспособленные к воздушному дыханию.

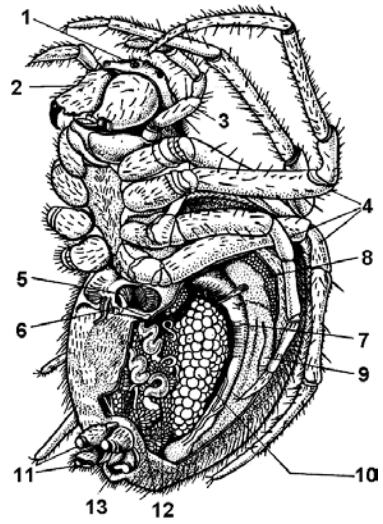


Рис. 124. Строение паука-крестовика:

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

▣ *Кровеносная система*. У пауков сердце находится на спинной стороне брюшка, имеет отверстия — остии (3 — 4 пары), а у клещей сердце превращается в лучшем случае в мешочек, имеющий одну пару остий, или редуцировано.

▣ *Выделительная система* у паукообразных представлена мальпигиевыми сосудами, которые открываются в кишечник между средней и задней кишкой. Кроме мальпигиевых сосудов некоторые паукообразные обладают еще и коксальными железами — парными мешковидными образованиями, лежащими в головогруди. От них отходят извитые каналы, заканчивающиеся мочевыми пузырями и выводными протоками, которые открываются у основания конечностей.

▣ *Нервная система* образована головным мозгом и брюшной нервной цепочкой. У пауков головогрудные нервные ганглии сливаются. У клещей нет четкого разграничения между головным мозгом и головогрудным ганглием, нервная система образует около пищевода сплошное кольцо.

Органы зрения представлены простыми глазками, имеющимися у большинства паукообразных. У пауков чаще всего 8 глаз. Имеются органы химического чувства, органы, регистрирующие механические, осязательные раздражения, которые воспринимаются различно устроенными чувствительными волосками. Органы слуха развиты слабо.

▣ *Размножение и развитие***.** Паукообразные раздельнополы. Вместо наружного оплодотворения у них развивается внутреннее оплодотворение, сопровождаемое в примитивных случаях сперматофорным осеменением или в более развитых случаях копуляцией. Сперматофор представляет собой мешочек, выделяемый самцом, в котором находится порция семенной жидкости, защищенной паутиной от высыхания во время пребывания на воздухе. Самка захватывает его и помещает в половые пути.

Большинство паукообразных откладывают яйца, но у некоторых паукообразных наблюдается живорождение. Развитие чаще прямое, у клещей развитие с метаморфозом — из яйца выходит личинка с тремя парами ног.

Отряд Пауки (Aranei)

Объединяет 30000 видов.

*Внешнее строение***.** Типичным представителем отряда является паук-крестовик. Самка крупнее самца, у нее крупное округлое брюшко с характерным рисунком в виде светлого крестика на темном фоне (рис. 126). Тело состоит из двух отделов — головогруди и брюшка. Усики отсутствуют, на передней части головогруди в два ряда располагаются восемь простых глаз. На головогруди шесть пар конечностей: челюсти (хелицеры), ногощупальца (педипальпы) и четыре пары ходильных ног.

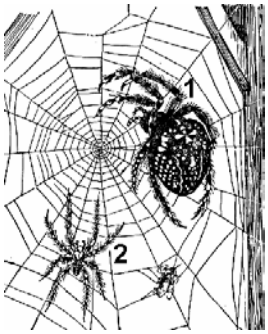


Рис. 126. Паук—крестовик

1 — самка, 2 — самец

Хелицеры состоят из двух сегментов, конечные сегменты имеют вид изогнутых коготков. В основании хелицер находятся ядовитые железы, протоки которых открываются на остриях коготков. Хелицерами пауки прокалывают покровы жертв и вводят в ранку яд. *Педипальпы* имеют вид сегментированных

конечностей. У самцов на конечном членике педипальп имеется копулятивный аппарат с резервуаром, который самец наполняет семенной жидкостью и при копуляции вводит семенную жидкость в семяприемник самки. На брюшке конечности отсутствуют, есть пара легочных мешков, два пучка трахей и три пары паутинных бородавок. В полости брюшка находится около 1000 паутинных желез, которые вырабатывают различные типы паутины — сухую, влажную, клейкую и др. Разные типы паутины выполняют различные функции, одна — для ловли добычи, другая — для построения жилища, третья используется при образовании кокона. На паутинках молодые пауки расселяются.

Паутина у крестовика располагается вертикально, на радиальных нитях находятся многочисленные обороты спиральных нитей. Сам паук прячется в укромном уголке, а когда добыча попадает в сеть, то колебания сети передаются к пауку по сигнальной нити.

- *Покровы***.** Хитинизированная кутикула, образованная гиподермой. Является легким и прочным экзоскелетом.
- *Полость тела* смешанная — миксоцель.
- *Пищеварительная система* начинается передней кишкой с небольшим расширением — глоткой, снабженной сильными мышцами (рис. 127). В переднюю кишку открываются протоки слюнных желез, секрет которых эффективно расщепляет белки. Он вводится в тело добычи и приводит ее содержимое в состояние жидкой кашицы, которая затем всасывается пауком. Здесь имеет место так называемое внекишечное пищеварение. С помощью сосательного желудка частично переваренная пища попадает в среднюю кишку, которая имеет длинные слепые боковые выпячивания, увеличивающие площадь всасывания и служащие местом временного хранения пищевой массы. Сюда же открываются протоки печени (четыре печеночных придатка). Она выделяет пищеварительные ферменты и служит для всасывания питательных веществ. В клетках печени происходит внутриклеточное пищеварение. На границе среднего и заднего отделов в кишечник впадают мальпигиевы сосуды.
- *Кровеносная система* незамкнутая. Сердце находится на спинной стороне брюшка, имеет 3 пары остий. От переднего конца сердца отходит передняя аорта. Концевые веточки артерий изливают гемолимфу в систему полостей, откуда она поступает в брюшную полость, омывающую легочные мешки, оттуда в перикардий, а затем через остии в сердце. Гемолимфа паукообразных содержит дыхательный пигмент синего цвета — гемоцианин, содержащий медь.
- *Дыхательная система* — пара легочных мешков, образующих листовидные складки, и два пучка трахей, которые открываются дыхальцами на нижней стороне брюшка.

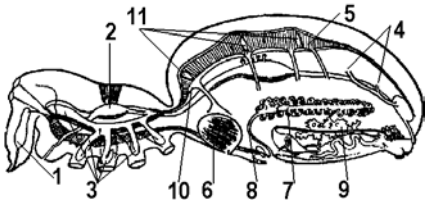


Рис. 127. Внутреннее строение паука-крестовика:

1 — ядовитые железы; 2 — глотка; 3 — слепые выросты кишечника; 4 — мальпигиевы сосуды; 5 — сердце; 6 — легочный мешок; 7 — яичник; 8 — яйцевод; 9 — паутинные железы; 10 — перикард; 11 — остии в сердце.

- *Выделительная система* представлена почками или коксальными железами (у молодых животных), протоки которых открываются в сегменте первых ходильных конечностей, и мальпигиевыми сосудами. Из мальпигиевых сосудов в кишечник выделяются зерна гуанина — главного продукта выделения паукообразных. Гуанин обладает малой растворимостью и удаляется из организма в виде кристаллов. Это сохраняет влагу и важно для животных, перешедших к жизни на суше.
- *Нервная система***.** У пауков наблюдается дальнейшая концентрация нервной системы, мозг образуется слившимися ганглиями головы и груди, крупный узел находится в брюшке. Зрение плохое, органы слуха развиты слабо, представлены слуховыми пузырьками. Хорошо развиты органы равновесия (статоцисты), осязания.
- *Размножение*. Спаривание крестовиков происходит в конце лета. Зрение у паучихи слабое, самцу нужно быть очень осторожным, чтобы самка не приняла его за добычу. Сразу после спаривания паук поспешно удаляется, так как поведение паучихи резко меняется, нерасторопные самцы нередко убиваются и съедаются. Осенью самка из особой паутины делает кокон, в который откладывает несколько сотен яиц. Кокон



она прячет в достаточно защищенное место, а сама погибает. Весной молодые паучки начинают самостоятельную жизнь.

Многообразие. Из 1000 видов пауков Европы для человека опасен лишь один вид — *тарантул*. Это крупный (3—4 см) паук, живущий в вертикальных норках, стенки и вход которых он оплетает паутиной. Его укус вызывает местное воспаление, как укус пчелы. В Средней Азии, на Кавказе, в Казахстане и в Крыму обитает смертельно опасный для человека, крупного рогатого скота, лошадей и других животных паук — *каракурт*. А вот овцы к яду каракурта совершенно невосприимчивы. В переводе с тюркского — каракурт — «*черная смерть*». Это небольшой черный паук с красными точками на брюшке. Самки крупнее, до 20 мм. Яд каракурта в 15 раз сильнее яда гремучей змеи, укус вызывает тяжелое отравление и может привести к смертельному исходу. Но если укушенное место не позднее чем через две минуты, пока яд не успел всосаться в кровь, прижечь воспламеняющейся головкой спички, то яд разрушается.

Отряд Клещи (Acari).

К этому отряду относятся более 10000 видов мелких паукообразных длиной от долей миллиметров до 2-3 сантиметров. В этой группе прослеживается тенденция к слиянию всех отделов тела, у многих тело не подразделяется на головогрудь и брюшко, все отделы тела слиты.

Развитие клещей происходит с метаморфозом: из яйца выходит *шестиногая* личинка, которая после ряда линек превращается в восьминогую неполовозрелую *нимфу*, а та — в *имаго,* в стадию взрослого животного. Обычно развитие происходит со сменой нескольких хозяев.

Большой вред продуктам питания причиняют растительноядные клещи. Мелкие *паутинные клещи* паразитируют на листьях хлопчатника, картофеля, земляники огурцов, арбузов, дынь и на других культурах (на 200 видах растений), тем самым существенно ослабляя растения и снижая урожай. На листьях появляются белые пятна; цветки, завязи и плоды опадают. *Амбарные* клещи портят зерно и муку, *луковичные* — лук. Многие клещи являются переносчиками возбудителей различных заболеваний животных и человека.

Таежный клещ, собачий клещ, пастбищные клещи являются переносчиками возбудителей заболеваний сельскохозяйственных животных: пироплазмоза млекопитающих, спирохетоза кур, гусей, уток. Клещи переносят возбудителей и таких заболеваний человека, как *таежный энцефалит, клещевой тиф, туляремия* и др. Заболевания, возбудители которых передаются переносчиками, называются *трансмиссивными*.

В 1938 — 1939 годах коллективу ученых под общим руководством академика Е.Н.Павловского удалось выяснить, что переносчиками вируса клещевого энцефалита являются таежные клещи, а природным резервуаром для этого возбудителя служат бурундуки и некоторые другие виды млекопитающих. Уже в первый день температура больного повышается до 40 — 41 градуса, наступает паралич различных групп мышц, потеря сознания. Иногда смерть наступает уже через несколько дней, а если больной выживает, его здоровье полностью не восстанавливается.

Зудневые клещи являются эндопаразитами и живут в коже млекопитающих животных, а также человека. Размеры их невелики — 0,2-0,5 мм, они прогрызают в коже ходы, загрязняют их, вызывая заболевание *чесотку.* Заражение происходит при рукопожатии, через общую постель, одежду. Чесоточный зудень паразитирует на домашних животных и может перейти на человека от коз и лошадей.

Пчелиный клещ — *варроа,* паразитируя на личинках, куколках и взрослых пчелах, приводит к их ослаблению и гибели. Приходится уничтожать целые пчелиные семьи, и даже пасеки.

20.4. Подтип Трахейные (Tracheata)
Класс Насекомые (Insecta)

Строение и жизнедеятельность

Класс Насекомые объединяет более 1 млн. видов членистоногих животных, для которых характерно расчленение тела на три отдела: голову, грудь и брюшко. На груди находится три пары ног, брюшко лишено конечностей. Большинство имеют крылья и способны к активному полету.

- *Внешнее строение***.** На голове насекомых имеются сложные (фасеточные) глаза, у некоторых видов, кроме них, имеются и простые глаза. На голове имеются четыре пары придатков: первая пара — усики (антенны), органы обоняния, остальные три пары образуют ротовой аппарат. Верхняя губа прикрывает верхние челюсти. Вторая пара ротовых придатков образует верхние челюсти, третья пара — нижние челюсти, четвертая

пара срастается и образует нижнюю губу. На нижней челюсти и нижней губе могут находиться по паре щупиков. К ротовому аппарату относится язык — хитиновое выпячивание дна ротовой полости. В связи с типом питания, ротовые аппараты могут быть различных типов (рис. 128):

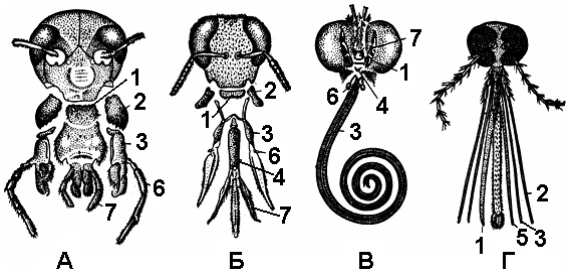


Рис. 128. Ротовые органы насекомых. А — грызущие (таракана), Б — грызуще — сосущие (пчелы), В — сосущие (бабочки), Г — колюще — сосущие (самки комара):

1 — верхняя губа (лабрум); 2 — верхние челюсти (мандибулы); 3 — нижние челюсти (максиллы); 4 — нижняя губа (лабиум); 5 — язык (гипофаринкс); 6 — нижнечелюстные щупики; 7 — нижнегубные щупики.

- *грызущего типа* — характерны для насекомых, питающихся жесткой растительной пищей (жуки, прямокрылые, тараканы и др.) — наиболее древний, исходный тип ротовых аппаратов;
- *грызуще — сосущие* ротовые аппараты у пчел;
- *колюще — сосущие* ротовые аппараты у клопов, комаров;
- *сосущие* ротовые аппараты у бабочек;
- *лижущий* ротовой аппарат у мух.

Грудь состоит из трех члеников: передне-, средне- и заднегрудь. На каждом сегменте находится по паре ног, на средне- и заднегруди у летающих видов находится чаще всего две пары крыльев. Конечности членистые, образующие с помощью суставов систему рычагов. В связи с образом жизни ноги бывают бегательными, прыгательными, плавательными, копательными, хватательными и другими.

Крылья являются выпячиваниями кожи, между верхним и нижним слоем находится щель, являющаяся продолжением полости тела. Крыло имеет жилки — утолщения, в которых проходят трахеи и нервы. У жуков передняя пара крыльев выполняет защитную функцию и превращается в прочные надкрылья. Полет осуществляется с помощью второй пары крыльев. У клопов твердеет часть передних крыльев, этих насекомых объединили в отряд *Полужесткокрылые*. У *Двукрылых* насекомых вторая пара крыльев превращена в жужжальца. Есть насекомые, никогда не имевшие крыльев, есть вторично утратившие крылья в связи с паразитизмом или по другим причинам.

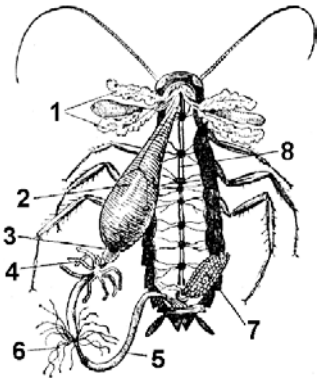


Рис. 129. Внутреннее строение насекомых:

1 — слюнные железы; 2 — пищевод и зоб; 3 — желудок; 4 — слепые выросты средней кишки; 5 — задняя кишка; 6 — мальпигиевы сосуды; 7 — яичник; 8 — брюшная нервная цепочка.

Брюшко у наиболее эволюционно продвинутых характеризуется уменьшением числа сегментов (от 11 до 4-5 у перепончатокрылых и двукрылых). На брюшке у низших насекомых есть парные конечности, у высших насекомых они видоизменяются в яйцеклад или другие органы.

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

Мышцы насекомых по гистологическому строению относятся к поперечнополосатым, они отличаются высокой дифференциацией и способностью к очень высокой частоте сокращений (до 1000 раз в сек.)

- *Пищеварительная система* начинается ротовыми конечностями и ротовой полостью, в которую открываются протоки слюнных желез. Слюнные железы могут видоизменяться и вырабатывать шелковистую нить, превращаясь в прядильные железы (у гусениц многих видов бабочек). Передняя кишка включает глотку, пищевод, у некоторых видов насекомых имеется расширение — зоб. У видов, питающихся твердой пищей, за зобом находится жевательный желудок, в котором находятся хитиновые складки — зубцы, способствующие перетиранию пищи. Средняя кишка может иметь слепые выросты, увеличивающие поверхность всасывания. Задняя кишка заканчивается анальным отверстием. На границе

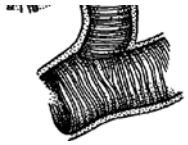


Рис. 130. Строение трахей насекомых.

между средней и задней кишкой просвет кишечника открываются многочисленные слепо замкнутые мальпигиевы сосуды (рис. 129).

У многих насекомых в кишечнике поселяются простейшие и бактерии, способные переваривать клетчатку. Среди насекомых существуют всеядные виды (тараканы), растительноядные, хищные. Существуют виды, питающиеся падалью, продуктами гниения — навозом, растительными остатками. Некоторые виды приспособились переваривать такие малопитательные вещества, как воск, волосы.

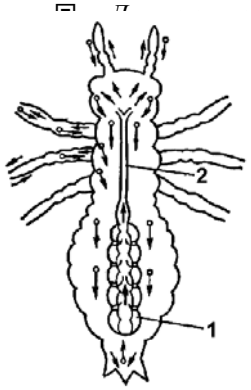


Рис. 131. Кровообращение у насекомых:

1 — сердце, 2 — аорта. Стрелки показывают направление тока гемолимфы.

истема насекомых начинается отверстиями — дыхальцами, или стигмами, ко- я по бокам средне- и заднегруди и на каждом членике брюшка. Часто стигмы амыкательные клапаны, и воздух попадает в хорошо развитую систему трахей еи пронизывают все тело насекомого, разветвляются на все более тонкие тру- лы и могут образовывать небольшие расширения — воздушные мешки. Трахеи ые кольца и спирали, которые не дают стенкам спадаться. По системе трахей транспорт газов, дыхательная функция гемолимфы весьма невелика.

щиеся насекомые могут совершать дыхательные движения с помощью расши- брюшка. У многих личинок, живущих в воде (стрекозы, поденки), имеются так *ахейные жабры*, стигм нет, трахейная система замкнутая. У некоторых личи- воде, встречаются жабры, не имеющие трахей, газообмен происходит только в этих случаях кислород транспортируется гемолимфой.

стема развита у насекомых сравнительно слабо. Сердце находится в околосер- на спинной стороне брюшка, и представляет собой трубку, слепо замкнутую на азделенную на камеры и имеющую по бокам парные отверстия с клапанами — дца подходят мышцы, обеспечивающие ее сокращение. Гемолимфа движется в инственный сосуд — в *головную аорту* — и выливается в полость тела. Через гемолимфа попадает внутрь околосердечного синуса, затем через остии, при еры, засасывается в сердце (рис. 131).

Гемолимфа не имеет дыхательных пигментов и представляет желтоватую жидкость, содержащую фагоциты. Основная ее функция — транспорт питательных веществ ко всем органам и продуктов обмена к органам выделения. Дыхательная функция гемолимфы незначительна, но у некоторых водных личинок насекомых (у мотыля, личинок комаров-звонцов) гемолимфа имеет гемоглобин, окрашена в ярко-красный цвет и отвечает за транспорт газов.

▣ *Органы выделения***.** К ним у насекомых относятся мальпигиевы сосуды и жировое тело. Мальпигиевы сосуды (в количестве до 200 и более) поглощают из гемолимфы продукты обмена веществ. Продукты белкового обмена превращаются в кристаллы мочевой кислоты, жидкость активно реабсорбируется эпителием сосудов и возвращается в организм, а кристаллы мочевой кислоты попадают в заднюю кишку. Жировое тело насекомых, помимо основной функции — аккумуляции запасных питательных веществ, служит еще и «почкой накопления», в ней есть особые экскреторные клетки, которые постепенно насыщаются трудно-растворимой мочевой кислотой.

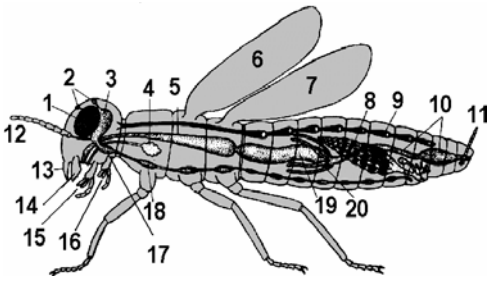


Рис. 132. Схема строения самки насекомого:

1 — сложный глаз; 2 — простые глаза; 3 — головной мозг; 4 — слюнная железа; 5 — передняя кишка; 6 — переднее крыло; 7 — заднее крыло; 8 — яичник; 9 — сердце; 10 — задняя кишка; 11 — хвостовые щетинки (церки); 12 — антенны; 13 — верхняя губа; 14 — мандибула, верхняя челюсть; 15, 16 — первая и вторая максиллы (нижние челюсти) с щупиками; 17 — подглоточный ганглий; 18 — брюшная нервная цепочка; 19 — средняя кишка; 20 — мальпигиевы сосуды.



- *Нервная система***.** ЦНС насекомых состоит из головного мозга, подглоточного ганглия и сегментарных ганглиев брюшной нервной цепочки (рис. 132). Периферическая нервная система представлена нервами, отходящими от ЦНС, и органами чувств. Продолжается тенденция к слиянию ганглиев, у некоторых насекомых грудные и брюшные сегментарные ганглии сливаются в грудные и брюшные нервные узлы. Наиболее сложный головной мозг развивается у общественных насекомых: муравьев, пчел, термитов.

  Органы чувств насекомых многообразны и сложны. Они имеют *сложные глаза* и простые глазки. Сложные глаза состоят из *омматидиев*, число которых у различных видов насекомых неодинаково. У стрекоз каждый глаз состоит из 28000 омматидиев, у муравьев, особенно у особей, обитающих под землей, число омматидиев снижается до 8 — 9. Зрение у некоторых насекомых цветное, цветовосприятие сдвинуто в сторону коротковолновых лучей: они видят ультрафиолетовую часть спектра и не видят красные цвета. Зрение мозаичное. Роль простых глазков до конца не изучена, но доказано, что они воспринимают поляризованный свет.

  Многие насекомые способны издавать звуки и слышать их. Органы слуха могут располагаться на голенях передних ног, у основания крыльев, на передних сегментах брюшка. Органы, издающие звуки, у насекомых также разнообразны.

  Органы обоняния расположены в основном на антеннах, которые наиболее развиты у самцов. Органы вкуса располагаются не только в ротовой полости, но и на других органах, например на ножках — у бабочек, пчел, мух, и даже на усиках — у пчел, муравьев.

  На всей поверхности тела насекомого находятся сенсорные клетки, которые связаны с чувствительным волоском. При изменении влажности, давления, дуновении ветра, при механическом воздействии изменяется положение волоска, возбуждается рецепторная клетка и передает сигнал в головной мозг.

  Многие насекомые воспринимают магнитные поля и их изменение, но где находятся органы, воспринимающие эти поля, пока неизвестно.
- *Органы размножения*. Насекомые раздельнополы. У многих насекомых проявляется половой диморфизм — самцы могут быть мельче (у многих бабочек) или иметь совершенно другую окраску (бабочки непарного шелкопряда), иногда самцы имеют более крупные усики, у некоторых видов сильно развиваются отдельные органы — верхние челюсти у самца жука-оленя. У самцов в брюшке имеются семенники, от которых отходят семяпроводы, заканчивающиеся непарным семяизвергательным каналом. У самок имеются два яичника, они открываются в парные яйцеводы, которые ниже соединяются в непарное влагалище.

  При спаривании семя самца вводится в совокупительную сумку и семяприемник, откуда попадает во влагалище, где и происходит оплодотворение яиц. У некоторых видов сперматозоиды в семяприемнике сохраняются живыми несколько лет. У пчелиной матки, например, брачный полет бывает раз в жизни, а живет и откладывает яички она 4-5 лет.

  У насекомых известны случаи *партеногенетического* размножения (без оплодотворения). Самки тлей в течение всего лета из неоплодотворенных яичек отрождают личинок, из которые развиваются самки, только осенью из личинок образуются как самцы, так и самки, происходит спаривание, и зимуют оплодотворенные яички. Из *партеногенетических* яичек общественных перепончатокрылых образуются самцы. Половые железы трутней у пчел остаются гаплоидными, а клетки тела восстанавливают диплоидность.
- *Развитие* насекомых делится на два периода — эмбриональное, включающее развитие зародыша в яйце, и постэмбриональное, которое начинается с момента выхода молодого животного из яйца. Постэмбриональное развитие происходит с метаморфозом, по его характеру они делятся на насекомых с неполным превращением и насекомых с полным превращением.

  К насекомым с *полным превращением* относятся насекомые, у которых личинка резко отличается от взрослой стадии имаго, присутствует стадия *куколки*, во время которой происходит перестройка организма личинки и формируются органы взрослого насекомого. Из куколки выходит взрослое насекомое. Насекомые с полным превращением во взрослом состоянии не линяют. К насекомым с полным превращением относятся, например, отряды: Жесткокрылые, Перепончатокрылые, Двукрылые, Чешуекрылые и другие.

  У насекомых с *неполным превращением* стадия куколки отсутствует, из яйца выходит личинка (нимфа), похожая на взрослое насекомое, но крылья и половые железы недоразвиты. Личинки несколько раз линяют, и после последней линьки появляются крылатые взрослые насекомые с развитыми гонадами. К насекомым с неполным превращением относятся, например, отряды: Тараканновые, Богомоловые, Прямокрылые, Вши, Равнокрылые и другие.

Отряд Жесткокрылые (Coleoptera)

У насекомых отряда *Жесткокрылые* (Coleoptera) первая пара крыльев превращена в жесткие надкрылья, ротовой аппарат грызущего типа. У *майского жука* развитие личинки продолжается под землей несколько лет. Личинка имеет хорошо выраженную голову с ротовым аппаратом грызущего типа, три пары членистых конечностей, совершенно не похожа на жука. Первый год личинка питается перегноем, второй

— корнями трав, третий — корнями кустарников и деревьев, чем приносят большой вред молодым древесным насаждениям. На четвертый год в конце весны личинка превращается в куколку и осенью из куколки выходит молодой жук. На поверхность почвы жук выходит весной следующего года. Личинки жуков-короедов, усачей, приносят большой вред лесу и саду, повреждая древесину деревьев, колорадский жук является опасным вредителем картофеля, листьями которого питаются и личинки, и взрослые жуки. Личинки жуков-щелкунов называют проволочными червями, они приносят вред злаковым культурам, подгрызая корни. *Хлебные жуки* питаются мягкими зернами хлебных злаков, а их личинки грызут корни.

Большую пользу приносят хищные жуки *жужелицы*, *божьи коровки* и их личинки, питающиеся тлями. Многие жуки являются санитарами, очищая природу от трупов и навоза (*скарабеи*, *навозники*, *мертвоеды*, *могильщики*).

Отряд Чешуекрылые (Lepidoptera)

У бабочек ротовой аппарат сосущего типа, две пары крупных крыльев покрыты хитиновыми чешуйками, которые образуют причудливые и сложные рисунки. Окраска может быть *предостерегающей*, предупреждающей о несъедобности, *покровительственной*, выражающейся в сходстве с защищенным животным или несъедобным объектом. В то же время окраска носит *опознавательный* характер.

Личинки бабочек — гусеницы — имеют червеобразную форму, на голове — ротовой аппарат грызущего типа. На грудных сегментах они имеют три пары членистых ножек, остальные — нерасчлененные ложные ножки. Среди чешуекрылых много видов, гусеницы которых являются вредителями лесов и садов. Питаясь листьями, они приносят огромный вред лиственным деревьям. Посещая цветки, чешуекрылые играют существенную роль в опылении. *Тутовый шелкопряд* используется человеком для получения натурального шелка. В настоящее время тутовый шелкопряд в дикой природе не встречается.

Многие чешуекрылые стали редкими и занесены в Красные книги.

Отряд Перепончатокрылые (Hymenoptera)

Крылья перепончатые, две пары, вторая пара меньше, чем первая, при полете сцеплены в единую летательную поверхность при помощи крючков. На голове имеется пара сложных фасеточных глаз и три простых глазка. Среди них есть и вредители (*пилильщики*, *рогохвосты*, *орехотворки*), и полезные для человека виды. *Домашние пчелы* являются поставщиками меда, воска, прополиса; *шмели* — прекрасные опылители, *муравьи* уничтожают огромное количество вредных насекомых.

Наездники (*трихограмма*, *теленомус*, *белянковый наездник*) откладывают свои яички в яйца других насекомых (*яйцееды*), в их личинки (*личинкоеды*) и даже во взрослых насекомых (*имагоеды*). Вышедшие из них личинки поедают свою жертву, снижая численность вредных для человека насекомых. Сдерживание вредной деятельности с помощью использования естественных врагов называют *биологическим способом борьбы.*

Отряд Двукрылые (Diptera)

К этому отряду относятся наиболее высокоорганизованные насекомые, обладающие одной парой крыльев, вторая пара превращена в орган равновесия — *жужжальца*. Ротовые аппараты колющие или лижущие. Личинки безногие, у мух и безголовые. Велико отрицательное значение двукрылых: они являются механическими переносчиками возбудителей кишечных инфекций и яиц гельминтов; некоторые двукрылые — кровососы, могут переносить возбудителей серьезных заболеваний. Например, *муха цеце* — переносчик возбудителя сонной болезни, *москиты* — лейшманиоза, *слепни* — туляремии и сибирской язвы, *малярийный комар* (рода Анофелес) — малярии.

В отличие от других комаров, самка малярийного комара откладывает яички по одиночке, не приклеивая их друг к другу. Яйца имеют воздушные камеры и плавают на поверхности. Из яиц выходят личинки, располагающиеся параллельно поверхности воды, а не под углом, как личинки комаров-пискунов (рода Кулекс). При посадке брюшко малярийного комара находится под углом к поверхности (рис. 133), у комара-пискуна — параллельно поверхности. Но и комары рода Кулекс на Дальнем Востоке распространяют тяжелое вирусное заболевание — японский энцефалит.



Рис. 133. Главные отличительные признаки комаров рода Анофелес и рода Кулекс:

1 — поплавки яиц анофелес; 2 — дыхательная стигма; 3 — дыхательная трубочка личинки; 4 — дыхательные сифоны куколок; 5 — расположение насекомых при посадке.

Большой вред животноводству приносят *оводы*. Эти крупные мухи не питаются, ротовой аппарат у них не развит. Одни откладывают свои яички или личинки на поверхность тела овец, лошадей, крупного рогатого скота. Другие — в носовые полости животных. Личинки поселяются под кожей, в желудке, носоглотке, лобных и челюстных пазухах, приносят своим хозяевам большие мучения. В конце концов, личинка попадает в почву, где и окукливается.

Отряд Прямокрылые (Orthoptera).

Более 20000 видов насекомых с не-

полным превращением. Характерны задние ноги прыгательного типа, грызущий ротовой аппарат.

Из этого отряда наиболее известны насекомые из семейства Кузнечики, семейства Сверчки, семейства Медведки, семейства Саранчовые. У кузнечиков длинные усики, питаются растительной и животной пищей, обычно имеют зеленую окраску. Большой вред сельскому хозяйству приносят некоторые виды саранчи, уничтожая посевы на сотнях гектаров. У них усики короткие, яйцеклад короткий, крючкообразный. Ощутимый вред приносят медведки, часто повреждающие подземные органы растений.

Глава 21. Тип Хордовые (Chordata)

Подтип Бесчерепные (Acrania)
Класс Головохордовые (Cephalochordata)

21.1. Общая характеристика типа

Характерными особенностями общего плана строения хордовых животных являются: *вторичноротость,* расположение пищеварительной системы под осевым скелетом *(хордой* или *позвоночником)* (рис. 134). *Жаберные щели в глотке* сохраняются в течение всей жизни или на одной из стадий эмбрионального развития, *нервная трубка* всегда располагается над хордой, *сердце — на брюшной стороне* и прокачивает кровь по брюшному сосуду к голове.

Хордовые относятся к вторичноротым животным, у которых из первичного рта образуется анальное отверстие, а рот образуется на другом конце тела вторично. Кроме хордовых к вторичноротым относятся иглокожие (морские звезды и другие) и полухордовые.

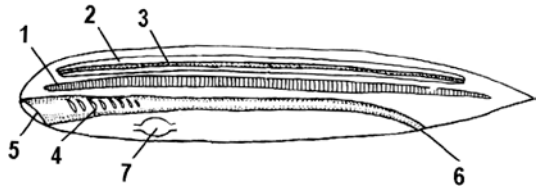


Рис. 134. План строения хордовых животных:

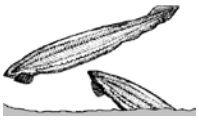
1 — хорда; 2 — нервная трубка; 3 — невроцель; 4 — жаберные щели; 5 — ротовое отверстие; 6 — анальное отверстие; 7 — сердце.

В настоящее время известно около 50000 видов этих животных, обитающих как в водной среде, так и на суше. Тип Хордовые включает:

Подтип Личиночнохордовые (Urochordata)*, подтип Бесчерепные* (Acrania): класс Головохордовые; п*одтип Позвоночные* (Vertebrata): класс Круглоротые, класс Хрящевые рыбы, класс Костные рыбы, класс Земноводные, класс Пресмыкающиеся, класс Птицы, класс Млекопитающие.

Покровы. Кожа представлена эпидермисом и дермой. Эпидермис может быть представлен однослойным и многослойным эпителием, дерма — волокнистая соединительная ткань. Чешуйки, перья, волосы, ногти, когти и другие роговые образования — производные эпидермиса. В коже образуются различные железы: образующие слизь, сальные, потовые, пахучие.

- *Опорно-двигательная система***.** Скелет внутренний, представлен хордой, у позвоночных хорда замещается позвоночником. Для позвоночных животных характерно развитие двух пар конечностей. Мышечная система представлена гладкой и поперечно-полосатой мускулатурой.
- *Пищеварительная система*. У головохордовых в виде прямой трубки, слабо развиты пищеварительные железы. У позвоночных хорошо развиваются железы, лежащие за пределами пищеварительного тракта — поджелудочная железа и печень. Пищеварительный канал дифференцируется на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок и кишечник.
- *Дыхательная система* образована жабрами у низших хордовых, легкими — у взрослых амфибий и наземных позвоночных, часть газообмена у хордовых животных происходит через кожу.



- *Кровеносная система* замкнутая. У головохордовых сердце отсутствует, у остальных, в связи с увеличением интенсивности метаболизма, происходит появление и усложнение сердца.
- *Выделительная система*. У ланцетников — нефридии, у остальных хордовых — почки, мочеточники и мочевой пузырь.
- *Нервная система* подразделяется на центральную и периферическую. У позвоночных животных, вследствие активного образа жизни, передняя часть нервной трубки превращается в головной мозг, усложняются органы чувств, формируется спинной мозг. Периферическая нервная система представлена нервами, отходящими от центральной нервной системы.
- *Половая система*. Половые железы — семенники у самцов и яичники у самок, выводные пути — яйцеводы и семяпроводы. Большинство хордовых — раздельнополые животные
- *Появление хордовых сопровождалось важнейшими ароморфозами: 1. Появился осевой скелет, хорда. Хорда представляет собой упругий тяж из хрящевидной ткани, образованный из энтодермы и окруженный соединительно-тканной оболочкой. У низших хордовых хорда сохраняется в течение всей жизни, у высших — заменяется позвоночником. 2. Центральная нервная система приобретает вид трубки с каналом (невроцелем) внутри и расположена на спинной стороне тела. Невроцель образуется в результате того, что нервная пластинка, закладывающаяся в эктодерме, свертывается в трубку. Передняя часть нервной трубки у позвоночных усложняется и превращается в головной мозг. Такое трубчатое строение нервной системы способствует обмену веществ не только с поверхности, но и изнутри, что дает возможность увеличить массу мозга. 3. Характерная особенность хордовых проявляется в том, что стенки глотки пронизаны жаберными щелями, что обеспечивает активный газообмен при прокачивании воды ротовым аппаратом через жаберные щели.*

21.2. Ланцетник

К подтипу Бесчерепные относится единственный класс Головохордовые, который насчитывает всего около 30 видов морских животных, обитающих на мелководье. Типичным представителем является ланцетник (Branchiostoma lanceolatum), размеры которого достигают 8 см. Тело ланцетника овальное, суженное к хвосту, сжатое с боков. На задней части тела расположен хвостовой плавник в форме ланцета — древнего хирургического инструмента. Парные плавники отсутствуют, имеется слабо выраженный спинной плавник. По бокам тела с брюшной стороны свисают две складки, которые срастаются на брюшной стороне и образуют *околожаберную* полость, сообщающуюся с глоточными щелями и открывающуюся отверстием наружу.

- *Покровы*. Представлены кожей, состоящей из однослойного эпидермиса и тонкого слоя дермы.
- *Опорно-двигательная система*. Вдоль всего тела тянется хорда, утончаясь в передней и задней частях тела. Хорда заходит в переднюю часть тела дальше, чем нервная трубка, отсюда и название единственного класса — головохордовые. Хорда заключена в соединительнотканный футляр, который образует опорные элементы для спинного плавника и разделяет мышечные пласты на сегменты с помощью соединительнотканных прослоек. Мышцы образованы поперечно-полосатой мускулатурой.
- *Пищеварительная система*. На передней части тела имеется ротовое отверстие, окруженное щупальцами (до 20 пар). Ротовое отверстие ведет в обширную глотку, цедильный аппарат. Через щели в глотке вода выходит в атриальную полость, пищевые частицы улавливаются ресничным эпителием и направляются на дно глотки, где расположен эндостиль — бороздка, имеющая ресничный эпителий, который гонит слизь вперед, затем по спинной бороздке — к кишке. Желудка нет, имеется печеночный вырост, гомологичный печени позвоночных животных. Кишечник не делает петель и открывается анальным отверстием у хвостового плавника. Переваривание пищи происходит в кишечнике и в полом печеночном выросте, который направлен к головному концу тела. Интересно, что у ланцетника сохранилось внутриклеточное пищеварение, клетки кишечника захватывают пищевые частицы и переваривают их в своих пищеварительных вакуолях. Такой способ пищеварения у позвоночных животных отсутствует.

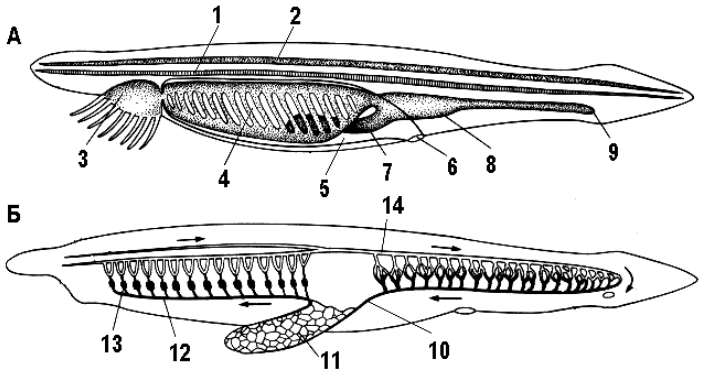


Рис. 135. Строение ланцетника. А — нервная трубка, хорда и пищеварительная система; Б — кровеносная система:

1 — хорда; 2. — нервная трубка; 3 — ротовая полость; 4 — жаберные щели в глотке; 5

- *Дыхательная система*. В глотке более 100 пар жаберных щелей, ведущих в околожаберную полость. Стенки жаберных щелей имеют кровеносные сосуды, в которых происходит газообмен. С помощью ресничного эпителия глотки вода прокачивается через жаберные щели в околожаберную полость и через отверстие (атриопор) выводится наружу. Кроме того, в газообмене принимает участие и кожа.
- *Кровеносная система*. Кровь ланцетника бесцветная, не содержит дыхательных пигментов. Транспорт газов осуществляется в результате их растворения в плазме крови. Кровеносная система замкнутая, один круг кровообращения. Сердце отсутствует, и кровь движется благодаря пульсации жаберных артерий (рис. 135), которые прокачивают кровь через сосуды в жаберных щелях. Артериальная кровь попадает в спинную аорту, от которой по сонным артериям кровь течет в переднюю часть, а по непарной спинной аорте — в заднюю часть тела. Затем по венам кровь вновь возвращается в венозный синус и по брюшной аорте направляется к жабрам. Вся кровь от пищеварительной системы попадает в печеночный вырост, затем в венозный синус. Печеночный вырост, так же, как и печень, обезвреживает ядовитые вещества, попавшие в кровь из кишечника, и, кроме того, выполняет другие функции печени. Такое строение кровеносной системы принципиально не отличается от кровеносной системы позвоночных животных и часто рассматривается как ее «прототип».

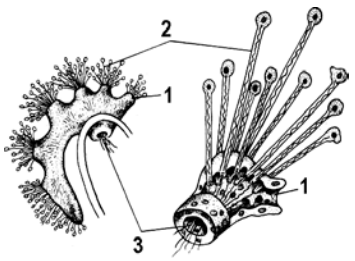


Рис.136. Нефридий ланцетника:

1 — отверстие в целом; 2 — соленоциты; 3 — отверстие в околожаберную полость.

- *Выделительная система*.

Органы выделения ланцетника называются нефридии и напоминают органы выделения плоских червей — протонефридии. Многочисленные нефридии (около ста пар, по одному на две жаберные щели), расположенные в области глотки, представляют собой трубочки, открывающиеся одним отверстием в полость целома, другим — в околожаберную полость (рис. 136).

На стенках нефридия расположены булавовидные клетки — *соленоциты*, каждая из которых имеет узкий канал с мерцательным волоском. За счет биения этих волосков, жидкость с продуктами метаболизма выводится из полости нефридия в околожаберную полость.

- *Центральная нервная система* образована нервной трубкой с полостью внутри. Выраженного головного мозга у ланцетника нет. В стенках нервной трубки, вдоль ее оси, располагаются светочувствительные органы — глазки Гессе. Каждый из них состоит из двух клеток — светочувствительной и пигментной, они способны воспринимать интенсивность освещения. К расширенной части нервной трубки прилегает орган обоняния.
- *Размножение и развитие*. Ланцетники раздельнополы, половые железы (гонады, до 26 пар) расположены в полости тела в области глотки. Половые продукты выводятся в околожаберную полость через временно образующиеся половые протоки. Оплодотворение внешнее, зигота претерпевает дробление и превращается по классической схеме в морулу, бластулу, гаструлу, нейрулу. Имеется личиночная стадия. Личинка активно передвигается с помощью ресничек, покрывающих все тело, затем — за счет боковых изгибов тела. Личинка до трех месяцев ведет пелагический образ жизни, затем переходит к жизни на дне.

Особенности строения, особенности эмбрионального развития, характерные для хордовых животных, были изучены русским ученым А. О. Ковалевским. Но достаточные основания считать ланцетников прямыми предками позвоночных животных отсутствуют. Они развивались по пути адаптаций к придонному образу жизни с фильтраторным типом питания.

Бесчерепные животные сохранили ряд признаков беспозвоночных предков:

- выделительную систему нефридиального типа;
- отсутствие в пищеварительной системе дифференцированных отделов и сохранение внутриклеточного пищеварения;
- фильтрующий способ питания с образованием околожаберной полости для защиты жаберных щелей от засорения;
- метамерию (повторяющееся расположение) половых органов и нефридиев;
- отсутствие сердца в кровеносной системе;
- слабое развитие эпидермиса, он однослойный, как у беспозвоночных животных.

Подтип Позвоночные (Vertebrata)
Надкласс Рыбы (Pisces)

21.3. Характеристика подтипа

Животные подтипа Позвоночные подразделяются на две группы: первичноводные — *анамнии* и первичноназемные — *амниоты*. К анамниям относятся круглоротые, рыбы и земноводные, развитие их зародышей происходит в водной среде, у них отсутствуют зародышевые оболочки. К амниотам — пресмыкающиеся птицы и млекопитающие. Общее количество ныне живущих позвоночных животных достигает 40 000 видов.

- *Покровы*. Кожа характеризуется *многослойным* эпидермисом и хорошо развитой *дермой* (*кориумом*, или *кутисом*), в глубине дермы развивается подкожная жировая клетчатка. В эпидермисе развиваются сальные и потовые железы и другие железы. Эпидермис дает начало роговым образованиям — роговым чешуям, перьям, волосам, ногтям, и др. Эпидермис имеет эктодермальное происхождение, дерма — мезодермальное.
- *Скелет и мышцы.* У эмбриона позвоночных скелет представлен хордой, окруженной соединительнотканной оболочкой. Из нее в дальнейшем формируются хрящевые или костные позвонки позвоночника, в передней части образуется скелет головы.

  Скелет головы состоит из мозгового отдела и лицевого (*висцерального)* отделов, к которому относятся жаберные дуги и их производные. Уже у рыб появились челюсти (из жаберных дуг), что позволило захватывать и удерживать крупную добычу.

  У взрослых позвоночных хорда сохраняется только у круглоротых и некоторых низших рыб. Образуются конечности. Происхождение конечностей связывают с *метаплевральными складками*, которые дали сначала ряд парных плавников, затем произошло увеличение передних и задних плавников и редукция промежуточных.

  Мышечная система у низших позвоночных животных имеет сегментарное строение, у высших сегментарность отсутствует; в связи с появлением челюстей и конечностей формируется подвижный тип соединения костей — с помощью суставов. За движение в суставе отвечают мышцы - антагонисты, сгибатели и разгибатели.

- *Нервная система* подразделяется на центральную и периферическую. Центральная нервная система образована хорошо развитым головным мозгом и спинным мозгом. Головной мозг закладывается в виде трех пузырей — переднего, среднего и заднего, передний и задний в дальнейшем разделяются и образуется пять отделов головного мозга: передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый. В головном мозге имеются полости — мозговые желудочки, соединенные со спинномозговым каналом. Периферическая нервная система анатомически представлена нервными ганглиями, *черепномозговыми* и *спинномозговыми* нервами. У анамний 10 — 11 пар черепномозговых нервов, у амниот — 12 пар. Физиологически периферическая нервная система подразделяется на *автономную*, регулирующую работу внутренних органов и *соматическую,* регулирующую сокращение скелетной мускулатуры.

  Активный образ жизни привел к хорошему развитию органов зрения, слуха, обоняния. Традиционно хорошо развиты органы вкуса и осязания. У первичноводных позвоночных имеется особый орган чувств — боковая линия.
- *Пищеварительная система.* Происходит дальнейшая дифференциация пищеварительной системы на следующие отделы: ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, тонкий и толстый отделы кишечника. Развиты пищеварительные железы — печень и поджелудочная железа, открывающиеся в передний отдел тонкого кишечника — двенадцатиперстную кишку.
- *Дыхательная система.* Органами водного дыхания являются жабры и кожа, у наземных животных, в связи с дыханием атмосферным воздухом, из глоточных карманов развиваются легкие.
- *Кровеносная система* позвоночных замкнута, у круглоротых, рыб и личинок земноводных один круг кровообращения и в двухкамерное сердце попадает венозная кровь, которая затем по брюшной аорте направляется к жабрам. У взрослых амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих появляются легкие и второй круг кровообращения — легочный. В сердце, в зависимости от уровня организации, имеется разное число камер. У земноводных два предсердия и желудочек, у пресмыкающихся в желудочке появляется неполная перегородка, от желудочка отходят *правая и левая дуги аорты*. У птиц перегородка полная и сохраняется только *правая дуга аорты*, у млекопитающих так же полное разделение артериальной и венозной крови полной перегородкой в сердце, но *дуга аорты — левая*.
- *Выделительная система* представлена парными почками. У рыб и земноводных *на личиночной стадии* функционируют *головные почки*, или *пронефросы* (предпочки). Они представлены большим количеством выделительных канальцев, которые открываются воронками (*нефростомами*) в полость тела, другие отверстия канальцев открываются в общий выводной проток (рис. 137).

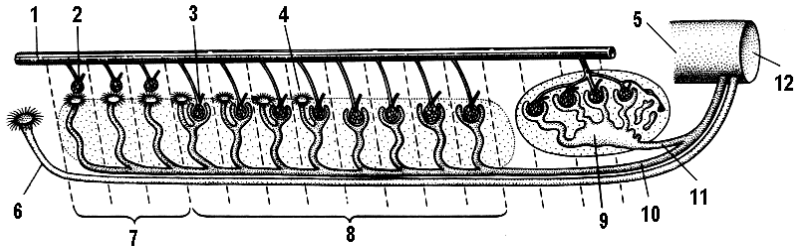


Рис. 137. Схема строения почек позвоночных

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

Рядом с нефростомами находятся капиллярные клубочки (*мальпигиевы клубочки*), из них плазма крови с продуктами метаболизма попадает в полостную жидкость и затем, через нефростомы, в выделительные канальцы.

У взрослых рыб и земноводных кзади от пронефросов закладываются туловищные почки — *мезонефросы* (первичные почки). Внутренне строение мезонефроса отличается тем, что рядом с нефростомом образуется выпячивание (*боуменова капсула*), в котором оказывается капиллярный клубочек. Такое образование называется *мальпигиевым тельцем*, а вместе с выделительным канальцем — *нефроном*. Первичные почки содержат до нескольких сотен нефронов. Некоторые нефроны сохраняют связь с целомом через воронки, некоторые эту связь утрачивают.

У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих формируются *вторичные* почки — *метанефросы*, или *тазовые* почки. Почечные канальцы у них не имеют нефростомов и начинаются *мальпигиевым тельцем*, т.е. боуменовой капсулой и капиллярным клубочком. В канальцах происходит обратное всасывание *(реабсорбция)* воды, витаминов, глюкозы, аминокислот, гормонов, солей. В результате уменьшается количество выделяемой мочи, но в ней резко возрастает концентрация продуктов диссимиляции.

- *Размножение и развитие.* Позвоночные, как правило, раздельнополы. Гермафродитизм, как нормальное состояние, присутствует у небольшого числа низших позвоночных.
- *Филогения.* Позвоночные животные появились в палеозойскую эру в силурийском периоде, в девонском периоде вышли на сушу первые земноводные, в каменноугольном периоде появились пресмыкающиеся животные. В мезозойскую эру появляются млекопитающие (звери) и птицы. *Ароморфозы. 1. Для позвоночных характерно активное передвижение, в связи с этим у большинства водных сильно развивается хвост; появляются парные конечности — грудные и брюшные плавники. 2. Формируется позвоночник, основа прочного и гибкого внутреннего скелета. 3. У наземных позвоночных парные плавники превратились в передние и задние конечности. Парные конечности отсутствуют только у животных надкласса Бесчелюстные. 4. Активный образ жизни приводит к усложнению головного мозга, пищеварительной, дыхательной и выделительной систем, формированию челюстного аппарата.*

Ряд ароморфозов позволил амниотам освоить сушу. *5. К амниотам относятся пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие, развитие яйцеклеток и эмбрионов которых происходит внутри яйца или в организме матери в специальных зародышевых оболочках — амнионе, хорионе, аллантоисе. Зародышевые оболочки выполняют функции защиты и обеспечивают обмен веществ эмбриона. 6. Кроме зародышевых оболочек формируются яйцевые оболочки. Они дополнительно обеспечивают развивающийся плод необходимыми органическими и неорганическими веществами, выполняют защитную и дыхательную функции.*

21.4. Характеристика надкласса

Надкласс Рыбы включает более 20 000 видов рыб, из них около 700 видов относятся к классу Хрящевые рыбы, остальные объединяются в класс Костные рыбы.

- *Покровы*. Тело, как правило, покрыто чешуей, которая выполняет защитную функцию.
- *Скелет и мышцы*. Скелет хрящевой или костный, состоит из следующих отделов: череп, скелет позвоночника, скелет конечностей и скелет поясов конечностей. В черепе появляются челюсти, жаберный аппарат, появляются парные конечности и пояса конечностей, формируется позвоночник, состоящий из отдельных позвонков. Мышцы туловища сохраняют метамерное строение.
- *Пищеварительная система*. Для хрящевых рыб характерной особенностью является наличие спирального клапана в кишечнике, кишечник открывается в клоаку. У костных рыб клоаки нет (кроме двоякодышащих). Впервые появляется морфологически выраженная поджелудочная железа. У наиболее прогрессивных рыб появляется плавательный пузырь, как вырост кишечника, который помогает регулировать плотность тела и связанную с ней плавучесть.
- *Дыхательная система*. Органы дыхания представлены жабрами, у хрящевых рыб есть межжаберные перегородки, на которых располагаются жаберные лепестки. У костных рыб жаберные лепестки прикреплены к жаберным дугам, появляются жаберные крышки.
- *Кровеносная система* состоит из двухкамерного сердца и одного круга кровообращения (кроме двоякодышащих). В предсердие кровь попадает из венозного синуса, из желудочка выбрасывается в артериальный конус (у хрящевых рыб) или в луковицу аорты (у костных рыб).
- *Выделительная система* представлена туловищными почками. Основным продуктом азотистого обмена у хрящевых рыб является мочевина, у костных — аммиак.
- *Нервная система*. Центральная нервная система — головной мозг, состоящий из пяти отделов и спинной мозг, находящийся в позвоночном канале; периферическая нервная система представлена черепномозговыми и спинномозговыми нервами.
- *Размножение и развитие*. Рыбы, как правило, раздельнополые организмы. Хрящевые рыбы откладывают яйца, у некоторых встречается живорождение. Костные рыбы выметывают большое количество мелкой икры, есть яйцеживородящие виды.
- *Основные ароморфозы, которые позволили рыбам долгое время господствовать в морях и океанах, следующие. 1. Первые жаберные дуги превратились в челюсти, способные захватывать крупную добычу. 2. Появились парные плавники — грудные и брюшные, которые обеспечили более точные и сложные движения в плотной водной среде. 3. Произошла замена хорды хрящевым, а затем и костным позвоночником, эффективно выполняющим защитную и опорную функции. 4. Образовался череп, защищающий головной*



мозг. 5. Усложнились органы дыхания, появились жабры, увеличившие поверхность и интенсивность газообмена. 6. Печень стала более крупной, сформировалась поджелудочная железа. Увеличение внутренней поверхности кишечника привело к более полному пищеварению и всасыванию питательных веществ.

21.5. Класс Хрящевые рыбы (Chondrichtyes)

Имеют ряд особенностей, которые позволяют их выделить в отдельный класс. Скелет у них хрящевой, но хорда остается и проходит через отверстия в телах позвонков. Жаберные крышки отсутствуют, жаберные щели в количестве 5 — 7 пар открываются наружу каждое самостоятельным отверстием. Грудные и брюшные плавники расположены горизонтально, плавательный пузырь отсутствует.

К хрящевым рыбам относятся акулы (около 250 видов), скаты (350 видов) и небольшая группа цельноголовых, или химеровых (около 30 видов). Размеры тела акул от 20 см до 15 — 20 метров, самый крупный скат — манта — достигает массы до 3 тонн и в размахе плавников до 8 метров.

Выживанию и прогрессивному развитию хрящевых рыб в немалой степени способствуют особенности их размножения. Для хрящевых рыб характерно внутреннее оплодотворение. Одни из них *откладывают крупные яйца*, покрытые прочной роговой скорлупой, надежно защищающей развивающийся эмбрион. Часто яйца напоминают подушку, от углов которой отходят длинные жгуты, с помощью которых яйцо удерживается за водоросли. Яйца китовой акулы — 63 на 40 сантиметров! У других хрящевых рыб яйца не откладываются, они задерживаются в особых расширениях яйцеводов и молодые акулята дважды «рождаются» — сначала выходят из яйца, затем из организма матери. Такое размножение называется *яйцеживорождением*. Молодые животные выходят крупными и активными хищниками. Мало того, уже в организме матери они часто пожирают более мелких своих собратьев и еще неоплодотворенные яйца.

У третьих наблюдается настоящее *живорождение*, то есть эмбрионы развиваются в расширении яйцеводов — своеобразной «матке», питаются с помощью "пуповины" и "плаценты", все питательные вещества получают из организма матери.

Самые крупные акулы — китовая (до 20 метров) и гигантская (до 15 метров), но они опасности для человека не представляют, т.к. питаются планктонными организмами и мелкими рыбами. Наиболее опасны для человека белая акула — кархародон (она же акула — людоед), размеры тела которой до 8 метров, тигровая акула и акула мако, но потенциально опасными в настоящее время считают около пятидесяти видов.

21.6. Класс Костные рыбы (Osteichtyes)

Скелет всегда костный, межжаберные перегородки редуцируются, жаберные лепестки сидят на костных жаберных дужках, жаберный аппарат снаружи прикрыт жаберными крышками. Имеется плавательный пузырь, который находится в верхней части полости тела, у примитивных видов он пожизненно сохраняет связь с пищеварительной системой. С помощью плавательного пузыря рыбы меняют плотность тела при погружении или всплытии. Тело покрыто чешуей или голое. Оплодотворение у подавляющего большинства наружное, откладывают мелкую икру, без роговых оболочек. Класс Костные рыбы объединяет более 20 тыс. видов рыб и делится на два подкласса: *подкласс Лопастеперые* и *подкласс Лучеперые*.

Подкласс Лопастеперые включает два надотряда — *Кистеперые* и *Двоякодышащие*. От пресноводных кистеперых рыб в каменноугольном периоде Палеозойской эры произошли земноводные животные. В дальнейшем кистеперые перешли к жизни в море. Считалось, что кистеперые рыбы вымерли в Мезозойскую эру, но в 1938 году в Индийском океане был пойман первый экземпляр *целакантовой* рыбы, названный *латимерией*. Размеры рыбы достигают 180 см, масса тела до 95 кг, это единственный представитель замечательной группы животных, доживший до нашего времени. Размножается латимерия с помощью яйцеживорождения, яйца массой до 300 г целый год остаются в яйцеводах, затем рожаются маленькие латимерии.

Двоякодышащие появились в девонском периоде палеозойской эры Характерная особенность — наличие одного или двух легких для дыхания атмосферным воздухом. В связи с появлением легких, появляется и *второй круг кровообращения* — легочный. К двулегочным относят четыре вида *протоптеров,* и один вид из рода *лепидосирен*.

Подкласс *Лучеперые* рыбы делится на надотряд *Ганоидные* и надотряд *Костистые* рыбы.

Ганоидные — древняя группа рыб, сохранившая ряд примитивных признаков. У осетрообразных рыб — рострум и поперечный рот на нижней стороне, гетероцеркальный хвостовой плавник, горизонтальные парные плавники. Хорда у них сохраняется всю жизнь, тела позвонков отсутствуют, в кишечнике сохраняется спиральный клапан, в сердце — артериальный конус. Чешуя толстая, покрыта эмалеподобным веществом — *ганоином*.

Но наряду с древними признаками появились признаки, характерные для высших рыб: появились костные части скелета — костные жаберные крышки, хрящевой мозговой череп снаружи покрыт кожными костями; жаберные крышки, защищающие жабры и играющие роль прокачивающего воду аппарата; плавательный пу-

зырь, регулирующий плотность тела рыб на различных глубинах; оплодотворение у большинства наружное, т.к. рыбы откладывают очень большое количество мелкой икры, не имеющей роговой скорлупы. К ганоидным рыбам относятся *Осетрообразные* или Хрящевые ганоиды.

Для осетрообразных характерно наличие пяти рядов костных пластинок (жучек), один на спине и две пары рядов по бокам тела, по бокам верхней лопасти гетероцеркального хвостового плавника находится ганоидная чешуя.

Самые крупные представители отряда осетрообразные — белуга и калуга. Белуга распространена в бассейнах Каспийского, Черного и Азовского морей, достигает в длину 4 — 5 м, масса таких экземпляров более 1 т. Калуга обитает в бассейне Амура и достигает размеров до 3,7 м и массы 380 кг. Русский осетр имеет наибольшую численность среди осетров, размеры его до 230 см при массе 80 — 100 кг. Стерлядь — пресноводная рыба, но в бассейне Волги встречается и полупроходная форма, которая в длину до 74 см при массе 2,8 кг. Осетрообразные изначально вероятно были пресноводными рыбами, об этом говорит их размножение в пресной воде, впоследствии многие из них перешли к проходному образу жизни.

Надотряд Костистые рыбы

К ним относятся около 90% всех современных рыб. Хвостовой плавник у них равнолопастной, скелет костный. Плавательный пузырь служит *гидростатическим* органом, может отсутствовать у донных видов и у некоторых хищников, хороших пловцов. У некоторых рыб используется как дополнительный орган дыхания.

- *Покровы*. Кожа состоит из эпидермиса и дермы. Дерма у большинства рыб образует чешую. Чешуя костная, состоит из тонких костных пластинок. Нарастание чешуи происходит неравномерно, образуются годичные кольца, по которым можно определить возраст рыбы. Эпидермис выделяет слизь, уменьшающую трение о воду. Окраска рыб покровительственная, спина у большинства окрашена темнее, брюшко серебристое.
- *Скелет* костный. Позвоночник образован двояковогнутыми позвонками, между которыми сохраняются остатки хорды. Позвонки туловищного отдела имеют верхнюю дугу и верхний отросток, снизу к ним причленяются ребра (рис. 138). В хвостовом отделе позвонки имеют верхнюю, нижнюю дуги и остистые отростки. Череп состоит из мозгового и лицевого отделов. Лицевой отдел представлен челюстями, подъязычной дугой и жаберным аппаратом. Жаберные дуги имеют жаберные тычинки, процеживающие воду, жаберные крышки активно прокачивают воду через рот и жабры.

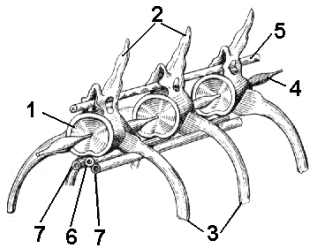


Рис. 138. Позвоночник рыбы:

1 — тело позвонка; 2 — верхний остистый отросток; 3 — ребра; 4 — остатки хорды; 5 — спинной мозг; 6 — спинная аорта; 7 — левая и правая вены.

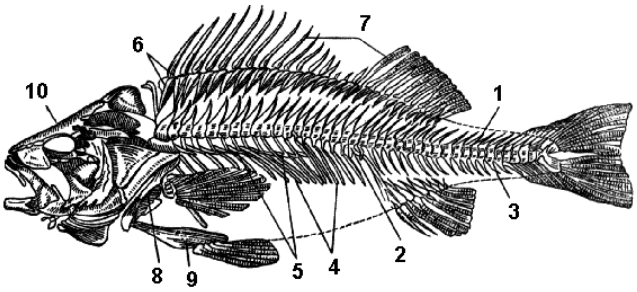


Рис. 139. Скелет рыбы:

1 — остистые отростки позвонков; 2 — нижние дуги позвонков; 3 — нижние остис отростки позвонков; 4 — ребра; 5 — мускульные косточки; 6 — основные косто лучей плавников; 7 — лучи плавников; 8 — кости плечевого пояса; 9 — кости тазо пояса; 10 — череп.

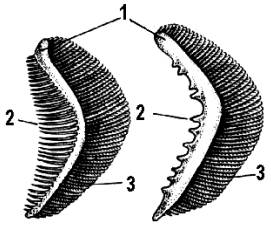


Рис. 140. Жаберные тычинки костистых рыб. А — планктоноядной рыбы; Б — хищной:

1 — жаберные дуги; 2 жаберные тычинки; 3 — жаберные лепестки.

Скелет плавников представлен костными лучами, пояс передних конечностей соединен с черепом, пояс задних конечностей находится в мускулатуре. Кроме парных плавников — грудных и брюшных, имеются непарные плавники — спинной и анальный (рис. 139).

- *Пищеварительная система*. Зубы конические, расположены на челюстях и небных костях, у карповых рыб зубов нет, но на последней паре жаберных дуг имеются костные выросты — глоточные зубы. У планктоноядных жаберные тычинки образуют цедильный аппарат.

Глотка и пищевод ведут в желудок, затем следует тонкая кишка, которая у многих видов имеет слепые отростки. Они увеличивают всасывающую поверхность кишечника. В тонкую кишку открываются

протоки печени; поджелудочная железа островками разбросана по брыжейке. Толстая кишка заканчивается анальным отверстием.

Для большинства костных рыб характерен плавательный пузырь. *Открытопузырные* рыбы сохраняют связь плавательного пузыря с пищеводом всю жизнь, у *закрытопузырных* рыб эта связь утрачивается.

- *Дыхательная система*. Межжаберные перегородки отсутствуют, и на жаберных дужках (4 пары) находятся костные жаберные тычинки и жаберные лепестки (рис. 140), в стенках которых проходят капилляры. С помощью рта и жаберных крышек вода прокачивается через жабры, в которых происходит газообмен. Кроме этого, жабры играют большую роль в регуляции осмотического давления крови рыб.
- *Кровеносная система* замкнутая, один круг кровообращения, сердце двухкамерное (рис. 141) и состоит из тонкостенного предсердия и мускулистого желудочка. Венозная кровь собирается сначала в венозный синус — расширение, собирающее кровь от венозных сосудов, затем попадает в предсердие и выталкивается из желудочка. Между предсердием и желудочком имеются створчатые клапаны, не позволяющие крови вернуться в предсердие. Из желудочка кровь попадает в расширенную начальную часть брюшной аорты (луковицу аорты). Из сердца венозная кровь попадает по брюшной аорте к жабрам, артериальная кровь собирается в спинную аорту.

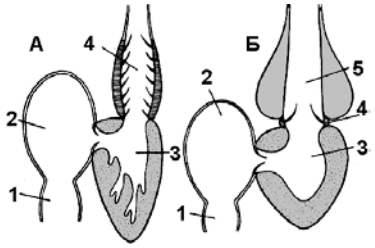


Рис. 141. Схема строения сердца рыб.
А — сердце хрящевых рыб, Б — сердце костистых рыб:

1 — венозный синус; 2 — предсердие; 3 — желудочек; 4 — артериальный конус с клапанами (у костистых рыб редуцирован); 5 — луковица аорты.

К голове и передней части туловища кровь движется по сонным артериям, в заднюю часть тела — по непарной спинной аорте, которая проходит под позвоночником. От всех органов венозная кровь по сосудам попадает в общий венозный синус.

- *Выделительная система*. Рыбы имеют парные туловищные почки, которые находятся в полости тела над плавательным пузырем (рис. 142) — темно-красные лентовидные образования, плотно прилегающие к позвоночнику. Очищенная кровь возвращается в кровеносную систему через почечную вену, продукты обмена по мочеточникам попадают в мочевой пузырь и через мочевыделительное отверстие выводятся наружу.
- *Нервная система*. Большие полушария отвечают только за обоняние, нервного вещества в крыше мозга нет. Промежуточный мозг мал. Средний мозг имеет зрительные бугры и хорошо развит . Мозжечок развивается в зависимости от степени подвижности рыбы. Продолго-

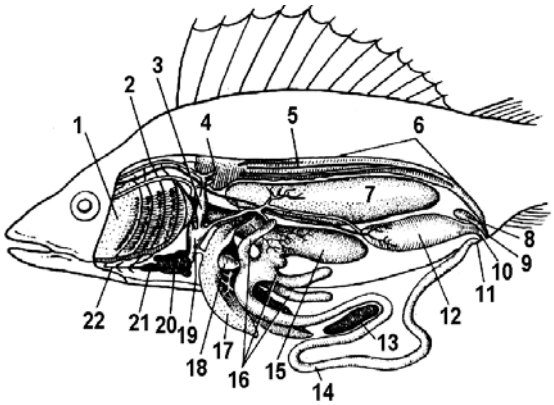


Рис. 142. Строение рыбы:

1 — жабры; 2,4 — передняя и задняя кардиальные вены; 3 — кювьеров проток; 5 — спинная аорта; 6 — туловищная почка; 7 — плавательный пузырь; 8 — мочевой пузырь; 9 — мочевое отверстие; 10 — половое отверстие; 11 — анус; 12 — яичник; 13 — селезенка; 14 — кишка; 15 — желудок; 16 — слепые выросты кишечника; 17 — печень; 18 — желчный пузырь; 19 — венозный синус; 20 — сердце; 21 — луковица аорты; 22 — брюшная аорта.

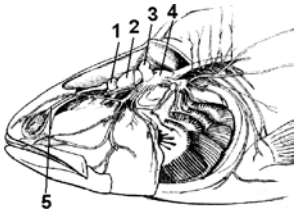


Рис. 143. Головной мозг рыбы:

1 — передний мозг; 2 — средний мозг, зрительные доли; 3 — мозжечок; 4 — продолговатый мозг; 5 — обонятельный нерв.

ватый мозг переходит в спинной (рис. 143) От головного мозга отходит 10 пар черепномозговых нервов. Такое строение головного мозга обеспечивает образование условных рефлексов и сложное поведение рыб. В течение жизни у них легко образуются рефлексы на зрительные, слуховые, обонятельные раздражители. Спинной мозг проходит в спинномозговом канале позвоночника.

Глаза имеют плоскую роговицу и круглый хрусталик. Аккомодация осуществляется за счет передвижения хрусталика относительно сетчатки. Большинство рыб хорошо видят на расстоянии до 1 м, но некоторые — до 10-12 м. Рыбы хорошо слышат и способны издавать звуки. «Переговариваются» между собой они с помощью плавательного пузыря, с помощью звуков, издаваемых жаберными крышками, челюстями, зубами, трением плавников. Внутреннее ухо — перепончатый лабиринт с тремя полукружными каналами; улитка, характерная для наземных позвоночных, еще отсутствует. Органы вкуса представлены вкусовыми почками, которые находятся в ротовой полости и на поверхности тела.

Характерна боковая линия — канал, проходящий по бокам тела и сообщающийся с наружной средой с помощью отверстий, проходящих сквозь чешую. На дне канала находятся рецепторы, воспринимающие тонкие изменения давления воды. Это помогает ориентироваться в темноте, чувствовать приближение других обитателей воды и подводных предметов.

▣ *Размножение и развитие*. Рыбы раздельнополы, гермафродитные виды встречаются крайне редко. У самок развиваются парные яичники, у самцов — семенники. У гермафродитов гонады функционируют то как семенники, то как яичники, поэтому самооплодотворения не происходит.

В оплодотворенной икринке происходит развитие эмбриона. Развитие рыб происходит с превращением, из икринки выходит личинка, которая некоторое время не питается, используя запасы питательных веществ желточного мешка, затем переходит к активному питанию.

Обычно речные рыбы на нерест поднимаются вверх по реке, поближе к тем местам, где они появились сами. Проходные рыбы (рыбы, обитающие в морях и океанах, а нерестящиеся в реках) собираются в большие стаи и идут к местам нереста, преодолевая огромные расстояния.

У большинства рыб оплодотворение наружное, характерна громадная плодовитость, когда самка выметывает сотни тысяч икринок (самка трески — до 10 млн., луна-рыба — до 300 млн.). Чем меньше откладывается икры, тем больше развита забота о потомстве. Например, самец трехиглой колюшки строит из водных растений гнездо в форме шара с двумя отверстиями, самки откладывают несколько десятков икринок, и самец около 2 недель охраняет гнездо, нападая даже на крупных рыб. Около гнезда он располагается так, что грудными плавниками создает ток воды над икрой для лучшей ее аэрации. Интересна забота о потомстве у *иглы-рыбы*: самка откладывает икру самцу на брюшную сторону, у него образуются складки, которые прикрывают икру. У *морского конька* складки срастаются, образуется яйцевой мешок, в котором развивается икра. В складках развивается сеть капилляров, которые снабжают икринки кислородом.

У некоторых видов рыб оплодотворение внутреннее, и икра остается в половых путях самки. Развивающийся эмбрион питается только за счет питательных веществ в желтке икринки, такое развитие называется *яйцеживорождением*. Яйцеживорождение наблюдается у самых популярных аквариумных рыбок — *гуппи, меченосцев*.

Надкласс Наземные позвоночные (Tetrapoda)
Класс Земноводные (Amphibia)

21.7. Характеристика класса

Земноводные — первые позвоночные животные, вышедшие на сушу, но не потерявшие связи с водной средой. Размножение происходит в воде, имеется водная рыбообразная личинка. Кроме того, тесная связь с во-

дой характерна для большинства видов земноводных и во взрослом состоянии, поэтому они имеют приспособления к жизни и в воде, и на суше.

- *Покровы* представлены кожей, мягкой, голой, проницаемой для газов и воды.
- *Скелет и мышцы*. В скелете происходит ряд преобразований, связанных с наземным образом жизни. Обособляются шейный и крестцовый отделы позвоночника, имеющие по одному позвонку. Череп, с помощью двух мыщелков, подвижно причленяется к шейному позвонку. Из парных плавников пресноводных кистеперых рыб для передвижения по суше формируются конечности, представляющие собой систему рычагов. Мускулатура утрачивает метамерное строение, представлена множеством отдельных мышц.
- *Дыхательная система*. Дыхательная система амфибий интересна тем, что в процессе развития происходит переход от жаберного дыхания к легочному. Большое значение имеет кожное дыхание. Дыхательные пути развиты слабо.
- *Кровеносная система*. Так как появились легких, возникает легочный (малый) круг кровообращения. Сердце амфибий становится трехкамерным, от него отходят три пары артериальных дуг. Обмен веществ еще не очень интенсивный, земноводные не способны поддерживать постоянную температуру тела, относятся к *пойкилотермным* животным.
- *Нервная система*. В головном мозге увеличиваются и полностью разделяются большие полушария переднего мозга. Средний мозг и мозжечок развиты незначительно. От головного мозга отходит 10 пар черепномозговых нервов.

  Жизнь в воздушной среде привела к появлению ряда особенностей в органах чувств. За счет выпуклой роговицы и уплощенного хрусталика улучшается аккомодация. Для предохранения глаз от засорения и высыхания у амфибий появляются подвижные веки и мигательные перепонки. Для восприятия звуков в воздушной среде появляются *барабанная перепонка*, за ней — воздушная полость среднего уха и одна слуховая косточка — *стремечко*, которая проводит колебания к внутреннему уху. *Евстахиевой трубой* полость среднего уха сообщается с ротовой полостью. Появляются *хоаны*, внутренние ноздри, носовые ходы становятся сквозными.
- *Многообразие*. В современной фауне насчитывается более 4000 видов земноводных, которых разделяют на отряды Бесхвостые (Anura), Хвостатые (Caudata) и Безногие (Apoda).
- *Выходу земноводных на сушу способствовали следующие ароморфозы: 1. Появились легкие и легочное дыхание. 2. Усложнилась кровеносная система, развился легочный круг кровообращения, т. е. у амфибий два круга кровообращения — большой и малый. Сердце стало трехкамерным. 4. Сформировались парные, пятипалые конечности, представляющие собой систему рычагов с шарнирными суставами и предназначенные для передвижения по суше. 5. Появился шейный отдел в позвоночнике, обеспечивший движение головы, и крестцовый отдел, место прикрепления тазового пояса. 6. Появились среднее ухо, веки, хоаны.*

21.8. Строение и жизнедеятельность



Рис. 144. Лягушка травяная (Rana temporaria).

У хвостатых земноводных удлиненное тело, длинный хвост, есть конечности. Бесхвостые имеют уплощенное в спинно-брюшном направлении короткое тело, хвост отсутствует. У Безногих удлиненная червеобразная форма тела с многочисленными кольцевидными складками голой кожи, конечностей нет, хвост короткий.

Покровы представлены многослойным эпидермисом и дермой. Кожа мягкая, голая, проницаемая для газов и воды и пронизанная сетью кровеносных

сосудов. Она функционирует у земноводных как дополнительный орган дыхания, поэтому содержит многочисленные железы, постоянно выделяющие слизь. Увлажнение кожи связано с тем, что газообмен между организмом и средой может происходить только через водную пленку. Кроме слизистых, имеются еще и ядовитые железы.

Скелет и мускулатура. С особенностями внутреннего строения познакомимся на примере травяной лягушки (рис. 144). Скелет лягушки, как и у всех позвоночных животных, разделяют на четыре отдела: осевой скелет, скелет черепа, скелет конечностей и скелет поясов конечностей.

Осевой скелет представлен позвоночником, у которого в дополнение к *туловищному* и *хвостовому* отделам, свойственным рыбам, появились *шейный* и *крестцовый* отделы. Череп лягушки подвижно сочленяется с единственным шейным позвонком при помощи двух мыщелков, что обеспечивает движение головы в вертикальной плоскости (в горизонтальной плоскости голова двигаться не может). Число позвонков туловищного отдела может быть различным, наибольшее количество — у безногих земноводных (более

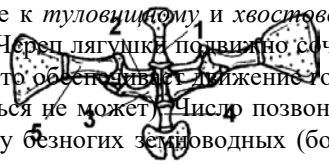


Рис. 145. Плечевой пояс лягушки:

1 — предгрудинник; 2 — ключица; 3 — коракоид (воронья кость); 4 — грудина; 5 — лопатка и надлопаточный хрящ.

ста). Меньше всего позвонков в туловищном отделе у бесхвостых земноводных, у лягушки их семь. Ребер у лягушки нет, но у хвостатых земноводных на позвонках туловищного отдела развиваются короткие верхние ребра, а у безногих — настоящие ребра. Крестцовый отдел включает в себя один позвонок, несущий на себе длинные поперечные отростки, к которым причленяются подвздошные кости таза. Хвостовой отдел лягушки оканчивается хвостовой костью — *уростилем* — косточкой, которая представляет собой несколько позвонков, слившихся в процессе эмбрионального развития. В связи с выходом на сушу произошли изменения в черепе, а также редукция жабр и жаберного аппарата.

Поскольку удельный вес тела на суше существенно больше, чем в воде, у земноводных возникают конечности, разделенные на подвижно соединенные отделы. Такое строение существенно уменьшает усилия, затрачиваемые для поддержания и перемещения тела в наземных условиях. Передние конечности, обычно четырехпалые (первый палец редуцирован), состоят из трех отделов: *плечо* — плечевая кость, *предплечье* — сросшиеся лучевая и локтевая кости и *кисть*, представленная косточками запястья, пясти и фалангами пальцев.

Задние конечности состоят из трех отделов: *бедра*, *голени* и *стопы*. Бедро состоит из бедренной кости, голень — из сросшихся большой и малой берцовых костей, стопа — из костей предплюсны, плюсны и фаланг пальцев.

Плечевой пояс (рис. 145) лягушки широким полукольцом опоясывает тело и закрепляется в мускулатуре. Он представлен несколькими парными костями: лопатками, заканчивающимися широкими надлопаточными хрящами, вороньими костями и ключицами, а также одной непарной костью — грудиной (рис. 146). Тазовый пояс состоит из трех парных, сросшихся в связи с большими нагрузками костей: подвздошных, лобковых и седалищных. С помощью подвздошных костей тазовый пояс прикреплен к поперечным отросткам крестцового позвонка.

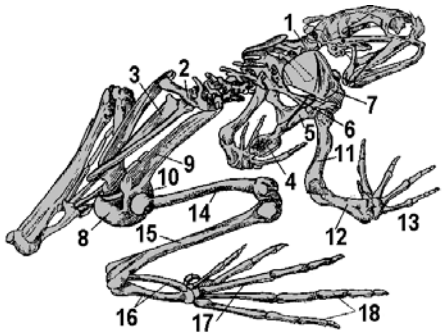


Рис. 146. Скелет лягушки:

1 — шейный позвонок; 2 — крестцовый позвонок; 3 — уростиль; 4 — грудина; 5 — воронья кость (коракоид); 6 — ключица; 7 — лопатка; 8 — седалищная кость; 9 — подвздошная кость; 10 — лобковый хрящ; 11 — плечевая кость; 12 — предплечье (лучевая и локтевая кости); 13 — кисть; 14 — бедренная кость; 15 — кости голени (большая и малая берцовые); 16 — предплюсна; 17 — плюсна; 18 — фаланги пальцев.

В связи с более сложными движениями, мышечная система у амфибий устроена значительно сложнее, чем у рыб. Развивается мощная и сложно организованная мускулатура передних и задних конечностей. Метамерия мускулатуры (сегментированное строение), характерная для рыб, у земноводных нарушается, строение мышечной системы становится более дифференцированным.

▣ *Пищеварительная система* характеризуется приобретением некоторых особенностей, связанных с наземным образом жизни. В отличие от рыб, у земноводных развиваются слюнные железы, протоки которых открываются в ротоглоточную полость. Кроме того, появляется язык, обладающий собственной мускулатурой и принимающий участие в захватывании и удержании пищи.

Язык расположен на дне ротоглоточной полости и может иметь разную форму. У лягушки задняя часть языка способна выбрасывать-

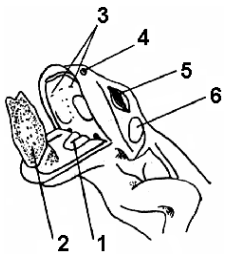


Рис. 147. Голова лягушки:

1 — гортанная щель; 2 — язык; 3, 4 — внутренние и наружные ноздри соответственно; 5 — глаза; 6 — барабанная перепонка.

ся вперед и служит орудием для ловли мелких животных (рис. 147). Удерживать пищу помогают также находящиеся на верхней челюсти мелкие зубы, имеющие коническую форму и несколько загнутые назад вершины; проталкиванию пищевого комка способствуют глазные яблоки, которые отделены от ротоглоточной полости лишь тонкой слизистой оболочкой и могут с помощью специальных мышц втягиваться внутрь ротоглотки.

Пища из ротоглотки по короткому пищеводу попадает в желудок. Кишечник относительно длиннее, чем у рыб, и состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего. Прямая кишка кишечника открывается в клоаку. Крупная *печень* секретирует желчь, которая накапливается в желчном пузыре и через протоки попадает в переднюю часть тонкой кишки (так называемая *двенадцатиперстная кишка*), туда же впадают протоки *поджелудочной железы*.

▣ *Дыхательная система*. Личинки земноводных дышат при помощи ветвистых наружных жабр, которые после метаморфоза исчезают у большинства видов. У взрослых амфибий газообмен происходит через кожу и легкие. Значение кожного дыхания очень велико, например, у зеленой лягушки через кожу поступает 51% кислорода и выделяется 86% углекислого газа.

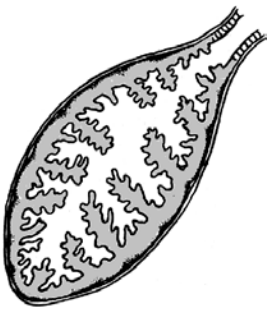


Рис.148. Схема строения легкого лягушки.

Легкие земноводных представляют собой полые мешки с более или менее выраженным ячеистым строением (рис. 148). Поверхность легких очень невелика, и отношение ее к поверхности кожи равно 2:3. Дыхательные пути тоже развиты слабо. У лягушки они представлены всего лишь короткой *трахейно-гортанной* камерой, а у представителей хвостатых — длинной трубкой — *трахеей*. Так как грудная клетка отсутствует, механизм дыхания — примитивного нагнетательного типа. Вдох осуществляется через ноздри, при опускании дна ротовой полости, затем ноздри закрываются клапанами, дно ротовой полости снова поднимается, и воздух проталкивается в легкие. Выдох происходит при помощи брюшной мускулатуры. Кроме легких, дополнительный газообмен осуществляется в ротовой полости, стенка которой пронизана сетью капилляров.

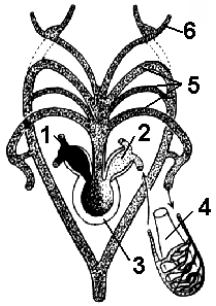


Рис. 149. Схема строения сердца и артериальных дуг:

1 — правое предсердие; 2 — левое предсердие; 3 — желудочек; 4 — легкое; 5 — артериальные дуги; 6 — сонные артерии.

▣ *Кровеносная система* разделена на два круга кровообращения: большой и малый (легочный). Сердце трехкамерное, образовано двумя предсердиями и одним желудочком. В левое предсердие от легких по легочным венам поступает артериальная кровь, а в правое предсердие — смешанная, так как в полые вены от внутренних органов поступает венозная кровь, а кожные вены приносят артериальную кровь (рис. 149).

В желудочке кровь смешивается лишь частично, благодаря наличию специальных разделительных механизмов (различные выросты и спиральный клапан артериального конуса).

Большой круг кровообращения. Из желудочка кровь поступает в артериальный конус, разветвляющийся далее на три пары артериальных сосудов. При сокращении желудочка в сначала выталкивается венозная кровь, которая заполняет первые две пары артерий. Кровь с максимальным содержанием кислорода поступает в третью пару артерий, от которой отходят сонные артерии, снабжающие кровью головной мозг. Дуги аорты, описав полукруг, сливаются вместе и образуют общий ствол спинной аорты, снабжающий смешанной кровью внутренние органы. Затем венозная кровь (от внутренних органов по полым венам) и артериальная (по кожным венам) попадают в правое предсердие.

Легочные артерии несут бедную кислородом кровь к легким, где происходит газообмен, затем по легочным венам артериальная кровь попадает в левое предсердие — это *малый круг кровообращения*. От каждой легочной артерии отходят крупные ответвления — кожные артерии, несущие кровь к коже, где она окисляется, а затем попадает в правое предсердие.

Эритроциты у земноводных крупные, двояковыпуклые, имеют ядро. Обмен веществ выше, чем у рыб, но не достаточно высок для поддержания постоянной температуры тела, поэтому земноводных относят к пойкилотермным животным.

▣ *Нервная система и органы чувств*. Головной мозг земноводных, как и у всех позвоночных животных, состоит из пяти отделов: передний, промежуточный, средний мозг, мозжечок и продолговатый мозг. По сравнению с рыбами, у амфибий увеличились относительные размеры переднего мозга и произошло полное разделение его полушарий. Кроме того, увеличилось количество нервных клеток (серого вещества),

которые, однако, содержатся в глубинных слоях переднего мозга и отсутствуют на его поверхности. Средний мозг относительно небольшой, а мозжечок недоразвит вследствие малой подвижности и однообразных движений. Продолговатый мозг переходит в спинной.

Орган слуха. Помимо внутреннего уха, имеющегося и у рыб, у амфибий развито среднее ухо, в полости которого находится стремечко — слуховая косточка, впервые появившаяся у позвоночных.

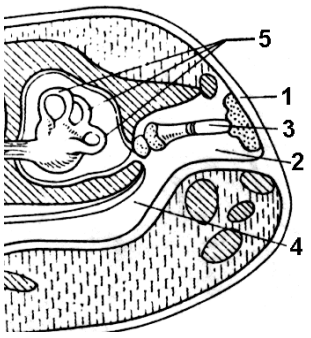


Рис 150. Поперечный разрез через голову лягушки в области уха:

1 — барабанная перепонка; 2 — полость среднего уха; 3 — стремя; 4 — евстахиева труба; 5 — полукружные каналы.

Для передачи звуковых колебаний стремечко одним концом упирается в барабанную перепонку, отделяющую полость среднего уха от внешней среды (рис. 150), а другим — в овальное окно, представляющее собой истонченный участок перегородки между средним и внутренним ухом. Полость среднего уха соединяется с ротовой полостью узким каналом — *евстахиевой трубой*, это необходимо для того, чтобы внешнее и внутреннее давления на барабанную перепонку были одинаковы, что предохраняет перепонку от разрыва.

Орган зрения необходим амфибиям для рассматривания предметов, прежде всего на суше. Приспособления, необходимые для этого, выражаются в выпуклой форме роговицы и в хрусталике, имеющем форму двояковыпуклой линзы (в отличие от рыб, у которых шарообразный хрусталик). Кроме того, для защиты глаз от засорения и высыхания у амфибий появляются подвижные веки, мигательные перепонки, железы, увлажняющие роговицу. Аккомодация происходит, как и у рыб, лишь за счет перемещения хрусталика.

Орган обоняния земноводных расположен в парных обонятельных капсулах, которые с внешней средой сообщаются наружными ноздрями, а с ротоглоточной полостью — *хоанами*, таким образом, описанная система служит не только для восприятия запахов, но и для дыхания.

Боковая линия свойственна всем личинкам амфибий и расположена в коже, но не в углубленном канале, как у рыб, а поверхностно. У взрослых форм боковая линия сохраняется только у водных хвостатых земноводных и некоторых бесхвостых, также водных.

▣ *Выделительная система,* как и у рыб, представлена двумя туловищными почками, функция которых — выведение избытка воды. Основной продукт выделения — мочевина. По мочеточникам моча поступает в клоаку, а затем в мочевой пузырь. После его наполнения моча выводится снова в клоаку, а затем наружу. У самцов мочеточник выполняет еще одну функцию — функцию семяпровода.

Амфибии — *гиперосмотические* животные по отношению к пресной воде. Вследствие этого вода постоянно поступает в организм *через кожу*, которая не имеет механизмов, препятствующих этому, как у других наземных позвоночных. Морская вода гиперосмотична по отношению к осмотическому давлению в тканях земноводных, вода через кожу уходит из организма. Это самая важная причина, вследствие которой земноводные не могут жить в морской воде и погибают в ней от обезвоживания.

▣ *Размножение и развитие*. Половые различия между самками и самцами амфибий чаще всего выражены слабо. У большинства бесхвостых самцы несколько мельче самок. Самцы тритонов имеют яркую брачную окраску. Имеются также и изменения морфологического характера, например, у самца гребенчатого тритона в период размножения разрастается кожистая оторочка на спине и хвосте, а у самцов бесхвостых амфибий на внутренней стороне передних лапок образуется брачная мозоль.

Оплодотворение может быть как внутренним, так и наружным. Развитие земноводных происходит с метаморфозом, то есть из яиц, которые обычно развиваются в воде, появляются личинки. Они питаются отличным от рациона взрослых кормом и отличаются от взрослых некоторыми рыбообразными чертами строения.

Половые органы самца лягушки представлены парными семенниками. Семявыносящие канальцы впадают в мочеточник (*вольфов канал*). Оплодотворение у лягушки наружное, соответственно, копулятивные органы у самца отсутствуют.

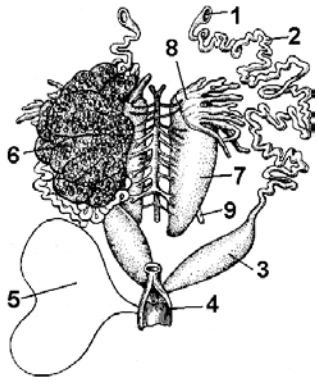


Рис. 151. Мочеполовая система самки лягушки:

1 — воронка яйцевода; 2 — яйцевод (мюллеров канал); 3 — матка; 4 — клоака; 5 — мочевой пузырь; 6 — яичник; 7 — почка; 8 — жировое тело; 9 — мочеточник.

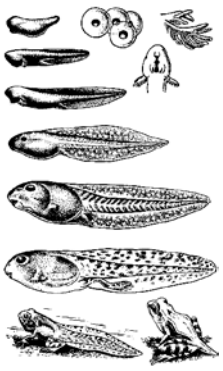


Рис.152. Развитие лягушки.

Половая система самки представлена парными яичниками и яйцеводами (*мюллеровыми каналами*), которые имеют вид сильно извитых трубок, одним концом впадающих в клоаку, а на другом несущих воронки, в которые попадают яйцеклетки (рис. 151).

Желток в яйце распределен неравномерно, он сконцентрирован на нижнем *вегетативном плюсе* более светлого цвета. Противоположный (*анимальный полюс*) яйца содержит пигмент, придающий ему более темную окраску, что служит для лучшего прогревания.

Яйцо испытывает полное и неравномерное дробление. Через 8—10 суток после оплодотворения зародыш лягушки прорывает яйцевые оболочки и в виде личинки — головастика — выходит наружу.

Первоначально головастик имеет рыбообразное строение: у него нет парных конечностей, единственным органом передвижения является хвост с хорошо развитой перепонкой. Органами его дыхания являются 2—3 пары наружных жабр (рис. 152), хорошо развита боковая линия, есть хорда, четыре артериальные дуги. На этом этапе развития у головастика двухкамерное сердце и только один круг кровообращения, как у рыб.

При дальнейшем развитии наружные жабры атрофируются и формируются жаберные щели с лепестками, которые также затем исчезнут по мере формирования легких. Параллельно с этим происходят и другие процессы: исчезает боковая линия, атрофируется хвост, развиваются парные конечности, исчезает хорда, укорачивается кишечник. Головастик переходит с растительной пищи на животную, свойственную взрослым особям, превращается в лягушонка.

Отряд Хвостатые амфибии (Caudata). Наиболее древняя и относительно немногочисленная группа амфибий — около 340 видов. Распространены большей частью в умеренном поясе западного и восточного полушарий. Туловище удлиненное, округлое, с длинным хвостом, сохраняющимся всю жизнь. Передние и задние конечности одинаковой длины, поэтому они передвигаются ползанием или хождением. Предплечье и голень имеют типичное строение и состоят из двух костей, локтевой и лучевой, большой и малой берцовых. Черты внутреннего строения являются наиболее примитивными для класса в целом. У наиболее примитивных форм в течении всей жизни сохраняется зачаточная хорда. Есть зачаточные верхние ребра.

Некоторые представители, например *протей*, сохраняют наружные жабры в течение всей жизни. Велика роль кожного дыхания. Отсутствует полость среднего уха и барабанная перепонка, у некоторых видов пожизненно сохраняется боковая линия. Оплодотворение у большинства видов внутреннее, самка захватывает клоакой слизистые мешки со сперматозоидами (сперматофоры).

У некоторых наблюдается процесс размножения в личиночной стадии — *неотения.* Это явление наиболее известно на примере *аксолотля,* земноводного Северной Америки, который способен к размножению, но на самом деле является личиночной стадией *амбистомы*.

Отряд Бесхвостые амфибии (Anura). Бесхвостые — наиболее высокоорганизованная и многочисленная группа амфибий, насчитывающая, в настоящее время, 2900 видов. При всем разнообразии видов, внешнее строение довольно однообразное, что связано с передвижением прыжками. Форма тела укороченная, клинообразная. Задние конечности удлиненны, в них появляется новый отдел, «*вторичная голень*», образованный за счет удлинения двух костей предплюсны. Необходимо отметить, что парные кости в голени и предплечье срослись для лучшей опоры при передвижении по суше.

Отряд разделен на 19 семейств, наиболее известными из которых являются: семейство Круглоязычные (жерлянки), семейство Пиповые (шпорцевая лягушка, суринамская пипа), семейство Чесночницы (обыкновенная чесночница), семейство Настоящие жабы (серая и зеленая жабы), семейство Квакши (обыкновенная квакша), семейство настоящие лягушки (озерная и прудовая лягушки).

Класс Пресмыкающиеся (Reptilia)

21.9. Характеристика класса

Рептилии — это первые настоящие первичноназемные позвоночные, лишь некоторые из которых вторично вернулись в водную среду обитания. Заселяют все климатические области земного шара, за исключением приполярных.



- *Покровы*. Кожа сухая, желез почти нет, формируются различные роговые образования — чешуйки, щитки.
- *Скелет*. Хорошо развит шейный отдел, есть ребра, у большинства формируется настоящая грудная клетка — ребра причленяются к грудине. Конечности расположены по бокам туловища, а не под ним.
- *Кровеносная сис*тема. Сердце трехкамерное, с неполной перегородкой в желудочке, два круга кровообращения.
- *Дыхательная система*. Дыхание исключительно легочное. Формируются настоящие дыхательные пути — трахея, бронхи.
- *Выделительная система*. Туловищные почки заменяются у рептилий на тазовые, которые более эффективно сохраняют воду в организме.
- *Размножение и развитие*. Оплодотворение внутреннее, развитие идет без метаморфоза. Формируются яйцевые и зародышевые оболочки. Для яиц характерно большое количество желтка.
- *Многообразие.* В настоящее время начитывается более 7000 видов рептилий. Среди современных пресмыкающихся выделяют 4 отряда: чешуйчатые, крокодилы, черепахи и клювоголовые.
- *Решающими ароморфозами, позволяющими полностью перейти к жизни на суше, стали: 1. Ороговевание верхнего слоя эпидермиса, появление роговых чешуй, препятствующих испарению воды. 2. Усложнение легких и дыхательных путей в результате отказа от кожного дыхания;3. Появление в желудочке сердца перегородки; 4. Внутреннее оплодотворение; 5. Появление защитных оболочек вокруг зародыша (зародышевых оболочек) и яйцевых оболочек, обеспечивающих зародыш необходимым количеством питательных веществ и дающих возможность развиваться эмбриону на суше внутри яйца.*

21.10. Строение и жизнедеятельность

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

  В шейном отделе рептилий, по сравнению с амфибиями, наблюдается значительно большее количество позвонков, например, у ящерицы их восемь. От позвонков грудного отдела отходят ребра, соединенные с грудиной и образующие грудную клетку. Грудную клетку имеют большинство пресмыкающихся (за исключением змей, у которых нет грудины). Поясничные позвонки не несут ребер. Но у некоторых животных, например у прыткой ящерицы, все позвонки от шейного отдела до крестцового имеют ребра, в таком случае выделяют один пояснично-грудной отдел. Он состоит из 22 позвонков и соответственно 22 пар ребер, но только первые пять пар из них присоединены к хрящевой грудине и образуют таким образом настоящую грудную клетку.

  Крестцовый отдел состоит из двух позвонков, к их поперечным отросткам причленяются подвздошные кости таза. Хвостовой отдел ящерицы составляют несколько десятков позвонков. Тела позвонков разделены на две половины поперечной неокостеневающей связкой. Хорошо известное явление *аутотомии* хвоста ящерицы любопытно тем, что разлом происходит не между позвонками, а посередине позвонка на месте прослойки. Отброшенный хвост извивается, привлекая внимание хищника, что дает шанс ящерице скрыться. Впоследствии происходит регенерация хвоста, но он будет отличаться по размерам и окраске.

  Череп характеризуется почти полным окостенением первичного, хрящевого черепа. Делится на два отдела: мозговой и лицевой. К мозговому отделу относятся кости мозговой коробки, а к лицевому — кости верхних и нижних челюстей. Так же как и у амфибий, у рептилий одна слуховая косточка — стремечко.

  Конечности расположены по бокам тела, туловище приподнято над землей. Передние конечности состоят из трех отделов: плечо — плечевая кость, предплечье — лучевая и локтевая кости и кисть, представленная костями запястья, пясти и фалангами пальцев. Задние конечности также представлены тремя отделами: бедром — бедренная кость, голенью — большая и малая берцовые кости и стопой, состоящей из предплюсны, плюсны и фаланг пальцев (рис. 153).

  Плечевой пояс по строению схож с таковым у амфибий. Спинную часть составляют парные лопатка и надлопаточный хрящ, а парные вороньи кости, соединенные с грудиной, и лежащие спереди от них ключицы образуют брюшную часть пояса передних конечностей.

Тазовый пояс состоит из трех пар костей: подвздошных, седалищных и лобковых, лобковые и седалищные кости соединены между собой, образуя кольцо. В результате тазовый пояс рептилий значительно более прочный, чем у амфибий.

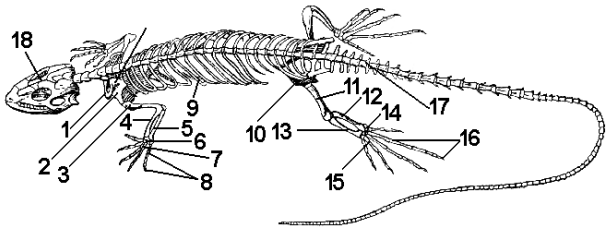


Рис. 153. Скелет ящерицы:

1 — ключица; 2 — лопатка; 3 — плечевая кость; 4 — лучевая кость; 5 — локтевая кость; 6 — запястье; 7 — пясть; 8 — фаланги пальцев; 9 — ребра; 10 — таз; 11 — бедренная кость; 12 — большая берцовая кость; 13 — малая берцовая кость; 14 — предплюсна; 15 — плюсна; 16 — фаланги пальцев; 17 — позвоночник; 18 — череп.

Мускулатура. Мышечная система рептилий более дифференцирована, метамерное строение мускулатуры почти не сохраняется. Появляется межреберная мускулатура, играющая важнейшую роль в механизме дыхания наземных позвоночных.

▣ *Органы пищеварения*. Пищеварительная система устроена сложнее, чем у амфибий, в связи с большей расчлененностью кишечного тракта и появлением некоторых новых образований. На челюстях располагаются мелкие конические зубы, прирастающие к костям, исключением являются крокодилы, зубы которых находятся в альвеолах. У черепах зубов нет вообще и края челюсти прикрыты роговым чехлом.

На дне ротовой полости расположен язык, форма которого может быть различной. Язык у ящериц и змей тонкий и часто раздвоенный на конце, служит органом осязания и вкуса. Язык хамелеона имеет утолщение на конце, может далеко выбрасываться и является специальным приспособлением для добывания пищи. Пища из ротовой полости попадает в глотку, затем по пищеводу поступает в хорошо выраженный, мускулистый желудок. Из желудка пища попадает в кишечник, разделенный на два отдела: тонкую и толстую кишку, на границе которых находится зачаточная слепая кишка. Кишечник открывается в клоаку (рис. 154).

Поджелудочная железа располагается в первой петле кишечника, и ее протоки открываются в начальный отдел тонкого кишечника — двенадцатиперстную кишку. Печень рептилий имеет желчный пузырь, протоки которого открываются примерно в том же месте, что и протоки поджелудочной железы.

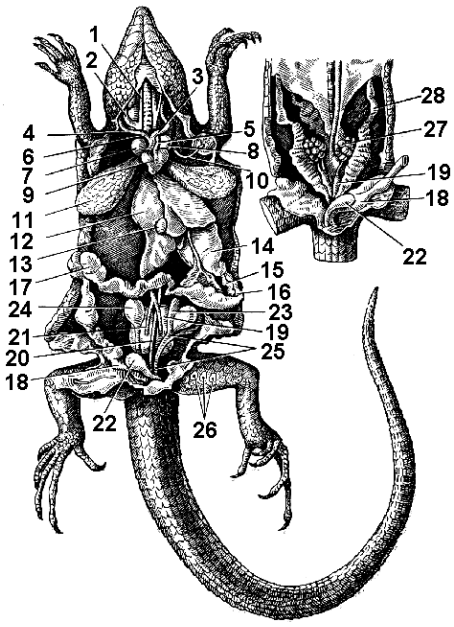


Рис. 154. Внутреннее строение ящерицы:

1,2 — яремные вены; 3,4 — сонные артерии; 5 — левая дуга аорты; 6 — правя дуга аорты; 7 — правое предсердие; 8 — левое предсердие; 9 — желудочек; 10 — подключичная артерия; 11 — легкое; 12 — печень; 13 — желчный пузырь; 14 — желудок; 15 — поджелудочная железа; 16 — двенадцатиперстная кишка; 17 — толстая кишка; 18 — прямая кишка; 19 — почка; 20 — спинная аорта; 21 — выносящие вены почек; 22 — мочевой пузырь; 23 — придаток семенника; 24 — семенник; 25 — семяпровод; 26 — бедренные поры; 27 — яичник; 28 — яйцевод.

▣ *Дыхательная система*. Дыхание происходит только с помощью легких, имеющих ячеистое, у некоторых пресмыкающихся — губчатое строение. Хорошо развиты дыхательные пути. Сначала воздух через гортанную щель попадает в гортанную полость, затем проходит по трахее (ее развитие связано с появлением шеи), разветвляющейся на два бронха, и попадает в легкие.

Форма легких мешкообразная, но ячеистость легких возрастает за счет уменьшения внутреннего пространства и развития сложной системы перегородок, разделяющих полость легких на множество мелких ячеек.

Механизм дыхания иной, чем у амфибий, воздух втягивается в органы дыхания и выталкивается оттуда за счет изменения объема грудной клетки. За изменение объема грудной клетки отвечают межреберные мышцы.

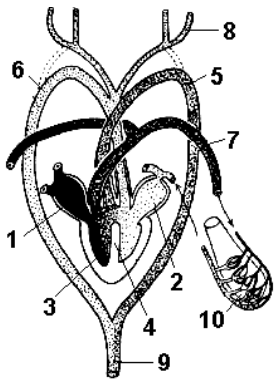


Рис. 155. Схема строения сердца и артериальных дуг у рептилий:

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

▣ *Кровеносная система*. Происходит дальнейшее разделение артериального и венозного кровотока за счет появления неполной перегородки в желудочке сердца (рис. 155). Перегородка частично препятствует смешиванию артериальной и венозной крови. Венозная кровь из правого предсердия попадает в желудочек сердца и перегородкой удерживается в его правой части, артериальная кровь из левого предсердия выбрасывается в левую часть желудочка. При его сокращении происходит частичное смешивание артериальной и венозной крови.

От желудочка самостоятельно отходят три сосуда: *легочная артерия*, несущая венозную кровь к легким, *правая и левая дуги аорты.* Большой круг кровообращения начинается дугами аорты. Правая дуга аорты выходит из левой части желудочка и несет артериальную, насыщенную кислородом кровь. От нее отходят сонные артерии, несущие кровь к головному мозгу, и подключичные артерии, снабжающие кровью передние конечности.

Левая дуга аорты берет свое начало из средней части желудочка и несет смешанную кровь. Обе дуги сливаются в спинную аорту, снабжающую кровью остальные органы. Венозная система схожа с таковой у амфибий: венозная кровь от органов тела собирается в парные передние и задние полые вены, в свою очередь впадающие в правое предсердие.

Малый круг начинается легочной артерией, отходящей от правой стороны желудочка. Венозная кровь доставляется к легким, там происходит газообмен, и артериальная кровь по легочным венам возвращается в левое предсердие.

Хотя кровеносная система совершеннее, чем у амфибий, обмен веществ недостаточен для поддержания постоянной температуры тела, поэтому рептилии не имеют постоянной температуры тела, *пойкилотермны.*

▣ *Нервная система*. Головной мозг рептилий, как и у всех позвоночных животных, состоит из пяти отделов: передний мозг, промежуточный мозг, средний мозг, продолговатый мозг и мозжечок. Полушария переднего мозга относительно крупнее, чем у амфибий, и почти полностью прикрывают промежуточный мозг. Передний мозг выполняет ведущую роль в организации поведения и имеет зачаточную кору из серого мозгового вещества (зачатки *неопаллиума*, новой коры), однако она развита слабо, и большая часть нервных клеток содержится в глубинных слоях мозга.

В связи с активностью и сложностью движений хорошо развит мозжечок. Механические раздражения воспринимаются рептилиями с помощью осязательных волосков, которые располагаются на чешуйках и связаны со скоплениями чувствительных клеток, располагающихся под эпидермисом.



Рис. 156. Обонятельный мешок и якобсонов орган у ящерицы:

1 — преддверие; 2 — дыхательный отдел; 3 — обонятельный отдел; 4 — носоглоточный ход; 5 — якобсонов орган.

Ноздри рептилий соединяются с ротовой полостью при помощи обонятельного хода. У большинства рептилий хорошо развит *якобсонов орган*, представляющий собой парное углубление, расположенное спереди от хоан, в крыше ротовой полости. Считается, что он служит для восприятия запахов пищи, уже находящейся во рту. Кроме того, рептилии способны далеко выдвигать язык, как бы пробуя воздух и окружающие предметы, и переносить мельчайшие их частицы в рот, где они анализируются якобсоновым органом (рис. 156).

Глаза рептилий снабжены подвижными веками, предохраняющими от повреждений и пересыхания. У гекконов и змей верхнее и нижнее веки срослись и стали прозрачными.

Кроме того, развита еще и мигательная перепонка — *третье веко,* прикрывающее глаз из внутреннего угла. Глаза рептилий способны к поворотам в глазнице. Более совершенная аккомодация обеспечивается не только за счет перемещения хрусталика, но и за счет *изменения его кривизны*.

Орган слуха, так же как и у амфибий, представлен внутренним и средним ухом, наружного уха нет. Улитка имеет относительно более крупные размеры, чем улитка земноводных. Колебания барабанной перепонки с помощью слуховой косточки *(стремечка)* передаются на улитку к рецепторам внутреннего уха.

- *Выделительная система*. Туловищные почки амфибий у рептилий заменяются на тазовые, которые уменьшают мочевыделение и более эффективно сохраняют воду в организме. Это связано с тем, что рептилии — сухопутные животные, которым приходится экономить воду. Продуктом выделения почек становится мочевая кислота, так как она не столь ядовита, как аммиак, и не требует большого количества воды для выведения из организма. Почки рептилий, в отличие от амфибий, имеют собственные мочеточники, не связанные с половой системой. Мочеточники впадают в клоаку, куда с брюшной стороны открывается мочевой пузырь.
- *Размножение и развитие*. Размножение рептилий имеет ряд особенностей, связанных с наземным существованием. Оплодотворение только внутреннее, и самцы рептилий (за исключением гаттерии) имеют копулятивные органы. Яйца имеют ряд защитных приспособлений для развития вне воды. Развитие — без метаморфоза, нет личиночной стадии (в отличие от амфибий), и только что вылупившиеся из яйца особи живут в тех же условиях, что и взрослые.

Половые органы самца представлены парными семенниками, лежащими в полости тела по бокам позвоночника. От семенников отходят многочисленные канальцы, формирующие придаток семенника, который, в свою очередь, переходит в семяпроводы. Половые органы самки представлены парными яичниками, открывающимися воронками в полость тела, а противоположным концом — в клоаку. По сравнению с амфибиями, они имеют некоторые морфологические особенности, позволяющие формировать у яйца белковую и скорлуповую *яйцевые оболочки*.

Яйцо чешуйчатых пресмыкающихся покрыто *волокнистой оболочкой*, предохраняющей от механических повреждений, вредных микроорганизмов и пересыхания. Такая защита не совершенна, нормальное развитие яйца возможно только в почве с влажностью не ниже 25%. Зародыш поглощает большую часть воды из окружающей среды через яйцевые оболочки, т. к. собственных водных запасов у него недостаточно. У черепах и крокодилов формируется *белковая оболочка*, являющаяся основным запасом воды для зародыша, вместо волокнистой оболочки появляется *известковая*, не пропускающая воду.

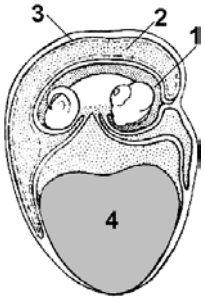


Рис. 157. Зародышевые оболочки:

1 — амнион; 2 — аллантоис; 3 — сероза; 4 — желток.

Яйцо в целом крупнее, чем у амфибий, за счет присутствия желтка, запас питательных веществ которого обеспечивает возможность развития эмбриона без личиночной стадии.

Кроме яйцевых оболочек, при развитии зародыша формируются *зародышевые оболочки* (рис. 157), характерные для амниот: *амнион* с амниотической жидкостью, *сероза (хорион)* и *аллантоис.* Амниотическая оболочка разрастается и замыкает зародыш. Таким образом, формируется амнион, заполненный амниотической жидкостью, в которой плавает зародыш. Аллантоис возникает как вырост задней кишки и имеет вид довольно большого пузыря, который, увеличиваясь, прилегает к скорлуповой оболочке. Он выполняет функции зародышевого мочевого пузыря и является органом дыхания, в его стенках формируется капиллярная сеть, с помощью которой происходит газообмен.

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

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

Отряд Черепахи (Chelonia)

Это наиболее необычная группа рептилий, характерной особенностью которых является наличие панциря. Панцирь состоит из брюшного и спинного щита, связанных сухожильной связкой, либо прочно сращенных костной перемычкой. Спинной щит — *карапакс* — состоит из ребер и большей части позвоночника, слившихся друг с другом и с костными пласти-



нами, образованными кожей. Брюшной щит — *пластрон* — образован также костными пластинами кожного происхождения, слившимися с грудиной и ключицами. Панцирь большинства черепах покрыт роговыми щитками. Кроме того, для черепах характерно отсутствие зубов, их челюсти покрыты роговыми чехлами. В дыхании принимают участие плечевые и тазовые мышцы, т. к. грудная клетка неподвижна. В настоящее время насчитывают около 230 видов черепах.

Отряд Крокодилы (Crocodilia)

Это наиболее высоко организованная группа современных рептилий, приспособленных к полуводному образу жизни. Сердце четырехкамерное. Зубы сидят в альвеолах. Все тело покрыто роговыми щитками, под которыми находятся костные пластины. Ноздри под водой закрываются клапанами. Развивается вторичное небо. Крупные крокодилы опасны для людей. В настоящее время насчитывается около 25 видов крокодилов, обитающих в тропических и субтропических областях обоих полушарий.

Отряд Клювоголовые

Представлен единственным видом — гаттерией (туатарой), обитающей на некоторых островах Новой Зеландии, похожей на ящерицу размером до 75 см. У нее сохранились остатки хорды, развит теменной глаз, отсутствует копулятивный орган, барабанная перепонка и полость среднего уха.

Класс Птицы (Aves)

21.11. Характеристика класса

Класс Птицы включает более 8,6 тысяч видов, которые объединены в 40 отрядов. Тело покрыто перьями, передние конечности превратились в крылья, челюсти образуют клюв, теплокровные яйцекладущие животные. Птицы адаптировались к различным средам обитания, к различным источникам питания и широко расселились по Земле.

- *Покровы*. Кожа тонкая, эластичная, практически лишена желез, есть только копчиковая железа в основании хвоста. Имеют перьевой покров, характерный только для птиц.
- *Скелет и мышцы*. В скелете головы отсутствуют зубы, произошла их замена на роговые чехлы на клюве. Передние конечности превратились в крылья, в стопе появилась цевка и осталось четыре пальца. Кости скелета полые, пневматичные, на грудине образовался мощный киль. Мускулатура дифференцирована сильнее, чем у пресмыкающихся, наиболее хорошо развита мускулатура, приводящая в движение крылья.
- *Пищеварительная система*. Характерно питание самой разнообразной пищей, быстрое пищеварение. Желудок состоит из двух отделов — железистого и мускульного. Пищеварительная система открывается в клоаку.
- *Дыхательная система* крайне своеобразна: небольшие легкие, прирастающие к ребрам и позвоночнику, легочные мешки, двойной газообмен — все эти особенности обеспечивают организм птицы достаточным количеством кислорода.
- *Кровеносная система.* Отличается от кровеносной системы пресмыкающихся четырехкамерным сердцем; артериальный ствол представлен двумя сосудами — легочной артерией и правой дугой аорты.
- *Нервная система*. В головном мозге происходит дальнейшее развитие коры переднего мозга и мозжечка, в связи с полетом усложняются органы чувств, особенно органы зрения.
- *Выделительная система*. Характерно отсутствие мочевого пузыря. Почки тазовые.
- *Размножение и развитие*. В половой системе произошла редукция правого яичника (в связи с полетом и откладыванием крупных яиц), яйца с большим запасом питательных веществ. Птицы насиживают кладку яиц, заботятся о потомстве.
- Произошли птицы от лазающих по деревьям рептилий в результате ряда ароморфозов: *1. Появился перьевой покров, который позволил летать и хорошо сохранял тепло. 2. Произошло превращение передних конечностей в крылья. 3. Венозный и артериальный кровоток полностью разделился в связи с появлением полной перегородки в сердце, которое стало четырехкамерным. Следствием стало резкое увеличение интенсивности обмена веществ, теплокровность. 4. Легкие стали губчатыми, с двойным газообменом при вдохе и выдохе. 5. Произошло дальнейшее развития нервной системы, в первую очередь полосатых тел больших полушарий и мозжечка.*



21.12. Строение и жизнедеятельность

Тело разделяется на голову, шею, туловище, конечности и хвост. На голове находится клюв, состоящий из *надклювья* и *подклювья*, покрытых роговыми чехлами. У основания надклювья находится *восковица* — кожистое утолщение. Глаза очень крупные, за ними, скрытые перьями, находятся слуховые отверстия, ведущие к барабанной перепонке. Шея подвижная, верхние конечности превратились в крылья, на нижних четыре пальца, три направлены вперед, один — назад, пальцы заканчиваются роговыми коготками. Нижняя часть ног покрыта роговыми чешуями.

▣ *Покровы*. Кожа птиц тонкая, состоит из многослойного эпидермиса и дермы, кожных желез почти нет, лишь у основания хвоста имеется копчиковая железа. Жир копчиковой железы используется для смазки оперения, и она особенно развита у водоплавающих птиц, благодаря чему их перья не намокают. У птиц, обитающих в засушливых районах (у дрофы), копчиковая железа отсутствует. Чешуи пресмыкающихся видоизменились в перьевой покров, легкий, прочный и хорошо сохраняющий тепло. Перья являются производными эпидермиса, в их состав входит устойчивый и прочный белок кератин.

Часть пера, погруженная в кожу, называется очином, выше расположены полый стержень и опахало. Опахало образовано роговыми бородками первого порядка, которые отходят от стержня в обе стороны; на них находятся бородки второго порядка с мелкими крючочками, которые закрепляют бородки друг с другом, и образуется легкая и прочная поверхность опахала (рис. 159). Таково строение *контурного* пера птицы. У *пуховых* перьев на коротком стержне находятся длинные и тонкие, не сцепленные крючочками бородки, *пух* не имеет стержня, бородки отходят от общего основания.

На крыльях птицы находятся очень крупные перья, которые получили название *первостепенные* и *второстепенные маховые*. Их наружное опахало узкое, а внутреннее более широкое, это дает возможность воздуху при поднимании крыла проходить между перьями, а при опускании под давлением воздуха образуется единая плоскость крыла. На хвосте находятся *рулевые* контурные перья, все тело покрыто контурными *покровными* перьями.

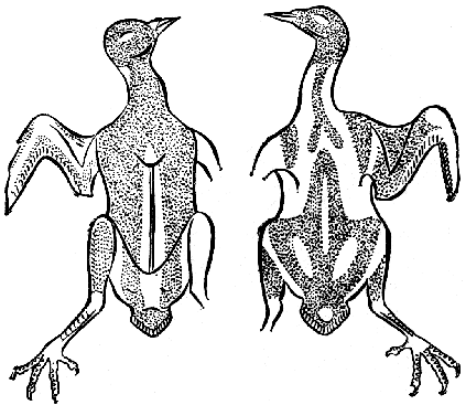


Рис. 158. Птерилии и аптерии голубя с брюшной и спинной стороны

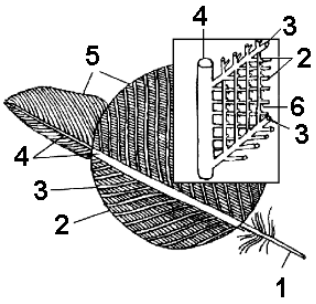


Рис. 159. Схема строения опахала:

1 — очин; 2 — бородки 2-го порядка; 3 — бородки 2-го порядка; 4 — ствол; 5 — опахало; 6 — крючки.

При полете покровные перья придают голубю обтекаемую форму и регулируют теплоотдачу. Активная мышечная работа приводит к нагреванию тела, и возникает необходимость в добавочной теплоотдаче. Для этого служат *аптерии* — участки поверхности тела, лишенные перьев. Оперенные участки называются *птерилиями* (рис. 158).

Окраска оперения у птиц самая различная, может быть покровительственной, может быть очень яркой и играть большую роль в половом отборе.

Перьевой покров периодически заменяется, происходит линька. Обычно линька происходит постепенно, но у некоторых видов (например, у тетеревов, глухарей, уток, гусей и лебедей почти одновременно выпадают маховые перья) может происходить настолько интенсивно, что на некоторое время они теряют способность к полету.

▣ *Скелет и мускулатура*. Скелет легок и прочен из-за тонкости костей и их пневматичности — в костях имеются большие полости. Состоит он из четырех отделов: скелета головы, осевого скелета, скелета конечностей и их поясов.

Скелет головы (череп) имеет мозговой и лицевой отделы. *Мозговой отдел* крупный, сочленяется с позвоночником одним мыщелком, как и у рептилий. В *лицевом отделе* огромные глазницы и вытянутые челюсти, видоизмененные в клюв.

Скелет туловища состоит из *позвоночника* и *грудной клетки*. Позвоночник включает пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Шейных позвонков от одиннадцати до двадцати пяти. Для шейных позвонков характерны седловидные суставы, что обеспечивает большую подвижность шеи (у сов угол поворота головы достигает 270 градусов). Грудных позвонков у голубя пять, поясничных — шесть (сросшихся в сплошную костную пластинку), крестцовых — два.

Задние грудные, поясничные, крестцовые и передние хвостовые срослись в сложный крестец. Хвостовых позвонков всего пятнадцать, средние шесть остались свободными, последние четыре слились, образовав копчиковую кость, вертикальную костную пластинку, к которой прикрепляются хвостовые перья.

Грудная клетка образована ребрами, состоящими из двух косточек, соединенных суставом под углом друг к другу. Благодаря такому строению ребер, грудина может приближаться и отодвигаться по отношению к позвоночнику во время дыхательных движений. На верхней части ребер находятся плоские выросты, накладывающиеся на задние ребра, что увеличивает прочность грудной клетки. У большинства птиц на грудине имеется киль, к которому прикрепляются грудные мышцы, приводящие в движение крылья.

Передние конечности состоят из плечевой кости, предплечье представлено локтевой и лучевой костью, кисть состоит из сросшихся косточек запястья и пясти, образующих общую кость — *пряжку*, и трех пальцев: второго, третьего и четвертого. Скелет задних конечностей представлен бедренными костями, в голени большая и малая берцовые кости срослись, в стопе различают цевку и четыре пальца. Цевка образована сросшимися костями предплюсны и плюсны.

Пояс передних конечностей состоит из парных костей: мощных вороньих, саблевидных лопаток, лежащих на ребрах, и ключиц, которые срослись в нижней части и образовали вилочку, характерную для птиц. Пояс задних конечностей образован парными сросшимися костями: подвздошными, седалищными и лобковыми. Причем таз птиц открытый, седалищные и лобковые кости не срастаются, связано это с откладыванием крупных яиц. В связи с тем, что основная нагрузка при ходьбе приходится на задние конечности, тазовые кости массивные, прочно срастаются с задними грудными, поясничными, крестцовыми позвонками, а также с частью хвостовых позвонков, образуя сложный крестец (рис. 160).

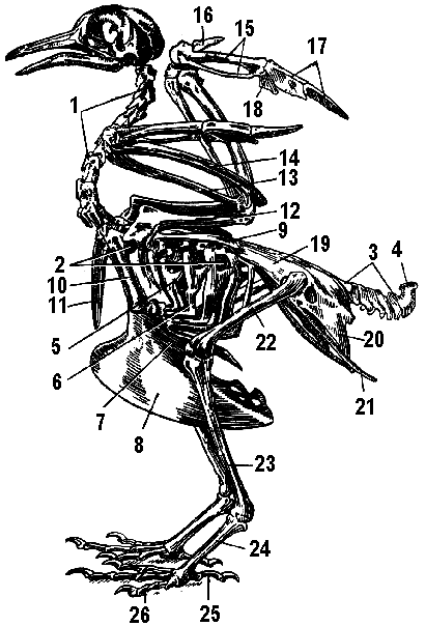


Рис. 160. Скелет голубя:

1 — шейные позвонки; 2 — грудные позвонки; 3 — хвостовые позвонки; 4 — копчиковая кость; 5, 6 — ребра; 7 — грудина; 8 — киль грудины; 9 — лопатка; 10 — коракоид (воронья кость); 11 — ключица (вилочка); 12 — плечевая кость; 13 — лучевая кость; 14 — локтевая кость; 15 — пясть; 16—18 — фаланги пальцев; 19—21 — тазовые кости; 22 — бедренная кость; 23 — кость голени; 24 — цевка; 25, 26 — фаланги пальцев.

Мускулатура птиц развита сильнее, чем у пресмыкающихся. Особенно сильно развиты мышцы, опускающие и поднимающие крылья (грудные и подключичные соответственно), сильно развиты мышцы ног, особенно у бегающих птиц.



- *Пищеварительная система*. Птицы — животные с постоянной температурой тела (гомойотермные), очень высокой интенсивностью обмена веществ. Все современные птицы не имеют зубов, челюсти покрыты роговыми чехлами, и пережевываться пища не может. Клюв имеет самое разное строение, в зависимости от характера пищи. Во рту язык, также приспособленный к различной пище, в ротовую полость открываются слюнные железы. Пища проглатывается и по пищеводу направляется в желудок. У голубя имеется зоб, в котором не только происходит набухание зерен, но в период выкармливания птенцов образуется «птичье молоко» — белая питательная творожистая масса для выкармливания птенцов. Из зоба набухшие зерна по пищеводу отправляются в желудок, в его первый, железистый отдел, где на пищу воздействуют ферменты. Отсутствие зубов компенсируется мускульным отделом желудка, в котором происходит перетирание пищи с помощью роговых стенок желудка. Кроме того, зерноядные птицы заглатывают камешки, которые помогают перетиранию пищи. Из желудка пищевая масса поступает в двенадцатиперстную кишку, где на нее воздействуют ферменты поджелудочной железы и желчь печени.

  Из двенадцатиперстной кишки пища попадает в тонкий кишечник, где завершается переваривание белков, жиров и углеводов. Толстый отдел кишечника короткий и заканчивается клоакой. Прямой кишки нет, фекалии не накапливаются, что уменьшает массу тела. Пищеварение протекает очень быстро.
- *Дыхательная система*. Освоение воздушного пространства привело к совершенно замечательному приспособлению органов дыхания к наиболее полному газообмену и ряду других функций, которые выполняет дыхательная система. Длинная трахея начинается гортанной щелью, в месте разделения трахеи на два бронха находится расширение — нижняя гортань, в которой находятся голосовые перепонки. Бронхи входят в легкие и ветвятся. Веточки бронхов соединяются многочисленными тонкими каналами, от которых отходят множество выступов — бронхиолей, оплетенных капиллярами, альвеолы у птиц отсутствуют.

  Часть бронхов проходит сквозь легкие и образует огромные тонкостенные воздушные мешки. Различают передние и задние воздушные мешки. Газообмен в воздушных мешках не происходит, они выполняют функцию «воздушного насоса», прокачивают воздух через легкие.

  Сами легкие у птиц небольшие и слаборастяжимы. В отличие от мешковидных легких земноводных и ячеистых легких пресмыкающихся, легкие птиц губчатые и, самое главное, приспособлены для *однонаправленного* тока воздуха при вдохе и выдохе.

  При вдохе грудина опускается, вдыхаемый воздух проходит в задние воздушные мешки, оттуда через легкие, в которых происходит газообмен, в передние воздушные мешки. При выдохе воздух выходит из передних воздушных мешков наружу, из задних — проходит через легкие и выводится из организма. Таким образом осуществляется непрерывный однонаправленный поток воздуха через легкие и при вдохе, и при выдохе. Это явление газообмена при вдохе и выдохе получило название *двойного дыхания* (рис. 161).

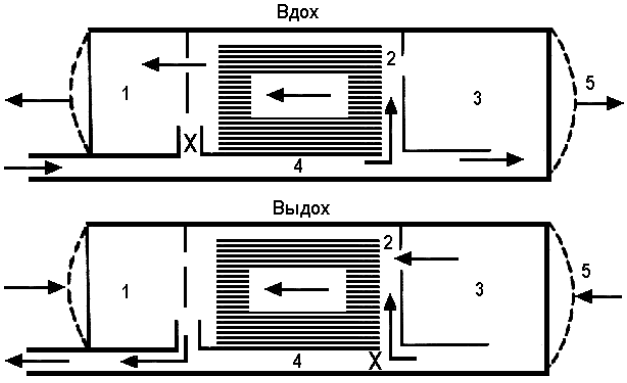


Рисунок 161. Схема направления тока воздуха в дыхательной системе птиц:

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

Кроме однонаправленности движения воздуха, насыщение крови кислородом обеспечивается противоточным движением крови по отношению к движению воздуха. Благодаря этому осуществляется необычайно высокая эффективность газообмена, при которой организм получает достаточное количество кислорода даже на больших высотах.

Другая важная функция воздушных мешков — предохранение организма от перегревания: воздух охлаждает внутренние органы и мускулатуру (теплопродукция в полете в 8 раз больше, чем при покое). Воздушные мешки уменьшают плотность тела, некоторые воздушные мешки даже врастают в полости трубчатых костей. Общий объем воздушных мешков в 10 раз превышает объем легких.

Частота дыхательных движений у голубя в покое в среднем 26, в полете — 400, это связано и с выведением избыточного тепла через органы дыхания. При необходимости происходит так называемая тепловая одышка, это приводит к увеличению теплоотдачи вместе с выдыхаемым воздухом и большему испарению влаги с поверхности дыхательных путей.

▣ *Кровеносная система*. Высокий уровень обмена веществ, теплокровность привели к существенному изменению и кровеносной системы. Сердце становится четырехкамерным, перегородка делит сердце на две части — правую и левую. Каждая часть сердца состоит из предсердия и желудочка. Венозная кровь в правую половину сердца возвращается по полым венам (верхней и нижней) из большого круга кровообращения (рис. 162).

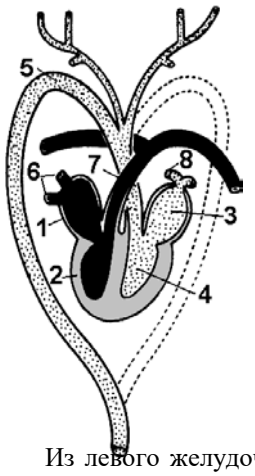


Рис. 162. Схема строения сердца и артериальной дуги у птиц:

1 — правое предсердие; 2 — правый желудочек; 3 — левое предсердие; 4 — левый желудочек; 5 — правая дуга аорты; 6 — полые вены; 7 — легочные артерии; 8 — легочные вены.

Малый круг кровообращения. При сокращении правого желудочка венозная кровь поступает по легочным артериям в легкие, где происходит газообмен, и артериальная кровь по легочным венам возвращается из легочного круга кровообращения в левое предсердие.

Из левого желудочка кровь через *правую дугу аорты* выходит в большой круг кровообращения. От нее отделяются сонные артерии, несущие кровь к голове, подключичные — к верхним конечностям. Правая дуга аорты переходит в спинную аорту, обеспечивая кровью внутренние органы. Затем венозная кровь собирается в полые вены и поступает в правое предсердие.

В отличие от кровеносной системы пресмыкающихся, у птиц кровь из сердца к органам по большому кругу течет не по двум артериям (левая и правая дуги аорты), а только по правой. У эмбрионов птиц закладываются обе дуги аорты, но впоследствии левая дуга аорты редуцируется.

Эритроциты птиц двояковыпуклые, кислородная емкость крови в 2 раза выше, чем у рептилий. Таким образом, кровеносная система обеспечивает метаболические процессы достаточным количеством кислорода, и средняя температура тела у птиц около 42 градусов.

▣ *Нервная система*. В связи с активным образом жизни происходит дальнейшее усложнение нервной системы, особенно головного мозга. В головном мозге увеличиваются большие полушария, но они, как и у пресмыкающихся, представлены, преимущественно, полосатыми телами — разрастаниями дна переднего мозга.

Крыша полушарий развита слабо, имеет гладкую поверхность. Обонятельные доли развиты слабо и примыкают к большим полушариям спереди. Промежуточного мозг прикрыт большими полушариями. В среднем мозге очень сильное развитие получили зрительные бугры, что связано с первостепенным значением зрения в жизни птиц. Мозжечок очень большой, его развитие связано с полетом, требующим быстрой и точной координации движений. От головного мозга отходит 12 пар черепно-мозговых нервов. От спинного мозга отходят спинномозговые нервы, входящие в состав периферической нервной системы.

Из органов чувств на первом месте находится зрение. Птицы имеют очень крупные глазные яблоки, увеличение абсолютных размеров глаз позволяет получить большие размеры изображения на сетчатке, лучше различать его детали.

Аккомодация осуществляется несколькими способами: во-первых, за счет изменения кривизны хрусталика, во-вторых, за счет передвижения хрусталика относительно оптической оси, в-третьих, меняется и кривизна роговицы. В сетчатке находятся зрительные рецепторы: *палочки* и *колбочки*, палочки обеспечивают черно-белое видение, колбочки — цветное.

У птиц, ведущих различный образ жизни, соотношение палочек и колбочек неодинаково, у сов преобладают палочки, у кур — колбочки. Для возбуждения последних нужна большая сила света, поэтому куры в темноте очень плохо видят.

Орган слуха, как и орган зрения, имеет в жизни птиц большое значение. Вокруг слухового отверстия у ряда видов образуется складка кожи, наружный слуховой проход ведет к барабанной перепонке, имеющей большие размеры. Оперение по краям слухового прохода не только прикрывает слуховое отверстие, но и, при изменении положения головы, играет роль рупора, направляющего звуковые волны в слуховое отверстие. В полости среднего уха — единственная слуховая косточка (стремечко), имеется евстахиева труба. Обоняние у большинства птиц развито слабо.

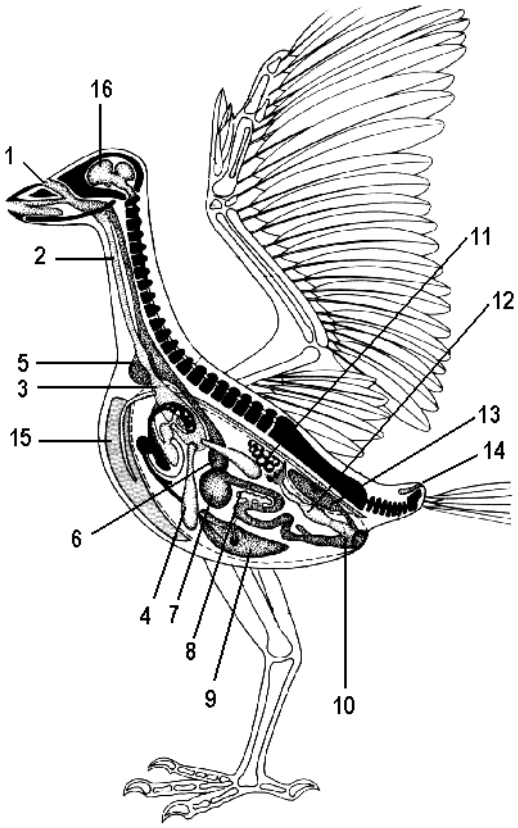


Рис. 163. Внутреннее строение голубя:

1 — носовые отверстия (ноздри); 2 — трахея; 3 — легкое; 4 — воздушные мешки; 5 — зоб; 6 — железистый желудок; 7 — мускульный желудок; 8 — поджелудочная железа; 9 — печень; 10 — клоака; 11 — яичник; 12 — мюллеров канал (яйцевод); 13 — почка; 14 — копчиковая железа; 15 — киль грудины; 16 — головной мозг, большие полушария.

- *Выделительная система*. Почки у птиц тазовые (рис. 163), от почек отходят мочеточники, открывающиеся в клоаку. Мочевого пузыря нет, это тоже одно из приспособлений к облегчению массы тела при полете. Продукт выделения — мочевая кислота (до 80% всего азота мочи), которая в виде кристаллов выпадает в раствор, образуя белую кашицеобразную массу.
- *Органы размножения*. У самца в брюшной полости рядом с почками находятся бобовидные семенники; сперматозоиды по семяпроводам попадают в семенные пузырьки, служащие резервуаром для семени, затем в клоаку (рис. 164).

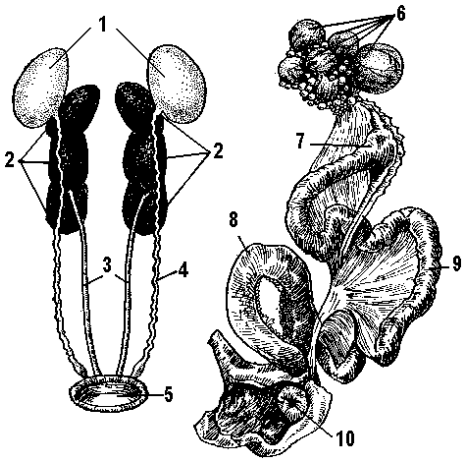


Рис. 164. Половые органы птиц: слева — самца; справа — самки:

1 — семенники; 2 — почечные доли; 3 — мочеточники; 4 — семяпроводы; 5 — клоака; 6 — граафовы пузырьки; 7 — воронка яйцевода; 8 — матка; 9 — часть яйцевода, выделяющая белок; 10 — отверстие кишки.

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

Происходит *овуляция* — разрыв стенки яичника

и выход яйцеклетки в полость тела. Яйцеклетка должна быть оплодотворена в начальной части яйцевода, затем яйцеклетка покрывается яйцевыми оболочками: белковой оболочкой, в следующем отделе — двумя подскорлуповыми пергаментообразными оболочками, в маточном отделе образуется известковая скорлупа, пигменты, тонкая надскорлуповая оболочка, сохраняющая яйцо от проникновения бактерий.

Весь период прохождения яйца по яйцеводу у курицы составляет около суток. Скорлупа состоит на 90% из углекислого кальция, пронизана микроскопическими порами, обеспечивающими газообмен развивающегося эмбриона. В курином яйце более 7 тысяч пор, больше их на тупом конце. Скорлупа является источником солей, необходимых для формирования скелета птенца. В отличие от яиц пресмыкающихся, поглощения воды из окружающей среды не происходит, вся вода, необходимая для развития эмбриона, содержится в белке и желтке. Дополнительным источником воды является метаболическая вода, образованная при окислении питательных веществ.

Зародышевый диск (ядро яйцеклетки и небольшая часть активной цитоплазмы) находится на верхней части желтка; *халазы* (канатики) удерживают желток в подвешенном состоянии в центре белка. Это защищает зародыш от толчков, кроме того, при любом положении яйца зародышевый диск находится сверху, ближе к теплу.

У многих видов птицы не образуют пар, и спаривание самцов происходит со многими самками; к *полигамам* относятся глухари, тетерева. Половой диморфизм у полигамов виден особенно отчетливо. Но большинство видов относятся к *моногамам*, некоторые образуют пары только на период откладки яиц (утки), некоторые — на несколько лет (орлы, лебеди).

Пока яйцо движется по яйцеводу (15 — 20 часов), происходит неполное дробление и формируется зародышевый диск, состоящий из двух слоев клеток. У кур насиживание начинается не сразу, а после того, как отложено несколько яиц. Пока насиживание не началось и температура ниже 40 градусов, развитие зародыша приостанавливается и возобновляется после начала насиживания. При развитии зародыша формируются зародышевые оболочки, характерные для амниот: *амнион* с амниотической жидкостью, *сероза* и *аллантоис.* Аллантоис образуется как вырост задней части кишечника и служит для накопления продуктов выделения, зародышевым мочевым пузырем. Позднее он плотно прилегает к скорлупе и является органом дыхания, т.к. в его стенках очень много кровеносных сосудов. Желточный мешок постепенно уменьшается, кроме того, на 10 сутки зародыш начинает заглатывать небольшими порциями амниотическую жидкость, которая служит дополнительным питанием. Позже и белок из белковой оболочки также потребляется зародышем.

К этому времени на надклювье формируется "яйцевой зуб" — известковый нарост, с помощью которого птенец прорывает подскорлуповую оболочку воздушной камеры и переходит на легочное дыхание. Через несколько часов, с его же помощью, птенец пробивает скорлупу и освобождается от зародышевых и яйцевых оболочек.

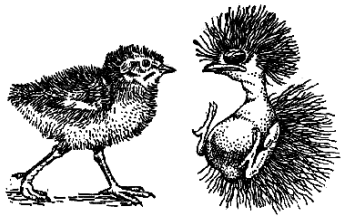


Рис 165. Птенцы выводковых и гнездовых птиц.

Насиживание продолжается у кур около 21 суток. Птенцов птиц можно разделить на две группы: выводковые и птенцовые (рис. 165). К выводковым относятся птенцы отряда курообразные, которые появляются на свет опушенными, зрячими, с открытыми слуховыми проходами. Обсохнув, цыплята уже через несколько часов ищут корм самостоятельно. Птенцы у птенцовых птиц вылупляются голыми, слепыми, с закрытыми слуховыми проходами и нуждаются в регулярном обогреве и кормлении (отряд Воробьинообразные).

Многообразие. Современных птиц подразделяют на 3 надотряда: Пингвины, Страусовые (Бескилевые) и Типичные птицы (Килегрудые).



Надотряд Килегрудые.

К этой группе относится большинство птиц, у них хорошо развиты крылья и, следовательно, киль грудины как место прикрепления мышц, приводящих их в движение.

Отряд Курообразные объединяет выводковых птиц, которые кормятся преимущественно на земле, хорошо бегают, летают плохо. Большинство ведут оседлый образ жизни. Большинство — полигамы, самцы обычно ярко окрашены, самки, которым приходится заботиться о потомстве, имеют покровительственную окраску. К этому отряду относятся глухари, тетерева, рябчики, фазаны.

Птицы из *отряда Дневные хищники* имеют острый изогнутый клюв и крючковатые когти. У них отличное зрение и все они хорошие летуны. Некоторые очень быстро летают и охотятся в основном в воздухе, другие высматривают свою добычу на земле. Большинство питается мелкими грызунами, регулируя их численность. К этому отряду относятся орлы, ястребы, коршуны, соколы.

В *отряд Совообразные* входят ночные птицы, имеющие большие глаза, обращенные вперед. Палочки в сетчатке глаз обеспечивают им хорошее видение даже в темноте. Кроме того, у них прекрасный слух, голова может поворачиваться на 270 градусов, сама сова сидит неподвижно, поворачивая только голову, что позволяет точно определить место расположения добычи, не привлекая к себе внимания. Полет бесшумен, так как кончики контурных перьев мягкие. Совы, филины, сычи, сплюшки относятся к этому отряду. Питаются, в основном, грызунами, крупные виды могут охотиться на зайцев, ежей, птиц и других мелких животных.

Отряд Гусеобразные. Выводковые околоводные животные, хорошо плавают, некоторые ныряют. Ноги отнесены назад, имеют плавательную перепонку на пальцах, копчиковая железа хорошо развита. Клюв плоский, с рядами поперечных роговых пластинок, помогающих процеживать воду. Пища — растения и беспозвоночные животные, добываемые в воде. К этому отряду относятся утки, гуси лебеди. Все виды лебедей находятся под охраной закона. Морская утка гага выстилает свои гнезда легким и очень теплым пухом, который имеет большое хозяйственное значение.

В лесах встречаются птицы из *отряда Дятлообразные*. Долотообразный клюв, жесткий хвост, которым дятел упирается в ствол, короткие ноги с острыми когтями позволяют этим птицам добывать как взрослых насекомых, так и их личинок, живущих под корой. Все виды дятлов весьма полезны для леса, они и уничтожают насекомых, и обеспечивают жилищем других птиц, живущих в дуплах. Осенью переходят на питание семенами хвойных деревьев, рядом с кузницей дятла всегда много разбитых шишек. Самый крупный дятел — желна, часто встречаются большой и малый пестрые дятлы.

Отряд Воробьинообразные объединяет больше половины всех видов птиц. Большинство имеет небольшие размеры, самые крупные относятся к врановым (сорока, грач, ворон). Синицы, мухоловки, иволги, поползни, пищухи, трясогузки приносят огромную пользу, питаясь насекомыми и контролируя их численность. Даже зерноядные виды (воробьи) выкармливают птенцов насекомыми, да и сами собирают огромное количество семян сорных растений.

На открытых пространствах, на болотах и степях обитают крупные птицы из *отряда Журавлеобразных.* Длинные ноги, длинная шея позволяют издалека увидеть опасность. Питаются мелкими животными и растительной пищей, гнездятся в глухих местах на земле, птенцы выводковые. Все журавли относятся к перелетным птицам. Типичный представитель степных районов юга — журавль-красавка. Многие виды стали редкими и нуждаются в охране. К этому же отряду относится и дрофа (дудак), масса которой достигает 16 кг. Обитает в сухом климате, поэтому копчиковая железа не развита. Во время дождя ее оперение намокает, она теряет способность к полету. Редкий, охраняемый вид.

Класс Млекопитающие (Mammalia)

21.13. Общая характеристика класса

Млекопитающие животные — наиболее высокоорганизованный класс позвоночных животных. Животные с постоянной температурой тела, волосяным покровом, выкармливающие детенышей молоком. Они распространены по всему свету и заселили все среды обитания — воздушно-наземную, водную, почвенно-грунтовую. В настоящее время в классе Млекопитающие около 4000 видов животных.

▣ *Покровы*. Кожа хорошо развита, имеет различные железы, среди которых особое значение имеют млечные. Характерен волосяной покров.

- *Скелет и мышцы*. Конечности под туловищем, череп сочленяется с позвоночником двумя затылочными мыщелками, в полости среднего уха находятся три слуховые косточки. Хорошо развита мышечная система, имеется диафрагма, разделяющая грудную и брюшную полости.
- *Пищеварительная система*. Зубы находятся в альвеолах и дифференцированы на резцы, клыки и коренные. Строение желудка и длина кишечника зависит от характера пищи. Клоака есть только у яйцекладущих млекопитающих.
- *Дыхательная система*. Легкие альвеолярного типа, находятся в грудной полости. Альвеолы обеспечивают организм достаточным количеством кислорода благодаря очень большой поверхности газообмена.
- *Кровеносная система*. Четырехкамерное сердце, два круга кровообращения, левая дуга аорты. Эритроциты безъядерные и двояковогнутые.
- *Нервная система*. Исключительно высокого развития достигает головной мозг, хорошо развита новая кора (неопаллиум), отвечающая за образование условных рефлексов.
- *Выделительная система*. Почки тазовые, основной продукт азотистого обмена — мочевина.
- *Размножение и развитие*. Потомство выкармливается молоком. Появляется матка, дающая возможность эмбриону развиваться в организме матери. Существуют живородящие животные, рождающие сформированных детенышей, яйцекладущие млекопитающие откладывают и насиживают яйца, у сумчатых плацента развита слабо, детеныши появляются небольших размеров. Класс Млекопитающие разделяется на три подкласса: Яйцекладущие, или Первозвери, Сумчатые и Плацентарные млекопитающие.
- Появление млекопитающих связано с рядом ароморфозов*: 1. Развитием новой коры (неопаллиума), обеспечившей сложное поведение и приспособление к изменению условий среды. 2. Полным разделением кругов кровообращения и появлением альвеолярных легких, что привело к высокой интенсивности обмена веществ и гомойотермности. 3. Появлением волосяного покрова и подкожной жировой клетчатки в коже, что важно для сохранения тепла и регуляции теплоотдачи. 4. Развитие эмбрионов в организме матери, в матке, живорождение и выкармливание детенышей молоком. Эти особенности позволили заселить самые различные среды обитания.*

21.14. Строение и жизнедеятельность

- *Покровы.* Кожа состоит из двух слоев: верхний — многослойный эпидермис и нижний — собственно кожа. Производными эпидермиса являются различные роговые образования: волосы, когти, ногти, "полые" рога, копыта, чешуя, иглы. К производным эпидермиса относятся также различные железы. Нижний слой эпидермиса представлен живыми, делящимися клетками, наружный — мертвыми, ороговевшими клетками, защищающими кожу от механических повреждений.

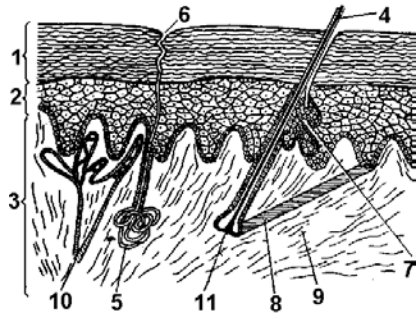


Рисунок 166. Строение кожи млекопитающих:

1 — наружный слой эпидермиса; 2 — мальпигиев слой; 3 — собственно кожа; 4 — волос; 5 — потовая железа; 6 — отверстие ее протока; 7 — сальная железа; 8 — мышцы волоса; 9 — соединительнотканные волокна кожи; 10 — кровеносный сосуд; 11 — сосочек в основании волоса.

Дерма образована волокнистой соединительной тканью, в ее нижней части, подкожной жировой клетчатке откладывается жир.

В дерме располагается система кожных кровеносных сосудов, которые, вместе с потоотделением, участвуют в терморегуляции, при их расширении или сужении резко изменяется теплоотдача (рис. 166).

Волосяной покров характерен для большинства млекопитающих, но некоторые виды его вторично утратили (дельфины). Каждый волос находится в волосяной сумке; основание волоса называется волосяной луковицей, снизу в нее вдается сосочек, содержащий кровеносные сосуды, питающие волос. Часть волоса, выступающая из кожи, называется ствол, та часть, которая находится в коже, — корень волоса. Сердцевина волоса представлена рыхлой тканью, воздух между клетками которой придает волосу малую теплопроводность.

Волосы выполняют различные функции и имеют различное строение. Различают длинные жесткие остевые волосы, защищающие кожу; мягкие пуховые, сохраняющие тепло; вибриссы — длинные волосы на некоторых участках головы (усы), особенно сильно развитые у млекопитающих, ведущих ночной образ жизни. Основания волос связаны с нервными окончаниями, при передвижении в темноте длинные вибриссы заменяют вытянутые вперед руки человека. У многих животных происходит сезонное изменение густоты волосяного покрова и его окраски — линька.



Кожные железы млекопитающих, в отличие от пресмыкающихся и птиц, хорошо развиты и выполняют различные функции. *Потовые* железы участвуют в терморегуляции и выделении; *сальные* открываются в волосяную сумку, и секрет этих желез образует водонепроницаемый слой на волосах и эпидермисе. *Пахучие* железы служат для внутривидового общения, *млечные* — производные потовых желез — необходимы для выкармливания детенышей.

▣ *Скелет и мускулатура*. Скелет состоит из четырех отделов: черепа, скелета туловища, конечностей и их поясов. В черепе сильно развит мозговой отдел, что связано с увеличением головного мозга. Носовые ходы полностью изолированы от ротовой полости костным *вторичным небом* (как у крокодилов) и открываются хоанами в носоглотку.

Скелет туловища состоит из позвоночника и грудной клетки. Скелет позвоночника включает пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой.

В шейном отделе имеется семь позвонков. Между позвонками находятся хрящевые диски — *мениски,* сами позвонки имеют плоские сочленовные поверхности. Грудной отдел состоит из двенадцати — пятнадцати позвонков, к семи передним причленяются *истинные ребра*, соединенные с грудиной. Остальные ребра, не доходящие до грудины, называются *ложными.*

В поясничном отделе находится от двух до девяти позвонков, в крестцовом — четыре сросшихся позвонка, в хвостовом отделе число позвонков сильно варьируется. Грудная клетка образована ребрами и грудиной. Скелет передних конечностей состоит из трех отделов: плечо — плечевая кость, предплечье — локтевая и лучевая кости, кисть — запястье, пясть и фаланги пальцев. В скелете задних конечностей бедро представлено бедренной костью, голень — большой и малой берцовыми костями, стопа — предплюсной, плюсной и фалангами пальцев (рис. 167).

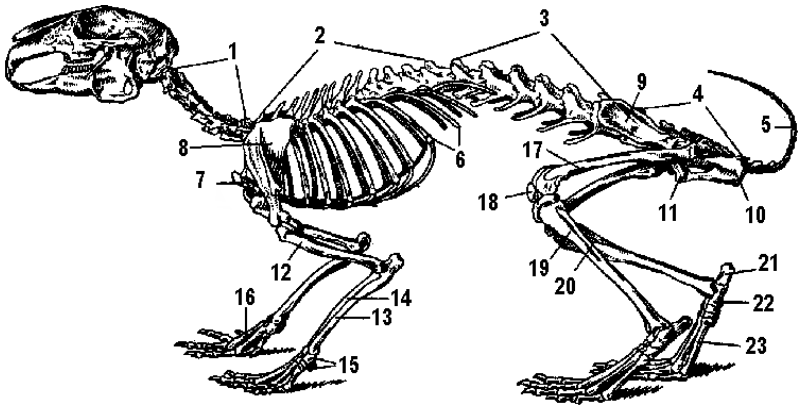


Рис. 167. Скелет кролика:

1 — шейный отдел; 2 — грудной отдел; 3 — поясничный отдел; 4 — крестцовый отдел; 5 — хвостовой отдел позвоночника; 6 — ребра; 7 — грудина; 8 — лопатки; 9 — подвздошные кости таза; 10 — седалищные кости таза; 11 — лобковые кости таза; 12 — плечевая кость; 13 — локтевая кость предплечья; 14 — лучевая кость предплечья; 15 — кости запястья; 16 — кости пясти; 17 — бедренная кость; 18 — коленная чашечка; 19 — большая берцовая кость; 20 — малая берцовая кость; 21 — пяточная кость; 22 — кости предплюсны (таранная кость); 23 — кости плюсны.

В результате идиоадаптаций к различным средам обитания происходит сильное изменение всех отделов конечностей. Виды, которые не отличаются быстрым бегом (медведи) и опираются на всю стопу, относятся к *стопоходящим*, быстро бегающие животные опираются не на всю стопу, а на пальцы и относятся к *пальцеходящим* (собаки, кошки). Копытные, которым нужно передвигаться очень быстро, опираются на последнюю фалангу среднего пальца и относятся к *фалангоходящим*.

Плечевой пояс у яйцекладущих млекопитающих представлен парными лопатками, ключицами и вороньими костями, у остальных млекопитающих вороньи кости прирастают к лопаткам. Ключицы имеются у тех видов млекопитающих, которые передними конечностями совершают сложные движения (приматы), и отсутствуют у тех видов, конечности которых движутся в одной плоскости (копытные).

Тазовый пояс представлен сросшимися парными подвздошными, лобковыми и седалищными костями.

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

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

Зубы образованы костной тканью — *дентином*, относительно мягким материалом, их наружная часть покрыта чехлом из прочной *эмали*, внутри зуба имеется полость, заполненная *пульпой* — соединительной тканью, в которой находятся кровеносные сосуды и нервы. Зубы дифференцированы на резцы, клыки и коренные, в связи с разным характером пищи происходит изменение числа зубов, их внешнего строения. У хищников среди коренных зубов различают четыре *хищнических* зуба, имеющих более крупные размеры и острые, режущие края (рис. 168).



Рис. 168. Схема строения зубного ряда у некоторых млекопитающих:

сверху вниз: насекомоядные (землеройка); хищные (лисица); непарнокопытные (лошадь); зайцеобразные (заяц).

У копытных животных клыки обычно отсутствуют или редуцированы, зато коренные имеют *складчатую* поверхность, приспособленную для перетирания растительной пищи. У грызунов резцы *самозатачивающиеся* (снаружи у зубов толстый слой эмали, внутри эмали нет, поэтому наружный слой эмали стачивается медленнее, чем дентин) и растут в течение всей жизни; крупная *диастема* — промежуток между резцами и коренными зубами; отсутствуют клыки. Пища проглатывается и по пищеводу попадает в желудок.

Желудок у разных видов млекопитающих имеет различное строение, что объясняется различным характером пищи. У собаки он имеет вид мешка; очень сложно устроен желудок у жвачных копытных. У коровы он состоит из четырех отделов, сначала растительная пища накапливается в *рубце*, где начинается ее расщепление под действием простейших и микроорганизмов, затем попадает в *сетку*, откуда она отрыгивается в рот и тщательно пережевывается, полужидкая масса проглатывается и попадает в *книжку* и затем в *сычуг*. Рубец, сетка и книжка — видоизменения пищевода, собственно желудком является только сычуг (рис. 169).



Рис. 170. Строение легочных альвеол:

Слева — вскрытая альвеола, справа — альвеола, оплетенная капиллярами.

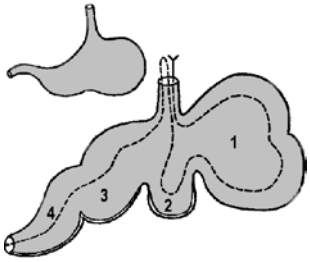


Рис. 169. Строение желудка собаки (вверху) и коровы:

1 — рубец; 2 — сетка; 3 — книжка; 4 — сычуг.

В первых трех отделах у коровы начинается расщепление клетчатки под действием ферментов бактерий и микроорганизмов.

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

▣ *Дыхательная система*. Начинается дыхательная система носовыми отверстиями, которые ведут в носовые полости, и через хоаны воздух попадает в носоглотку, а затем в гортань. Из гортани воздух по трахее и бронхам попадает внутрь легких. Бронхи ветвятся на все более

тонкие веточки — бронхиолы, на концах которых находятся гроздья альвеол, имеющих ячеистое строение. Стенки альвеол образованы однослойным эпителием и оплетены капиллярами (рис. 170).

Дыхательные движения, расширение и сжатие легких осуществляются за счет межреберных мышц и диафрагмы.

Диафрагма имеет форму купола, при вдохе грудная клетка расширяется, а купол диафрагмы становится более плоским, что приводит к увеличению объема грудной полости и расширению легких.

Кровеносная система. У млекопитающих она представлена четырехкамерным сердцем и кровеносными сосудами — артериями, капиллярами, венами. Сплошная перегородка делит сердце на правую и левую половины, предсердно-желудочковые перегородки делят сердце на правое предсердие и правый желудочек, левое предсердие и левый желудочек. В правой половине сердца кровь венозная, в левой половине — артериальная, т.е. смешения крови не происходит (рис. 171).

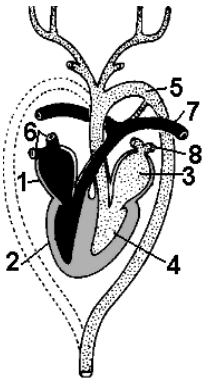


Рис. 171. Схема строения сердца и артериальной дуги млекопитающих:

1 — правое предсердие; 2 — правый желудочек; 3 — левое предсердие; 4 — левый желудочек; 5 — левая дуга аорты; 6 — полые вены; 7 — легочные артерии; 8 — легочные вены.

Два круга кровообращения — малый (легочный) и большой. Легочный круг кровообращения начинается в правом желудочке, при его сокращении венозная кровь по легочным артериям приносится в легкие, там происходит газообмен, и артериальная кровь по легочным венам попадает в левое предсердие. Большой круг кровообращения начинается в левом желудочке, при его сокращении кровь выбрасывается в *левую дугу аорты* (у птиц — правая дуга аорты). Парные сонные и подключичные артерии снабжают кровью голову и передние конечности, спинная аорта и отходящие от нее артерии снабжают артериальной кровью все внутренние органы. Венозная кровь по верхней и нижней полым венам попадает в правое предсердие.

Кроме этого, кислородная емкость крови млекопитающих больше, чем у других позвоночных животных. Это объясняется несколькими причинами: во-первых, более мелкими эритроцитами, поэтому в одном и том же объеме крови у млекопитающих больше эритроцитов, во-вторых, двояковогнутой формой эритроцитов и отсутствием в них ядер. Это приводит к увеличению дыхательной поверхности эритроцитов, увеличению в них гемоглобина. И, в-третьих, количество крови (в процентах к массе тела у млекопитающих) максимально по сравнению с другими классами позвоночных животных.

▣ *Нервная система* подразделяется на центральную (головной и спинной мозг) и периферическую. Периферическая часть представлена черепно-мозговыми и спинномозговыми нервами, нервными узлами, нервными окончаниями. Головной мозг состоит из пяти основных отделов: передний, промежуточный, средний мозг, мозжечок и продолговатый мозг. Передний мозг увеличивается не за счет разрастания полосатых тел, как у птиц, а из-за разрастания боковых стенок желудочков полушарий (рис. 172).

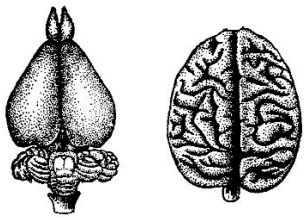


Рис. 172. Мозг млекопитающих:

Слева — кролика; справа — шимпанзе.

Формируется новая кора, неопаллиум, в которой определенные участки отвечают за анализ информации, поступающей от органов чувств. У низших млекопитающих площадь коры невелика и полушария гладкие (например, у грызунов), но у большинства видов появляются борозды, увеличивающие поверхность коры, чем сложнее поведение, тем больше борозд и извилин появляется у животных. Мозжечок у млекопитающих хорошо развит и находится над продолговатым мозгом.

Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга, в нем располагаются центры, регулирующие работу пищеварительной и дыхательной систем, сердечно-сосудистые центры.

От головного мозга отходят двенадцать пар черепно-мозговых нервов, от спинного мозга — тридцать одна пара спинномозговых нервов. Спинной мозг выполняет проводниковую функцию, отвечает за сокращение скелетной мускулатуры, участвует в регуляции работы внутренних органов.

Из органов чувств наиболее развиты у млекопитающих органы зрения. Но цветное зрение не у всех видов, у собаки, например, зрение черно-белое. Глаза имеют типичное строение, но, в отличие от птиц, аккомодация осуществляется только за счет изменения кривизны хрусталика. Для органов осязания характерно наличие вибрисс.

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

▣ *Выделительная система*. Органами выделения являются тазовые почки бобовидной формы, которые находятся в брюшной полости. Продукты выделения по мочеточникам стекают в мочевой пузырь и удаляются из организма по мочеиспускательному каналу (рис. 173).

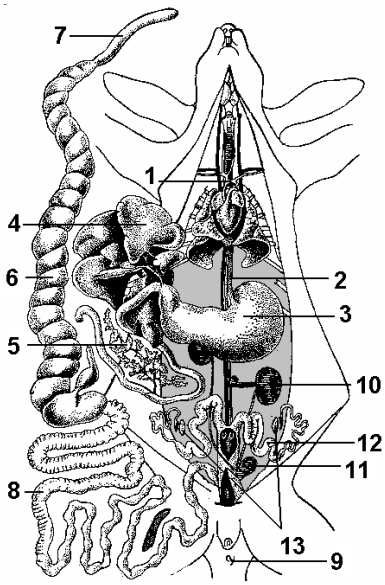


Рис. 173. Внутреннее строение кролика:

1 — левая дуга аорты; 2 — пищевод; 3 — желудок; 4 — печень; 5 — поджелудочная железа; 6 — слепая кишка; 7 — аппендикс; 8 — тонкий кишечник; 12 — яйцеводы (маточные трубы); 13 — яичники.

▣ *Размножение и развитие*. Млекопитающие подкласса Яйцекладущие откладывают яйца. У сумчатых и плацентарных млекопитающих развитие яйца происходит в особом органе — матке. Яичники парные и находятся в полости тела. Яйцеклетки плацентарных млекопитающих небольшие (0,05 — 0,2 мм), лишены белковой оболочки, содержат мало желтка. Яйцеклетки попадают через воронки яйцеводов в маточные трубы, по которым движутся по направлению к матке, которая открывается во влагалище.

Питание и дыхание развивающегося эмбриона будет происходить за счет материнского организма, поэтому в яйце мало желтка. Происходит полное дробление яйца, и образуется зародыш, вокруг которого образуются зародышевые оболочки: амнион, хорион и аллантоис.

Формируется *плацента*. У сумчатых млекопитающих плацента развита очень слабо, беременность продолжается недолго: у гигантского кенгуру — 39 суток, новорожденный имеет размеры около 3 см. длины, длина тела взрослого животного достигает 2 м.

У самцов органы размножения представлены парными семенниками. У яйцекладущих млекопитающих, у китообразных, слонов, некоторых насекомоядных, они находятся в полости тела. У большинства видов семенники опускаются в особый мешочек — мошонку. Это происходит потому, что для нормального развития сперматозоидов необходима температура на 2—3 градуса ниже температуры тела.

Большинство млекопитающих — полигамы. У моногамов пары образуются чаще на один сезон (лисы, бобры) или на несколько лет (обезьяны, волки). Если детеныши защищены от хищников и неблагоприятных климатических условий (в норах, гнездах), то они рождаются беспомощными, голыми, слепыми, с закрытыми ушными проходами. Беременность у таких видов продолжается недолго — у кроликов 30 дней.



Рис. 174. Однодневные заяц-беляк (слева) и кролик.



У зайцев рождение зайчат происходит на поверхности земли, беременность продолжается около 50 дней, зайчата рождаются покрытые шерстью, зрячие, способные к самостоятельному передвижению с первых дней жизни (рис. 174).

У копытных, детеныши которых вынуждены уже в первые дни следовать за матерью, беременность длится несколько месяцев (у оленей 8 — 9 месяцев).

Филогения. Первые млекопитающие появились на Земле в начале Мезозойской эры, в триасовом периоде от неспециализированных пресмыкающихся. Наиболее похож на предков млекопитающих зверозубый ящер *иностранцевия* из пермского периода палеозойской эры, но и это, вероятно, боковая и достаточно высокоспециализированная веточка. Предков млекопитающих надо искать среди более примитивных рептилий. В юрском периоде появились небольшие зверьки, коренные зубы которых имели три вершины, отсюда и их название — *"трехбугорчатые"*. По строению и питанию они напоминают современных насекомоядных млекопитающих. Достоверных сведений об их размножении нет. От трехбугорчатых произошли сумчатые (появились в юрском периоде) и плацентарные млекопитающие (появились в меловом периоде мезозойской эры).

Подкласс Первозвери (Prototheria).

Появились млекопитающие в мезозойскую эру в триасовый период от Объединяет примитивных млекопитающих, обитающих в Австралии и прилегающих островах. Один отряд — однопроходные или клоачные. Два семейства: семейство ехидн (род ехидны — 2 вида и проехидны —3 вида) и семейство утконосов — один вид — утконос. При размножении откладывают яйца, в которых находится уже наполовину сформированный эмбрион. Утконосы насиживают яйца, ехидны вынашивают их в сумке. Млечные железы открываются на определенных участках кожи живота, сосков нет. Температура может изменяться от +22 до +37ºС. Губы и зубы у взрослых зверей отсутствуют.

Утконосы живут около воды, в норах. Питаются водными беспозвоночными животными. Прекрасно плавают и ныряют. Ехидны ведут наземный образ жизни, питаются насекомыми, живут в норах.

Подкласс Сумчатые.

Представлен одним отрядом, который объединяет около 250 видов животных, обитающих в Австралии и прилегающих островах, в Южной и один вид в Северной Америке. Основная особенность животных этого подкласса — слабо развитая плацента и короткий эмбриональный период развития. Рождающийся детеныш имеет очень небольшие размеры (у двухметрового кенгуру новорожденный детеныш длиной около 3 см), забирается в сумку, находит сосок, который набухает у него во рту и мать периодически впрыскивает ему молоко. Таким образом дальнейшее развитие происходит в сумке матери.

Появились сумчатые в начале Мезозойской эры, в триасовый период и вместе с материком откочевали от Евразии. В то время плацентарных животных еще не было, и сумчатые развивались на континенте изолированно. В результате они приспособились к жизни в разных условиях: в почве (сумчатый крот), на деревьях (сумчатая белка, коала), в открытых пространствах — различные виды кенгуру. Большинство растительноядны, но есть и хищные сумчатые животные: сумчатый дьявол, сумчатые куницы, крысы, мыши. Самый крупный сумчатый хищник — сумчатый волк, возможно сохранился только в безлюдных уголках Тасмании, занесен в Международную Красную книгу.

Подкласс Плацентарные, или Высшие звери.

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

Отряд Насекомоядные.

Объединяет животных небольшого размера с вытянутой мордочкой, (в него входят самые маленькие звери на Земле — землеройки, массой 1,5 — 2,5 г) с небольшими полушариями переднего мозга, не имеющими извилин. Зубы слабо дифференцированы. Живут под землей, на поверхности земли, есть виды, ведущие древесный и водный образ жизни. Относятся к наиболее древней группе млекопитающих.

Наиболее известны ежи, кроты, землеройки, выхухоли. Ежи распространены в лесной, степной и пустынной зонах. Тело сверху покрыто жесткими иглами, при опасности они сворачиваются в колючий шар. Ведут бродячий образ жизни, питаются насекомыми, мелкими грызунами, пресмыкающимися. Приносят большую пользу.

Кроты имеют небольшие размеры (до 23 см), приспособлены к подземному образу жизни. Глаза редуцированы, обоняние и осязание развито хорошо. Под землей роют систему подземных ходов с помощью мощных передних конечностей, снабженных крупными когтями. Систематически обходят свои галереи и собирают попавших туда дождевых червей и личинок насекомых.



Землеройки — очень мелкие зверьки, похожие на мышей, но меньше по размерам и имеют вытянутую в хоботок мордочку. Исключительно прожорливы, в сутки съедают пищу, масса которой превосходит их вес 3—4 раза. Питаются насекомыми и их личинками, нападают на мелких мышей и лягушек. Без пищи могут быть 5—6 часов, не более. Среди них наиболее часто встречаются бурозубки, белозубки, водяная кутора.

Отряд Рукокрылые. Объединяет млекопитающих мелких и средних размеров, приспособившихся к полету. Передние конечности удлиннились (особенно пальцы), между пальцами, по бокам тела до задних конечностей и хвоста находятся кожистые перепонки, образующие крылья. Грудина, как и у птиц, имеет киль. Активны рукокрылые в сумерки и ночью, днем отдыхают в дуплах, чердаках, в пещерах. Из органов чувств у них наиболее хорошо развит слух и способность к эхолокации. Во время полета проводят ультразвуковое сканирование, улавливают отраженные от препятствий сигналы, что позволяет обнаружить летящих насекомых. Масса съеденных за сутки насекомых равна массе собственного тела. Полет быстрый, маневренный. Некоторые виды питаются плодами растений, немногие виды пьют кровь позвоночных животных. Наиболее часто встречаются вечерницы, ушаны, кожаны.

Отряд Грызуны. Объединяет более 2000 видов животных мелких и средних размеров — это самый многочисленный отряд среди млекопитающих. Есть наземные, древесные, водные и полуводные формы. Питаются в основном растительной пищей, в связи с чем очень своеобразна зубная система: челюсти имеют по одной паре хорошо развитых резцов, клыков нет, между резцами и коренными зубами большое пространство — диастема. Резцы не имеют корней и растут всю жизнь, на их передней поверхности слой эмали толще, чем на задней, при питании твердой пищей происходит самозатачивание резцов. Кишечник очень длинный, очень хорошо развит слепой отдел и аппендикс. Беременность продолжается недолго, потомство многочисленное.

Наиболее известные представители, обитающие в лесах — белки, бурундуки. В степных и горных районах распространены тушканчики, суслики и сурки. Полуводный образ жизни ведет один из самых крупных представителей этого отряда — бобр. В почве живет очень специализированная группа грызунов — слепыши. Свои подземные ходы они прокладывают с помощью резцов. Питаются подземными частями растений.

Самая многочисленная группа — мышевидные грызуны — серая крыса, домовые мыши, полевая и лесные мыши. У полевок хвосты гораздо короче, чем у мышей. Эти грызуны составляют основу питания многих животных. Мышевидные грызуны являются вирусоносителями и переносчиками заболеваний, опасных для человека.

Некоторые грызуны — важные объекты пушного промысла. Нутрии, ондатры акклиматизированы во многих областях России, шиншилла хорошо разводится в неволе. Специально выведенные линии мышей, крыс, морских свинок используются в качестве лабораторных животных в научных лаборатория.

Отряд Зайцеобразные. Объединяет мелких и средних млекопитающих, похожих на грызунов. Но в отличие от них на верхней челюсти находится не одна, а две пары резцов, причем одна пара крупных резцов находится впереди, а вторая пара, более мелких, сзади. К этому отряду относятся зайцы, кролики и пищухи. Желудок у них двухкамерный, в первом отделе происходит бактериальное брожение, а во втором пища переваривается собственными ферментами.

Зайцы характеризуются удлиненными задними ногами и длинными ушами. Заяц-беляк живет севернее, обитает в тундре, лесной и лесостепной зонах, свое название он получил за снежно-белую окраску зимой. Заяц-русак живет преимущественно в степной и лесостепной зонах. Он крупнее, зимой светлеет, но белым не становится. Беременность зайцев продолжительная, зайчата рождаются зрячие, опушенные и способные бегать.

Дикий кролик обитает на Украине и в Западной Европе. Уши и ноги короче, чем у зайцев. Живет в норах с несколькими выходами. Беременность коротка, крольчата рождаются голыми и слепыми.

Отряд Хищные. К этому отряду, как следует из названия, относя как мелкие, так и очень крупные млекопитающие, питающиеся преимущественно животной пищей. Но есть и всеядные виды и даже преимущественно растительноядные. Вместе их объединяет не только характер питания, но и строение пищеварительной системы. Для зубной системы характерно в каждой челюсти наличие четырех небольших резцов, двух крупных клыков, а среди коренных зубов — наличие хищнических зубов, крупных, с острыми режущими краями. Общее количество хищных зверей насчитывает свыше 240 видов, которые объединены в несколько семейств, из которых наибольшее значение имеют четыре — волчьи, медвежьи, куньи и кошачьи.

К волчьим относится домашняя собака, волк, шакал, лисица, енотовидная собака, песец. Хорошее обоняние, крупные размеры, длинные сильные ноги позволяют длительное время преследовать добычу. Логово устраивают в глухих местах. Ведут бродячий образ жизни, охотничий участок имеет большие размеры.

Медвежьи — крупные животные, опирающиеся не на пальцы, как волчьи, а на всю стопу — стопоходящие животные. Хвост короткий, когти — невтяжные. Питаются преимущественно растительной пищей. В связи с этим зимой в глухих местах устраивает берлогу и впадает в зимний сон. Если осенью не набрал достаточное количество жира, в берлогу не ложится, становится шатуном, который опасен для домашних животных и чело-



века. Типичные представители бурый медведь. Белый медведь — самый крупный наземный хищник, его масса может достигать 1000 кг. В спячку не впадает, охотится на тюленей.

К Куньим относятся небольшие и средние по размерам животные. Опираются на всю стопу, ноги короткие, когти невтяжные, удлиненное тело, длинный хвост. В России 18 видов, среди которых много ценных пушных зверей: соболь, куница, горностай, норка, речная выдра, барсук.

К кошачьим относятся животные средних и крупных размеров, когти втяжные, ноги длинные. Окраска покровительственная. Питаются, в основном, животной пищей. Самая крупная их кошек — тигр. Встречается на Дальнем Востоке, в Средней Азии. Питается преимущественно копытными, но может охотиться и на домашних животных. К кошачьим средних размеров относится рысь. Из небольших кошачьих в России встречаютяс лесной кот, камышовый кот, степной кот. Эти хищники питаются грызунами и птицами. Многие кошачьи (тигр, гепард, снежный барс, леопард и другие) находятся под охраной закона.

Отряд Ластоногие.

Родственники хищных, перешедшие к жизни в воде. На берег выходят для спаривания и рождения и выкармливания детенышей и линьки. Имеют обтекаемую форму тела, конечности видоизменены в ласты. Хорошо развита подкожная жировая клетчатка, волосяной покров в той или иной степени редуцирован. Для некоторых видов характерно использование под водой эхолокации для общения и поиска добычи. Имеют важное промысловое значение.

К ушастым тюленям относятся ближайшие родственники хищных животных — котики, сивучи. У них хорошо развиты клыки, волосяной покров, задние конечности могут подгибаться под туловище, сохранились наружные ушные раковины, размножаются не во льдах, а на берегу.

Самый крупный среди ластоногих — морж, масса которого может достигать 1000 кг, единственный представитель из семейства моржей. Лежбища могут располагаться как на берегу, так и во льдах. Хорошо развиты клыки на верхней челюсти, с помощью которых морж выкапывает из грунта беспозвоночных животных. Задние ласты могут подворачиваться под туловище.

Настоящие тюлени не имеют ушных раковин, задние конечности не могут подгибаться под туловище, для размножения выходят не на берег, а на лед. Детеныши покрыты густым белым мехом и называются бельками.

Отряд Китообразные.

Объединяет около 90 видов млекопитающих, ведущих исключительно водный образ жизни. Имеют вытянутое, торпедообразное тело, передние конечности видоизменились в ласты, задние конечности отсутствуют, от тазового пояса остались две небольшие косточки. Главным органом для передвижения является хвост. Волосяной покров отсутствует, хорошо развита подкожная жировая клетчатка (до 50 см), защищающая организм от переохлаждения. Пара молочных желез находится в задней части тела в карманообразных пазухах. Рождение детенышей и выкармливание их происходит в воде. Дышат атмосферным воздухом с помощью легких, общая поверхность которых чрезвычайно велика благодаря наличию огромного количества альвеол. Под водой некоторые виды могут находиться до 45 минут. К зубатым китам, питающимся рыбой и моллюсками, относятся дельфины и кашалоты. К усатым китам относится самое крупное животное на Земле — синий кит, масса которого может достигать 160 т при длине в 30 м. Китообразные дают человеку различные ценные продукты: в первую очередь китовый жир и мясо. Из печени китов получает витамины A_1, витамины группы В, из поджелудочной железы — инсулин.

Отряд Парнокопытные.

Около 200 видов растительноядных животных средних и крупных размеров, с длинными конечностями, на которых хорошо развиты два пальца — третий и четвертый, покрытые роговыми чехлами — копытами. Второй и пятый пальцы у них развиты слабее, чем третий и четвертый. Пальцеходящие, ноги могут двигаться в одной плоскости, ключицы отсутствуют. Подразделяются на два подотряда: *Нежвачные* и *Жвачные*. К нежвачным относятся свиньи и бегемоты. Клыки хорошо развиты, желудок двухкамерный. В России широко распространен кабан, родоначальник всех пород домашних свиней. Бегемоты ведут полуводный образ жизни в реках и озерах тропической Африки.

Большинство парнокопытных относится к подотряду Жвачные. Крупные растительноядные животные, имеющие сложный четырехкамерный желудок. В первых двух отделах пища накапливается, в третий и четвертый отделы попадает пережеванная пищевая масса. Клыки отсутствуют или развиты слабо. Многие имеют рога. К семейству *оленей* относятся крупные животные с костными рогами, которые ежегодно сбрасываются. Самки, за исключением северного оленя, рогов не имеют. В тундре одомашненные северные олени используются в качестве ездовых животных, поставляют шкуры и мясо. От благородного и пятнистого оленя кроме мяса и шкур получают панты — молодые рога, из которых вырабатывают пантокрин, ценный медицинский препарат. Самый крупный из оленей в нашей стране — лось, самый мелкий — косуля.

Семейство *полорогих* объединяет животных, у которых на голове , на костных выростах образуются рога. Эти рога полые внутри и растут всю жизнь. К полорогим относятся зубры, яки, бизоны, дикие козлы и бараны.

К семейству *жирафовых* относятся два вида — жирафа, самое высокое животное (до 6 м) и окапи.

Отряд Непарнокопытные.

В этот отряд входят 15-16 видов крупных растительноядных животных, у которых хорошо развит только один, третий палец, покрытый снаружи



роговым чехлом — копытом. По бокам располагаются грифельные косточки — рудименты второго и четвертого пальцев. Как и у парнокопытных, ноги могут двигаться только в одной плоскости, ключицы отсутствуют. К этому отряду относятся лошади, зебры, куланы, ослы, тапиры и носороги. Из диких лошадей сохранилась только лошадь Пржевальского, общее количество их составляет несколько сотен, живут они небольшими группами в различных заповедниках. Эти животные ведут стадный образ жизни, быстро передвигаются, беременность длительная, детеныши рождаются хорошо развитыми, способными вскоре после рождения следовать за матерью.

Отряд Приматы. Объединяет около 190 видов наиболее высокоорганизованных млекопитающих. Предками приматов, вероятно, были животные из отряда насекомоядные, перешедшие к жизни на деревьях. Древесно-наземный образ жизни сформировал бинокулярное цветное зрение, длинные пальцы с ногтями и противопоставленным большим пальцем. Сосков от одной до трех пар. Ведут древесно-наземный образ жизни.

В отряде два подотряда — *Полуобезьяны (Низшие приматы)* и *Обезьяны (Высшие приматы)*. Одни из наиболее примитивных полуобезьян — *тупайи*, похожие на белок, обитающие в лесах Южной Азии. На пальцах у них еще когти, большой палец не противопоставлен остальным, большие полушария гладкие.

Большинство высших приматов, в отличие от полуобезьян, имеют на больших полушариях борозды и извилины, на подошвах, ладошках и пальцах появляются папиллярные узоры. Размеры до 200 см. Хвост может отсутствовать.

Обезьяны Нового света более примитивные, имеют широкую носовую перегородку, относятся к надсемейству широконосых обезьян. К ним относятся паукообразные обезьяны, обезьяны-ревуны.

К низшим узконосым обезьянам относятся обезьяны старого света — мартышки, павианы, макаки.

В надсемейство человекоподобных объединяют семейства гиббонов, человекообразных обезьян, и человека. К человекообразным обезьянам относятся *орангутаны* (высотой до 1,5 м), обитающие на островах Суматра и Калимантан, *шимпанзе* (менее 1,5 м), обитающие в тропических лесах Африки и *гориллы* (высотой до 2 м). Орангутаны ведут в основном древесный образ жизни, шимпанзе постоянно спускаются на землю, а гориллы большую часть времени проводят на земле. Головной мозг крупный, нет седалищных мозолей, хвоста. Группы крови такие же, как и у человека, кровь карликового шимпанзе бонобо можно приливать человеку.

Основные вопросы для повторения

Простейшие

1. Систематическое положение амебы, эвглены зеленой, малярийного паразита, инфузории, трипаносомы, лейшмании.
2. Формы размножения простейших?
3. Как простейшие переносят неблагоприятные условия?
4. У каких простейших гетеротрофный тип питания?
5. Что характерно для макронуклеуса и микронуклеуса инфузории туфельки?
6. Возбудители и переносчики заболевания "Пендинская язва"?
7. Возбудители и переносчики заболевания "Сонная болезнь"?
8. Возбудители и переносчики малярии?
9. Кто окончательный и промежуточный хозяин малярийного плазмодия?
10. Какие стадии существования малярийного плазмодия вам известны (в человеке, в комаре)?
11. У каких простейших несколько ядер?



Кишечнополостные

1. Классификация кишечнополостных?
2. Симметрия тела кишечнополостных?
3. Систематическое положение гидры, медузы цианеи, крестовичка, аурелии, актинии, португальского военного кораблика?
4. Способы размножения гидры?
5. Какие стадии развития различают при размножении сцифоидных?
6. Какие клетки характерны для эктодермы кишечнополостных?
7. Какие клетки характерны для энтодермы кишечнополостных?
8. Особенности пищеварительной системы кишечнополостных?
9. Какие два типа пищеварения характерны для кишечнополостных?

Плоские черви

1. Классификация плоских червей.
2. Систематическое положение молочной планарии? Печеночного сосальщика? Бычьего цепня?
3. Чем образован кожно-мускульный мешок плоских червей?
4. Что характерно для пищеварительной системы плоских червей?
5. Чем представлена нервная система плоских червей?
6. Какие системы органов отсутствуют у плоских червей?
7. Какой зародышевый листок впервые появляется у плоских червей?
8. Как называется ткань, находящаяся внутри кожно-мускульного мешка?
9. Как называются органы выделения плоских червей?
10. Как называются различные личиночные стадии размножения печеночного сосальщика?
11. Кто окончательный и промежуточный хозяин печеночного сосальщика?
12. Кто окончательный и промежуточный хозяин свиного цепня?
13. Кто окончательный и промежуточный хозяин эхинококка?

Круглые черви

1. Систематическое положение аскариды, острицы?
2. Чем образованы покровы круглых червей?
3. Какая полость тела у круглых червей, как она называется?
4. Чем отличаются пищеварительные системы круглых и плоских червей?
5. Какие системы органов отсутствуют у круглых червей?
6. Чем представлена нервная система круглых червей?
7. Чем представлена выделительная система аскариды?
8. Путь мигрирующей личинки аскариды?
9. Через какое время яйца аскариды и острицы становятся инвазионными?
10. Где паразитирует аскарида, острица?

Кольчатые черви

1. Классификация кольчатых червей.
2. Систематическое положение дождевого червя?
3. Чем образован кожно-мускульный мешок кольчатых червей.
4. Какая полость тела у кольчатых червей, как она называется?
5. Какая система органов появляется у кольчатых по сравнению с круглыми?
6. Что характерно для кровеносной системы кольчатых червей?
7. Чем представлена нервная система кольчатых червей?
8. Чем представлена выделительная система кольчатых червей.

Членистоногие, ракообразные

1. Классификация членистоногих.
2. Систематическое положение речного рака.
3. Чем образованы покровы членистоногих?
4. Что характерно для кровеносной системы членистоногих?



5. Где расположено сердце речного рака?
6. Сколько сегментов тела и пар конечностей имеет речной рак?
7. Сколько и каких конечностей имеет речной рак на головогруди?
8. Как называется зрение и глаза речного рака?
9. Органы выделения речного рака?
10. Органы дыхания речного рака?

Членистоногие, Паукообразные

1. Отделы тела паука-крестовика?
2. Чем представлены ротовые органы крестовика?
3. Сколько и каких глаз у крестовика?
4. Сколько ног у паукообразных?
5. Органы дыхания паукообразных?
6. Где расположено сердце крестовика?
7. Как называются органы выделения крестовика?
8. Как называется пищеварение крестовика?
9. Ядовитые для человека пауки СНГ?

Членистоногие, Насекомые

1. Из каких отделов состоит тело насекомых?
2. Какой тип ротового аппарата у майского жука? Мухи? Бабочки? Комара?
3. Чем представлен ротовой аппарат майского жука?
4. Как называются сегменты груди жуков? Что на них находится?
5. Чем представлены органы дыхания насекомых?
6. Чем представлены органы выделения насекомых?
7. Какие глаза у насекомых?
8. Где расположено сердце насекомых?
9. Какие функции выполняет кровь насекомых?
10. Насекомые из каких отрядов развиваются с неполным метаморфозом? С полным метаморфозом?

Головохордовые

1. Основные признаки хордовых животных?
2. Систематическое положение ланцетника?
3. Покровы ланцетника?
4. Какие плавники имеет ланцетник?
5. Чем представлены органы дыхания ланцетника?
6. Что характерно для кровеносной системы ланцетника?
7. По какому сосуду кровь течет в переднюю часть тела ланцетника?
8. Органы выделения ланцетника.

Рыбы

1. Классификация рыб.
2. Чем представлены покровы рыб?
3. Какие отделы различают в черепе рыб?
4. Какие парные плавники появились у рыб?
5. Из каких отделов состоит головной мозг рыб?
6. Какой отдел головного мозга отвечает за обоняние? За зрение?
7. Сколько и каких камер в сердце рыб?
8. Сколько кругов кровообращения у рыб?
9. Какие почки и основные продукты азотистого обмена у рыб?

Земноводные

1. Классификация земноводных.
2. Какие отделы различают в позвоночнике лягушки?



3. Чем представлены конечности и пояса конечностей лягушки?
4. Отделы пищеварительного тракта земноводных?
5. Какие основные продукты азотистого обмена у личинок земноводных? У взрослых земноводных?
6. Сколько и каких камер в сердце земноводных?
7. Какая кровь в правом предсердии у лягушки?
8. Сколько кругов кровообращения у лягушки?
9. Какие системы органов открываются в клоаку земноводных?
10. Сколько кругов кровообращения и сколько камер в сердце головастика?

Пресмыкающиеся

1. Классификация пресмыкающихся.
2. Чем отличается сердце пресмыкающихся от сердца земноводных?
3. У каких пресмыкающихся зубы в альвеолах?
4. Какие отделы различают в позвоночнике ящерицы?
5. От какой части сердца пресмыкающихся отходит правая дуга аорты? Левая дуга? Легочная артерия?
6. Что впервые появляется у пресмыкающихся в больших полушариях мозга?
7. Какие основные продукты азотистого обмена выводятся у пресмыкающихся?
8. Как называются зародышевые оболочки пресмыкающихся?
9. Как называется последний отдел кишечника у пресмыкающихся?

Птицы

1. Какие виды перьев различают у птиц?
2. Можно ли сказать, что у птиц хорошо развита кора полушарий?
3. Что характерно для скелета птиц?
4. Кости конечностей и поясов конечностей птиц?
5. Как называются расширения части бронхов, выходящие за пределы легких птиц?
6. Движение воздуха через легкие и воздушные мешки при вдохе? При выдохе?
7. Какая дуга аорты развита?
8. По какой вене течет артериальная кровь у птиц?
9. Перечислите отделы пищеварительной системы голубя.
10. Какие почки и основные продукты азотистого обмена у птиц?

Млекопитающие

1. Классификация млекопитающих.
2. На какие подклассы делится класс Млекопитающие?
3. Какие производные эпидермиса кожи млекопитающих вам известны?
4. Какие отделы различают в позвоночнике млекопитающих?
5. Кости конечностей и поясов конечностей млекопитающих?
6. Сколько пар нервов отходят от головного и спинного мозга млекопитающих?
7. Назовите сосуды малого круга кровообращения.
8. Назовите сосуды большого круга кровообращения.
9. Какие продукты азотистого обмена выводятся у млекопитающих?
10. Какие отделы различают в желудке жвачных животных?

Раздел 5. Человек

Глава 22. Общее знакомство с организмом человека

22.1. Человек и окружающая среда

Строение и функции организма человека изучают такие разделы биологии, как анатомия, физиология, гигиена.

Анатомия (от греч. Anatome — рассечение) изучает строение организма человека, его органы и системы органов. Физиология изучает функции целостного организма, систем органов и отдельных органов, клеток и межклеточных взаимодействий. Изучение функций отдельного органа невозможно без знания его анатомии, и изучение строения без изучения функций также нельзя себе представить. Гигиена рассматривает влияние условий жизни и труда на здоровье человека, разрабатывает мероприятия по созданию условий, обеспечивающих сохранение и укрепление здоровья.

В современном мире в связи с развитием промышленности возрастают неблагоприятные изменения среды обитания человека. Промышленные предприятия загрязняют атмосферу и воду, мусор и бытовые отходы являются средой обитания множества микроорганизмов, в том числе и болезнетворных. Ухудшение гигиенических условий жизни отрицательно сказывается на здоровье и продолжительности жизни людей. Задача гигиенистов в улучшении санитарного состояния окружающей среды, в правильной планировке жилых и промышленных районов, в уменьшении вредного влияния на организм производственного шума, электромагнитного воздействия, экологическом контроле за качеством воды, воздуха, продуктов питания.

22.2. Строение и свойства клеток

В человеческом организме можно различить несколько уровней организации: клеточный (клетка и ее органоиды), тканевой, органный, системный и, наконец, организм человека, подчиняющийся нервным и гуморальным системам регуляции. Наименьшей структурной и функциональной единицей организма является клетка. Изучение строения, функций клеток, их взаимодействия между собой и реакция на изменения окружающей среды — основа к пониманию деятельности организма человека.

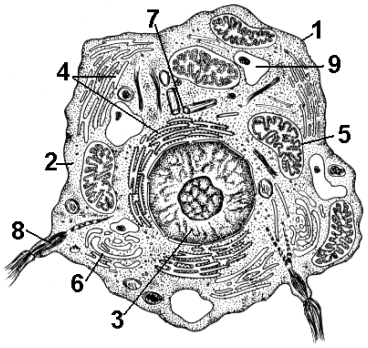


Рис. 175. Строение клетки:

1 — оболочка клетки; 2 — цитоплазма; 3 — ядро; 4 — эндоплазматическая сеть; 5 — митохондрии; 6 — комплекс Гольджи; 7 — клеточный центр; 8 — жгутики; 9 — лизосомы.

В организме человека различают около 200 типов клеток, которые отличаются строением, составом, обменов веществ и выполняемыми функциями. Но общий план строения клеток одинаков. Клетка состоит из трех неразрывно связанных частей: оболочки, цитоплазмы и ядра. Оболочка состоит из гликокаликса и плазмалеммы. В цитоплазме различают жидкую часть — гиалоплазму и органоиды.

Мембранные органоиды отделены от гиалоплазмы мембранами. *Одномембранные* органоиды — эндоплазматическая сеть — ЭПС (гладкая и шероховатая), комплекс Гольджи, лизосомы. (рис. 175). *Двумембранные* органоиды — митохондрии и ядро. К *немембранным* органоидам относятся опорный аппарат клетки (цитоскелет), состоящий из микротрубочек и микрофиламентов, клеточный центр, состоящий из двух центриолей и отвечающий за расхождение хромосом при делении клетки, рибосомы, отвечающие за синтез белков. Кроме этого, в цитоплазме в виде капель, гранул, кристаллов образуются необязательные компоненты клетки — включения.

Клеточная оболочка обеспечивает избирательную проницаемость веществ, рецепторную функцию, передачу химических и электрических сигналов, отграничивает протопласт от межклеточного вещества.

Гиалоплазма — сложная коллоидная система, объединяющая все органоиды клетки, среда, в которой происходят химические реакции. ЭПС отвечает за транспорт веществ в клетке, синтез белков (гранулярная), синтез углеводов и липидов

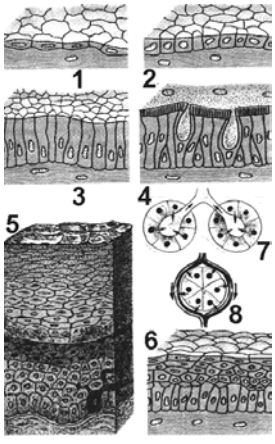


Рис. 176. Эпителиальные ткани:

1 — однослойный плоский; 2 — однослойный кубический; 3 — однослойный цилиндрический; 4 — мерцательный; 5 — многослойный ороговевающий; 6 — многослойный неороговевающий; 7, 8 — железистый эпителий.

клетки (гладкая). Комплекс Гольджи участвует в накоплении, созревании органических молекул, экзоцитозе. Кроме того, здесь происходит образование первичных лизосом. Лизосомы — органоиды, участвующие в ферментативном расщеплении органических веществ клетки. Митохондрии отвечают за кислородное окисление органических молекул и за образование АТФ, являются энергетическими станциями клетки.

Основными жизненными свойствами клетки являются обмен веществ, раздражимость, размножение, старение и смерть.

Обмен веществ: в клетку постоянно поступают различные вещества, которые принимают участие в реакциях *пластического* и *энергетического* обменов, из клетки постоянно выводятся различные вещества, излучается тепловая энергия.

Раздражимость — способность клетки отвечать на внешние и внутренние воздействия, на раздражители. Одна из форм клеточного ответа — возбудимость, связанная с изменением электрического заряда мембраны. Внутренняя сторона мембраны заряжена отрицательно по отношению к внешней, разность потенциалов между наружной и внутренней сторонами мембраны клетки, находящейся в состоянии покоя называется потенциалом покоя и составляет около 70 мВ. Сильный раздражитель приводит к деполяризации мембраны и возникновению потенциала действия, к возбуждению клетки. Нервные клетки в ответ генерируют нервный импульс, железистые — усиливают синтез и выделение секретов.

Каждая клетка живет определенное время, например, клетки печени живут около 18 месяцев, эритроциты — 4 месяца. Посчитано, что организм взрослого человека ежедневно теряет около 1-2% клеток в результате их *старения* и *гибели*.

Размножение клеток связано с их делением. Деление клеток тела называется *митозом,* при этом делении дочерние клетки получают такую же генетическую информацию, которая была у материнской клетки. При образовании половых клеток происходит *мейоз,*в результате которого происходит перекомбинация и редукция генетической информации и образуются гаплоидные половые клетки с уникальным набором генов.

22.3. Ткани

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

- *Эпителиальные ткани.* Образованы клетками, расположенными на базальной мембране, эти ткани не имеют сосудов, мало межклеточного вещества, они быстро регенерируют имеют эктодермальное происхождение.

  Среди эпителиальных тканей различают (рис. 176): однослойный плоский (эндотелий сосудов), однослойный кубический (почечные канальцы), однослойный цилиндрический (поверхность желудка), мерцательный эпителий (воздухоносные пути), многослойный ороговевающий (эпидермис), многослойный неороговевающий (слизистая рта), железистый эпителий (железы внешней и внутренней секреции).
- *Соединительные ткани* (рис. 177). Характерно их происхождение из мезодермы. В этих тканях хорошо развито межклеточное вещество, форма клеток разнообразна. Различают: рыхлую волокнистую ткань, формирующую прослойки и оболочки органов, плотную волокнистую, образующую сухожилия и связки; хрящевую ткань; костную ткань с ее клетками — остеобластами, остеоцитами, остеокластами; жировую; кровь и лимфу. К соединительным тканям относят и кроветворные ткани.
- *Мышечные ткани* (рис. 178). Обладают свойствами возбудимости и сократимости. Различают: 1 — скелетную поперечно-полосатую; 2 — сердечную поперечно-полосатую; 3 — гладкую. *Скелетная мышечная ткань* образована многоядерными волокнами длиной до 12 см, в цитоплазме находятся миофибриллы, расположенные параллельно волокну. Эти ткани также мезодермального происхождения.

  Миофибриллы имеют поперечную исчерченность, образованы миофиламентами — более тонкими актиновыми и более толстыми — миозиновыми. При сокращения нити актина и миозина скользят друг вдоль друга, для сокращения необходимы ионы кальция и энергия АТФ. Сокращается произвольно.

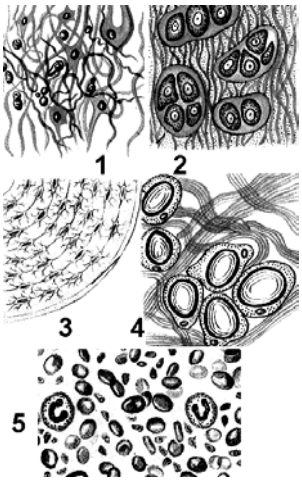


Рис. 177. Соединительные ткани:

1 — волокнистая; 2 — хрящевая; 3 — костная; 4 — жировая ткань; 5 — кровь.

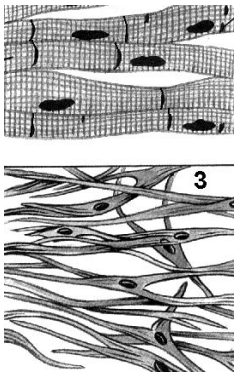


Рис. 178. Мышечные ткани:

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



Сердечная мышечная ткань имеет поперечную исчерченность, но образована клетками, имеющими одно — два ядра, соединенных через вставочные диски. Сокращается непроизвольно.

Гладкая мышечная ткань образована отдельными одноядерными мышечными клетками, длина которых до 1000 мкм. *Миоциты* окружены сарколеммой, внутри саркоплазма, актиновые и миозиновые нити не формируют миофибрилл. Сокращается непроизвольно.

Нервная ткань. Имеет эктодермальное происхождение и представлена нервными клетками — нейронами и нейроглией. *Важнейшие свойства* — возбудимость и проводимость.

Нейроны состоят из тела и отростков — длинного, по которому возбуждение идет от тела клетки — *аксона* и *дендритов*, по которым возбуждение идет к телу клетки. Морфологически нейроны делятся на униполярные (с одним аксоном), биполярные (с аксоном и дендритом), псевдоуниполярные, мультиполярные (рис. 179).

Функционально нейроны делятся на чувствительные (афферентные) — проводят возбуждение к ЦНС, двигательные (эфферентные) — проводят возбуждение от ЦНС, между ними могут быть вставочные нейроны (ассоциативные). Биохимическая классификация основана на химических особенностях нейромедиаторов, которые выделяют синапсы: холинергические (ацетилхолин), адренергические (норадреналин) и др. Нервные окончания могут быть рецепторными (экстерорецепторы и интерорецепторы) и эффекторными, например химические синапсы.

Синапс (рис. 180) представлен синаптической бляшкой, в которой образуются пузырьки с медиатором, при возбуждении синапса в присутствии Ca^{2+} пузырьки сливаются с пресинаптической мембраной, медиатор попадает в синаптическую щель и его молекулы соединяются с рецепторами постсинаптической мембраны. При этом открываются каналы в постсинаптической мембране, происходит ее деполяризация, возникает потенциал действия, клетка возбуждается.

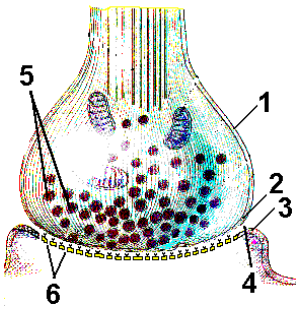


Рис. 180. Строение синапса:

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

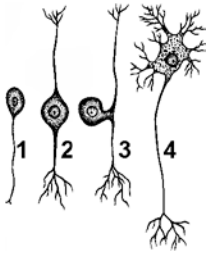


Рис. 179. Виды нейронов:

1 — униполярные; 2 — биполярные; 3 — псевдоуниполярные; 4 — мультиполярные.

22.4. Органы, системы органов

Орган это часть тела, имеющая присущую ему форму, строение, занимающая определенное место в организме и выполняющая характерную для него функцию. Орган образован всеми видами тканей, но с преобладанием одной или двух из них.

Система органов — органы, сходные по строению, выполняемым функциям и развитию. В организме человека различают не менее 10 систем органов: система покровных органов, опорно-двигательная система, пищеварительная, дыхательная, выделительная, система органов кровообращения, нервная и органы чувств, половая, эндокринная и иммунная.

Все органы и системы органов связаны между собой анатомически и функционально в единое целое — организм. Регуляция деятельности организма осуществляется нервным и гуморальным путем.

Гуморальная регуляция осуществляется с помощью гормонов, различных секретов, выделяемых клетками в кровь. Ведущая роль в этом способе принадлежит железам внутренней секреции. Регуляция осуществляется медленно, так как максимальная скорость крови 0,5 м/сек. Органы-мишени имеют рецепторы, с помощью которых воспринимаются молекулы-регуляторы.



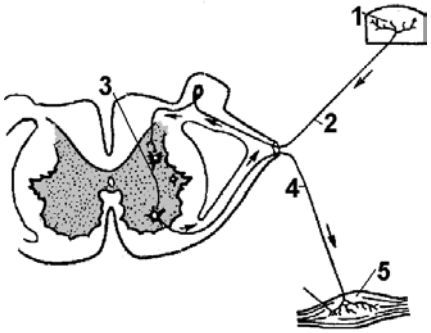


Рис. 181. Рефлекторная дуга:

1 — рецепторы; 2 — чувствительные нейрон; 3 — вставочный нейрон; 4 — двигательный нейрон; 5 — рабочий орган.

Нервная регуляция осуществляется с помощью нервной системы, происходит рефлекторно. *Рефлекс* — ответная реакция организма на раздражение, осуществляемая и контролируемая нервной системой. Путь, по которому проходит возбуждение при рефлексе называется *рефлекторной дугой.* Рефлекторная дуга (рис. 181) состоит из 5 компонентов: рецептора, чувствительного нервного волокна, нервного центра — группы вставочных нейронов, двигательного нервного волокна и исполнительного органа. В отличие от гуморальной регуляции, регуляция происходит быстро
(электрические импульсы проходят по нервным волокнам со скоростью до от 1-2 м/сек до 140 м/сек) и целенаправленно.

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

Таким образом, можно определить следующую схему построения организма: молекулы — клеточные органоиды — клетки — ткани — органы — системы органов — организм.

Глава 23. Опорно-двигательная система

23.1. Скелет

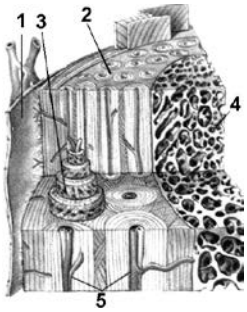


Рис. 182. Строение кости:

1 — надкостница; 2 — остеон; 3 — остеоциты; 4 — губчатое вещество; 5 — кровеносные сосуды в гаверсовом канале.

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

Костная ткань. В состав костной ткани входят органические (оссеин и оссеомукоид) и неорганические вещества (соли кальция, фосфора, железа, магния). Органические вещества придают эластичность. Если их сжечь, кость рассыпается на небольшие твердые частички. Неорганические придают твердость, если удалить неорганические вещества выдерживанием кости в кислоте, то кость становится эластичной и ее можно будет завязать в узел.

Костная ткань представлена клетками костной ткани — *остеоцитами* и межклеточным веществом. Структурным элементом является *остеон* — система костных пластинок, концентрическими кругами располагающиеся вокруг гаверсовых каналов, содержащих нервы и сосуды. Между ними — вставочные пластинки. Остеоны образуют перекладины, если перекладины расположены плотно, то образуется *компактное* вещество, если рыхло — *губчатое* вещество.

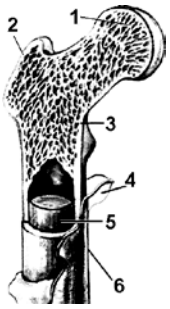


Рис. 183. Строение трубчатой кости:

1 — эпифиз; 2 — апофиз; 3 — метафиз; 4 — надкостница; 5 — желтый костный мозг; 6 — диафиз.

Строение и виды костей (рис. 182). Трубчатая кость покрыта надкостницей, суставные поверхности — хрящом. Надкостница выполняет защитную, трофическую (содержит кровеносные сосуды и нервы) и костеобразовательную функции. С внутренней стороны надкостницы находятся *остеобласты*, обеспечивающие рост кости в толщину. На границе с костной полостью находятся *остеокласты* — клетки-разрушительницы костной ткани. Головки костей, покрытые хрящом, называются *эпифизами*, места прикрепления сухожилий — *апофизы*, тело кости — *диафиз*, участок между эпифизом и диафизом — *метафиз* (рис. 183). В метафизе имеется прослойка клеток, за деления которых происходит рост

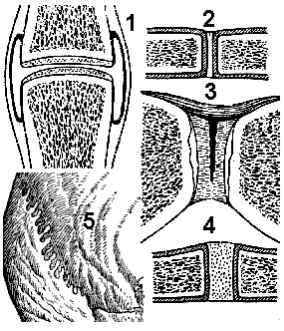


Рис. 184. Соединения костей:

1 — сустав; 2 — фиброзное соединение; 3 — полусустав; 4 — хрящевое соединение; 5 — швы.

кости в длину. Рост костей прекращается к 23-25 годам у мужчин, к 18 — 20 годам у женщин. Эпифизы состоят из губчатого вещества, в ячейках — красный костный мозг. Внутри диафиза канал с желтым костным мозгом.

Виды костей. Различают четыре группы костей: *трубчатые* (длинные — плечевая, короткие — фаланги пальцев), *губчатые* (длинные — ребра, короткие — кости запястья), *плоские* (лопатки), *смешанные* (основание черепа).

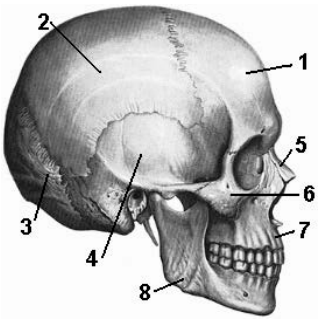


Рис. 185. Череп человека.

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

Соединение костей (рис. 184). Делят на две основные группы: непрерывные и прерывистые. *Непрерывные* могут быть трех видов — соединение с помощью соединительной ткани — фиброзное соединение (роднички в черепе новорожденного), с помощью хрящевой ткани (межпозвоночные диски), костные сращения (кости черепа). *В прерывистых (суставах)* различают суставные поверхности, суставную сумку, суставную полость с синовиальной жидкостью. Давление в них отрицательное. Различают *полусуставы* — соединения, имеющие в толще хряща щелевидную полость (лобковое сращение).



Рис. 186. Скелет позвоночника.

Отделы скелета. Скелет человека насчитывает более 200 костей и состоит из черепа, скелета туловища (позвоночный столб и грудная клетка), скелета конечностей (скелет поясов и скелет свободных верхних и нижних конечностей). *Череп* (рис. 185) включает 23 кости. В состав мозгового отдела входят *парные кости* — височные и теменные — и *непарные кости* — лобная, затылочная, клиновидная и решетчатая. Затылочная кость имеет большое затылочное отверстие. В состав лицевого черепа входят парные и непарные кости. Парные — верхнечелюстные, носовые, нижние носовые раковины, скуловые, слезные, небные. Непарные кости — сошник, нижняя челюсть, подъязычная.



Рис. 187. Скелет грудной клетки

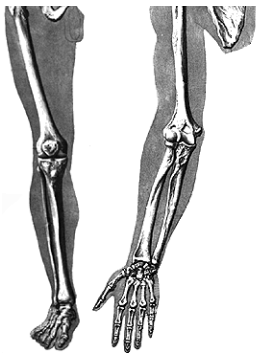


Рис. 188. Скелет конечностей

Скелет туловища состоит из скелета позвоночника и скелета грудной клетки. *Позвоночный столб* (рис. 186) состоит из 33-34 позвонков, которые образуют пять отделов. Шейный — из 7 позвонков, грудной — из 12, поясничный — из 5, крестцовый — из 5 слившихся, копчик из 4-5 сросшихся позвонков.

Скелет грудной клетки (рис. 187) образуется грудными позвонками, ребрами и грудиной. Первые семь пар ребер называются истинными, переходят в реберные хрящи, соединенные с грудиной. Следующие три пары — ложные ребра, их реберные хрящи соединены не с грудиной, а с выше лежащим ребром; две последние пары ребер — блуждающие. В грудине различают рукоятку, тело и мечевидный отросток.

Скелет верхней конечности (рис. 188) состоит из скелета свободной верхней конечности: плечевой кости, костей предплечья — локтевой и лучевой, запястья (8 косточек), пясти и фаланг пальцев.

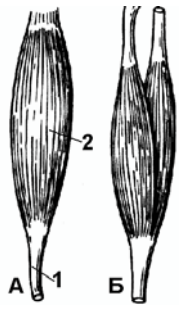


Рис. 189. Строение мышцы. А — одноглавая мышца, Б — двуглавая.

1 — головка; 2 — брюшко.

Скелета плечевого пояса — из парных лопаток и ключиц.

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

Скелет нижней конечности состоит из и скелета свободной нижней конечности — бедренной кости, костей голени (большой и малой берцовой), костей стопы (предплюсна — 7 костей, плюсна и фаланги пальцев). *В связи с прямохождением* стопа человека имеет сводчатую форму, крупные пяточные кости. Нижние конечности массивнее верхних, таз расширенный, чашевидный. S-образный позвоночник имеет изгибы — два



лордоза (изгибы, направленные вперед — шейный и поясничный) и два кифоза (изгибы, направленные назад — грудной и крестцовый). Грудная клетка расширена в стороны, верхние конечности имеют шаровидные суставные головки в плечевых костях и ключицы. *В связи с трудовой деятельностью и развитием речи* сформировалась рука с противопоставленным большим пальцем, увеличился мозговой отдел черепа и появился подбородок.

23.2. Мышцы.

У взрослого человека составляют 40% от массы тела, насчитывается около 600 скелетных мышц. В мышце (рис. 189) различают утолщенную среднюю часть — брюшко, прикрепляется мышца с помощью сухожильной *головки* к неподвижной части скелета, сухожилием *хвоста* — к подвижной части скелета.

Мышцы и группы мышц окружены соединительнотканными оболочками — *фасцией.* К мышце походят нервы, кровеносные и лимфатические сосуды. Форма мышц разнообразна: различают длинные, короткие, широкие, двуглавые, трехглавые и другие. Мышцы *антагонисты* обеспечивают движение в суставах (сгибатели и разгибатели, приводящие и отводящие, вращатели). Мышцы, выполняющие движение в одном направлении — *синергисты*.

Скелетные мышцы образованы поперечно-полосатой мышечной тканью. Скелетное мышечное волокно (рис. 190) имеет форму цилиндра длиной до 40 мм, диаметром до 0,1 мм. Снаружи покрыты *сарколеммой*, цитоплазма называется *саркоплазмой*. В ней очень много митохондрий и сеть внутренних мембран — *саркоплазматический ретикулум,* содержащий Ca^{2+}. Вдоль мышечного волокна тянется в среднем 2500 *миофибрилл.* Миофибриллы содержат белковые нити двух типов, из *актина* — тонкие и из *миозина* — толстые (рис. 191). Когда происходит сокращении миофибриллы, сами нити не укорачиваются, актиновые нити вдвигаются между миозиновыми. Это представление получило название теории зубчатого колеса. Саркомер способен сокращаться на 30% от своей длины.

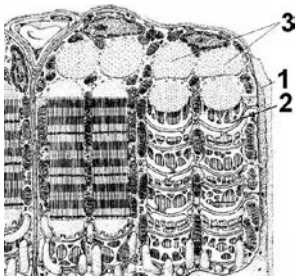


Рис. 190. Строение мышечного волокна:

1 — сарколемма; 2 — саркоплазматический ретикулум; 3 — миофибриллы.

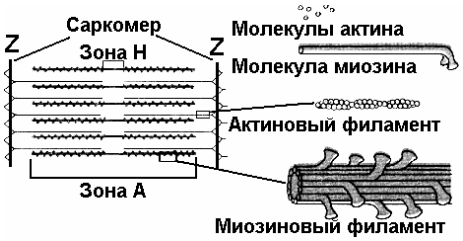


Рис. 191. Строение саркомера.

Основные группы мышц:

- *мышцы туловища:* трапециевидная, широчайшая мышца спины, большая грудная, наружные и внутренние межреберные, диафрагма;
- *мышцы верхней конечности:* дельтовидная, двуглавая, трехглавая, мышцы предплечья, кисти;
- *мышцы нижней конечности*: ягодичная, четырехглавая мышца бедра, портняжная, икроножная, мышцы стопы;
- *Мышцы головы:* мимические (надчерепная, мышца «гордецов», круговые мышцы глаз и рта, мышца смеха), жевательные — прикрепляются к нижней челюсти по четыре с каждой стороны.

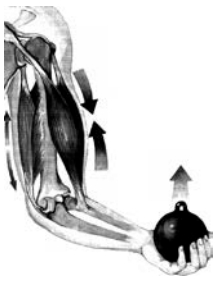


Рис. 192. Работа мышц.

Сокращается двуглавая мышца — сгибатель, расслабляется трехглавая мышца — разгибатель.

Работа мышц. Утомление. Мышечные волокна изолированы от соседних, при этом они сокращаются по принципу "все или ничего", т.е. волокно сокращается с максимальной для него силой, если возбуждение достигло порогового уровня. Сила и степень сокращения зависит от числа сократившихся волокон.

При сгибании руки в локтевом суставе, (рис. 192) возбуждение к двуглавой мышце идет от моторной зоны лобной доли больших полушарий, передается с по-

мощью нисходящих путей на соответствующие сегменты спинного мозга, затем по двигательным нейронам на нервно-мышечные соединения и происходит сокращение мышцы-сгибателя. При этом происходит торможение двигательных нейронов мышцы-разгибателя, и трехглавая мышца расслабляется. Медиатор, вызывающий сокращение скелетной мускулатуры — *ацетилхолин.*

Различают *динамическую* работу мышц, когда сокращение чередуется с расслаблением, и *статическую* работу, например, при удержании груза в одном положении. Статическая приводит к более быстрому утомлению. *Утомление* — временное снижение работоспособности, наступающее в результате работы. Ведущую роль в утомлении играет не усталость самих мышц, а утомление двигательных нейронов. Установлено, что для более быстрого восстановления работоспособности более благоприятен не полный покой, а интенсивная работа другой группы мышц. Иван Михайлович Сеченов назвал это "*активным отдыхом*". Он же изучал зависимость утомления от ритма и нагрузки и заложил основы науки — гигиены труда. Для достижения максимального объема мышечной работы необходимо подобрать оптимальный ритм и нагрузку.

Глава 24. Кровь

24.1. Виды внутренней среды

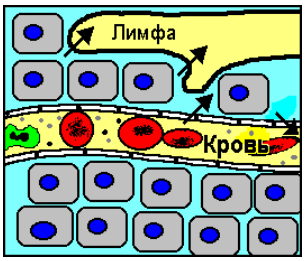


Рис. 193. Виды внутренней среды.

Кровь, тканевая жидкость и лимфа составляют различные виды внутренней среды организма (рис. 193).

Тканевая жидкость образуется из плазмы крови (20 л/сутки) и обеспечивает обмен веществ клеток. Затем она поступает в кровеносные и лимфатические сосуды.

Лимфа образуется из тканевой жидкости, которая попадает в слепо замкнутые капилляры лимфатической системы (2-4 л/день), по лимфатическим сосудам лимфа направляется в вены большого круга крово–обращения. Это дополнительная транспортная система, выполняет также и защитную функцию.

Кровь (около 5л). Разновидность соединительной ткани, состоит из плазмы крови — 55% и форменных элементов — около 45%.

Плазма состоит из неорганических и органических веществ. Неорганические: вода — до 90%, минеральные вещества — 0,9% (ионы Na^+, K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Cl^-, $H_2PO_4^-$, HCO_3^-). Концентрация солей относительно постоянна, если их мало — плазма становится *гипотонической*, вода уходит в клетки и увеличивает их объем, если среда *гипертоническая* — клетки теряют воду, в обоих случаях нарушается их жизнедеятельность.

Органические вещества: белки (альбумины, глобулины, фибриноген и др.) — 7%, жиры — 0,8%, глюкоза — 0,1%. Мочевины около 0,03%, pH — 7,4. Альбумины и глобулины — крупные белковые молекулы, не способные проходить сквозь стенки капилляров. Они участвуют в создании *осмотического* давления крови, препятствуют избыточному поступлению воды в межклеточное пространство. В плазме находятся гормоны, витамины, растворимые газы, различные ферменты.

Форменные элементы: эритроциты (5 млн./мм^3), лейкоциты (4-9 тыс./мм^3), тромбоциты (300 тыс./мм^3).

Функции крови:

- дыхательная (транспорт газов);
- трофическая (транспорт питательных веществ);
- выделительная (транспорт продуктов обмена к почкам);
- терморегуляторная (участие в теплоотдаче);
- защитные (борьба с микроорганизмами, свертывание крови);
- участие в гуморальной регуляции (транспорт гормонов);
- гомеостатические функции (поддержание постоянства внутренней среды организма).

Кровь недаром называют «зеркалом здоровья», состав плазмы и количество форменных элементов крови поддерживается на определенном уровне. Изменение содержания в крови сахара, мочевины, количества эритроцитов, лейкоцитов или тромбоцитов, изменение вязкости крови — все это свидетельствует о тех или иных заболеваниях организма.

24.2. Эритроциты, переливание крови

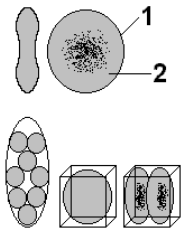
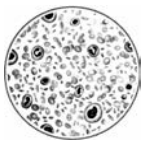


Рис. 194. Эритроциты:

1 — мембрана эритроцита; 2 — цитоплазма.

Образуются в красном костном мозге (5-10 млн./сек), продолжительность жизни — 3-4 месяца, разрушение *(гемолиз)* происходит в печени и селезенке.



Строение. Зрелые эритроциты — безъядерные клетки двояковогнутой формы. Клеточная оболочка может содержать *агглютиногены А*, или *В*, *Rh*$^+$ — белок, другие белки. Под оболочкой находится цитоплазма с большим количеством гемоглобина (ядро и другие органоиды клетки у зрелых эритроцитов человека полностью отсутствуют). Диаметр эритроцитов около 7-8 мкм, толщина — 2-2,5 мкм (рис. 194).

Функции. Основные функции эритроцитов связаны с транспортом кислорода в ткани и двуокиси углерода к легким. *Гемоглобин* — белок,

имеющий четвертичную структуру и состоящий из 4 *гемов*, содержащих Fe^{2+} и молекулы *глобина* из четырех полипептидных цепей (2 α-цепи и 2 β-цепи). Гемоглобин легко соединяется с кислородом: $Hb+4O_2= Hb(O_2)_4$, это соединение называется *оксигемоглобином*, соединение Hb с углекислым газом — *карбгемоглобином,* с угарным газом — *карбоксигемоглобином*, причем сродство к угарному газу у гемоглобина в 300 раз выше, чем к O_2.

Транспорту газов способствуют небольшие размеры эритроцитов, (чем больше требуется кислорода данному виду млекопитающих для жизнедеятельности, тем меньше размеры эритроцитов); двояковогнутая форма облегчает диффузию газов внутрь клетки и дает возможность деформации клетки при прохождении через капилляры. Количество эритроцитов возрастает, если человек живет высоко в горах. Для образования эритроцитов *(эритропоэза)* необходим витамин B_{12}; при недостатке кислорода в крови почки вырабатывают *эритропоэтин*, ускоряющий эритропоэз.

Снижение способности крови переносить кислород называется *анемией*. Причинами анемии может быть уменьшение числа эритроцитов, количества гемоглобина, недостаток витамина B_{12} и железа в пищевых продуктах, кровопотеря.

Переливание крови, Rh-фактор. При переливании крови от донора к реципиенту, возможна *агглютинация* (склеивание) и *гемолиз* (разрушение) эритроцитов. Чтобы этого не происходило, нужно учитывать группы крови, открытые К.Ландштейнером и Я.Янским в 1900 году. В плазме крови человека могут находиться особые белки названные *агглютининами*, которые взаимодействуют с *агглютиногенами* в мембране эритроцитов, вызывая их агглютинацию. Известно, что *агглютинин α*, содержащийся в плазме, склеивает эритроциты, содержащие в своей мембране *агглютиноген А*; *агглютинин β* — склеивает эритроциты, содержащие в своей мембране *агглютиноген В*.

Первая группа крови не содержит в эритроцитах агглютиногены и называется группа ноль (0), в плазме крови этой группы находятся агглютинины *αβ*; у людей со второй группой в мембране эритроцитов агглютиноген *А*, в плазме — агглютинин *β*; у людей с третьей группой в эритроцитах агглютиноген В, в плазме — агглютинин α; у четвертой группы агглютиногены *АВ*, агглютининов в плазме крови нет.

Если кровь донора содержит агглютиногены, которые склеиваются плазмой реципиента, происходит полная агглютинация эритроцитов донора (+). Возможна частичная агглютинация (— +) если агглютининами крови донора склеивается часть эритроцитов реципиента.

Эритроциты 1 группы не склеиваются плазмой реципиента, поэтому первую группу называют *универсальным донором*, но при переливании первой группы ко второй, третьей и четвертой происходит частичная агглютинация эритроцитов реципиента, поэтому переливают кровь только одноименной группы. Четвертая группа крови не содержит в плазме агглютинины и не склеивает эритроциты крови донора любой группы, называется *универсальным реципиентом*, но возможна частичная агглютинация собственных эритроцитов агглютининами плазмы донора. Кроме системы АВО есть и другие системы антигенов, поэтому лучше всего приливать заранее подготовленную собственную кровь.

Таблица 3.

Переливание крови по системе АВО

Д / *Р*	1 — 0 *αβ*	2 — А *β*	3 — В *α*	4 — АВ — —
1 — 0 *αβ*	—	+	+	+
2 — А *β*	— +	—	+	+
3 — В *α*	— +	+	—	+
4 — АВ — —	— +	— +	— +	—

В 1940 году К.Ландштейнер обнаружил, что 85% людей в мембранах эритроцитов содержат белок резус-фактор *(Rh*$^+$*)*. При повторном переливании резус-положительной *(Rh*$^+$*)* крови, совместимой по системе *АВ0*, ре-

зус-отрицательному *(Rh^-)* реципиенту наблюдается *гемотрансфузионный шок,* связанный с агглютинацией эритроцитов донора резус-антителами реципиента.

Если женщина Rh^-, а плод Rh^+, то возникает *резус-конфликт*, связанный с разрушением эритроцитов плода, который особенно опасен при второй беременности. Группы крови и резус-фактор наследуются и сохраняются у человека всю жизнь.

24.3. Свертывание крови

Важнейшая защитная функция крови. На этот процесс влияют 13 факторов, имеющихся в плазме крови, а также 12 факторов, выделяемых тромбоцитами. Наиболее важны 5: *фибриноген*, *протромбин*, тканевый и кровяной *тромбопластин*, ионы Ca^{2+}. Тромбоциты, плоские безъядерные клетки, образуются в красном костном мозге и живут 5-11 дней. Разрушаются в печени и селезенке. Как и лейкоциты способны к передвижению и образованию псевдоподий. Важнейшая функция — участие в *гемостазе* (свертывании крови).

- *На первой стадии* гемостаза при повреждении сосудов выделяется тканевый тромбопластин, к поврежденным клеткам прилипают и разрушаются тромбоциты, происходит выделение тромбоцитарного тромбопластина.
- *На второй стадии* гемостаза под их влиянием, при участи Ca^{2+} и других факторов свертывания, протромбин кровяной плазмы превращается в тромбин.
- *На третьей стадии* тромбин вызывает полимеризацию растворенного в плазме фибриногена в нерастворимые волокна фибрина, в которых задерживаются клетки крови, образуется сгусток, кровотечение останавливается. Плазма крови без фибрина называется *сывороткой*.

Гемофилия — несвертываемость крови, заболевание, связанное с рецессивной мутацией в половой Х-хромосоме. Так как у мужчин в клетках по одной Х-хромосоме, то гемофилией чаще всего болеют мужчины.

Существует и *противосвертывающая система*, благодаря которой растворяются тромбы, кровь в сосудах не свертывается. В клетках печени, легких и некоторых лейкоцитах (базофилах) образуется *гепарин*, препятствующий свертыванию крови.

24.4. Лейкоциты, иммунитет



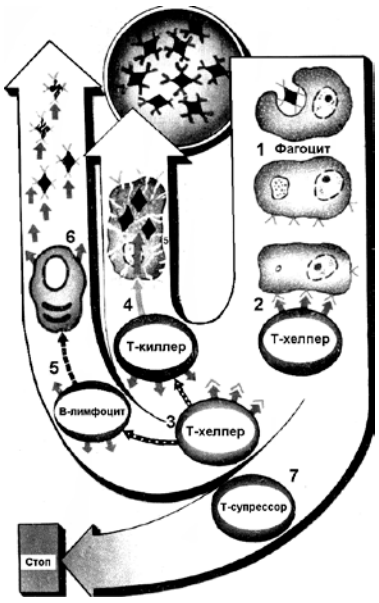
Рис. 195. Лейкоциты.

Лейкоциты — белые кровяные клетки, имеющие ядро. Увеличение числа лейкоцитов — *лейкоцитоз*, уменьшение — *лейкопения*. Способны к передвижению и делению (*пролиферации*).

Образуются в красном костном мозге, лимфатических узлах, селезенке. Разрушаются в селезенке. Живут до 20 суток, клетки иммунологической памяти — десятки лет. В зависимости от зернистости цитоплазмы делятся на *гранулоциты* и *агранулоциты* (рис. 195).

К *агранулоцитам* относятся лимфоциты. *Лимфоцитов* от 20 до 45% от общего количества лейкоцитов. Образуются стволовыми клетками красного костного мозга, среди них различают *Т-лимфоциты* и *В-лимфоциты.*

Т-лимфоциты заселяют тимус, созревают, превращаясь в Т-киллеры, Т-хелперы и Т-супрессоры и отвечают, совместно с фагоцитами, за *клеточный иммунитет.*



Другая часть лимфоцитов задерживается в периферических органах иммунной системы — в лимфатических узлах, миндалинах, в аппендиксе, где они превращаются в *В-лимфоциты* обеспечивающие *гуморальный иммунитет* — образование *антител.*

Антитела (иммуноглобулины) вырабатываются против конкретных антигенов и помогают справиться с инфекцией. Часть В-лимфоцитов превращается в *клетки иммунологической памяти,* сохраняющиеся в организме человека десятки лет. При повторном попадании в организм микроорганизмов с этими же антигенами, активируются клетки иммунологической памяти и иммунный ответ развивается очень быстро, человек становится невосприимчивым ко многим заболеваниям.

Иммунный ответ. Возбудители инфекции, попавшие в организм человека, фагоцитируются и их антигены выставляются на поверхность фагоцита. Т-хелпер с соответствующими рецепторами активируется и выделяет химические вещества, вызывающие размножение В- и Т-лимфоцитов, способных поражать данный возбудитель (рис. 196).

196. Схема иммунного ответа.

ции фагоцитом и выставление антигенных детерминант на
игенных детерминант Т-хелперу; 3 — выделение веществ,
- и Т-лимфоцитов; 4 — уничтожение клетки, на поверхно-
теля Т-киллером; 5 — превращение В-лимфоцита в плаз-
вание антител плазматической клеткой; 7 — прекращение
ром.

Под действием этих веществ, В-лимфоциты превращаются в *плазматические клетки* и выделяют до 2000 антител в секунду. Антитела связываются с антигенами, затем происходит уничтожение чужеродных тел. Т-киллеры уничтожают и возбудителей, и собственные клетки, на поверхности которых находятся антигены проникших в клетку возбудителей. Т-супрессоры прекращают иммунный ответ после того, как организм справился с инфекцией.

Иммунитет — способ защиты организма от генетически чуждых и инфекционных агентов.

Клеточный иммунитет обеспечивается клетками — фагоцитами и Т-киллерами. Впервые открыт И.И.Мечниковым, который доказал возможность фагоцитоза лейкоцитами инородных частиц или разрушающихся клеток самого организма. За разработку теории клеточного иммунитета И.И.Мечников награжден Нобелевской премией.

Виды иммунитета. Различают *естественный иммунитет* и *иммунитет искусственный*.

- Естественный иммунитет может быть *врожденным* и *приобретенным*. Естественный врожденный иммунитет организм получает по наследству, приобретенный может быть *пассивным* (получение антител с молоком матери или через плаценту) и *активным* — полученным после болезни, когда образуются собственные антитела и клетки иммунологической памяти на данные антигены.
- Искусственный иммунитет также может быть активным и пассивным. *Активный иммунитет* развивается после введения в организм *вакцины* — ослабленных или убитых формы микробов или их токсинов. При этом в организме осуществляется иммунный ответ на введенные антигены. *Пассивный иммунитет* осуществляется за счет введения в организм *сывороток* с готовыми антителами.

Основоположником метода вакцинации является английский врач *Э.Дженнер,* впервые предложивший использовать для предупреждения заболевания натуральной оспой прививку возбудителей коровьей оспы. *Л.Пастер* создал вакцины против куриной холеры, сибирской язвы, бешенства.

Глава 25. Кровообращение

25.1. Органы кровообращения. Сердце

К органам кровообращения относятся кровеносные сосуды (артерии, вены, капилляры) и сердце. *Артерии* — сосуды, по которым кровь течет от сердца, *вены* — сосуды, по которым кровь возвращается в сердце. Стенки артерий и вен состоят из трех слоев: внутреннего — из плоского эндотелия, среднего — из гладкой мышечной ткани и эластических волокон и наружного — из соединительной ткани (рис. 197).

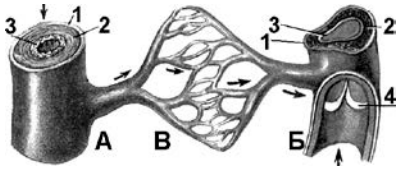


Рис. 197. Строение кровеносных сосудов (А — артерий, Б — вен, В — капилляров):

1 — наружный слой; 2 — средний слой; 3 — внутренний слой артерий и вен; 4 — клапаны вен.

Крупным артериям, расположенным рядом с сердцем, приходится выдерживать большое давление, поэтому они имеют толстые стенки, их средний слой состоит, в основном, из эластических волокон. Артерии несут кровь к органам, разветвляются на артериолы, затем кровь попадает в капилляры и по венулам попадает в вены.

Капилляры состоят из одного слоя эндотелиальных клеток, расположенных на базальной мембране. Через стенки капилляров из крови в ткани диффундируют кислород и питательные вещества, а поступают углекислый газ и продукты обмена.

Вены, в отличие от артерий, имеют полулунные клапаны, благодаря которым кровь движется только в сторону сердца. Давление в венах небольшое, их стенки более тонкие и мягкие.

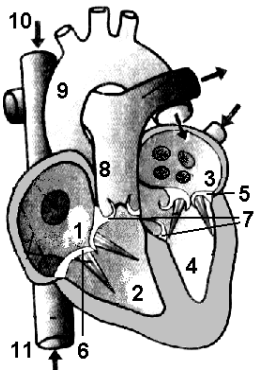


Рис. 198. Строение сердца:

1 — правое-, 3 — левое предсердия; 2 — правый-, 4 — левый желудочки; 5 — двух- , 6 — трехстворчатый клапаны; 7 — полулунные клапаны; 8 — легочная артерия; 9 — левая дуга аорты; 10, 11 — верхняя и нижняя полые вены.

Сердце расположено в грудной клетке между легкими, две трети расположено влево от срединной линии тела, а одна треть — вправо. Масса сердца около 300 г, основание вверху, верхушка — внизу. Снаружи покрыто околосердечной сумкой, *перикардом* . Сумка образована двумя листками, между которыми небольшая полость. Один из листков покрывает сердечную мышцу *(миокард). Эндокард* выстилает полость сердца и образует клапаны. Состоит сердце из четырех камер, двух верхних — тонкостенных *предсердий* и двух нижних толстостенных *желудочков*, причем стенка левого желудочка в 2,5 раза толще, чем стенка правого желудочка (рис. 198). Это связано с тем, что левый желудочек выбрасывает кровь в большой круг кровообращения, правый — в малый круг.

В левой половине сердца кровь артериальная, в правой — венозная. В левом предсердно-желудочковом отверстии *двустворчатый клапан*, в правом — *трехстворчатый*. При сокращении желудочков, клапаны давлением крови захлопываются и не дают крови выйти обратно в предсердия. Сухожильные нити, прикрепленные к клапанам и сосочковым мышцам желудочков, не дают клапанам вывернуться. На границе желудочков с легочной артерией и аортой находятся кармашковидные *полулунные клапаны*. При сокращении желудочков эти клапаны прижимаются к стенкам артерий, и кровь выбрасывается в аорту и легочную артерию. При расслаблении желудочков — кармашки наполняются кровью и препятствуют попаданию крови обратно в желудочки.

Около 10% крови, выбрасываемой левым желудочком, попадает в коронарные сосуды, питающие сердечную мышцу. При закупорке какого-то коронарного сосуда может наступить отмирание участка миокарда (*инфаркт*). Нарушение проходимости артерии может наступить в результате закупорки сосуда тромбом или из-за ее сильного сужения — спазма.

25.2. Работа сердца. Регуляция работы

Различают три фазы сердечной деятельности: сокращение (*систола*) предсердий, систола желудочков и общее расслабление (*диастола*). При частоте сокращений сердца 75 раз в минуту, на один цикл приходится 0,8 секунды. При этом систола предсердий продолжается 0,1 с, систола желудочков — 0,3 с, общая диастола — 0,4 с.

Таким образом, в одном цикле предсердия работают 0,1 с, а 0,7 — отдыхают, желудочки работают 0,3 с, отдыхают 0,5 с. Это позволяет сердцу работать, не утомляясь, всю жизнь.

При одном сокращении сердца в легочный ствол и аорту выбрасывается около 70 мл крови, за минуту объем выброшенной крови составит более 5 л. При физической нагрузке возрастает частота и сила сердечных сокращений и сердечный выброс достигает 20 — 40 л/мин.

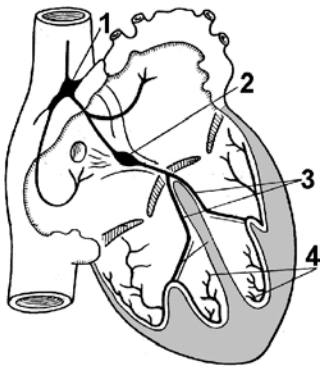


Рис. 199. Проводящая система сердца:

1 — синусно-предсердный узел, ритмоводитель 1-го порядка; 2 — предсердно-желудочковый узел, ритмоводитель 2-го порядка; 3 — ножки Гиса; 4 — волокна Пуркинье.

Автоматия сердца. Даже *изолированное* сердце, при пропускании через него *физиологического раствора*, способно ритмически сокращаться без внешних раздражений, под влиянием импульсов, возникающих в самом сердце. Импульсы возникают в синусно-предсердном и предсердно-желудочковом узлах (водителях ритма), расположенных в правом предсердии, затем по проводящей системе (ножкам Гиса и волокнам Пуркинье) проводятся к предсердиям и желудочкам, вызывая их сокращение (рис. 199). И ритмоводители, и проводящая система сердца образованы *мышечными клетками* особого строения. Ритм работы изолированного сердца задается синусно-предсердным узлом, его называют ритмоводителем 1-го порядка. Если прервать передачу импульсов от синусно-предсердного узла к предсердно-желудочковому, то сердце остановится, затем возобновит работу уже в ритме, задаваемом предсердно-желудочковым узлом, ритмоводителем 2-го порядка.

▣ *Нервная регуляция.* Деятельность сердца, как и других внутренних органов, регулируется *автономной* (*вегетативной*) частью нервной системы:



Во-первых, в сердце имеется собственная нервная система сердца с рефлекторными дугами в самом сердце — *метасимпатическая* часть нервной системы. Ее работа видна при переполнении предсердий изолированного сердца, в этом случае усиливается частота и сила сердечных сокращений.

Во-вторых, к сердцу *подходят* симпатические и *парасимпатические* нервы. Информация от рецепторов на растяжение в полых венах и дуге аорты передается в продолговатый мозг, в центр регуляции сердечной деятельности. Ослабление работы сердца вызывается *парасимпатическими* нервами в составе блуждающего нерва, усиление работы сердца вызывается *симпатическими* нервами, центры которых расположены в спинном мозге.

▣ *Гуморальная регуляция.* На деятельность сердца влияет и ряд веществ, поступающих в кровь. Усиление работы сердца вызывают *адреналин*, выделяемый надпочечниками, *тироксин*, выделяемый щитовидной железой, избыток ионов Ca^{2+}. Ослабление работы сердца вызывает *ацетилхолин*, избыток ионов K^{+}.

25.3. Круги кровообращения

*Большой круг кровообращ*ения начинается в левом желудочке, артериальная кровь выбрасывается в *левую дугу аорты*, от которой отходят подключичные и сонные артерии, несущие кровь к верхним конечностям и голове. От них венозная кровь через *верхнюю полую вену* возвращается в правое предсердие. Дуга аорты переходит в брюшную аорту, от нее кровь по артериям попадает к внутренним органам, отдает кислород и питательные вещества, венозная кровь по *нижней полой вене* возвращается в правое предсердие. Кровь от пищеварительной системы по воротной вене попадает в печень, печеночная вена впадает в нижнюю полую вену (рис. 200).

Малый круг кровообращения начинается в правом желудочке, венозная кровь по *легочным артериям* попадает в капилляры, оплетающие альвеолы легких, происходит газообмен и артериальная кровь возвращается по четырем *легочным венам* в левое предсердие.

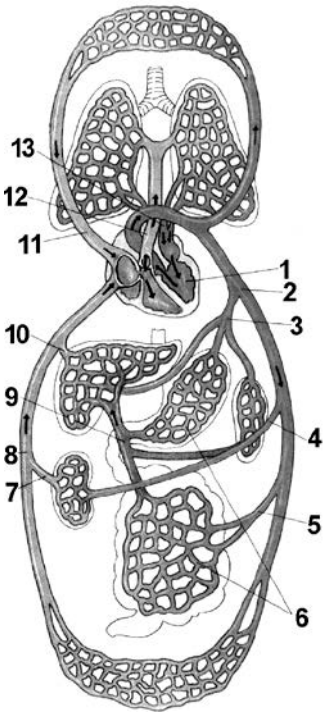


Рис. 200. Круги кровообращения:

1 — сердце; 2 — аорта; 3 — чревный ствол; 4 — почечная артерия; 5 — брыжеечная артерия; 6 — капиллярные сети; 7 — почечная вена; 8 — нижняя полая вена; 9 — воротная вена печени; 10 — печеночная вена; 11 — верхняя полая вена; 12 — легочный ствол; 13 — легочные вены.

25.4. Кровяное давление. Движение крови

Максимальное кровяное давление создается работой сердца в аорте: P max. — около 150 мм. рт. ст. Постепенно давление падает, в плечевой артерии оно составляет около 120 мм рт. ст., в капиллярах падает от 40 до 20 мм рт. ст. и в полых венах давление ниже атмосферного, P min. — до -5 мм рт. ст. (рис. 201).

В каждом сосуде давление во время систолы (систолическое) более высокое, чем во время диастолы (диастолическое). Систолическое и диастолическое в плечевой артерии — 120/80 — норма. *Гипертония* — стойкое повышенное давление, *гипотония* — пониженное.



Рис. 201. Изменение давления в сосудах кровеносной системы.

Разность давления в различных участках кровеносной системы и обеспечивает движение крови в сторону меньшего давления. Кроме того, передвижению крови по артериям способствует пульсация стенок артерий. *Артериальный пульс* — ритмическое волнообразное сокращение стенок артерий,

вызываемое выбросом порции крови в аорту. Волна сокращений движется по артериям со скоростью 10 м/с, не зависит от скорости кровотока и значительно превышает его.

Максимальная скорость движения крови — в аорте, и составляет всего 0,5 м/с, пульсовые волны способствуют передвижению крови по артериям («периферические сердца»). В капиллярах просвет сосудов в 1000 раз больше и скорость крови, соответственно в 1000 раз меньше и составляет 0,5 мм/с, вся кровь из капилляров большого круга кровообращения собирается в две полые вены и скорость снова увеличивается до 0,2 м/с (рис. 202).

Движению крови по венам способствует разность кровяного давления, сокращение скелетной мускулатуры, окружающей вены, клапаны вен. Кроме того, при переполнении вен происходит их пульсация, но ее частота не совпадает с частотой биения сердца (не путать с артериальным пульсом).

Регуляция просвета сосудов. В состоянии покоя около 40% крови находится в *кровяных депо* — селезенке, печени, коже. Кровь в них или полностью выключается из циркуляции, или кровоток происходит очень медленно. Кроме того, в неработающем органе часть капилляров закрыта, кровь в них не поступает. В работающем органе они открываются, в них поступает кровь, давление в кровеносной системе падает, кроме того, увеличивается количество углекислого газа в крови. В крупных артериях и в устье полых вен находятся рецепторы, регистрирующие изменение давления и хеморецепторы, улавливающие изменение химического состава крови, информация передается в продолговатый мозг, в центр сердечно-сосудистой деятельности. Сосудодвигательные центры усиливают симпатическое влияние на сосуды кожи, кишечника и кровяных депо, усиливается работа сердца.

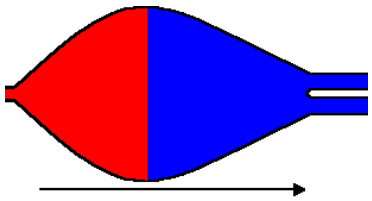


Рис. 202. Схема движение крови по сосудам большого круга кровообращения.



Рис. 203. Опыт Бернара

Есть *сосудосуживающие* и *сосудорасширяющие* нервы. Симпатические нервы оказывают сосудосуживающее действие на все сосуды, кроме скелетных мышц и мозга. Их перерезка (опыт Бернара) у уха кролика приводит к расширению сосудов, покраснению уха (рис. 203).

Гуморальная регуляция: гистамин, недостаток O_2 избыток CO_2 — расширяют сосуды, повреждения и адреналин — сужают.

25.5. Лимфа.

Лимфатические сосуды и узлы

В лимфатической системе выделяют три звена: лимфатические капилляры, сосуды и протоки (рис. 204). В слепо замкнутые лимфатические капилляры поступает тканевая жидкость, образуя лимфу, через их стенку свободно проникают из тканевой жидкости белковые молекулы. Капилляры сливаются и образуют лимфатические сосуды, снабженные клапанами. По их ходу имеются лимфатические узлы (около 460), скопления их на шее под нижней челюстью, в подмышечных впадинах, в паху, локтевых и коленных изгибах, других местах.

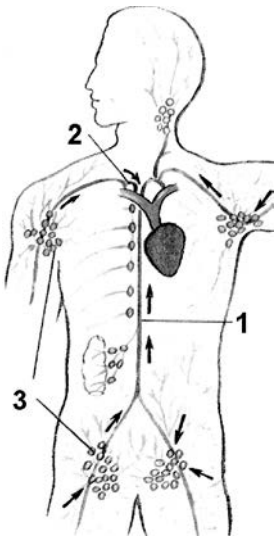


Рис. 204. Лимфатическая система.

1 — левый грудной проток; 2 — правый грудной проток; 3 — лимфатические узлы.

В узлах лимфа протекает по узким щелям (синусам), в которых задерживаются и уничтожаются лимфоцитами чужеродные тела. Лимфа от ног и кишечника собирается в *левую-*, от правой стороны тела — в *правую подключичную вены*. Лимфа не содержит эритроцитов, тромбоцитов, но в ней много лимфоцитов. Свертывается медленно, движется за счет сокращения стенок крупных лимфатических сосудов, наличия клапанов, сокращения скелетных мышц, присасывающего действия грудного лимфатического протока при вдохе. Количество лимфы в организме человека равно



1-2 литрам. *Функции*: участвует в транспорте питательных веществ, особенно жиров, до 80% жиров, всасываемых в кишечнике, попадает в лимфатическую систему; возвращает белок в кровь из межклеточной жидкости; выполняет защитные свойства — содержит много лимфоцитов и антител.

Глава 26. Дыхательная система

26.1. Строение органов дыхания

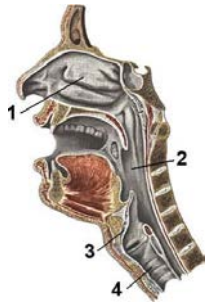


Рис. 205. Дыхательные пути:

1 — носовые ходы; 2 — носоглотка; 3 — гортань; 4 — трахея.

Источником энергии в организме человека являются органические вещества. В клетках происходит их бескислородное окисление (гликолиз) и кислородное окисление (дыхание), которое сопровождается потреблением кислорода, выделением углекислого газа и энергии. Различают *внешнее* (легочное) дыхание, при котором происходит газообмен между атмосферным воздухом и воздухом альвеол, и *тканевое*, или внутреннее дыхание, связанное с потреблением кислорода митохондриями выделением углекислого газа.

К дыхательной системе относят *дыхательные пути* и *легкие.* Дыхательные пути представлены носовыми полостями, носоглоткой, гортанью, трахеей и бронхами.

Хрящевая перегородка разделяет *носовые полости,* в каждой три носовых хода (рис. 205). Здесь воздух согревается кровью, протекающей по многочисленным капиллярам, увлажняется и частично очищается от пыли и микроорганизмов, анализируется с помощью обонятельного анализатора, ресничный эпителий способствует продвижению слизи к носоглотке. Затем через хоаны воздух попадает в *носоглотку*, в *ротовую часть глотки* и *гортань*. *Гортань* проводит воздух и функционирует как голосовой аппарат. Имеет парные и три непарных (щитовидный, надгортанник и перстневидный) хряща. В средней части гортани располагаются две пары складок, образующих голосовые связки, натянутые между щитовидным и черпаловидными хрящами. При дыхании голосовая щель открыта, при глотании надгортанник закрывает вход в гортань. Внизу гортань переходит в трахею. Трахея — мышечная трубка с хрящевыми полукольцами, длиной 10-15 см. Снизу делится на два бронха, последние в легких образуют бронхиальные деревья, состоящие из бронхиол.

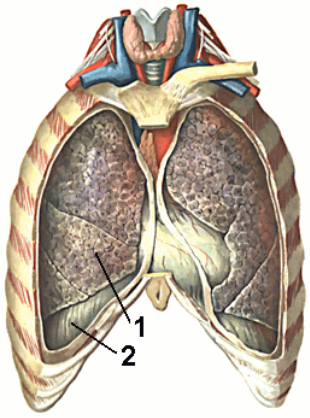


Рис. 207. Легкие человека:

1 — правое легкое; 2 — плевральная полость.



Рис. 206. Ацинус:

1 — концевая бронхиола; 2 — респираторные бронхиолы; 3 — альвеолярные ходы; 4 — альвеолы.

Легкие располагаются в грудной полости, правое состоит из трех, левое легкое — из двух долей. Морфологической и функциональной единицей легкого является *ацинус* — система разветвления одной *концевой бронхиолы* (рис. 206). По бронхиолам воздух проникает в *альвеолярные ходы* и в *альвеолы*. Внутренняя поверхность альвеол покрыта *сурфактантом*, бактерицидной пленкой, которая к тому же препятствует слипанию альвеол. Число альвеол достигает 700 млн., общая их поверхность до 120 м^2. Каждое легкое погружено в серозный мешок. Он образован внутренним, висцеральным листком, покрывающим легкое и наружным — париетальным, срастающимся со стенкой грудной полости. Между ними *плевральная полость* с давлением ниже атмосферного и *серозной* жидкостью (рис. 207). Если принять атмосферное давление за нулевое, то при вдохе давление в плевральной полости равно — 9 мм рт. ст., при выдохе — 4 мм рт. ст. Если при ранении давление в плевральной полости становится равным атмосферному, легкое перестает растягиваться при вдохе, это явление называется *пневмотораксом*.

26.2. Жизненная емкость легких

Вдох вызывается сокращением дыхательных мышц — *наружных межреберных* и *диафрагмы*, при этом грудная клетка поднимается, диафрагма уплощается. При выдохе наружные межреберные мышцы расслабляют-

ся, и грудная клетка опускается. Органы брюшной полости давят на диафрагму, она приподнимается, объем грудной полости уменьшается. При глубоком выдохе сокращаются *внутренние межреберные* мышцы и мышцы живота.

Жизненная емкость легких — максимальное количество воздуха, которое может выдохнуть человек после самого глубокого вдоха. Слагается из *дыхательного, дополнительного, резервного* объемов воздуха. *Дыхательный объем* — количество воздуха, которое вдыхается и выдыхается при спокойном дыхании. Объем воздуха, который челом может вдохнуть после спокойного вдоха, называется *дополнительным*. Объем воздуха, который человек может выдохнуть после спокойного выдоха, называется *резервным* (рис. 208). В дыхательных путях всегда остается *остаточный* объем, объем воздуха, который человек не может выдохнуть (около 1000 см^3).

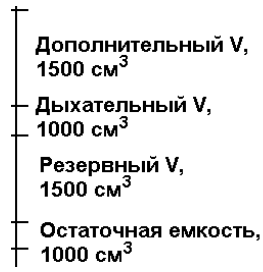


Рис. 208. Определение жизненной емкости легких.

Дыхательное мертвое пространство — объем дыхательных путей, в котором не происходит газообмена. Измеряется жизненная емкость легких с помощью спирометра.

26.3. Газообмен в легких и тканях

Во время вдоха поступающий в легкие воздух смешивается с воздухом, уже находившимся в дыхательных путях после выдоха, т.к. даже альвеолы полностью не спадаются при выдохе. Содержание газов во вдыхаемом, и выдыхаемом воздухе (в %).

Таблица 4.

Воздух	Кислород, %	Углекислый газ, %	Азот, инертные газы, %
Вдыхаемый	20,9	0,003	79,1
Выдыхаемый	16	4,5	79,5

Газообмен в легких и тканях подчиняется законам движения газов в соответствии с их парциальным давлением. Парциальное давление — давление газа, которое приходится на его долю от общего давления смеси газов. В альвеолах парциальное давление кислорода 100 мм рт. ст., в венозной крови — 40 мм рт. ст., кислород переходит из альвеолярного воздуха в кровь. Парциальное давление углекислого газа выше в венозной крови (46 мм рт. ст.), чем в альвеолярном воздухе (40 мм рт. ст.) и он диффундирует в альвеолы.

Кислород в крови находится в растворенном состоянии (менее 1%), и в соединении с Hb (99%) в форме *оксигемоглобина* $Hb(O_2)_4$.

Около 10% углекислого газа транспортируется в форме *карбгемоглобина* $HbCO_2$; большая часть растворяется в воде и образует H_2CO_3, которая реагирует с солями K^+ и Na^+, превращаясь в *гидрокарбонаты*. В составе $KHCO_3$ эритроцитов (меньшая часть) и $NaHCO_3$ плазмы (большая часть) углекислый газ транспортируется к легким.

26.4. Регуляция дыхания

Глубина и частота дыхания зависит от потребностей организма в кислороде, от содержания в крови углекислого газа. Приспособление дыхательной системы к запросам организма осуществляется с помощью нервной и гуморальной регуляции.

- *Нервная регуляция* осуществляется дыхательным центром продолговатого мозга, в котором различают отдел вдоха и отдел выдоха. Отделу вдоха свойственна *автоматия*, раз в 4 с здесь возникает возбуждение, которое проводится к дыхательным мышцам, происходит вдох. При растяжении альвеол происходит возбуждение рецепторов в их стенках, возбуждение проводится по блуждающему нерву к центру выдоха и тормозится центр вдоха. Происходит выдох, стенки альвеол спадаются, происходит возбуждение рецепторов на сжатие, от которых импульсы проводятся в центр вдоха и начинается вдох. Таким образом, вдох рефлекторно вызывает выдох, а выдох — вдох. На дыхательные движения оказывает влияние и кора больших полушарий, человек может сознательно изменять частоту и глубину дыхательных движений.

  К *защитным дыхательным рефлексам* относятся чихание и кашель. При раздражении рецепторов носовой полости или гортани возбуждение по чувствительным нейронам проводится в дыхательный центр продолговатого мозга, анализируется и по двигательным нейронам проводится к дыхательным мышцам, происходит чихание или кашель и раздражающие вещества удаляются из организма.
- *Гуморальная регуляция*. Дыхательный центр чрезвычайно чувствителен к концентрации углекислого газа в крови, при увеличении концентрации углекислого газа дыхание становится более глубоким и частым. Кро-

ме того, в стенках аорты находятся хеморецепторы, реагирующие на концентрацию кислорода. При понижении концентрации кислорода в крови частота и глубина дыхательных движений увеличивается.

Глава 27. Пищеварительная система

27.1. Функции органов пищеварения

Для возмещения энергетических затрат, для роста и развития организму человека необходимы различные химические вещества. Эти вещества человек получает с пищей и водой. В пище содержатся высокомолекулярные соединения — белки, жиры, углеводы; вещества, богатые энергией и с различной дальнейшей судьбой. *Белки* для организма являются основным строительным материалом, они состоят из 20 видов аминокислот, из которых наш организм синтезирует собственные белки. Десять аминокислот являются незаменимыми, и их организм должен получать с пищей. Основная часть *углеводов* и *жиров* окисляется, обеспечивая организм энергией. Вместе с пищей в организм должны поступать в достаточном количестве вода, минеральные соли, витамины. Пищевой рацион должен быть полноценным, пищевые продукты, входящие в рацион человека, должны быть растительного и животного происхождения. Механическая и химическая переработка, расщепление и всасывание продуктов расщепления происходит в пищеварительной системе и называется *пищеварением*.

Химическое расщепление осуществляется *ферментами*, которые активны при определенных условиях — максимальная активность наблюдается при температуре около 37°С, различные ферменты работают при разной pH: одни в нейтральной среде (амилаза), другие в кислой (пепсин), третьи в щелочной (трипсин). При изменении условий происходит денатурация ферментов, снижение или потеря каталитической активности. Протеолитические ферменты участвуют в расщеплении белков, липолитические — в расщеплении жиров, гликолитические — в расщеплении углеводов.

Для человека характерны полостное и мембранное пищеварение. Полостное пищеварение происходит в полости пищеварительной системы, мембранное осуществляется ферментами, связанными с мембраной клеток.

Пищеварительная система выполняет четыре основные функции: секреторную, моторную, всасывательную, экскреторную.

Секреторная функция связана с секрецией пищеварительных соков и химическим расщеплением пищи; *моторная — с* жеванием, глотанием, передвижением пищи, выведением непереваренных остатков. *Всасывательная функция* связана с всасывание переваренных органических веществ, воды, солей, витаминов; *экскреторная — с* выведением в просвет кишечника азотистых соединений, солей, воды, ядовитых веществ и других продуктов метаболизма.

27.2. Строение пищеварительной системы.

Длина пищеварительного тракта 8-10 м (рис. 209). Стенка состоит из 3 слоев: наружного соединительнотканного — серозной оболочки, среднего мышечного и внутреннего слизистого. Производными эпителия являются большие (3 пары слюнных желез, печень, поджелудочная железа) и малые пищеварительные железы, находящие в стенках пищеварительного тракта. Эти железы выделяют в сутки до 8 л пищеварительных соков.

В слизистом слое располагаются также скопления лимфатических узелков (пейеровы бляшки), выполняющих защитную функцию.

В пищеварительной системе различают несколько отделов: ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, тонкий и толстый кишечник. Здесь, как на конвейере, происходит поэтапное пищеварение.

Тонкий кишечник — самая длинная часть пищеварительного канала, достигает в длину до 5 м. Начальный отдел тонкого кишечника — двенадцатиперстная кишка, в которую открываются протоки поджелудочной железы и печени, затем идет тощая кишка и подвздошная.

В толстой кишке, длина которой около 1,5 м, различают слепую кишку с аппендиксом, восходящую, поперечную и нисходящую ободочные, сигмовидную и прямую кишку, заканчивающуюся анальным отверстием.

27.3. Пищеварение в ротовой полости

Ротовая полость отграничена сверху твердым и мягким небом, сбоку — мышцами щек, снизу — челюстно-подъязычной мышцей.

Молочные зубы к 12 годам заменяются постоянными. У взрослого человека в ротовой полости 32 зуба: в каждой челюсти 4 резца, 2 клыка, 4 малых коренных и 6 больших коренных зуба. Количество зубов можно изобразить в виде зубной формулы:

$$\frac{3212\ \ 2123}{3212\ \ 2123}$$

— в числителе показано количество зубов в верхней челюсти, в знаменателе — в нижней челюсти (рис. 210).

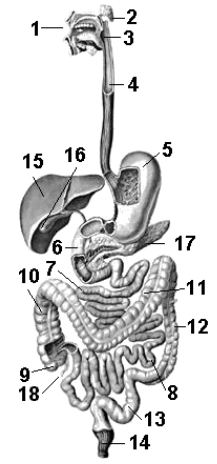


Рис. 209. Схема строения пищеварительной системы:

1 — ротовая полость; 2 — слюнные железы; 3 — глотка; 4 — пищевод; 5 — желудок; 6 — двенадцатиперстная кишка; 7 — тонкий кишечник (тощая кишка); 8 — тонкий кишечник (подвздошная кишка); 9 — слепая кишка ; 10, 11, 12, 13 — восходящая, поперечная, нисходящая, сигмовидная части толстого кишечника; 14 — прямая кишка; 15, 16 — печень и желчный пузырь; 17 поджелудочная железа; 18 — аппендикс.

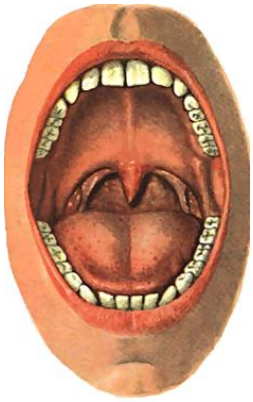


Рис. 210. Строение ротовой полости.

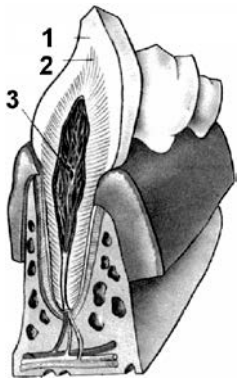


Рис. 211. Строение зуба:

1 — эмаль; 2 — дентин; 3 — пульпа

Каждый зуб состоит из трех частей: *коронки*, выступающей в ротовую полость, *шейки*, прикрытой десной, и *корня*, находящегося в зубной альвеоле. Зубы состоят из разновидности костной ткани — *дентина*, снаружи покрыты *эмалью*, внутри зуба имеется полость, в которой расположена *пульпа* — рыхлая соединительная ткань, содержащая кровеносные сосуды и нервы. *Цемент* и *связки* закрепляют зубы в альвеолах (рис. 211).

С помощью языка пища передвигается при пережевывании, на многочисленных сосочках расположены вкусовые рецепторы. На кончике языка располагаются рецепторы на сладкое, у коня — на горькое, на боковых поверхностях — на кислое и соленое. Язык является органом речи человека.

В ротовую полость открываются три пары крупных слюнных желез: околоушные, подчелюстные и подъязычные. Кроме того, в слизистой рта множество микроскопических слюнных желез — небных, щечных, язычных. В слюне (2л/сутки) содержатся ферменты — *амилаза,* расщепляющая крахмал до мальтозы и *мальтаза,* расщепляющая дисахариды до глюкозы. Третий фермент слюны — *лизоцим,* обладает бактерицидными свойствами. Слизистое белковое вещество *муцин* участвует в формировании пищевого комка. Среда в ротовой полости *слабощелочная*.

Слюноотделение происходит рефлекторно при попадании пищи в ротовую полость. От рецепторов полости рта возбуждение по чувствительным нейронам предается в центр слюноотделения продолговатого мозга, оттуда по двигательным нейронам возбуждение идет к слюнной железе и происходит секреция слюны. Такое слюноотделение носит название *безусловного слюноотделительного рефлекса.*

Возможность условно-рефлекторного слюноотделения доказал выдающийся русский физиолог И.П.Павлов. Было показано слюноотделение до приема пищи, когда собака видела пищу, чувствовала ее запах. Методика наложения фистулы на слюнную железу разработана И.П.Павловым (рис. 212).

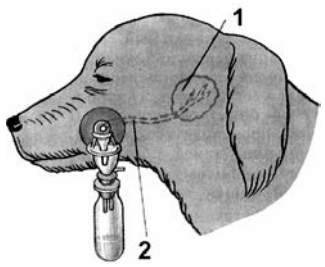


Рис. 212. Фистула слюнной железы:

1 — слюнная железа; 2 — проток слюнной железы.

27.4. Пищеварение в желудке

Когда пища попадает на корень языка, рефлекторно осуществляется глотание, пища попадает в глотку и затем в пищевод, длина которого около 25 см. По пищеводу пищевой комок попадает в желудок. Объем желудка около 2 л. В местах перехода пищевода в желудок и желудка в кишечник имеются кардиальный и пилорический сфинктеры (сжиматели). В желудке различают кардиальную часть, дно, тело и выход, или пилорическую часть с привратником (рис. 213). Есть малая кривизна и большая кривизна. В слизистой имеются склад-



Рис. 213. Строение желудка:

1 — кардиальная часть; 2 — малая кривизна; 3 — большая кривизна; 4 — пилорическая часть; 5 — дно желудка; 6 — привратник, сфинктер.

ки, увеличивающие поверхность и здесь находятся три вида желез, образующие до 2,5 л в сутки желудочного сока. *Главные железы* образуют ферменты, *обкладочные* — соляную кислоту, *добавочные* — слизь.

Кислая среда (концентрация HCl 0,5%) активирует ферменты и оказывает бактерицидное действие. Под действием *пепсина*, основного фермента желудочного сока, перевариваются белки, *желудочная липа*за расщепляет жиры молока, продолжают перевариваться углеводы ферментами слюны, до тех пор, пока пищевой комочек не пропитается кислым желудочным соком. *Химозин* створаживает молоко. В желудке всасываются вода, соли, глюкоза, алкоголь.

Для изучения сокоотделения в желудке И.П.Павлов разработал методику *«мнимого кормления»*, наложения фистулы на желудок в сочетании с перерезкой пищевода. Несмотря на то, что в этом случае пища в желудок не попадала, наблюдалось желудочное сокоотделение.

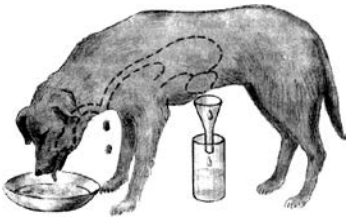


Рис. 214. Фистула пищевода и малый желудок.

Для изучения сокоотделения при раздражении стенок желудка пищей, И.П.Павловым была разработана операция, при которой из дна желудка формировался изолированный «малый» желудок для сбора через фистулу чистого желудочного сока (рис. 214). С помощью этого метода удалось показать, что больше всего желудочного сока выделяется на белковую пищу, меньшее — на углеводную и совсем мало — на жиры. Было показано безусловно-рефлекторное и условно-рефлекторное сокоотделение в желудке (на вид, на запах пищи, на время кормления).

Гуморальная регуляция осуществляется за счет гормона *гастрина*, образуемого железами желудка.

27.5. Пищеварение в кишечнике.

Из желудка пища небольшими порциями попадает в тонкий кишечник, длина которого от 2 до 5 м. Среда в кишечнике слабощелочная. Начальный отдел тонкого кишечника длиной 25-30 см — *двенадцатиперстная кишка,* в которую открываются протоки печени и поджелудочной железы. На пищевую кашицу здесь действуют три пищеварительных сока: желчь печени, сок поджелудочной железы, сок кишечных железок.



Рис. 215. Печень и поджелудочная железа.

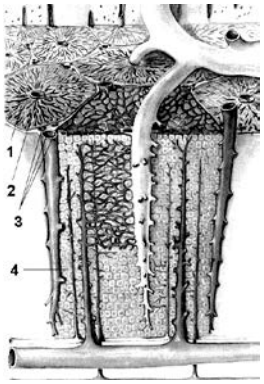


Рис. 216. Печеночные дольки.

1 — долька; 2 — внутридольковая вена; 3 — триада (желчный проток, междольковая вена и междольковая артерия); 4 — гепатоциты.

Печень (рис. 215). Самая крупная железа человека, расположена в брюшной полости, справа, под диафрагмой. Масса печени составляет в среднем 1,5 кг. В ворота печени входят *воротная вена печени, печеночная артерия*, выходят *печеночная ве*на и *печеночный проток*. В печени различают две доли, большую — правую и меньшую — левую.

Клетки печени (*гепатоциты*), собраны в дольки, которые являются структурной и функциональной единицей печени (рис. 216). Таких долек насчитывается около 500000. Образование желчи происходит непрерывно, и она накапливается в *желчном пузыре*.

Функции. Желчь не содержит ферментов, она *усиливает* работу поджелудочной железы, *активирует* ее ферменты, *эмульгирует* жиры (увеличивая их поверхность в 40000 раз).

Важнейшая функция печени — *барьерная*, вредные и ядовитые вещества, всосавшиеся в кровь из кишечника, попадают через воротную вену в печень и обезвреживаются. В печени запасаются избыток глюкозы в форме гликогена, витамины, железо, высвобождающееся при разрушении гемоглобина — *запасающая* функция печени. Печень участвует в *углеводном обмене*, участвуя в регуляции содержания сахара в крови, в *белковом обмене*, превращая аммиак в мочевину. Желчь *выводит* в просвет кишечника продукты распада гемоглобина. В печени *синтезируются белки* плазмы крови, в частности протромбин, участвующий в свертывании крови.

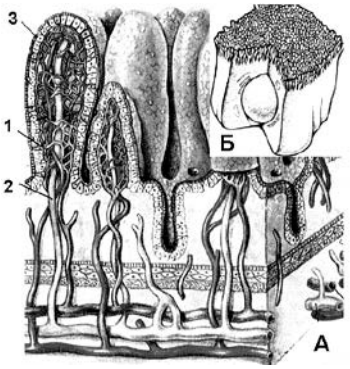


Рис.217. Схема строения ворсинок тонкого кишечника (А — стенка кишечника; Б — клетка ворсинки):

1 — кровеносные капилляры; 2 — лимфатический капилляр; 3 — эпителий ворсинок.

Поджелудочная железа. Различают головку, тело и хвост. Состоит из *экзокринной* и *эндокринной* частей. Островки Лангерганса эндокринной части секретируют гормоны *инсулин* и *глюкагон*.

Сок поджелудочной железы, (до 2 л/сутки) содержит ферменты, расщепляющие белки (*трипсин* и *химотрипсин*), *амилазу, мальтазу* и *лактазу,* расщепляющие углеводы, *липазу,* гидролизующую жиры до глицерина и карбоновых кислот, *нуклеазы* расщепляющие нуклеиновые кислоты.

Из двенадцатиперстной кишки пищевая кашица попадает в тощую, а затем подвздошную кишку. Петли этих отделов тонкого кишечника подвешены *брыжейкой* к задней стенке брюшной полости, спереди прикрыты *сальником*. Ферменты кишечника: амилаза, мальтаза, лактаза, сахараза расщепляют углеводы; эрепсин — пептиды и дипептиды, липазы — жиры. Происходит *полостное* и *мембранное* пищеварение. Благодаря тому, что слизистая кишечника имеет многочисленные складки, ворсинки и микроворсинки на клетках ворсинок, поверхность мембранного пищеварения и всасывания очень велика.

В ворсинку входят нервы, капилляры и лимфатические сосуды. Аминокислоты и глюкоза всасываются в капилляры кровеносной системы, глицерин и жирные кислоты — в эпителий ворсинок, где синтезируются жиры, поступающие затем в лимфатические капилляры (рис. 217).

Толстая кишка подразделяется на *слепую кишку* с *аппендиксом*, *ободочную* (восходящую, поперечную, нисходящую и сигмовидную), и *прямую*. В толстой кишке отсутствуют ворсинки, железы образуют сок, бедный ферментами, но там находится большое количество бактерий: одни гидролизуют клетчатку; другие вызывают гниение белка, ядовитые вещества, образующиеся при этом обезвреживаются печенью; третьи синтезируют витамины К и B_{12}. Всасывается вода (до 4 л/сутки), формируются каловые массы. Центр дефекации находится в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга, в прямой кишке есть сфинктер из двух кольцевых мышц, одна из которых образована поперечно-полосатыми волокнами.

Глава 28. Обмен веществ и энергии

28.1. Общая характеристика

Обмен веществ (метаболизм) — одно из основных свойств живого организма. Суть его в постоянном поступлении и выведении из организма различных веществ. В организм человека поступает кислород, вода, органические и неорганические вещества. Сложные органические вещества, поступающие в организм, расщепляются до простых веществ, всасываются и поступают в клетки, где часть подвергается распаду и окислению до воды углекислого газа, аммиака, мочевины, молочной кислоты, обеспечивая организм энергией — реакции *диссимиляции,* или *энергетического обмена (катаболизма)*.

Другая часть поступивших веществ является строительным материалом для реакций *ассимиляции,* или *пластического обмена (анаболизма).* Из организма удаляются углекислый газ, продукты обмена, выделяется энергия.

Реакции ассимиляции и диссимиляции протекают одновременно и взаимосвязано. Синтез веществ требует энергии, которая образуется в реакциях энергетического обмена, а для реакций энергетического обмена нужны ферменты, синтезируемы в результате ассимиляции.



Обмен веществ зависит от выполняемой работы, от возраста, от состояния человека. В период роста преобладают реакции пластического обмена, в период старения реакции катаболизма. Регуляция осуществляется с помощью нервной системы и желез внутренней секреции.

28.2. Белковый обмен

Белки составляют около 25% от массы тела. В пище различают белки *растительного* и *животного* происхождения, все они состоят из 20 видов аминокислот, из которых 10 являются незаменимыми — не могут синтезироваться в организме человека и должны поступать вместе с пищей.

В зависимости от аминокислотного состава белки делят на две группы: *полноценные*, содержащие все виды аминокислот и *неполноценные*. Растительные белки чаще неполноценные, в них могут отсутствовать некоторые аминокислоты, поэтому пища вегетарианцев должна быть разнообразной.

Под действием ферментов пищеварительного тракта (пепсина, трипсина, химотрипсина, эрепсина) белки гидролизуются до аминокислот, которые всасываются в кровь и транспортируются в клетки. В отличие от углеводов, накапливаться «про запас» аминокислоты не могут, часть из них вступает в реакции ассимиляция, клетки организма непрерывно синтезируют белки, необходимые для нормальной жизнедеятельности, а избыток аминокислот подвергается диссимиляции, полное окисление аминокислот и белков происходит до CO_2, H_2O и NH_3. Аммиак ядовит и выводится из клеток в кровь. В печени превращается в менее ядовитую мочевину, которая удаляется из организма через мочевыделительную систему. (Животные с удаленной печенью погибают из-за накопления в организме аммиака). При полном окислении 1 г белка выделяется 17,6 кДж.

При положительном азотистом балансе в организм поступает больше азота, чем выделяется, например, во время роста; при отрицательном балансе — наоборот. Выведение 1 г азота соответствует распаду 6,25 г белка. Суточная потребность в белке 50-150 г. При избытке белки превращаются в углеводы и жиры. Синтезироваться из углеводов и жиров не могут.

В регуляции белкового обмена играют важную роль некоторые гормоны, например, тироксин, который вызывает расщепление белков и превращение их в углеводы; соматотропный гормон усиливает биосинтез белков организмом.

28.3. Углеводный обмен

Углеводы составляют около 1% от массы тела. В организм поступают в виде моно-, ди- и полисахаридов. Под действием ферментов амилазы, мальтазы, лактазы, сахаразы происходит их гидролиз до глюкозы, которая поступает в кровь. Содержание глюкозы в крови относительно постоянно, в норме — 0,12%, это основной источник энергии для клеток организма. При её избытке, с помощью инсулина активируются ферменты, снижающие уровень глюкозы в крови, она поступает в клетки печени и мышц, где превращается в гликоген. При недостатке глюкозы ряд гормонов (глюкагон, адреналин, ТТГ, тироксин, АКТГ, СТГ, адреналин) приводят к расщеплению гликогена и выведению глюкозы в кровь, а затем в клетки, где она подвергается гликолизу и кислородному окислению.

Основная функция углеводов в организме — энергетическая. При расщеплении выделяется 17,6 кДж на 1 г. Суточное потребление должно составлять около 500 г. В результате пластического обмена синтезируется гликоген, углеводы, входящие в состав клеточных мембран, слизи и другие вещества.

При недостаточном поступлении углеводов с пищей они могут быть образованы из белков и жиров, при избыточном — превращаться в жиры.

28.4. Жировой обмен

Жиры составляют 10-20% от массы тела. Состоят из глицерина и жирных кислот. Жирные кислоты могут быть *насыщенными* (в твердых, животных жирах) и *ненасыщенными* (в маслах). Последние не синтезируются в организме и должны поступать с пищей. Взрослому организму необходимо около 100 г в сутки. Под действием желчи эмульгируются, под действием липаз гидролизуются, в клетках кишечного эпителия синтезируются транспортные формы жиров, которые поступают в лимфу.

При *пластическом обмене* фосфолипиды образуют мембраны клеток, жиры входят в состав медиаторов, гормонов, ферментов. Избыток жиров запасается в жировых клетках сальника, подкожной жировой клетчатки. При *катаболизме* обеспечивают организм энергией, при окислении 1 г жира до углекислого газа и воды выделяется 38,9 кДж энергии.

Главные функции: структурная — входят в состав мембран, энергетическая, источник метаболической воды (100 г жира при окислении образуют 107 г воды), теплоизоляционная, жиры образуют миелиновые оболочки нервных клеток.



В регуляции жирового обмена большую роль играют гормоны аденогипофиза, щитовидной железы, надпочечников. Жиры способны превращаться в углеводы. Синтез жиров может осуществляться из углеводов и белков.

28.5. Водно-солевой обмен

Вода составляет около 60% от массы тела. В мышцах до 80%, в костях до 20%. В сутки в среднем потребляется 2,5 л: 1,2 л в виде жидкостей, 1 л с пищей, 0,3 л образуется *метаболической* воды. Выводится почками, кишечником, кожей и легкими. Избыток и недостаток воды приводят к отравлению организма. Содержание воды в организме регулируется нейрогипофизом, выделяющим вазопрессин, а также корой надпочечников, секретирующей гормон альдостерон. Оба этих гормона регулируют работу почек. Например, если в крови солей больше нормы, нейрогипофиз выделяет больше вазопрессина. Антидиуретический гормон уменьшает мочеобразование и мочевыделение, сохраняя воду в организме.

Функции: вода необходима для нормально течения многих физиологических процессов: является растворителем, принимает участие в образовании структуры органических молекул, выполняет транспортные функции, участвует в регуляции температуры, участвует в реакциях гидролиза различных веществ.

Водный обмен тесно связан с *минеральным обменом*. Минеральные вещества необходимы организму для самых различных функций: обуславливают *осмотическое давление*, участвуют в *проведении нервного возбуждения*, в *мышечных сокращениях, свертывании крови*. Составляют около 4% от массы организма.

- *Na* и *K.* Участвуют в процессах возбуждения клетки, проведении нервных импульсов, в поддержании осмотического давления, Ph среды.
- *Ca.* В составе зубов и костей. Необходим для свертывания крови, мышечных сокращений, синаптической передачи.
- *P.* В составе костей и зубов. Входит в состав АТФ, ДНК, РНК, в состав клеточных мембран.
- *Cl.* Участвует в образовании Ph желудочного сока, обеспечивает наряду с другими ионами возбуждение и торможение в нервных клетках.
- *Fe*. Входит в состав гемоглобина крови, в состав цитохромов, принимающих участие в окислительном фосфорилировании.
- *J.* Входит в состав гормонов щитовидной железы.
- *S.* Входит в состав аминокислот, белков и витаминов.
- *Co.* В состав витамина B_{12}.
- *Mg.* Входит в состав многих ферментов в качестве кофермента. Необходим для нормального функционирования мышечной, нервной и костной тканей.
- *F*. Структурный компонент зубной эмали.

Недостаток минеральных веществ приводит к различным нарушениям, обмена веществ, у детей сказывается на их развитии и росте.

28.6. Витамины

В пище содержатся также витамины — органические вещества, которые в организме человека или не синтезируются вовсе, или синтезируются в недостаточных количествах. Впервые их наличие было предположено русским ученым Н.И.Луниным в 1880 году. Их принято обозначать буквами латинского алфавита и делить на *жирорастворимые A, D, E, K* и *водорастворимые*. В настоящее время известно около 50 витаминов. Интересно, что вещество, являющееся витамином для одного организма, для других видов витамином не является. Например, витамин *C* необходим человеку, всем приматам, а большинство других млекопитающих его могут синтезировать.

Витамины входят в состав ферментов. Соединяясь с белками, образуют ферменты; необходимы для нормального обмена веществ. Общее количество витаминов, необходимое человеку незначительно, отсутствие какого-либо витамина в пище приводит к *авитаминозу.* Избыток витамина приводит к *гипервитаминозам* и различным нарушениям обмена веществ. Содержатся витамины в растительной пище и животной пище.

Количество витаминов в пище колеблется в зависимости от времени хранения овощей и фруктов, от приготовления пищи. Например, витамин *A* теряется при длительном хранении и сушке, при варке разрушается часть витаминов группы *B* и часть витамина *C*. Витамин *C* разрушается при контакте с воздухом и металлом.

Таблица 5.

Важнейшие витамины, их источники и значение.

Витамин	Физиологическое действие, авитаминозы	Источники
A	Влияет на зрение, рост и раз-	Животные жиры, мясо,



Ретинол	витие. Участвует в образовании зрительного пигмента. При авитаминозе — нарушение сумеречного зрения (куриная слепота), повреждение роговицы глаз, сухость эпителия и его ороговение.	печень, яйца, молоко. Источники каротина, из которого образуется витамин А — морковь, абрикосы.
D Кальциферол	Регулирует обмен кальция и фосфора. При его недостатке в детском возрасте развивается рахит.	Яичный желток, печень, рыбий жир. Образуется в коже под действием ультрафиолетовых лучей.
E Токоферол	Обладает противоокислительным действием на внутриклеточные липиды. При недостатке — дистрофия скелетных мышц, ослабление половой функции.	Растительное масло, салат.
K Филлохинон	Участвует в синтезе протромбина, способствует нормальной свертываемости крови.	Шпинат, салат, капуста, морковь, томаты. Синтезируется микрофлорой кишечника.
B_1 Тиамин	Участвует в обмене белков, жиров, углеводов, функции желудка, сердца. При недостатке — полиневрит (бери-бери), поражения нервной системы.	Крупы, молочные продукты, яйца, фрукты.
B_3 PP, никотиновая кислота	Участвует в клеточном дыхании, нормализует функции желудочно-кишечного тракта, при недостатке развивается пеллагра (воспаление кожи), понос, слабоумие.	Дрожжи, отруби, пшеница, рис, ячмень, арахис.
B_{12} Цианкобаламин	Кроветворение. Всасывается, соединившись с белками желудочного тракта — фактором Кастла. При недостатке — анемия.	Печень, мясо, рыба, яйца. Вырабатывается микрофлорой кишечника.
C Аскорбиновая кислота	Участвует в окислительно-восстановительных реакциях, активизирует расщепление белков, это приводит к потере сосудами эластичности, к цинге. Увеличивает устойчивость к инфекциям	Шиповник, хвоя, зеленый лук, черная смородина, картофель, капуста.

Глава 29. Выделительная система.

29.1. Строение и функции.

Конечными продуктами расщепления жиров и углеводов являются вода и углекислый газ. При распаде белков, кроме того, выделяется еще и аммиак. В печени аммиак превращается в мочевину. Все эти вещества попадают в кровь и переносятся к *почкам* и *легким*, через которые и происходит их удаление из организма.

В выведении продуктов обмена принимает участие и *кожа*: удаляется часть углекислого газа; потовые железы кожи выводят воду, соли, около 1% мочевины. В *кишечник* из секретируются желчные пигменты и соли тяжелых металлов.

Главной системой, отвечающей за выведение продуктов метаболизма, является мочевыделительная система. Почки выполняет ряд функций: *удаляют ненужные продукты обмена* (аммиак, мочевину); *выводят из организма "чужеродные" вещества* (ядовитые вещества, всосавшиеся в кишечнике, лекарственные препараты); *регулируют водно-солевой обмен* и *pH* крови; *синтезируют биологически активные вещества*, регулирующие кроветворение и кровяное давление, *выводят избыток глюкозы* из организма.

Выделительная система представлена почками, мочеточниками, мочевым пузырем, мочеиспускательным каналом.

Почки на задней стенке брюшной полости, правая ниже левой на 1 — 1,5 см. Покрыты *фиброзной капсулой*, в области ворот (место входа в почку сосудов и мочеточника) и на задней стенке *жировая ткань*.

Расположены почки в задней части брюшной полости (рис. 218), правая ниже левой на 1-1,5 см, так как над ней находится печень.

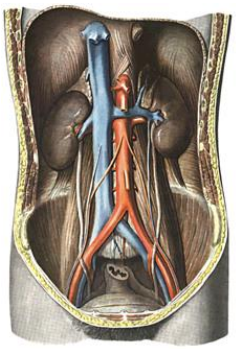


Рис. 218. Расположение органов выделения

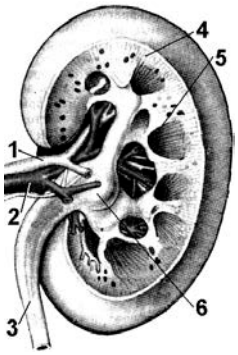


Рис. 219. Строение почки:

1 — почечная артерия; 2 — почечная вена; 3 — мочеточник; 4 — корковое вещество; 5 — пирамидки мозгового вещества; 6 — почечная лоханка.

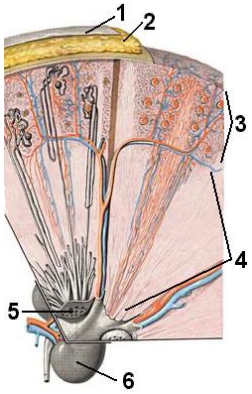


Рис. 220. Микроскопическое строение почки:

1 — фиброзная капсула; 2 — жировая ткань; 3 — корковый слой; 4 — мозговой слой; 5 — сосочек; 6 — малая чашка.

В почке (рис. 219) снаружи расположено *корковое вещество* толщиной около 4 мм, содержащее почечные тельца нефронов, под ним *мозговое вещество*, образующее пирамидки, верхушки которых называются сосочками (в среднем 12).

В сосочках собирательные трубочки открываются в *малые чашки* (8-9 штук), затем вторичная моча попадает в две *большие чашки* и затем в полость — почечную лоханку (рис. 220).

Кровь попадает в почки из брюшной аорты через *почечную артерию*, очищенная выводится через *почечную вену* в нижнюю полую вену.

Основной структурной и функциональной единицей почки является *нефрон*, в почке около 1 млн. нефронов. В нефроне различают капсулу Боумена-Шумлянского, в которой находится капиллярный клубочек. Капсула продолжается в извитой каналец, впадающий через собирательную трубочку в почечную лоханку (рис. 221). За сутки вся кровь проходит через почки около 300 раз.

В капиллярном клубочке (мальпигиевом тельце) высокое кровяное давление, так как *приносящая артериола* клубочка почти в два раза больше по диаметру, чем *выносящая*. Выносящая артериола вновь разветвляется, оплетая капиллярами извитой каналец, затем венозные капилляры собираются в почечную вену.

29.2. Образование мочи.

Мочеобразование складывается из трех процессов: *фильтрации, реабсорбции, канальцевой секреции*. Фильтрация происходит из-за высокого давления в капиллярах мальпигиевых телец. Кровяная плазма без белков попадает в просвет капсулы. Состав фильтрата тот же, что и состав плазмы, за исключение высокомолекулярных белков. За сутки у человека образуется до 180 л фильтрата (*первичной мочи*).

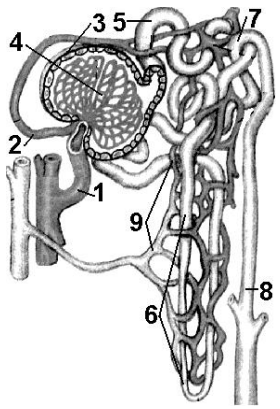


Рис. 221. Строение нефрона:

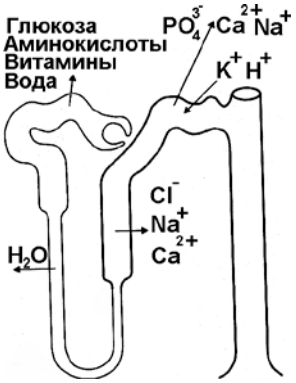


Рис. 222. Образование вторичной мочи: реабсорбция и сек-

Реабсорбция происходит в почечных канальцах (рис. 222).. Длина канальца может достигать 50 мм, общая длина канальцев почки около 100 км. В норме в канальцах реабсорбируются практически вся глюкоза, все аминокислоты, витамины и гормоны, вода и хлористый натрий. Жидкость, образовавшаяся после реабсорбции, поступает в собирательные трубочки и направляется в почечную лоханку. Под влиянием *вазопрессина (антидиуретического гормона)* проницаемость собирательных трубочек увеличивается, вода выходит из них, вторичной мочи образуется меньше. Из первичной мочи в сутки образуется только 1 — 1,5 л *вторичной мочи*, которая выводится из организма.

Секреция. До того, как фильтрат покинет нефрон в виде мочи, в него могут секретироваться различные вещества, например ионы K^+, H^+, NH_4^+ могут выделяться в просвет клеток извитых канальцев и выводиться из организма.

29.3. Регуляция мочевыделения.

- *Нервная регуляция* связана с деятельностью автономной нервной системы. *Симпатическое* влияние приводит к сужению почечных сосудов и усилению реабсорбции — уменьшению мочевыделения, *парасимпатическое* — наоборот.

  При избытке солей в крови происходит повышенное образование гипоталамусом вазопрессина, нейрогипофиз выделяет его в кровь. Происходит усиленная реабсорбция воды и уменьшение мочевыделения. При понижении осмотического давления крови уменьшается секреция вазопрессина и увеличивается диурез. Если выделение АДГ по каким-то причинам прекращается, то резко возрастает диурез (до 20-25 л в сутки). Заболевание называется *несахарный диабет.*
- *Гуморальная регуляция* связана с деятельность нейрогипофиза и надпочечников. Нейрогипофиз уменьшает мочеобразование с помощью секреции избыточного количества вазопрессина, гормон мозгового вещества надпочечников *адреналин* так же уменьшает мочевыделение.

  Кроме этого, поддержание стабильной концентрации ионов натрия в крови контролируется гормоном *альдостероном*, вырабатываемым корой надпочечников. Альдостерон усиливает реабсорбцию натрия из канальцев, сохраняя его в организме. При этом происходит уменьшение мочевыделения.

Глава 30. Эндокринная система.

30.1. Железы организма.

Железы организма человека делят на две основные группы: экзокринные и эндокринные. *Экзокринные* имеют протоки и выделяют секреты на поверхность кожи или на поверхность слизистых оболочек полостей различных органов (печень, молочные, сальные, потовые, кишечные).

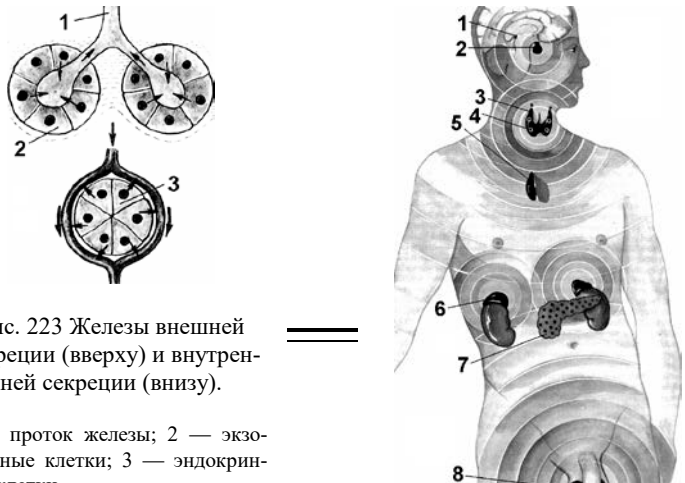


Рис. 223 Железы внешней секреции (вверху) и внутренней секреции (внизу).

1 — проток железы; 2 — экзокринные клетки; 3 — эндокрин-

Рис. 224. Железы внутренней секреции.

1 — эпифиз; 2 — гипофиз; 3 — щитовидная железа; 4 — паращитовидные железы; 5 — тимус; 6 — надпочечники; 7 — поджелудочная железа; 8 — половые железы.

Эндокринные железы не имеют протоков и выделяют свои секреты — гормоны — в кровь и лимфу. Это эпифиз, гипофиз, щитовидная, паращитовидные железы, вилочковая железа (тимус), надпочечники. Кроме них есть железы смешанной секреции — поджелудочная и половые (рис. 223, 224).

Гормоны — химические соединения с высокой биологической активностью, *регуляторы*, дающие в малых дозах значительный физиологический эффект. По химической природе гормоны делят на три основные группы: *полипептиды* (гормоны гипоталамуса, гипофиза, поджелудочной железы); *аминокислоты и их производные* (тироксин, адреналин); жирорастворимые *стероиды* (половые гормоны). Играют ведущую роль в гуморальной регуляции.

30.2.Гипоталамо-гипофизарная система.



Рис. 225. Гипоталамо-гипофизарная система человека.

Связь нервной системы и эндокринной осуществляется через *гипоталамус*, нижнюю часть промежуточного мозга. Под его гормонов, гипофиз секретирует *тропные* гормоны, регулирующие работу остальных желез внутренней и смешанной секреции. Таким образом, гипоталамо-гипофизарная система регулирует деятельность желез внутренней секреции.

Гипофизарные гормоны. Под влиянием стимулирующих гормонов гипоталамуса усиливается образование и секреция гормонов, которые вырабатывает передняя доля гипофиза — *аденогипофиз* (рис. 225).

Гормоны аденогипофиза. Гормон роста — *соматотропный гормон* (СТГ). Недостаток этого гормона в детском возрасте тормозит рост, развивается заболевание *гипофизарная карликовость*, рост не превышает 130 см. Избыток гормона приводит к *гигантизму*, рост достигает 2,5 м и более. Если гормона вырабатывается больше нормы у взрослого человека, развивается *акромегалия* — при этом увеличиваются размеры ног, рук, лица. *Тиреотропный гормон* (ТТГ) — воздействует на щитовидную железу, *адренокортикотропный* (АКТГ) — на кору надпочечников.

Фолликулостимулирующий гормон аденогипофиза (ФСГ) стимулирует образование половых клеток, *лютеинизирующий* (ЛГ) — образование половых гормонов. *Пролактотропный* гормон секретируется в конце беременности и приводит к выработке молока.

Гормон *промежуточной доли — меланотропин*, отвечает за образование пигмента меланина в коже человека.

Нейрогипофиз — выделяет *вазопрессин,* антидиуретический гормон (АДГ) и *окситоцин*, который вызывает сокращение матки при родах.

30.3. Щитовидная, паращитовидные железы, надпочечники.

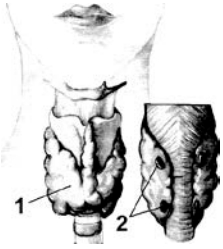


Рис. 226. Щитовидная железа (1) и паращитовидные железы (2).

Масса щитовидной железы 30-40 г, состоит из двух долей, соединенных перешейком (рис. 226). Около 30 млн. фолликулов, оплетенных капиллярами, синтезируют три гормона — *тироксин, трийодтиронин* и *кальцитонин*. Тироксин и трийодтиронин содержат йод и регулируют окислительные реакции в клетках, все виды обмена веществ, рост и развитие организма, функции ЦНС. Удаление щитовидной железы у млекопитающих в молодом возрасте вызывает задержку роста, животные остаются карликами, замедляется их развитие.



Рис. 227. Заболевания, связанные с нарушениями работы щитовидной железы: слева направо — микседема, базедова болезнь, кретинизм, эндемический зоб.

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

Недостаток тироксина во время беременности или с момента рождения приводит к *кретинизму.* При этом заболевании происходит задержка роста, нарушение пропорций тела (короткие конечности, большая голова), крайняя умственная отсталость (рис. 227).

При *гиперфункции* возникает *базедова болезнь*, при которой усиливается обмен веществ, повышается температура, больной худеет, развивается пучеглазие. Избыток гормонов усиливает возбудимость нервной системы, повышает эмоциональность. При тяжелой форме прибегают к удалению (резекции) части железы.

Если в пище и воде недостаточно йода, то развивается *эндемический зоб*. При этом увеличивается объем железистой ткани (может достигать массы 1 кг и более), которая вырабатывает достаточное количество гормонов, и обладатель зоба может чувствовать себя совершенно здоровым. Для профилактики в местностях, неблагополучных по содержанию йода, в поваренную соль добавляют йодистый калий.

В особых клетках щитовидной железы образуется гормон *тиреокальцитонин,* регулирующий содержание кальция и фосфора в крови. Его называют кальций-сберегающим гормоном, он снижает уровень кальция в крови, сохраняя его в костной ткани.

Паращитовидные железы расположены на задней поверхности щитовидной железы, по две на каждой доле. Вырабатывают *паратгормон*, который вызывает выход кальция и фосфора в кровь из костной ткани. При избыточном количестве паратгормона в крови повышается количество кальция и понижается количество фосфата, одновременно увеличивается их выделение с мочой. При недостатке гормона содержание кальция в крови ниже нормы, часто бывают мышечные судороги. Животные с удаленными паращитовидными железами погибают от судорог скелетной мускулатуры.

Надпочечники. Парные органы, находящиеся на верхних участках почек, каждый состоит из коркового и мозгового вещества и весит около 5 г.

Корковый слой вырабатывает три группы стероидных гормонов: *Минералокортикоиды* (альдостерон и др.), которые регулируют водно-солевой обмен, сохраняя Na^+ и Cl^- в организме; *глюкокортикоиды* (кортизол и др.) регулируют углеводный, белковый обмены, уменьшают образование антител, подавляют воспалительные реакции; *половые гормоны* являются слабыми андрогенами и эстрогенами и контролируют развитие вторичных половых признаков. При недостаточной деятельности коры надпочечников развивается «бронзовая болезнь», ха-

рактерными признаками которой являются бронзовый оттенок кожи, мышечная слабость, повышенная утомляемость, похудение.

Мозговое вещество секретирует *адреналин* и *норадреналин*. Большое количество адреналина выделяется при сильных эмоциях — гневе, боли, страхе, во время экзаменов. Адреналин расширяет сосуды сердца, мозга и мышц, сужает сосуды кожи (кроме кожи лица) и кишечника, усиливает работу сердца, приводит к распаду гликогена и выведению глюкозы в кровь, т.е. действует как симпатическая НС. Воздействует на гипоталамус, тот вызывает образование АКТГ и глюкокортикоидов. *Норадреналин* вызывает сужение всех сосудов.

30.4. Поджелудочная железа, половые железы

Железа смешанной секреции. Через протоки выделяет панкреатический сок в полость кишечника, эндокринная часть представлена островками Лангерганса, секретирующими два гормона — *инсулин* и *глюкагон.* Гормоны регулируют содержание глюкозы в крови, под действием *инсулина*, образуемого *бета-клетками*, глюкоза из крови переходит в клетки печени и мышц, где превращается в *гликоген*. Недостаточное количество инсулина приводит к *сахарному диабету*, заболеванию, при котором избыток глюкоза не может превращаться в гликоген и выводится с мочой, количество мочи достигает 4-5л в сутки. Для поддержания уровня глюкозы в крови питаться необходимо строго по часам. Первая помощь состоит в срочном введении инсулина.



Рис. 228. Регуляция содержания глюкозы в крови.

Альфа-клетки при недостатке глюкозы секретируют *глюкагон*, который приводит к расщеплению гликогена и повышению уровня глюкозы в крови. Таким образом, распад гликогена вызывается глюкагоном, адреналином, тироксином и некоторыми другими гормонами, а единственным гормоном, который приводит к поглощению глюкозы из крови периферическими тканями и синтезу гликогена является инсулин (рис. 228).

Поджелудочная железа имеет собственные сахарочувствительные рецепторы и повышение сахара в крови после приема пищи, например, приводит к секреции инсулина. Кроме того, парасимпатическое влияние блуждающего нерва стимулирует секрецию инсулина, влияние симпатических нервов — тормозит секрецию, сохраняя глюкозу в крови.

Половые железы. Яичники у женщин и семенники у мужчин являются железами смешанной секреции. Внешнесекреторная деятельность — образование сперматозоидов семенниками, яйцеклеток — яичниками; внутрисекреторная у семенников связана с образованием *лейдиговыми клетками* яичка мужских половых гормонов — *тестостерона* и *андростерона*, которые стимулируют развитие первичных и вторичных половых признаков, полового влечения. Под вторичными половыми признаками подразумеваются различия у мужчин и женщин в развитии скелета и мускулатуры, особенностях фигуры, в распределении волосяного покрова, в тембре голоса и развитие подкожной жировой клетчатки, в своеобразии психики.

Женские половые гормоны *эстрогены* образуются в яичниках и временных железах внутренней секреции — клетках развивающихся *фолликулов*, и клетках *желтого тела,* секретирующих *прогестерон.* Этот гормон называют гормоном беременности, который способствует имплантации яйцеклетки в слизистую матки, задерживает созревание и овуляцию других фолликулов. В небольших количествах семенники синтезируют эстрогены, яичники — андрогены.



Рис. 229. Влияние половых гормонов.

Наглядно действие половых гормонов проявляется при кастрации (удалении половых желез) или их пересадке. Если кастрированной курице пересадить семенники, то у нее появляется гребень, петушиное оперение и поведение петуха (рис. 229) Если же кастрированному петуху пересадить яичник курицы, то у такого петуха формируется внешность и поведение курицы. Издавна кастрируют быков. Кастрированный агрессивный бык превращается в спокойного вола и используется как рабочий скот.

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

Эпифиз. Секретирует *мелатонин*, гормон, который тормозит образование половых гормонов. Увеличение светового дня уменьшает



секрецию мелатонина, что приводит к секреции половых гормонов.

Глава 31. Нервная система

31.1. Строение и функции

Строение. Анатомически подразделяется на центральную и периферическую, к центральной нервной системе относятся головной и спинной мозг, к периферической — 12 пар черепномозговых нервов и 31 пара спинномозговых нервов и нервные узлы. Функционально нервную систему можно разделить на соматическую и автономную (вегетативную). Соматическая часть нервной системы регулирует работу скелетных мышц, автономная контролирует работу внутренних органов.

Нервы могут быть чувствительными (зрительный, обонятельный, слуховой), если проводят возбуждение к центральной нервной системе, двигательными (глазодвигательный), если по ним возбуждение идет от центральной нервной системы и смешанными (блуждающие, спинномозговые), если возбуждение по одним волокнам идет в одну-, а по другим — в другую сторону.

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

31.2. Строение и функции спинного мозга

Расположен спинной мозг в позвоночном канале от I шейного позвонка до I — II поясничных, длина около 45 см, толщина около 1 см. Передняя и задняя продольные борозды делят его на две симметричные половинки. В центре проходит спинномозговой канал, в котором находится спинномозговая жидкость. В средней части спинного мозга, около спинномозгового канала расположено серое вещество, на поперечном срезе напоминающее контур бабочки. Серое вещество образовано телами нейронов, в нем различают передние и задние рога. В задних рогах спинного мозга расположены тела *вставочных нейронов*, в передних — тела *двигательных нейронов*. В грудном отделе различают еще и боковые рога, в которых расположены нейроны *симпатической части автономной нервной системы*. Вокруг серого вещества расположено белое вещество, образованное нервными волокнами (рис. 230). Спинной мозг покрыт тремя оболочками: снаружи соединительно-тканная плотная, затем паутинная и под ней сосудистая.

От спинного мозга отходят 31 пара смешанных спинномозговых нервов. Каждый нерв начинается двумя корешками, передним (двигательным), в котором находятся отростки двигательных нейронов и вегетативные волокна, и задним (чувствительным), по которому возбуждение передается к спинному мозгу. В задних корешках находятся спинномозговые узлы, скопления тел чувствительных нейронов.

Перерезка задних корешков приводит к утрате чувствительности в тех областях, которые иннервируются соответствующими корешками, перерезка передних корешков приводит параличу иннервируемых мышц.

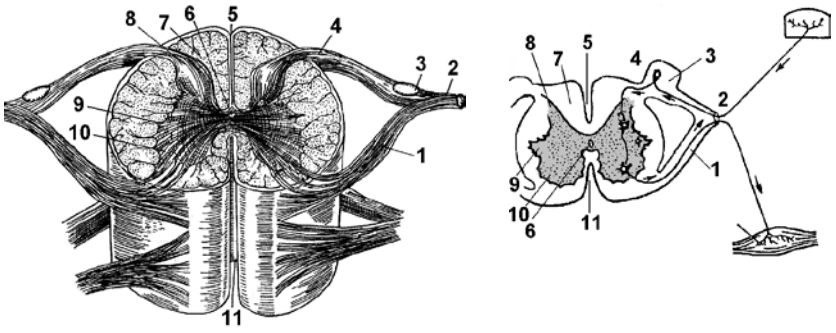


Рис. 230. Строение спинного мозга (рисунок и схема):

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

Функции спинного мозга — *рефлекторная* и *проводниковая*. Как рефлекторный центр спинной мозг принимает участие в двигательных (проводит нервные импульсы к скелетной мускулатуре) и вегетативных рефлексах. Важнейшие вегетативные рефлексы спинного мозга — сосудодвигательные, пищевые, дыхательные, дефекации, мочеиспускания, половые. Рефлекторная функция спинного мозга находится под контролем головного мозга.

Рефлекторные функции спинного мозга можно рассмотреть на *спинальном* препарате лягушки (без головного мозга), у которой сохраняются простейшие двигательные рефлексы, она отдергивает лапку в ответ на механические и химические раздражители. У человека в осуществлении координации двигательных рефлексов решающее значение приобретает головной мозг.

Проводниковая функция осуществляется за счет восходящих и нисходящих путей белого вещества. По восходящим путям возбуждение от мышц и внутренних органов передается в головной мозг, по нисходящим — от головного мозга к органам.

31.3. Строение и функции головного мозга

В головном мозге различают пять отделов: продолговатый мозг, задний, включающий в себя мост и мозжечок, средний, промежуточный и передний мозг, представленный большими полушариями. До 80% массы мозга приходится на большие полушария. Центральный канал спинного мозга продолжается в головной мозг, где образует четыре полости (желудочки). Два желудочка находятся в полушариях, третий в промежуточном мозге, четвертый на уровне продолговатого мозга и моста. В них содержится черепно-мозговая жидкость. Окружен головной мозг тремя оболочками — соединительно-тканной, паутинной и сосудистой (рис. 231).

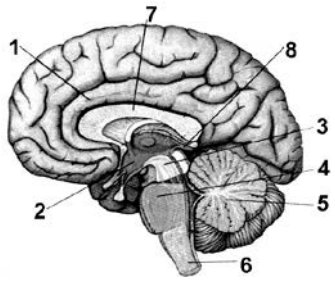


Рис. 231. Строение головного мозга:

1 — большие полушария; 2 — промежуточный мозг; 3 — средний мозг; 4 — мост; 5 — мозжечок; 6 — продолговатый мозг; 7 — мозолистое тело; 8 — эпифиз.

Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга, выполняет рефлекторные и проводниковые функции. Рефлекторные функции связаны с регуляцией работы органов дыхания, пищеварения и кровообращения; здесь находятся центры защитных рефлексов — кашля, чихания, рвоты.

Мост связывает кору полушарий со спинным мозгом и мозжечком, выполняет в основном проводниковую функцию.

Мозжечок образован двумя полушариями, снаружи покрыт корой из серого вещества, под которой находится белое вещество. В белом веществе есть ядра. Средняя часть — *червь* соединяет полушария. Отвечает за координацию, равновесие и оказывает влияние на мышечный тонус. При поражении мозжечка наблюдается снижение мышечного тонуса, расстройство в координации движений. Через некоторое время другие отделы нервной системы начинают выполнять функции мозжечка и утраченные функции частично восстанавливаются. Вместе с мостом входит в состав *заднего мозга.*

Средний мозг соединяет все отделы головного мозга. Здесь находятся *центры тонуса скелетных мышц, первичные центры зрительных и слуховых ориентировочных рефлексов*. Эти рефлексы проявляются в движениях глаз, головы в сторону раздражителей.

В *промежуточном мозге* различают три части: зрительные бугры (*таламус*), надбугорную область (*эпиталамус*, в состав которого входит эпифиз) и подбугорную область (*гипоталамус*). В *таламусе* расположены подкорковые центры всех видов чувствительности, сюда приходит возбуждение от органов чувств, отсюда передается различным участкам коры больших полушарий. В *гипоталамусе содержится высшие центры регуляции автономной нервной системы*, он контролирует постоянство внутренней среды организма. Здесь *находятся центры аппетита, жажды, сна, терморегуляции*, т.е. осуществляется регуляция всех видов обмена веществ. Нейроны гипоталамуса вырабатывают нейрогормоны, осуществляющие регуляцию работы эндокринной системы. В промежуточном мозге находятся и *эмоциональные центры*: центры удовольствия, страха, агрессии.

Вместе с задним и продолговатым мозгом промежуточный мозг входит в состав *ствола мозга*.

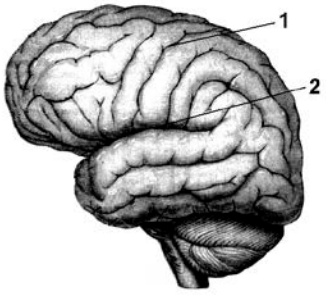


Рис. 232. Большие полушария:

1 — центральная борозда; 2 — боковая борозда.

Передний мозг представлен *большими полушариями,* соединенными мозолистым телом (рис. 232). Поверхность образована корой, площадь которой около 2200 см^2. Многочисленные складки, извилины и борозды значительно увеличивают поверхность коры, поверхность извилин более чем в два раза меньше поверхности борозд. Кора человека насчитывает от 14 до 17 млрд. нервных клеток, расположенных в 6 слоев, толщина коры 2 — 4

мм. Скопления нейронов в глубине полушарий образуют подкорковые ядра. В коре каждого полушария центральная борозда отделяет лобную долю от теменной, боковая борозда отделяет височную долю, теменно-затылочная борозда отделяет затылочную долю от теменной.

В коре различают чувствительные, двигательные зоны и ассоциативные зоны. *Чувствительные* зоны отвечают за анализ информации, поступающей от органов чувств: затылочные — за зрение, височные — за слух, обоняние и вкус, теменные — за кожную и суставно-мышечную чувствительность. Причем в каждое полушарие поступают импульсы от противоположной стороны тела. *Двигательные* зоны расположены в задних областях лобных долей, отсюда идут команды для сокращения скелетной мускулатуры, их поражения приводит к параличу мышц. *Ассоциативные* зоны расположены в лобных долях мозга и ответственны за выработку программ поведения и управления трудовой деятельностью человека, их масса у человека составляет более 50% от общей массы головного мозга.

Для человека характерна *функциональная асимметрия полушарий*, левое полушарие отвечает за абстрактно-логическое мышление, там же находятся речевые центры (центр Брока отвечает за произношение, центр Вернике — за понимание речи), правое полушарие — за образное мышление, музыкальное и художественное творчество.

Благодаря сильному развитию больших полушарий, средняя масса мозга человека в среднем 1400 г. Но способности зависят не только от массы, но и от организации мозга. Анатоль Франс, например, имел массу мозга 1017г, Тургенев 2012 г.

31.4. Автономная нервная система

Вегетативная нервная система регулирует работу всех внутренних органов — органов пищеварения, дыхания, кровеносную систему, выделительную, половую, эндокринную. Периферическая часть представлена нервами, узлами, сплетениями. *Чувствительное звено* представлено чувствительными нервными клетками, расположенными в спинномозговых и чувствительных узлах черепных нервов, периферические отростки которых, интерорецепторы, расположены во внутренних органах. *Центральная часть*, вставочные нейроны, расположена в вегетативных ядрах в среднем и продолговатом отделах головного мозга и в спинном мозге. Импульсы из нервного центра всегда проходят по двум последовательно расположенным нейронам — *предузловым* и *послеузловым*, которые образуют *третье звено* вегетативной рефлекторной дуги. Тела *предузловых* нейронов находятся в центральной нервной системе, *послеузловых* — за ее пределами. Волокна предузловых нейронов покрыты миелином и имеют большую скорость проведения нервных импульсов.

Сплетения расположены в брюшной полости (солнечное сплетение), в самих органах (в пищеварительном тракте) и около них (сердечное).

Второе название вегетативной нервной системы — *автономная*, так как эта система не подконтрольна нашему сознанию. Функционально и анатомически подразделяется на два отдела: *симпатический* и *парасимпатический*. Как правило, симпатическая и парасимпатическая системы оказывают противоположное

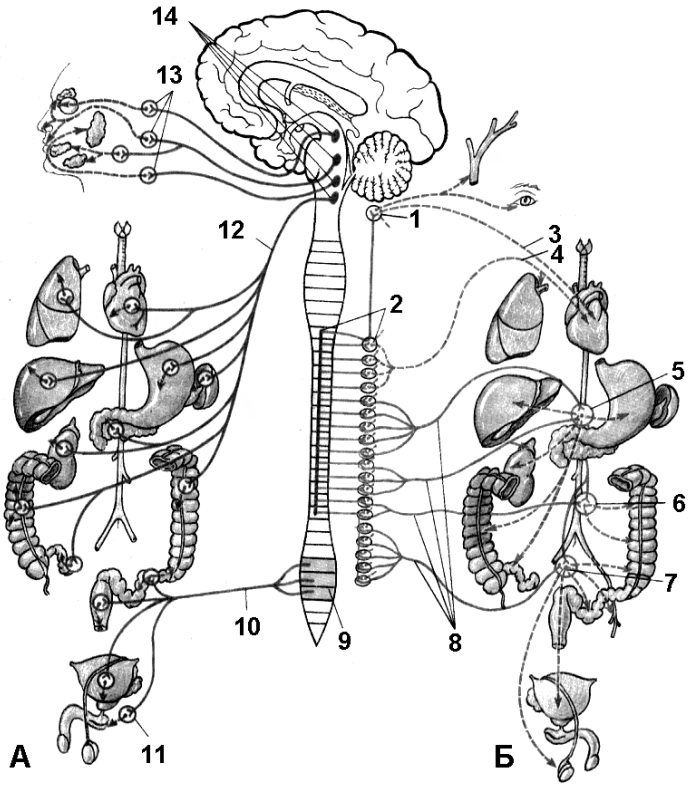


Рис. 233. Схема строения парасимпатической (А) и симпатической (Б) частей вегетативной нервной системы:

1 –шейный узел симпатического ствола; 2 — боковой рог спинного мозга и симпатический ствол; 3 — шейные сердечные нервы; 4 — грудные сердечные и легочные нервы; 5 — чревное (солнечное сплетение); 6 — брыжеечное сплетение; 7 — верхнее и нижнее подчревные сплетения; 8 — внутренностные нервы; 9 — крестцовые парасимпатические ядра; 10 — тазовые внутренностные нервы; 11 — тазовые парасимпатические узлы; 12 — блуждающий нерв; 13 — парасимпатические узлы головы; 14 — парасимпатические ядра в стволе головного мозга.

действие на иннервируемый орган (рис. 233).

Симпатическая нервная система получила название "*старт-система*", она приспосабливает организм к выполнению какой-либо работы. Ее предузловые нейроны находятся в боковых рогах грудных и поясничных сегментов спинного мозга, медиатор, выделяемый этими нейронами ацетилхолин, постганглионарные — в узлах рядом со спинным мозгом, медиатор — норадреналин.

Функции. Усиливает работу сердца (повышает давление), расширяет сосуды мышц и мозга, сужает сосуды кожи и кишечника; учащает дыхание, расширяет бронхиолы; расширяет зрачки («у страха глаза велики»); угнетает деятельность пищеварительной и выделительной систем.



Рис. 234. Основные особенности парасимпатической и симпатической нервной системы.

АХ — ацетилхолин; НА — норадреналин

Парасимпатическая нервная система оказывает противоположное действие, "стоп — система". Предузловые нейроны находятся в среднем, продолговатом мозге и в крестцовом отделе спинного мозга, постганглионарные — в узлах около внутренних органов. Медиатор, выделяемый синапсами в обоих типах нейронов — ацетилхолин (рис. 234). *Функции*: — обратные.

Таким образом, в зависимости от обстоятельств, вегетативная нервная система или усиливает функции тех или иных органов, или ослабляет их, причем в каждый момент большую активность проявляет или симпатическая, или парасимпатическая части вегетативной нервной системы.

Глава 32. Органы чувств (Анализаторы)

32.1. Понятие об анализаторах

Одна из важнейших функций нервной системы — получение и анализ информации об изменениях условий внешней и внутренней среды. Эту функцию нервная система осуществляет с помощью *анализаторов*. Нервная система получает информацию, обрабатывает ее и на этой основе выполняется ответная программа деятельности организма. Понятие об анализаторах ввел *И.П.Павлов*.

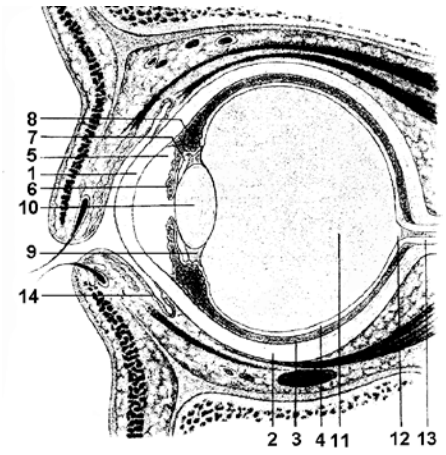


Рис. 235. Схема строения глазного яблока:

1 — роговица; 2 — склера; 3 — сосудистая оболочка; 4 — сетчатка; 5 — передняя камера глаза; 6 — радужка; 7 — задняя камера глаза; 8 — ресничная мышца; 9 — цинновы связки; 10 — хрусталик; 11 — стекловидное тело; 12 — слепое пятно; 13 — зрительный нерв; 14 — конъюнктива.

Анализаторы состоят из трех частей, анатомически и функционально связанных:

- рецепторной, периферической части анализатора;
- проводниковой части — нервных путей, по которым информация передается в центральную часть анализатора;
- нервного центра в коре головного мозга, в котором информация анализируется.

Рецепторная часть представлена нервными клетками, воспринимающими раздражения. В зависимости от природы раздражителя различают фоторецепторы, механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы, болевые (ноцицепторы).

То, что обычно называют органом чувств, является периферической частью анализатора. У человека связь с внешней средой осуществляется с помощью шести органов чувств: зрения, слуха, вкуса, обоняния, осязания и равновесия.

32.2. Зрительный анализатор.

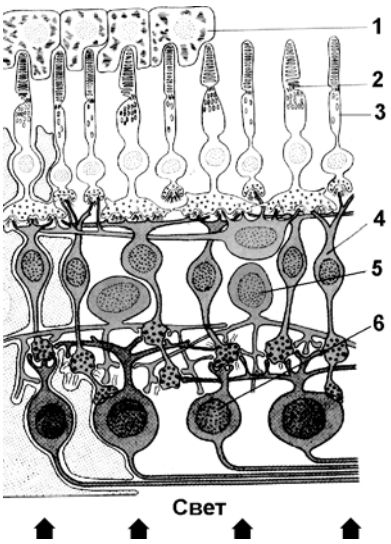


Рис. 236. Структура сетчатки:

1 — пигментные клетки; 2 — колбочки; 3 — палочки; 4 — биполярные клетки; 5 — ганглиозные клетки; 6 — амакриновые клетки.

Орган зрения — важнейший из органов чувств, обеспечивающий человеку до 90% информации. Периферическая часть анализатора — орган зрения состоит из глазного яблока вспомогательных органов: веки, ресницы, слезные железы, глазодвигательные мышцы (рис. 235).

Стенка глазного яблока состоит из трех оболочек. Наружная — белочная оболочка *(склера)* в передней части глаза прозрачная, этот ее участок называется *роговицей*. Под белочной оболочкой находится *сосудистая оболочка*, питающая глаз. В передней части сосудистая оболочка переходит в *радужку*, имеющую в центре отверстие — *зрачок*. Кольцевые и радиальные мышцы радужки рефлекторно меняют диаметр зрачка, регулируя количество света, попадающее внутрь глаза. От пигмента радужки зависит цвет глаз. Рядом с радужкой находится *ресничное тело*, мышца, с помощью которой

меняется кривизна хрусталика, осуществляется *аккомодация*, приспособление к ясному видению предметов, находящихся на различном расстоянии от глаза.

Между роговицей и радужкой находится полость, заполненная влагой — передняя камера глаза. Полость между радужкой и хрусталиком называется задней камерой глаза.

Третья оболочка глазного яблока — сетчатка (рис. 236). В ней расположены светочувствительные клетки — зрительные рецепторы, около 130 млн. палочек, обеспечивающих черно-белое видение и около 7 млн. колбочек, дающих информацию о цвете.

Максимальное количество колбочек находится в сетчатке на оптической оси глаза, против зрачка, этот участок называется *желтым пятном*. В том месте, где от глазного яблока отходи зрительный нерв, в сетчатке нет рецепторов — *слепое пятно*. Максимальное количество палочек находится на периферии глаза. Палочки содержат зрительный пигмент *родопсин*, для его разложение достаточно небольшого количества света. В колбочках под действие света происходит разложение *йодопсина*, но для возбуждения колбочек нужно большее количество света.

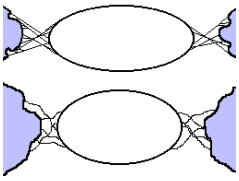


Рис. 237. Изменение кривизны хрусталика:

сверху ресничная мышца расслаблена, внизу — сокращена.

Сетчатка состоит из нескольких слоев клеток: наружный, прилегающий к сосудистой оболочке — слой пигментных клеток черного цвета. Этот слой поглощает свет, препятствуя его рассеиванию и отражению. Затем идет слой, содержащий палочки и колбочки, перед ним еще три слоя клеток.

Стекловидное тело заполняет всю полость глаза, образовано прозрачным студенистым веществом. Между стекловидным телом и задней камерой глаза располагается *хрусталик*, упругое прозрачное образование в виде двояковыпуклой линзы. Хрусталик преломляет лучи света и собирает их в фокусе на сетчатке. С помощью *цинновых связок* он прикреплен к ресничной (*цилиарной*) мышце. Свет проходит роговицу, жидкость передней камеры глаза, через зрачок попадает в заднюю камеру, проходит через хрусталик, стекловидное тело и попадает на сетчатку. Световые лучи претерпевают наибольшее преломление в роговице и хрусталике, изображение на сетчатке уменьшенное и перевернутое.

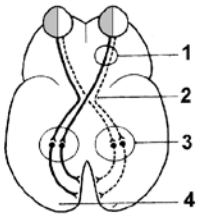


Рис. 238. Схема зрительных путей человека:

1 — зрительный нерв; 2 — зрительный перекрест; 3 — коленчатые тела; 4 — зрительная кора.

Аккомодация осуществляется за счет сокращения ресничной мышцы, при этом расслабляются цинновы связки и хрусталик, в силу природной упругости, становится более выпуклым. Ресничная мышца отдыхает, когда человек смотрит вдаль, при этом цинновы связки натянуты и хрусталик уплощается (рис. 237).

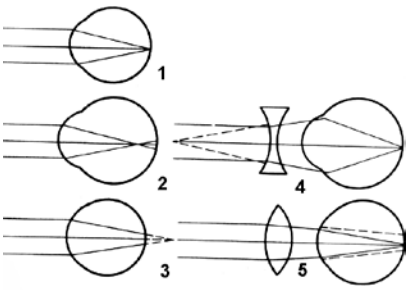


Рис. 239. Рефракция в нормальном (1), близоруком (2) и дальнозорком глазу и оптическая коррекция близорукости (4) и дальнозоркости (5).

С возрастом часто хрусталик теряет эластичность и становится более плоским, изображение от близкорасположенных предметов уходит за сетчатку — развивается *старческая дальнозоркость*.

При *врожденной близорукости* глазное яблоко удлиненное, фокусное расстояние ближе сетчатки и изображение от удаленных предметов не резкое, при *врожденной дальнозоркости* глазное яблоко укороченное и фокусное расстояние уходит за сетчатку (рис. 239).

Нервные импульсы поступают по волокнам зрительного нерва в задние части затылочных долей, причем аксоны от левых половин сетчатки обоих глаз направляются в левое полушарие, от правых — в правое. При этом аксоны от медиальных половин пересекаются, *образуя зрительный перекрест* (рис. 238).

При изменении интенсивности освещенности происходит рефлекторное изменение диаметра зрачка. Мышцы-сфинктеры, суживатели иннервируются парасимпатическими нервами, радиальные мышцы, расширители зрачка, иннервируются симпатическими нервами, поэтому страх и боль приводят к расширению зрачков, не даром говорят: «У страха глаза велики».

Колбочки в сетчатке делятся на три группы, одни возбуждаются красным светом, вторые — зеленым, третьи — синим. Если не работает какая-то группа колбочек, развиваются заболевания, при которых не человек различает какие-то цвета.

При недостатке витамина *А* не образуется пигмент родопсин в палочках, при этом человек плохо видит в темноте — заболевание называется «куриная слепота». Загрязнение слизистой оболочки век (конъюнктивы), приводит к воспалительным процессам — конъюнктивиту. Чтение в движущемся транспорте, чтение лежа, длительная работа с компьютером приводят к переутомлению ресничной мышцы и снижению остроты зрения. При работе с мелкими объектами должно быть не менее 30-35 см, рабочее место должно быть хорошо освещено.

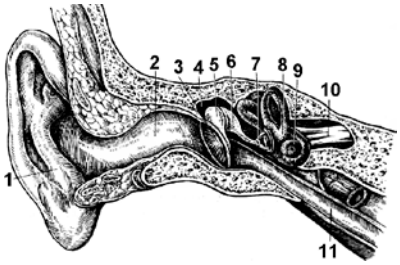


Рис. 240. Орган слуха человека:

1 — ушная раковина; 2 — наружный слуховой проход; 3 — барабанная перепонка; 4 — полость среднего уха; 5 — молоточек; 6 — наковальня; 7 — стремечко; 8 — вестибулярный аппарат; 9 — улитка; 10 — нерв; 11 — евстахиева труба.

32.3. Слуховой и вестибулярный анализаторы

Периферическая часть слухового анализатора состоит из трех частей: наружного, среднего и внутреннего уха (рис. 240). *Наружное ухо:* ушная раковина (внутри хрящ) и наружный слуховой проход длиной 3,5 см; на границе между наружным и средним — барабанная перепонка (0,1 мм толщиной).

Среднее ухо представлено воздушной барабанной полостью с тремя слуховыми косточками — молоточком, наковальней и стремечком. Стремечко связано с *овальным окошком* перепончатого лабиринта. Барабанная полость связана с носоглоткой евстахиевой трубой, длина которой 3,5 см, диаметр 2 мм.

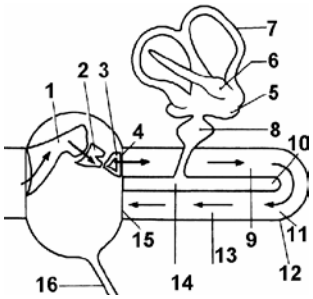


Рис. 241. Органы равновесия и слуха (схема):

1 — молоточек; 2 — наковальня; 3 — стремечко; 4 — барабанная перепонка; 5 –овальный мешочек; 6 — ампула; 7 — полукружные каналы; 8 — круглый мешочек; 9 — лестница преддверия; 10 — перепончатый лабиринт; 11 — барабанная лестница; 12 — улитка (закручена в спираль); 13 — перилимфа; 14 — эндолимфа; 15 — круглое окно; 16 — евстахиева труба.

Внутреннее ухо включает костный лабиринт, разделенный двумя мембранами: *вестибулярной* (*рейснеровой*) и *основной* (*базиллярной*) на три части, внутри — перепончатый лабиринт, заполненный *эндолимфой*. Верхний канал начинается от овального окошка и называется *лестницей_преддверия*, заполнен *перилимфой* (рис. 241). На вершине улитки с помощью отверстия переходит в нижний канал — *барабанную лестницу*, которая заканчивается мембраной круглого окошка. На основной мембране *располагается кортиев орган*, представленный рецепторными волосковыми клетками и покровной мембраной, расположенной над ними. В кортиевом органе около 24000 волосковых клеток, расположенных в 3 — 4 ряда, их волоски контактируют с подвижной *покровной мембраной*, расположенной над ними.

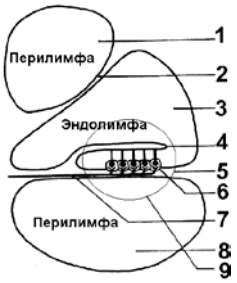


Рис. 242. Схема поперечного разреза улитки, на котором виден кортиев орган:

1 — лестница преддверия; 2 — рейснерова (вестибулярная) мембрана; 3 — перепончатый лабиринт; 4 — текториальная (покровная мембрана); 5 — базиллярная (основная) мембрана; 6 — волосковые клетки; 7 — слуховой нерв; 8 — барабанная лестница; 9 — кортиев орган.

При прогибании вестибулярной мембраны давление передается на эндолимфу, приходит в движение основная мембрана, и рецепторные клетки касаются покровной мембраны (рис. 242). В них возникает возбуждение, которое проводится по волокнам слухового нерва (проводящая часть анализатора) в слуховую зону коры мозга.

По мере удаления от основания к вершине основная мембрана становится более широкой. Высокие звуки вызывают колебания основной мембраны у основания улитки, там, где мембрана короче и тоньше, низкие звуки воспринимаются рецепторными клетками у вершины улитки.

Периферической частью *вестибулярного анализатора* является орган равновесия, *вестибулярный аппарат.* Он воспринимает положение тела и отвечает за сохранения равновесия. Состоит из *трех полукружных каналов,* связанных с *овальным* и *круглым мешочками* (рис. 243). Их полости заполненные эндолимфой, которая сообщается с эндолимфой перепончатого лабиринта улитки.

Полукружные каналы расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, в каждом есть расширение — *ампула*. В ампулах находятся студенистые гребешки (рис. 244) с рецепторными клетками, которые возбуждаются при ускоренных или вращательных движениях эндолимфы.

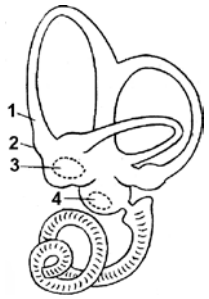


Рис. 243 Строение лабиринта височной кости:

1 — полукружные каналы; 2 — ампулы каналов; 3 — макула овального мешочка; 4 — макула круглого мешочка.

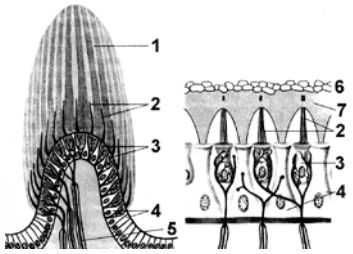


Рис. 244. Гребешок (купула) слева и пятно (макула) справа:

1 — купула; 2 — волоски; 3 — рецепторные клетки; 4 — опорные клетки; 5 — нервное волокно; 6 — отолитовая мембрана; 7 — желатиновый слой.

В мешочках располагаются пятна, на которых в студенистой массе находятся рецепторные клетки, а сверху находятся отолиты — кристаллы из углекислого кальция, образующие *отолитовую мембрану*. Возбуждаются за счет силы тяжести, информация передается по *вестибулярному нерву* к вестибулярным ядрам моста, мозжечка, двигательным ядрам коры.

32.4. Кожный анализатор.

Кожа — наружный покров организма человека с площадью 1,5 — 2 м^2. Состоит из двух слоев: *эпидермиса* и *дермы*, под которой находится подкожная жировая клетчатка (рис. 245).

Эпидермис имеет эктодермальное происхождение, отделен от дермы базальной мембраной. В эпидермисе различают 5 слоев: 1 — *базальный* (мальпигиев), представлен делящимися и пигментными клетки с меланином; 2 — *шиповатый*, клетки соединены многочисленными отростками; 3 — *зернистый*, содержит гранулы белка кератогиалина; 4 — *блестящий*, ядра клеток этого слоя разрушены; 5 — *роговой*, образован-

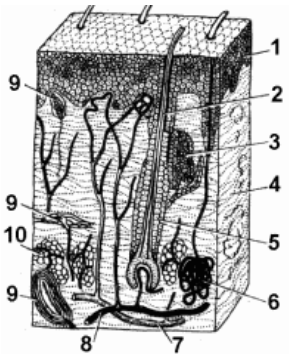


Рис. 245. Строение кожи (схема):

1 — эпидермис; 2 — волос; 3 — сальная железа; 4 — собственно кожа; 5 — эпителиальное корневое влагалище; 6 — потовая железа; 7 — кожная артерия; 8 — кожная вена; 9 — нервное окончание; 10 — жировая клетчатка.

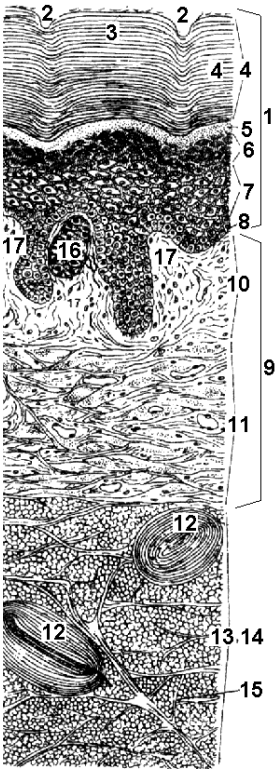


Рис. 246. Микроскопическое строение кожи:

1 — многослойный плоский ороговевающий эпидермис; 2 — бороздки кожи; 3 — гребешки кожи; 4 — роговой слой эпидермиса; 5 — блестящий слой; 6 — зернистый слой; 7 — шиповатые клетки; 8 — базальный слой; 9 — дерма; 10 — сосочковый слой; 11 — сетчатый слой; 12 — тельца Пачини; 13 — подкожная основа; 14 — жировые отложения; 15 — полоски соединительной ткани; 16 — тактильные тельца Мейснера; 17 — сосочки дермы.

ный мертвыми клетками, содержащими кератин (рис. 246). Ногти, когти, рога, перья, волосы, чешуя — производные эпидермиса у позвоночных животных.



В дерме различают два слоя: — *сосочковый*, за счет сосочков которого образуются гребешки и бороздки, формируется папиллярный рисунок и *сетчатый*, в котором коллагеновые и эластичные волокна образуют сеть. В дерме находятся кровеносные и лимфатические сосуды, нервные окончания, потовые и сальные железы, волосы. Ниже расположена подкожная жировая клетчатка.

Потовые железы (порядка 2,5 млн.) — длинные трубки, начальная часть закручена в клубочек, открываются порами. Отвечают за теплорегуляцию, выводят воду, NaCl, мочевую кислоту, аммиак, мочевину.

Сальные железы открываются в волосяную сумку. Кожное сало смазывает кожу, волосы. В составе жирные кислоты, воски, стероиды. Водоотталкивающий слой, защита от микроорганизмов.

Волос состоит из *стержня* и *корня*. Корень образует *волосяную луковицу*, в которую вдается сосочек, питающий волос. Находится в *эпителиальном влагалище*, окруженном *соединительнотканной сумкой,* к которой прикреплена гладкая мышца. Влагалище и сумка образуют *волосяной фолликул*, в котором находится волос. Стержень волоса состоит из мозгового вещества и коркового, содержащего пигмент меланин. Снаружи волос покрыт роговыми чешуйками. К старости уменьшается количество пигмента в корковом слое и увеличивается количество воздуха в мозговом веществе, волосы седеют. Выпадение волоса связано с атрофией нижней части волосяной луковицы, но еще до выпадения волоса эпителиальное влагалище окружает волосяной сосочек и начинается рост нового волоса.

Функции кожи:

- Кожная рецепция: на 1 $см^2$ кожи около 200 болевых рецепторов, 15 холодовых, ближе к поверхности, чем тепловые, 1-2 тепловых, 25 осязательных.
- Защитная: защита от механических повреждений, непроницаема для микроорганизмов, защита от избытка ультрафиолета путем образования меланина.
- Выделительная функция осуществляется за счет работы потовых и сальных желез. В сутки человек теряет около 1000 мл пота с растворенными солями и продуктами белкового обмена.
- Дыхательная функция — до 1,5% от общего газообмена приходится на кожу.
- Образование витамина D под действием ультрафиолетовых лучей.
- Запасание энергетических материалов в подкожной жировой клетчатке.
- Регуляция теплоотдачи с помощью изменения *интенсивности потоотделения* (в жаркую погоду при тяжелой физической работе организм может потерять за счет потоотделения до 12 л жидкости) и с помощью изменения *скорости кровотока* в коже. Кровоток может варьировать от 1 мл/мин до 100 мл/мин, теплоотдача увеличивается в 5-6 раз. Ниже уровня капиллярной сети находятся "шунты", при сужении которых кровь проходит ниже капиллярной сети. Подкожная жировая клетчатка играет теплоизолирующую роль.
- Закаливающее действие, регулярное закаливание приспосабливает организм к быстрой перестройке обмена веществ, к изменению теплоотдачи за счет изменения кровотока через кожу и изменения интенсивности потоотделения.

При заболевании внутренних органов нарушается чувствительность кожи в области, строго соответствующей конкретному органу.



Для того, чтобы кожа справлялась со своими функциями, необходимо выполнять гигиенические требования. Кожа должна быть чистой, на чистой коже болезнетворные микроорганизмы быстро погибают. Руки необходимо мыть с мылом несколько раз в день, перед едой и после посещения туалета — обязательно, не реже одного раза в неделю мыть все тело, ноги — каждый вечер. Для ухода за волосами подбирается шампунь для вашего типа волос, голову нужно мыть по мере загрязнения, но не реже двух раз в неделю.

Определенные гигиенические требования предъявляются и к одежде. Она должна быть чистой, свободной, легко впитывать и отдавать влагу.

Глава 33. Высшая нервная деятельность

33.1. Создание учения о ВНД. Рефлексы

Высшая нервная деятельность — еще одна, важнейшая, функция нервной системы. Основоположником учения о высшей нервной деятельности является И.М.Сеченов, в 1863 г вышла его книга "Рефлексы головного мозга". Иван Михайлович полагал, что вся психическая деятельность человека основана на рефлексах.

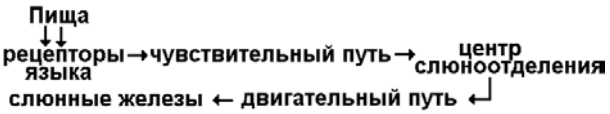
Высшая нервная деятельность — деятельность высших отделов центральной нервной системы, обеспечивающих приспособляемость животных и человека к условиям среды.

И.П.Павлов экспериментально подтвердил справедливость взглядов И.М.Сеченова и создал учение об условных и безусловных рефлексах.

Для первых характерно:

- это врожденные рефлексы, передаются по наследству (глотание, слюноотделение, дыхание);
- являются видовыми, характерными для всех особей данного вида;
- имеют постоянные рефлекторные дуги;
- относительно постоянны;
- осуществляются в ответ на определенное раздражение;
- рефлекторные дуги замыкаются в спинном мозге или подкорковых узлах головного мозга.

Примером безусловного рефлекса является слюноотделение у собаки с фистулой слюнной железы. При попадании пищи в ротовую полость, возбуждаются рецепторы языка, по отросткам чувствительных нейронов возбуждение передается в продолговатый мозг, где находится слюноотделительный центр, затем возбуждение по двигательным нейронам передается к слюнной железе и начинается слюноотделение.



К безусловным рефлексам относятся пищевые, дыхательные, оборонительные, половые, ориентировочные рефлексы.

Определенную последовательность безусловных рефлексов, определяющую некоторые формы поведения, называют *инстинктом*. Примером инстинктивной деятельности является построение ловчей сети паукомкрестовиком, плотины бобрами.

Для условных рефлексов характерно:

- приобретаются организмом в течение жизни;
- индивидуальные, формируются на основе личного жизненного опыта;
- не имеют готовых рефлекторных дуг, дуги формируются при определенных условиях;
- непостоянные, могут исчезать (тормозиться);
- формируются на основе врожденных рефлексов в ответ на любое раздражение;
- осуществляются за счет деятельности коры головного мозга.

Образование условного рефлекса происходит при сочетании по времени *безразличного* раздражителя с *безусловным*. Безразличный раздражитель должен предшествовать безусловному. Тогда он становится *условным*. Для образования прочной временной связи необходимо многократное подкрепление условного раздражителя безусловным.

Действие безразличного раздражителя приводит к появлению возбуждения в нервном центре коры, затем в другом нервном центре возникает возбуждение под действием безусловного раздражителя и между ними возникает *временная связь*. При повторных сочетаниях эта связь становится более прочной, вырабатывается условный рефлекс на данный раздражитель. Примером является выделение слюны в ответ на вид пищи, ее запах, на время кормления, на любой условный пищевой раздражитель.



В коре головного мозга, наряду с процессами возбуждения протекают и процессы торможения. Различают два вида торможения — внешнее и внутреннее.

- *Внешнее торможение.* Наступает в результате действия нового раздражителя. Новый очаг возбуждения тормозит существующий очаг. Характерно не только для коры, но и для низших отделов ЦНС, поэтому второе название — *безусловное торможение*. Например, посторонний шум тормозит у собаки слюноотделение.
- *Внутреннее торможение* развивается только в коре. Отсюда второе название — условное торможение. Непременное условие — неподкрепление условного раздражителя безусловным. Если выработанный у собаки рефлекс на свет не подкреплять пищей, то рефлекс ослабевает и исчезает.

В природе происходит торможение неподкрепляемых условных рефлексов и образование новых. Например, пересыхание водоема, из которого пили животные, приведет к тому, что они перестанут приходить к нему, найдут новый водоем. Произойдет торможение одних условных рефлексов и образование новых.

Другой вид внутреннего торможения — *дифференцировка*. Если один раздражитель подкреплять, а близкий ему не подкреплять, то условно-рефлекторная реакция возникнет только на подкрепляемый раздражитель. Например, по характеру условного стука в дверь можно определить, кто пришел — свои или чужие.

Высшая нервная деятельность присуща как человеку, так и животным. У животных высшая нервная деятельность зависит от сложности нервной системы, чем она сложнее, тем меньшую роль играют инстинкты, тем большую роль играет обучение. Например, потомство паука-крестовика появляется весной, когда родители уже умерли, но молодые паучки умеют строить ловчую сеть, их поведение достаточно жестко запрограммировано. А человеческие дети, воспитанные животными, никогда не станут полноценными людьми из-за отсутствия должного воспитания.

В отличие от животных, кора человека обладает большей способностью к восприятию закономерностей в окружающем мире. И главное отличие высшей нервной деятельности людей связано с наличием у них речи — второй сигнальной системы по И.П.Павлову. Первая сигнальная система поставляет информацию непосредственно через органы чувств, вторая сигнальная система связана с восприятием слышимых при произношении или видимых при чтении слов. С развитием второй сигнальной системы появилась возможность сохранять и передавать информацию следующим поколениям, появилась база для развития абстрактного мышления, сознания. « Слово, — писал И.П.Павлов, — сделало нас людьми».

Глава 34. Размножение и развитие человека

34.1. Мужская половая система

Половое размножение у человека связано с образованием и слиянием половых клеток: женской яйцеклетки и мужской — сперматозоида. После слияния гаплоидных клеток образуется диплоидная зигота, из которой развивается новый организм. Половые клетки образуются в гонадах — половых железах. Половые железы у мужчин представлены парными семенниками (яичками) и придаточными железами — предстательной железой, семенными пузырьками, купферовой железой (рис. 249).

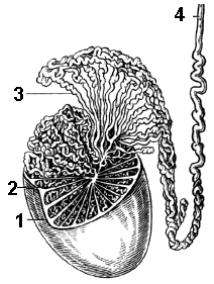


Рис. 247. Строение семенника:

1 — оболочка семенника; 2 — долька яичка; 3 — извитые канальцы; 4 — семявыносящий проток.

Семенники — округлые образования диаметром 4-6 см. Расположены вне брюшной полости, в мошонке, где температура на 2-3˚С ниже, что необходимо для нормального сперматогенеза. Семенники покрыты плотной оболочкой, на задней части утолщение — средостение, от которого отходят перегородки, делящие семенник на дольки (рис. 247). В каждом семеннике около 1000 *семенных канальцев*, в зачатковом эпителии которых образуются сперматозоиды. Есть и эндокринные, *лейдиговы клетки*, образующие гормоны. За питание развивающихся гамет отвечают клетки Сертоли. Сперматиды претерпевают фазу дифференциации на той стороне клетки Сертоли, которая обращена в просвет

канальца и становятся сперматозоидами. Процесс образования каждого сперматозоида составляет около 70 дней (рис. 248).

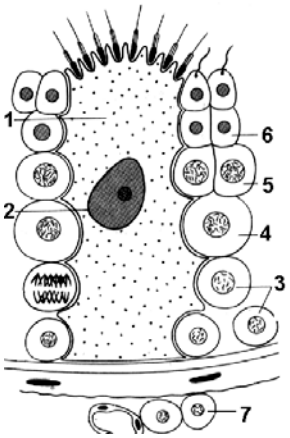


Рис. 248. Сперматогенез:

1 — клетка Сертоли; 2 — ядро клетки Сертоли; 3 — сперматогонии; 4 — сперматоциты 1-го порядка; 5 — сперматоциты 2-го порядка; 6 — сперматиды в период формирования; 7 — лейдиговы клетки.

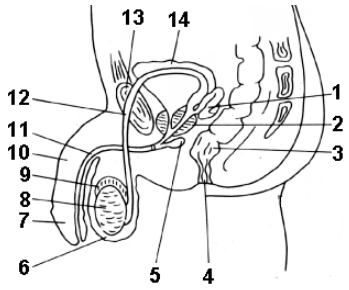


Рис. 249. Мужской таз:

1 — семенной пузырек; 2 — предстательная железа; 3 — прямая кишка; 4 — анальное отверстие; 5 — купферова железа; 6 — мошонка; 7 — головка полового члена; 8 — яичко (семенник); 9 — придаток семенника; 10 половой член; 11 — мочеиспускательный канал; 12 — семявыносящий проток; 13 — лобковая кость; 14 — мочевой пузырь.

Длина сперматозоида около 60 мкм. Различают головку, в которой находится ядро и акросома, шейку, содержащую центриоли, промежуточный отдел с митохондриями, жгутик для передвижения (рис. 249). В акросоме содержатся ферменты, которые разрушают оболочки яйцеклетки. Для оплодотворения необходимо определенное количество сперматозоидов. Сперматозоиды по системе канальцев транспортируются в семявыносящий проток, где смешиваются с семенной жидкостью, вырабатываемой предстательной железой и семенными пузырьками.

Лейдиговы клетки вырабатывают гормоны, влияющие на развитие вторичных половых признаков, половое поведение.

34.2. Женская половая система

Женская половая система состоит из парных яичников, фаллопиевых труб, матки, влагалища и наружных половых органов (рис. 250). Яичники — парные образования 3,5х2 см, расположены в полости таза. Состоят из наружного коркового и внутреннего мозгового слоя. В них образуются яйцеклетки и гормоны.

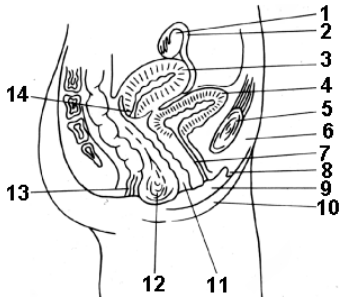


Рис. 250. Женский таз:

1 — яичник; 2 — яйцевод (маточная труба); 3 — матка; 4 — мочевой пузырь; 5 — лобковая кость; 6 — лобок; 7 — мочеиспускательный канал; 8 — клитор; 9 — малая срамная губа; 10 — большая срамная губа; 11 — влагалище; 12 — мышцы промежности; 13 — прямая кишка; 14 — шейка матки.

34.3. Менструальный цикл:

Под действием фолликулостимулирующего гормона аденогипофиза один из фолликулов начинает развиваться и выделять эстроген. Эстроген подавляет выделение ФСГ аденогипофизом. Зрелый фолликул, называе-

мый *граафовым пузырьком*, достигает 1 см в диаметре, лопается и овоцит 2-го порядка попадает в фаллопиеву трубу (рис. 251).

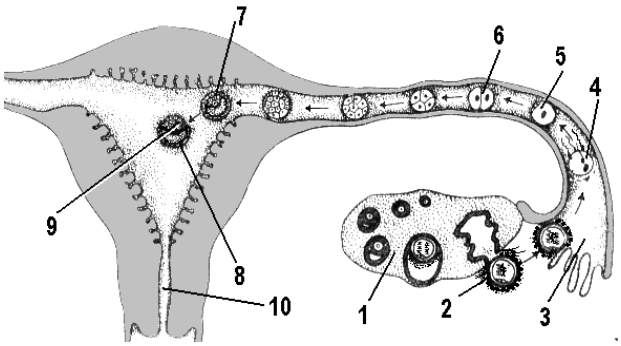


Рис. 251. Развитие яйцеклетки и начальные стадии развития эмбриона:

1 — яичник с развивающимся фолликулом, 2 — овуляция, 3 — воронка маточной трубы, 4 — оплодотворение, 5 — зигота, 6 — два бластомера, 7 — бластоциста, 8 — трофобласт, 9 — эмбриобласт, 10 — шейка матки.

Если оплодотворение произошло, то из зиготы развивается *бластоциста*, которая через восемь дней после овуляции погружается в слизистую матки и клетки трофобласта секретируют *хорионический гонадотропин*, который поддерживает и усиливает работу желтого тела. Клетки лопнувшего фолликула превращаются в желтое тело, которое вырабатывает прогестерон и немного эстрогена, которые подавляют синтез ФСГ и ЛГ аденогипофизом и поддерживают слизистую матки. Если оплодотворения не произошло, то через 14 дней желтое тело разрушается, вновь выделяются ФСГ и ЛГ и отторгается слизистая матки (рис. 252). Начинаются месячные, начинается новый 28-дневный цикл, состоящий из менструальной фазы (1-5 дни), пролиферативной фазы (6-14 дни), секреторной фазы, которая начинается после овуляции (15-28 дни).

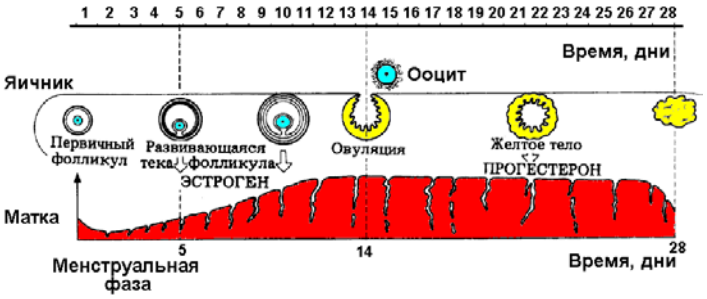


Рис. 252. Секреция половых гормонов фолликулом и желтым телом; толщина эндометрия на протяжении менструального цикла.

Клетки трофобласта образуют наружную оболочку — *хорион*. В эмбриобласте появляются две полости — *амнион* и *желточный мешок* (рис. 253). Амнион (водная оболочка) окружает развивающийся зародыш, защищая его от механических повреждений. Желточный мешок не содержит питательных веществ, рудиментарный орган. Из задней кишки развивается *аллантоис*, он приходит в соприкосновение с хорионом, образуется *хорио-аллантоис*, из которого сформируется *плацента*.

Плаценту с зародышем связывает пуповина, в которой проходит одна пупочная вена, несущая артериальную кровь к эмбриону и две пупочных артерии, несущих венозную кровь к плаценте. Кровь матери и плода не смешивается. Через плацентарный барьер проходят многие вещества: вода, кислород, углекислый газ, глюкоза, аминокислоты, простые белки, витамины, гормоны, антитела, соли, липиды. Но проходят и вирусы, токсины, бактерии, лекарства.

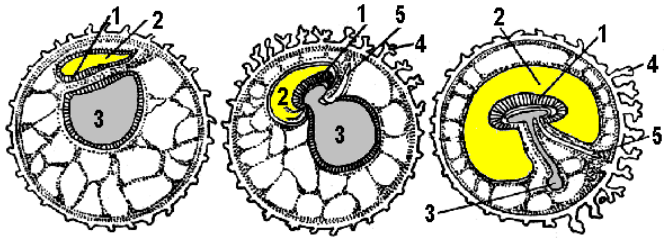


Рис. 253. Развитие зародышевых оболочек:

1 — эктодерма зародыша; 2 — амниотическая полость; 3 — желточный мешок; 4 — ворсинки хориона; 5 — аллантоис.

Зародыш во время своего развития крайне чувствителен к лекарственным препаратам, алкоголю, никотину, инфекционным заболеваниям матери, избытку гормонов в организме матери. Все эти факторы могут привести к различным нарушениям в обмене веществ эмбриона, к различным уродствам и аномалиям.

К моменту рождения под действием окситоцина нейрогипофиза происходит сокращение матки, и ребенок по родовым путям выталкивается наружу. В это время происходит разрыв амниотического мешка, отходят околоплодные воды. Появляется самостоятельное дыхание, пуповина перевязывается и перерезается.

Основные вопросы для повторения

Общее знакомство с организмом человека

1. Что такое ткань (определение)?
2. Какие виды тканей различают в организме человека?
3. Перечислите разновидности эпителиальной ткани.
4. Перечислите разновидности соединительной ткани.
5. Перечислите разновидности мышечной ткани.
6. Какие особенности характерны для эпителиальной ткани?
7. Какие особенности характерны для соединительной ткани?
8. Какие особенности характерны для мышечной ткани?
9. Какие особенности характерны для нервной ткани?
10. Как называются клетки нервной ткани?
11. Аксон, дендриты (определение)?
12. Морфологическая классификация нейронов?
13. Функциональная классификация нейронов?
14. Синапс (определение)?
15. Из чего образованы нервные волокна?
16. Орган (определение)?
17. Из каких тканей состоит отдельный орган?
18. Что такое система органов?
19. Рефлекторная дуга (определение)?
20. Рефлекс (определение)?

Опорно-двигательная система

1. Функции опорно-двигательной системы?
2. Какое количество костей входит в состав скелета человека?
3. Какие свойства костной ткани придают органические и неорганические вещества?
4. Как называются клетки костной ткани?
5. Какие клетки обеспечивают рост и разрушение костной ткани?
6. Апофизы, эпифизы, метафизы, диафизы (определение)?

7. Разновидности непрерывных соединений костей?
8. На какие четыре отдела делится скелет человека?
9. Какие кости образуют мозговой отдел черепа?
10. Из каких отделов состоит скелет позвоночника?
11. Какие лордозы и кифозы имеет позвоночник?
12. Сколько и каких костей образуют грудную клетку?
13. Какие кости образуют верхнюю конечность?
14. Какие кости образуют нижнюю конечность?
15. Какие кости образуют плечевой и тазовый пояса конечностей?
16. Какие особенности появились в скелете туловища в связи с прямохождением?
17. Какие нарушения в формировании скелета вам известны?
18. Какие части различают у двуглавой мышцы?
19. Какие функции выполняют мышцы в организме человека?
20. Какие белковые нити находятся внутри миофибрилл?
21. Как называется оболочка, покрывающая мышцу снаружи?
22. Что происходит с двигательными нейронами двуглавой и трехглавой мышц, когда человек сгибает в локтевом суставе руку?
23. Можно ли утверждать, что мышечное волокно всегда сокращается с максимально возможной для него силой?
24. Какие два вида работы мышц вам известны?
25. От чего зависит утомление мышц?

Кровь

1. Запишите виды внутренней среды организма.
2. Из чего образуется лимфа?
3. Сколько лимфы образуется за день у человека?
4. Какой объем крови в среднем у человека?
5. Какие объемы приходятся на плазму и на клетки крови?
6. Сколько эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов в 1 $мм^3$ крови в норме у человека?
7. Что такое гомеостаз?
8. Какие органические вещества входят в состав плазмы крови, в каком количестве?
9. Какие неорганические вещества входят в состав плазмы крови, в каком количестве?
10. Что такое сыворотка крови?
11. Какие белки принимают участие в свертывании крови?
12. Где образуются и сколько времени живут эритроциты?
13. У каких животных самые мелкие эритроциты?
14. Как называются соединения гемоглобина с кислородом? Углекислым газом? Угарным газом?
15. Какие агглютиногены и агглютинины находятся в крови людей с 1, 2, 3, 4 группами крови?
16. Где образуются и сколько живут лейкоциты?
17. Кто открыл явление фагоцитоза?
18. Какие ученые внесли большой вклад в создание учения об иммунитете?
19. Какой вид лейкоцитов способен образовывать антитела на чуждые организму антигены?
20. Каково значение Т-лимфоцитов?
21. Что такое вакцина?
22. Что такое сыворотка?
23. Какие виды естественного иммунитета вам известны?
24. Какие виды искусственного иммунитета вам известны?

Кровообращение

1. Артерии, вены, капилляры (определения)?
2. Чем образован перикард?
3. Эпикард? Миокард? Эндокард (определения)?
4. Какой отдел сердца имеет наиболее толстую мышечную стенку?
5. Какой клапан находится в правом предсердно-желудочковом отверстии?
6. Какие клапаны не позволяют крови вернуться обратно в сердце?
7. В каких отделах сердца венозная кровь?

8. Что происходит с клапанами во время систолы предсердий? Систолы желудочков? Общей диастолы?
9. Сколько времени продолжается систола предсердий, желудочков, общая диастола при частоте сокращений сердца 75 ударов в минуту?
10. Какие вены несут артериальную кровь?
11. Какие артерии несут венозную кровь?
12. Какие нервы усиливают и тормозят работу сердца?
13. Какой медиатор усиливает, какой тормозит работу сердца?
14. Какие ионы усиливают, какие тормозят работу сердца?
15. Какие кровеносные сосуды имеют клапаны?
16. В каких сосудах максимальное и минимальное кровяное давление?
17. Как называется заболевание, связанное с повышенным кровяным давлением?
18. В аорте повышенные кровяное давление. Как отреагирует автономная нервная система?
19. В полых венах повышенное давление. Как отреагирует автономная нервная система?
20. Где находится центр, регулирующий работу сердца?
21. В каких сосудах максимальная скорость крови? Минимальная скорость?
22. Чему равна максимальная скорость крови? Минимальная?
23. Чему равна скорость пульсовой волны?
24. Чем образована лимфатическая система?
25. Способны ли лимфатические сосуды к самостоятельной пульсации?
26. Может ли свертываться лимфа?
27. Способны ли вены к самостоятельной пульсации?
28. В какие кровеносные сосуды открываются сосуды лимфатической системы?
29. Какое влияние на сосуды уха кролика оказывают симпатические нервы?
30. К какому эффекту приводят сосудосуживающие нервы: усилению или ослаблению притока крови к органу?

Дыхательная система

1. Значение дыхания?
2. Куда попадает пыль из носовой полости?
3. Как называются отверстия, через которые воздух попадает из носовых полостей в носоглотку?
4. Из какой полости воздух попадает в гортань при вдохе?
5. Какие хрящи есть в гортани?
6. Как расположен надгортанник при дыхании? При проглатывании пищи?
7. Чем покрыты легкие и чем покрыты стенки грудной полости изнутри?
8. Какое давление в плевральных полостях?
9. Какие мышцы отвечают за дыхание и называются дыхательные мышцы?
10. Какова общая поверхность альвеол?
11. Из каких объемов складывается жизненная емкость легких?
12. Что такое жизненная емкость легких (определение)?
13. Что такое остаточная емкость легких (определение)?
14. Где располагается дыхательный центр?
15. Можно ли утверждать, что дыхательный центр обладает автоматией?
16. Можно ли утверждать, что дыхательный центр находится под контролем коры полушарий?
17. С помощью какого вещества осуществляется гуморальная регуляция работы дыхательного центра?
18. К какому веществу чувствительны аортальные тельца?
19. Состав вдыхаемого воздуха, выдыхаемого воздуха?
20. Сколько молекул кислорода транспортирует одна молекула гемоглобина?

Пищеварительная система

1. Что такое пищеварение?
2. Назовите две важнейшие функции питательных веществ.
3. Какие пищеварительные железы находятся за пределами пищеварительной тракта?
4. Приведите названия трех пар крупных слюнных желез.
5. До каких веществ в пищеварительной системе расщепляются белки, жиры, углеводы?
6. Какие три части различают во внешнем строении зуба?
7. Как называется мягкая часть в центре зуба, содержащая нервы и кровеносные сосуды?

8. Как называются твердые ткани зуба?
9. Какие виды зубов, и в каком количестве находятся в каждой челюсти?
10. Какие ферменты выделяются в ротовую полость?
11. Какие органические молекулы начинают расщепляться в ротовой полости?
12. При каких условиях происходит пищеварение в ротовой полости?
13. Какой ученый разработал методику «мнимого кормления», сочетающую перерезку пищевода с фистулой желудка?
14. Где находятся центры регуляции деятельности пищеварительных желез?
15. Собака увидела пищу и у нее началось слюноотделение. Какой это рефлекс?
16. Какие ферменты выделяются в полость желудка?
17. Какие железы различают в желудке?
18. Какие органические молекулы начинают расщепляться в желудке?
19. Какие основные функции выполняет печень в процессе пищеварения?
20. Какие ферменты секретирует поджелудочная железа?
21. В какой отдел кишечника попадает пища из желудка?
22. Какова длина тонкого кишечника человека?
23. Из каких двух отделов состоит тонкий кишечник?
24. Какие два типа пищеварения происходят в кишечнике?
25. Из каких отделов состоит толстый кишечник?
26. С какой стороны находится слепая кишка и аппендикс?
27. Куда поступают аминокислоты, всосавшиеся в эпителий кишечника?
28. Куда поступают глицерин и карбоновые кислоты, всосавшиеся в эпителий кишечника?
29. Куда поступает глюкоза, всосавшаяся в эпителий кишечника?

Обмен веществ и энергии

1. Каково значение воды для организма?
2. Какие органы принимают участие в выведении воды из организма?
3. Каким образом организм человека получает воду?
4. Каково значение для организма солей кальция, натрия, калия, железа?
5. Какие две основные функции выполняют органические вещества в организме?
6. Сколько видов аминокислот образуют все многообразие белков человека, сколько из них являются незаменимыми?
7. Каково значение белков, какие функции они выполняют в организме?
8. До каких конечных продуктов расщепляются белки в клетках человека?
9. На какие вещества распадаются жиры под действием ферментов пищеварительного тракта?
10. Какое значение имеют жиры, какие функции они выполняют в организме?
11. До каких веществ расщепляются углеводы в пищеварительной системе человека?
12. В какой форме запасается избыток углеводов у человека?
13. Каково значение углеводов, какие функции они выполняют в организме человека?
14. Как может происходить взаимопревращение белков, жиров и углеводов друг в друга?
15. Дайте определение пластическому обмену.
16. Дайте определение энергетическому обмену.
17. Какая часть головного мозга регулирует постоянство состава крови, гомеостаз?
18. Какие гормоны регулируют содержание глюкозы в крови человека?
19. Почему витамины необходимы для организма?
20. Какие продукты питания содержат витамин С? Какой авитаминоз развивается при его недостатке?
21. Какие продукты питания содержат витамин А? Какой авитаминоз развивается при его недостатке?
22. Какие продукты питания содержат витамины группы В? Какой авитаминоз развивается при его недостатке?
23. Какие продукты питания содержат витамин D? Какой авитаминоз развивается при его недостатке?
24. При каких условиях происходит быстрое разрушение витаминов в пище?
25. Как называются нарушения обмена веществ, вызванные избыточным потреблением витаминов?

Выделительная система

1. Какие системы органов участвуют в процессах выделения из организма соединений, образующихся при обмене веществ?

2. Какие органы входят в мочевыделительную систему.
3. За какие функции отвечает мочевыделительная система?
4. Какие продукты метаболизма выводятся из организма через мочевыделительную систему?
5. По каким сосудам кровь попадает в почку, очищенная кровь выводится из почки?
6. Какие части различают в нефроне?
7. За счет чего в капиллярном клубочке создается повышенное давление?
8. Какие вещества содержатся в первичной моче?
9. Сколько первичной мочи образуется в сутки?
10. Какие три процесса осуществляются в почках?
11. Что происходит в проксимальном участке извитого канальца?
12. Какие вещества секретируются в просвет извитого канальца и выводятся через мочевыделительную систему из организма?
13. Какие вещества содержатся во вторичной моче?
14. Какой гормон регулирует мочеобразование?
15. Какой гормон надпочечников регулирует содержание натрия в крови?

Нервно-гуморальная регуляция

1. Чем образована ЦНС?
2. Сколько и каких пар нервов образует периферическую НС?
3. Какие виды нейронов вам известны?
4. Как называются нервные окончания, передающие возбуждение на следующую нервную клетку?
5. Как называются нейроны, по которым возбуждение предается в ЦНС?
6. Как, называются рефлексы, которые передаются по наследству?
7. Сколько нейронов образует простую рефлекторную дугу.
8. Где находятся тела чувствительных нейронов?
9. Где находятся тела вставочных нейронов?
10. Где находятся тела двигательных нейронов?
11. Что находится в боковых рогах серого вещества спинного мозга?
12. Какие функции выполняет спинной мозг?
13. Отделы головного мозга.
14. За какие функции отвечает продолговатый мозг?
15. Какое полушарие отвечает у правшей за образное мышление?
16. Какие доли различают в больших полушариях?
17. Где расположены нейроны в больших полушариях головного мозга?
18. Где находится моторная зона в коре больших полушарий?
19. Где находится слуховая зона в коре больших полушарий?
20. Каковы функции промежуточного мозга?
21. Как называется часть периферической НС, регулирующая работу мышц?
22. Где находятся преганглионарные нейроны симпатической НС?
23. Где находятся постганглионарные нейроны парасимпатической НС?
24. К каким эффектам приводит возбуждение симпатической НС?
25. Как называется часть НС, целиком расположенная во внутренних органах?
26. Какие железы относятся к железам внутренней секреции?
27. Какие железы относятся к железам смешанной секреции?
28. Какие гормоны образует поджелудочная железа?
29. Какие гормоны образует щитовидная железа?
30. Какой гормон образуют паращитовидные железы?
31. Какие гормоны образуют половые железы?
32. Какую железу называют "дирижером" в работе эндокринной системы?
33. Из каких частей состоит гипофиз?
34. Как называется часть промежуточного мозга, регулирующая работу эндокринной системы?
35. Какие гормоны вырабатывает корковое вещество надпочечников?
36. Какие гормоны вырабатывает мозговое вещество надпочечников?
37. Как адреналин влияет на содержание глюкозы в крови?
38. Как влияет на количество глюкозы в крови избыток инсулина?
39. К каким заболеваниям приводит гипофункция щитовидной железы? Гиперфункция?

40. У больного кретинизм. Какая железа повинна в этом заболевании?

Органы чувств

1. Из каких частей состоят анализаторы?
2. Кто ввел понятие об анализаторах?
3. Из каких частей состоит стенка глазного яблока?
4. Где располагаются роговица, радужка, зрачок?
5. Где располагаются передняя и задняя камеры глаза?
6. Что характерно для желтого пятна? Для слепого пятна?
7. Какие зрительные пигменты находятся в палочках? Колбочках?
8. Человек смотрит вдаль. Цинновы связки расслаблены?
9. Где анализируется информация от правого глаза? Левого глаза?
10. Какая часть вегетативной нервной системы иннервирует мышцы-суживатели зрачка? Мышцы-расширители зрачка?
11. На какие группы делятся колбочки?
12. Что такое аккомодация?
13. Какие части различают в слуховом анализаторе?
14. Какие части различают в органе слуха?
15. Что расположено в полости среднего уха?
16. Как называется канал, соединяющий полость среднего уха с носоглоточной полостью?
17. В мембрану какого окошка упирается стремечко?
18. Где воспринимаются низкие и высокие звуки в улитке?
19. Чем заполнен перепончатый лабиринт? Лестница преддверия? Барабанная лестница?
20. Где располагается Кортиев орган?
21. Чем представлен вестибулярный аппарат?
22. Какие пять слоев различают в эпидермисе?
23. Перечислите производные эпидермиса.
24. Какие функции выполняет кожа?

Высшая нервная деятельность

1. Основоположник создания учения о высшей нервной деятельности?
2. Высшая нервная деятельность (определение)?
3. Кто создал учение об условных и безусловных рефлексах?
4. Примеры безусловных рефлексов.
5. Что характерно для безусловных рефлексов?
6. Что характерно для условных рефлексов?
7. Когда образуются временные связи в коре мозга?
8. Что такое внешнее торможение?
9. Что такое внутреннее торможение?
10. Вторая сигнальная система?

Размножение и развитие человеческого организма

1. Каков набор хромосом сперматозоида и яйцеклетки?
2. Какие половые хромосомы в яйцеклетках человека? В сперматозоидах?
3. За какие функции отвечают семенники?
4. За какие функции отвечают яичники?
5. Сколько времени развивается фолликул в яичнике женщины?
6. Какой гормон секретирует развивающийся фолликул?
7. На какой день месячного цикла происходит овуляция яйцеклетки?
8. Сколько времени функционирует желтое тело как временная железа внутренней секреции?
9. Какой гормон секретирует желтое тело?
10. Какое время яйцеклетка сохраняет способность к оплодотворению?
11. Какое время сперматозоиды сохраняют оплодотворяющую способность?
12. Через какую структуру развивающийся зародыш получает из матки питательные вещества и кислород?
13. Происходит ли смешивание крови зародыша и материнского организма?

14. Какое время продолжается беременность?
15. Каким образом алкоголь, никотин, лекарства влияют на развитие эмбриона?

Раздел 6. Общая биология

Термин "биология" образуется из двух греческих слов «bios» —жизнь и «logos» — знание, учение, наука. Отсюда и классическое определение биологии как науки, изучающей жизнь во всех ее проявлениях. Однако многообразие живой природы столь велико, что правильнее говорить о современной биологии как о комплексе наук. Предметом биологии являются все проявления жизни. Каждая отдельно взятая биологическая дисциплина изучает лишь определенную сторону этих проявлений: строение и жизнедеятельность живых организмов, их происхождение, развитие, распространение по Земному шару, взаимосвязи, возникающие между живыми организмами и средой их обитания и т.д. Например,

- микробиология — наука, изучающая микроорганизмы;
- цитология — наука о клетке;
- анатомия — науку о внутреннем строении организмов;
- экология — наука, изучающая взаимоотношения различных организмов друг с другом и со средой их обитания и т.д.

Особое место среди них занимает общая биология. Если частные науки лишь накапливают факты об отдельных сторонах проявлений жизни, то общая биология, интегрируя и обобщая их, выявляет основные законы и закономерности жизни на всех уровнях ее организации, пытается раскрыть сущность жизни и ее основные формы. Раскрывая сущность механизмов биологических процессов, общая биология служит теоретической основой генетики и селекции, ветеринарии и агрономии, медицины и здравоохранения, рационального использования, охраны и воспроизведения природных ресурсов и многих других сфер деятельности человека. В современных условиях знание общебиологических закономерностей необходимы специалистам всех отраслей производства.

Глава 35. Введение в цитологию

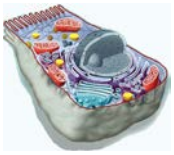
35.1. Предмет и содержание цитологии

Наука о клетке называется *цитологией*. Клетка является единицей всего живого, элементарной живой системой. Цитология изучает строение и химический состав клеток, функции внутриклеточных структур и клеток внутри организма, размножение и развитие клеток, приспособление клеток к условиям окружающей среды.

35.2. Развитие представлений о клетке

Представления о клетке появились в связи с изобретением микроскопа.

Рассматривая под микроскопом срез пробки, Р.Гук обнаружил, что она состоит из ячеек, разделенных перегородками. Эти ячейки он назвал "клетками".



В трудах знаменитого голландского ученого Антони ван Левенгука, особенно в книге "Тайны природы", впервые появилась информация о строении многих биологических объектов (эритроцитов, многих водорослей, бактерий, сперматозоидов, разнообразных микроструктур растительных и животных клеток).

Лишь в XIX в. ученые обратили внимание на полужидкое студенистое содержимое, заполняющее клетку. К началу XIX в., после того как появились хорошие микроскопы, были разработаны методы фиксации и окраски клеток, представления о клеточном строении организмов получили общее признание.

Клеточная теория

По мере совершенствования инструментальной базы и техники микроскопических исследований клеточного строения организмов, было признано, что наличие клеток представляет собой общую структурную черту биологической организации. Клеточное строение организмов наблюдали многие исследователи. Наиболее обстоятельные описания клеточных структур в XIX в. дали Я.Пуркинье и М.Шлейден. В 1838 г. немецкий ботаник М.Шлейден доказал, что в любой растительной клетке есть ядро. Но только немецкий зоолог Т.Шванн в большом разнообразии клеток увидел их общность, их единый план строения. Он создал теорию, утверждающую, что клетки, содержащие ядра, представляют собой структурную и функциональную основу всех живых существ. Клеточная теория строения была сформулирована и опубликована Т. Шванном в 1839 г. Суть её можно выразить в следующих положениях:

- Клетка рассматривается как элементарная структурная единица строения всех живых существ.
- Клетки растений и животных самостоятельны, гомологичны друг другу по происхождению и структуре, но могут быть аналогичными по выполняемым функциям.

Наряду с несомненными достоинствами, в данной теории содержались ошибочные положения и утверждения. Во-первых, по Т.Шванну, жизнь клеток определялась не ее содержимым — протопластом, а главным образом оболочкой (стенкой); во-вторых, клетки в тканях и органах считались автономными, поэтому свойства организмов он сводил к сумме свойств отдельных клеток; в третьих, Т.Шванн полагал, что клетки возникают из неклеточного вещества.

Существенным дополнением основного положения клеточной теории было открытие еще в 1827 г. академиком Российской АН К.М.Бэром яйцеклетки млекопитающих. К.М.Бэр установил, что все организмы начинают свое развитие с одной клетки, представляющей собой оплодотворенное яйцо. Это открытие показало, что клетка не только единица строения, но и единица развития всех живых организмов.

В 1855 г. немецкий врач Р.Вирхов на основании данных об упорядоченном делении исходных клеток сделал обобщение: клетка может возникнуть только из предшествующей клетки. Это привело к осознанию того факта, что рост и развитие организмов связаны с делением клеток и их дальнейшей дифференцировкой, приводящей к образованию тканей и органов.

Таким образом, к началу XX в. благодаря созданию клеточной теории, сформировалось представление о клетке как о важнейшей составляющей всего органического мира, о единстве всего живого.

Положения современной клеточной теории

- *Определение понятия "клетка".* Клетка — элементарная живая система, единица строения, жизнедеятельности, размножения и индивидуального развития организмов.
- *Клетки всех живых организмов гомологичны,* едины по строению и происхождению.
- *Образование клеток в процессе индивидуального развития.* Новые клетки возникают только путем деления ранее существовавших клеток.
- *Клетка и организм.* Клетка может быть самостоятельным организмом, осуществляющим всю полноту процессов жизнедеятельности (прокариоты и одноклеточные эукариоты). Все многоклеточные организмы состоят из клеток. Рост и развитие многоклеточного организма — следствие роста и размножения одной или нескольких исходных клеток.
- *Функции клеток.* В клетках осуществляются: обмен веществ, раздражимость и возбудимость, движение, размножение и дифференцировка.
- *Эволюция клетки.* Клеточная организация возникла на заре жизни и прошла длительный путь эволюционного развития от безъядерных форм (прокариот) к ядерным (эукариотам).

35.3. Общая характеристика химического состава клетки

Все клетки, независимо от уровня организации, сходны по химическому составу. В клетке содержится несколько тысяч веществ, которые участвуют в разнообразных химических реакциях.

В живых организмах обнаружено свыше 60 химических элементов периодической системы Д.И.Менделеева.

По количественному содержанию в живом веществе элементы делятся на три категории:

- *Макроэлементы (O, C, H, N, K, Na, Ca, Mg, S, P, Cl, Fe).* К макроэлементам относят элементы, концентрация которых превышает 0,001%. Они составляют основную массу живого вещества клетки (около 99%). Особенно высока концентрация C, N, H, O (98% всех макроэлементов).
- *Микроэлементы (Zn, Mn, Cu, Co, Mo и многие другие),* доля которых составляет от 0,001% до 0,000001% (1,9% массы клетки). Микроэлементы входят в состав биологически активных веществ — ферментов, витаминов и гормонов.
- *Ультрамикроэлементы (Hg, Au, U, Ra и др.),* концентрация которых не превышает 0,000001% (0,01% массы клетки). Роль большинства элементов этой группы до сих пор не выяснена.

Макро- и микроэлементы присутствуют в живой материи в виде разнообразных *химических соединений,* которые подразделяются на неорганические и органические вещества.

К неорганическим веществам относятся:

- *вода,* составляющая примерно 70-80% массы организма;
- *минеральные вещества* — 1-1,5%.

К органическим веществам относятся:

- *белки*, занимающие среди органических веществ первое место по массе (в среднем — 10-20%, в сухом веществе — 40-50%);
- *жиры* — 1-5%;
- *углеводы* — 0,2-2,0%;
- *нуклеиновые кислоты* 1-2%;
- *АТФ* и *другие низкомолекулярные органические вещества* — 0,1-0,5%.

35.4. Неорганические вещества клетки

Вода

Вода — самое распространенное в живых организмах неорганическое соединение. Ее содержание колеблется в широких пределах: в клетках эмали зубов вода составляет по массе около 10%, а в клетках развивающегося зародыша — более 90%.

Без воды жизнь невозможна. Она не только обязательный компонент живых клеток, но и среда обитания организмов. Биологическое значение воды основано на ее химических и физических свойствах.

Физические и химические свойства воды

Химические и физические свойства воды необычны. Они объясняются, прежде всего, малыми размерами молекул воды, их полярностью и способностью соединяться друг с другом водородными связями.

В молекуле воды один атом кислорода ковалентно связан с двумя атомами водорода. Молекула полярна: кислородный атом несет частичный отрицательный заряд, а два водородных — частично положительные заряды. Это делает молекулу воды диполем. Поэтому при взаимодействии молекул воды друг с другом между ними устанавливаются водородные связи. Они слабее ковалентной, но, поскольку каждая молекула воды способна образовывать 4 водородные связи, они существенно влияют на физические свойства воды. Большая теплоемкость, теплота плавления и теплота парообразования объясняются тем, что большая часть поглощаемого водой тепла расходуется на разрыв водородных связей между ее молекулами. Вода обладает высокой теплопроводностью. Вода практически не сжимается, прозрачна в видимом участке спектра. Наконец, вода — единственное вещество, плотность которого в жидком состоянии больше, чем в твердом.

Биологическое значение воды

Физические и химические свойства делают ее уникальной жидкостью и определяют ее биологическое значение.

- Вода — хороший растворитель ионных (полярных) соединений, а также некоторых не ионных, в молекуле которых присутствуют заряженные (полярные) группы. Если энергия притяжения молекул воды к молекулам какого-либо вещества больше, чем энергия притяжения между молекулами вещества, то молекулы гидратируются и вещество растворяется (рис. 256). По отношению к воде различают:
  - *гидрофильные вещества* — вещества, хорошо растворимые в воде;
  - *гидрофобные вещества* — вещества, практически нерастворимые в воде.

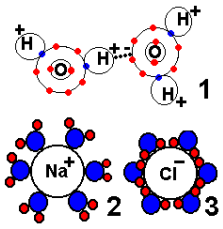
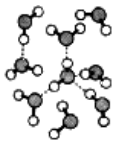


Рис 254. Свойства молекулы воды:

1 — когезия молекул воды; 2 — гидратация катиона; 3 — гидратация аниона.

Большинство биохимических реакций может идти только в водном растворе; многие вещества поступают в клетку и выводятся из нее в водном растворе.



- Большая теплоемкость и теплопроводность воды препятствуют возникновению "горячих точек" в организме, так как способствуют равномерному распределению тепла в клетке.
- Благодаря большой теплоте испарения воды, происходит охлаждение организма.
- Плотность льда меньше плотности воды. Поэтому при замерзании водоемов подо льдом остается жизненное пространство для водных организмов.
- Благодаря силам адгезии[7] и когезии[8], вода обладает свойством капиллярности, то есть способности подниматься по капиллярам (один из факторов, обеспечивающих движение воды в сосудах растений) (рис. 254).
- Вода является непосредственным участником многих химических реакций (гиролитическое расщепление белков, углеводов, жиров и др.).
- Несжимаемость воды определяет напряженное состояние клеточных стенок (тургор), а также выполняет опорную функцию (гидростатический скелет, например, у круглых червей).

Минеральные вещества

Минеральные вещества клетки в основном представлены солями, которые диссоциируют на анионы и катионы, некоторые — в неионизированной форме в микродозах (Fe, Mg, Cu, Co, Ni и др.)

Для процессов жизнедеятельности клетки наиболее важны катионы Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, анионы HPO_4^{2-}, Cl^-, HCO_3^-. Концентрации ионов в клетке и среде ее обитания, как правило, различны. Например, во внешней среде (плазме крови, морской воде) K^+ всегда меньше, а Na^+ всегда больше, чем в клетке. Существует ряд механизмов, позволяющих клетке поддерживать определенное соотношение ионов в протопласте и внешней среде.

Различные ионы принимают участие во многих процессах жизнедеятельности клетки:

- катионы K^+, Na^+, Ca^{2+} обеспечивают раздражимость живых организмов;
- катионы Mg^{2+}, Mn^{2+}, Zn^{2+}, Ca^{2+} и др. необходимы для нормального функционирования многих ферментов;
- образование углеводов в процессе фотосинтеза невозможно без Mg^{2+} (составная часть хлорофилла);
- слабощелочная реакция содержимого клетки поддерживается анионами слабых кислот (HCO_3^-, HPO_4^-) и слабыми кислотами (H_2CO_3);
- От концентрации солей внутри клетки зависят ее буферные свойства. Буферностью называют способность клетки поддерживать слабощелочную реакцию своего содержимого на постоянном уровне. Внутри клетки буферность обеспечивается главным образом анионами $H_2PO_4^-$ и HPO_4^{2-}. Во внеклеточной жидкости и в крови роль буфера играют $H_2CO_3^-$ и HCO_3^{2-}.

Фосфатная буферная система:

Низкий pH — Высокий pH

$$HPO_4^{2-} + H^+ \longleftrightarrow H_2PO_4^-$$

Гидрофосфат — ион — Дигидрофосфат — ион

Бикарбонатная буферная система:

Низкий pH — Высокий pH

$$HCO_3^- + H^+ \longleftrightarrow H_2CO_3$$

Гидрокарбонат — ион — Угольная кислота

Некоторые неорганические вещества содержатся в клетке не только в растворенном, но и в твердом состоянии. Например, Ca и P содержатся в костной ткани, в раковинах моллюсков в виде двойных углекислых и фосфорнокислых солей.

35.5. Органические вещества

Органические соединения составляют в среднем 20–30 % массы клетки живого организма. К ним относятся биологические полимеры — белки, нуклеиновые кислоты и полисахариды, а также жиры и ряд низкомолекулярных органических веществ — аминокислоты, простые сахара, нуклеотиды и т.д. Различные типы клеток содержат разное количество органических соединений. Так, растительные клетки богаты углеводами, а животные — белками (40–50 % в животной, 20–35 % в растительной). Каждая из групп органических веществ в клетках любого типа выполняет сходные функции.

35.5.1. Белки

[7] Адгезия — это сцепление молекул различных физических тел друг с другом под действием сил притяжения.
[8] Когезия — это сцепление молекул физического тела друг с другом под действием сил притяжения.

Из органических веществ клетки по количеству и значению на первом месте стоят белки. Белки, или протеины (от греч. протос — первый, главный), — высокомолекулярные органические вещества, характеризующиеся строго определенным элементарным составом и распадающиеся при гидролизе до аминокислот.

В состав белков входят (в %): углерод — 50-55, водород -6,5-7,3, азот — 15-18, кислород — 21-24, сера — до 2,4 и зола — до 5,5. Часть белков образует комплексы с другими молекулами, содержащими фосфор, железо, цинк и медь.

Белки обладают большой молекулярной массой: молекулярная масса альбумина (одного из белков яйца) — 36000, гемоглобина — 152000, миозина (одного из белков мышц) — 500000. Один из белков — глобулин молока — имеет молекулярную массу 42000. Его формула $C_{1864}H_{3012}O_{576}N_{468}S_{21}$. Существуют белки, молекулярная масса которых в 10 и даже в 100 раз больше. Для сравнения: молекулярная масса спирта — 46, уксусной кислоты — 60, бензола — 78.

Аминокислотный состав белков

Белки являются *полимерами*, то есть состоят из нескольких структурных единиц — *мономеров*. Белки представляют собой *непериодичные полимеры*, мономерами которых являются аминокислоты.

В клетках и тканях обнаружено свыше 170 различных аминокислот, но в состав белков входит лишь 26. Причем 6 из них являются нестандартными. Они образуются в результате модификации стандартных аминокислот уже после их включения в полипептидную цепь. Поэтому обычными компонентами белков можно считать лишь 20 аминокислот.

В зависимости от того, могут ли аминокислоты синтезироваться в организме, различают:

- *заменимые аминокислоты* — десять аминокислот, синтезируемых в организме;
- *незаменимые аминокислоты* — аминокислоты, которые в организме не синтезируются.

Растения способны синтезировать все необходимые им аминокислоты, а животные же — лишь половину. Незаменимые аминокислоты должны поступать в организм вместе с пищей.

В зависимости от аминокислотного состава, белки бывают:

- *полноценными,* если содержат весь набор аминокислот;
- *неполноценными*, если какие-то аминокислоты в их составе отсутствуют.

Основная масса аминокислот, входящих в состав молекулы белка, является α–аминокислотами[9]. Общая формула аминокислот приведена на рисунке. Все аминокислоты содержат хотя бы одну карбоксильную группу (-COOH) и одну аминогруппу ($-NH_2$). Остальная часть молекулы представлена R-группой (рис. 255).

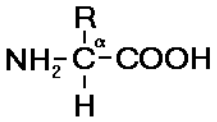


Рис. 255. Общая формула аминокислот.

В зависимости от количества аминогрупп и карбоксильных групп, входящих в состав аминокислот, различают:

- *нейтральные аминокислоты*, имеющие одну карбоксильную группу и одну аминогруппу;
- *основные аминокислоты*, имеющие более одной аминогруппы;
- *кислые аминокислоты*, имеющие более одной карбоксильной группы.

Свойства аминокислот зависят не столько от количества аминогрупп и карбоксильных групп, сколько от их радикалов. Радикалы могут быть простыми и сложными, небольшими по размерам и громоздкими, гидрофильными и гидрофобными, химически инертными и высокоактивными, полярными и неполярными, заряженными положительно и отрицательно и т.д. Особенности радикалов, их число и расположение оказывают существенное влияние на структуру, химические и физические свойства полипептидов.

Аминокислоты являются *амфотерными* соединениями, так как в растворе они могут выступать как в роли кислот, так и оснований. В водных растворах аминокислоты существуют в разных ионных формах. Это зависит от pH раствора и от того, какая аминокислота: нейтральная, кислая или основная.

Пептиды

Пептиды — органические вещества, состоящие из остатков аминокислот[10], соединенных пептидной связью.

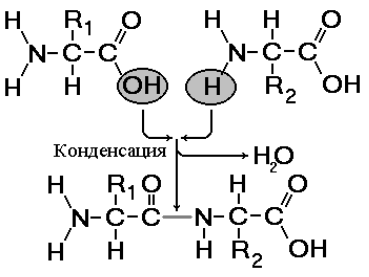
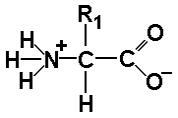


Рис. 256. Образование дипептида.

Образование пептидов происходит в результате реакции конденсации аминокислот (рис. 256). При взаимодействии аминогруппы одной аминокислоты с карбоксильной группой другой, между ними возникает ковалентная азот-углеродная связь, которую называют *пептидной*. В зависимости от количества аминокислотных остатков, входящих в состав пептида, различают дипептиды, трипептиды, тетрапептиды и т.д. Образование пептидной связи может повторяться многократно. Это приводит к образованию полипептидов.

ная группа, и аминогруппа присоединены с одному и тому же атому углерода.
зь, превращаются в аминокислотные остатки.



На одном конце молекулы находится свободная аминогруппа (его называют N-концом), а на другом — свободная карбоксильная группа (его называют С-концом).

В широком смысле пептиды и белки — одно и то же. В более узком — пептидами называют олигопептиды, содержащие до 10 остатков аминокислот, белками же называют полипептиды, состоящие из более чем 10 остатков.

Структура белковой молекулы

Выполнение белками определенных специфических функций зависит от пространственной конфигурации их молекул. Кроме того, клетке энергетически невыгодно держать белки в развернутой форме — в виде цепочки. Поэтому полипептидные цепи подвергаются укладке, приобретая определенную трехмерную структуру, или конформацию. Образование компактных конформаций возможно благодаря возникновению внутримолекулярных и межмолекулярных связей (прежде всего водородных), возникающих между различными группировками аминокислотных остатков полипептидных цепей, а также в результате гидрофобных взаимодействий между неполярными радикалами. Выделяют 4 уровня пространственной организации белков (рис. 257).

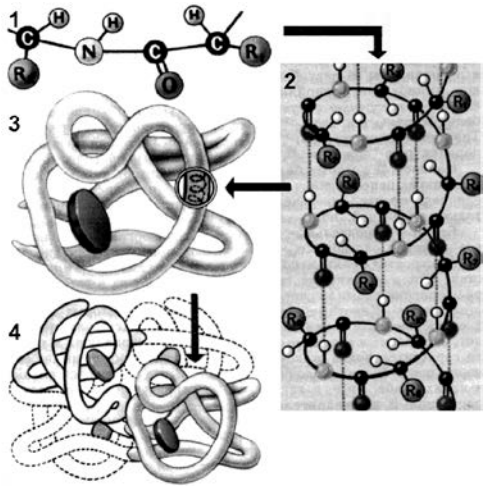


Рис. 257. Структура белковой молекулы:

1 — первичная; 2 — вторичная; 3 — третичная; 4 — четвертичная структуры.

Первичная структура

Под *первичной структурой* белка понимают последовательность расположения аминокислотных остатков в одной или нескольких полипептидных цепях, составляющих молекулу белка.

Первым белком, у которого была выявлена аминокислотная последовательность, стал гормон инсулин. Исследования проводились в Кембриджском университете Ф.Сэнгером с 1944 по 1954 год. Было выявлено, что молекула инсулина состоит из двух полипептидных цепей (21 и 30 аминокислотных остатков), удерживаемых около друг друга дисульфидными мостиками. За свой кропотливый труд Ф.Сэнгер был удостоен Нобелевской премии.

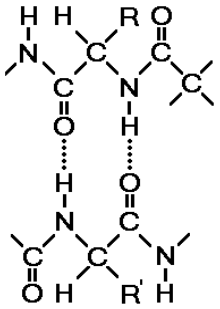


Рис. 258. Водородные связи.

В организме человека обнаружено порядка 10 тыс. различных белков, которые отличаются как друг от друга, так и от белков других организмов. Имея всего лишь 20 аминокислот, можно составить из них огромное количество самых разнообразных комбинацией. Так, если молекула белка состоит всего из 10 аминокислотных остатков, то число теоретически возможных вариантов белковых молекул, отличающихся порядком чередования аминокислот, — 10^{20}. Белки же, выделенные из живых организмов, образованы сотнями, а иногда и тысячами аминокислотных остатков.

Именно первичная структура белковой молекулы определяет свойства молекул белка и ее пространственную конфигурацию. Замена всего лишь одной аминокислоты на другую в полипептидной цепочке приводит к изменению свойств и функций белка.

Вторичная структура

Лишь незначительное количество белков имеет строго линейную структуру. Основная масса белков подвергается дальнейшей укладке, что приводит к образованию вторичной структуры белковой молекулы.

Вторичной структурой называют упорядоченное свертывание полипептидной цепи. Основным вариантом вторичной структуры является α-спираль, имеющая вид растянутой пружины. Она образована одной полипептидной цепью в результате возникновения внутримолекулярных водородных связей между карбоксильными группами и аминогруппами, расположенными на соседних витках спирали (рис. 258). Практически все СО- и NH-группы принимают участие в образовании водородных связей. Они слабее пептидных, но, повторяясь многократно, придают данной конфигурации устойчивость и жесткость.

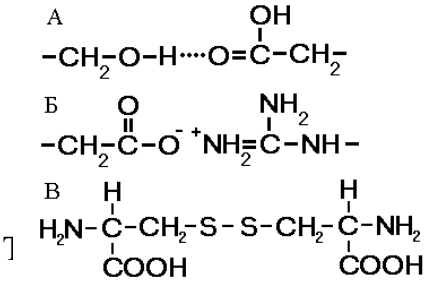


Рис. 259. Связи, стабилизирующие третичную структуру:

А — водородные, Б — ионные, В — дисульфидные.

Большинство полипептидных цепей приобретает вид компактной *глобулы*. *Третичная структура* — это способ укладки полипептидных цепей глобулярных белков, возникающий в результате образования

изгибов, приводящих к наложению одних участков спирали на другие, и определенных взаимодействий между этими участками. При образовании третичной структуры происходит сшивание участков в результате возникновения химических связей (водородных, ионных, дисульфидных) и установления гидрофобных взаимодействий между боковыми цепями аминокислотных остатков.

Основную роль в образовании третичной структуры играют гидрофобные взаимодействия, так как во многих белках приблизительно половина аминокислотных остатков имеет гидрофобные боковые цепи (рис. 259). Поэтому в водных растворах эти цепи стремятся спрятаться от воды, группируясь внутри, в то время как гидрофильные цепи в результате *гидратации* (взаимодействие с диполями воды) стремятся оказаться на поверхности молекулы.

У некоторых белков третичная структура стабилизируется дисульфидными ковалентными связями, возникающими между атомами серы двух остатков цистеина. Третичная структура специфична для каждого белка.

Четвертичная структура

Четвертичная структура характерна для сложных белков, молекулы которых образованы двумя и более глобулами. В одних белках субъединицы одинаковы или имеют сходное строение, в других различны. Однако они всегда образуют единое целое и располагаются в молекуле симметрично.

Субъединицы удерживаются в молекуле благодаря ионным, гидрофобным и электростатическим взаимодействиям. Иногда при образовании четвертичной структуры между субъединицами возникают дисульфидные связи.

Наиболее изученным белком, имеющим четвертичную структуру, является гемоглобин. Он образован двумя α-субъединицами (141 аминокислотный остаток) и двумя β-субъединицами (146 аминокислотных остатков). С каждой субъединицей связана молекула гема, содержащая железо.

Классификация белков

Обычно белки классифицируют по отдельно взятым признакам.

По химическому составу различают:

- *простые* — белки, состоящие только из аминокислот (фибрин, трипсин);
- *сложные* — белки, содержащие помимо аминокислот еще и небелковую — простетическую группу, которая может быть представлена ионами металлов (металлопротеины — гемоглобин), углеводами (гликопротеины), липидами (липопротеины), нуклеиновыми кислотами (нуклеопротеины).

По форме молекулы различают:

- *Глобулярные* — белки, имеющие сферическую форму — форму компактной глобулы (инсулин, белки крови, ферменты). Для них наиболее важна третичная структура. Хорошо растворимы в воде, в разбавленных водных растворах кислот, оснований и солей.
- *Фибриллярные* — белки, имеющие вытянутую форму молекул, обычно собранных в пучки, образующие волокна (кератин ногтей, волос, перьев, паутины, шелка, коллаген сухожилий). Для них наиболее важна вторичная структура. Нерастворимы в воде. Отличаются большой механической прочностью.

Денатурация и ренатурация белков

Внешние факторы (изменение температуры, солевого состава среды, pH, радиация) могут вызывать нарушение структурной организации молекулы белка. Процесс утраты трехмерной конформации, присущей данной молекуле белка, называют *денатурацией* (рис. 260). Причиной денатурации является разрыв связей, стабилизирующих определенную структуру белка. Причем первоначально рвутся наиболее слабые связи, а при ужесточении условий и более сильные. Поэтому сначала утрачивается четвертичная, затем третичная и вторичная структуры. Вместе с тем, денатурация не сопровождается разрушением полипептидной цепи. Изменение пространственной конфигурации приводит к изменению свойств белка и, как следствие, делает невозможным выполнение белком свойственных ему биологических функций.

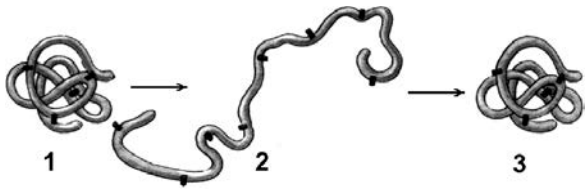
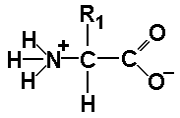


Рис. 260. Денатурация и ренатурация белка:

1 — молекула белка третичной структуры; 2 — денатурированный белок; 3 — восстановление третичной структуры в процессе ренатурации.



Денатурация может быть:

- *Обратимой*, если возможно восстановление свойственной белку структуры. Такой денатурации подвергаются, например, рецепторные белки мембраны.
- *Необратимой*, если восстановление пространственной конфигурации белка невозможно. Обычно это происходит при разрыве большого количества связей, например, при варке яиц.

Если белок подвергся обратимой денатурации, то при восстановлении нормальных условий среды он способен полностью восстановить свою структуру и, соответственно, свои свойства и функции. Процесс восстановления структуры белка после денатурации называется *ренатурацией.*

Функции белков

Благодаря сложности, разнообразию форм и состава, белки играют важную роль в жизнедеятельности клетки и организма в целом. Функции их разнообразны.

Строительная (структурная) функция

Одна из важнейших — строительная. Белки участвуют в образовании клеточных и внеклеточных структур: входят в состав клеточных мембран, шерсти, волос, сухожилий, стенок сосудов и т.д.

Транспортная функция

Некоторые белки способны присоединять различные вещества и переносить их к различным тканям и органам тела, из одного места клетки в другое. Например, белок крови гемоглобин присоединяет кислород и транспортирует его от легких ко всем тканям и органам, а от них в легкие переносит углекислый газ; в состав клеточных мембран входят особые белки, обеспечивают активный и строго избирательный перенос некоторых веществ и ионов из клетки во внешнюю среду и обратно.

Регуляторная функция

Большая группа белков организма принимает участие в регуляции процессов обмена веществ. Такими белками являются гормоны — биологически активные вещества, выделяющиеся в кровь железами внутренней секреции. Они влияют на активность ферментов, тем самым, замедляя или ускоряя обменные процессы, изменяют проницаемость клеточных мембран, поддерживают постоянство концентрации веществ в крови и клетках, участвуют в процессах роста, размножения и т.д. Например, гормон инсулин регулирует уровень сахара в крови путем повышения проницаемости клеточных мембран для глюкозы, способствует синтезу гликогена, увеличивает образование жиров из углеводов.

Защитная функция

В ответ на проникновение в организм чужеродных белков или микроорганизмов (антигенов) образуются особые белки — антитела, способные связывать и обезвреживать их. Синтез этих белков, называемых иммуноглобулинами, происходит в лимфоцитах. Причем, практически на любой антиген, с которым клетка и организм никогда не встречались, лимфоциты способны синтезировать антитела. Фибрин, образующийся из фибриногена, способствует остановке кровотечений.

Двигательная функция

Особые сократительные белки участвуют во всех видах движения клетки и организма: образовании псевдоподий, мерцании ресничек и биении жгутиков у простейших, сокращении мышц у многоклеточных животных, движении листьев у растений и др.

Сигнальная функция

Весьма важна для жизни клетки сигнальная функция белков. В поверхностную мембрану клетки встроены молекулы белков, способных изменять свою третичную структуру в ответ на действие факторов внешней среды. Так происходит прием сигналов из внешней среды и передача команд в клетку.

Запасающая функция

Благодаря белкам в организме могут откладываться про запас некоторые вещества. Например, при распаде гемоглобина железо не выводится из организма, а сохраняется в селезенке, образуя комплекс с белком ферритином. К запасным белкам относятся белки яйца, белки молока.

Энергетическая функция

Белки являются одним из источников энергии в клетке. При распаде 1 г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж. Сначала белки распадаются до аминокислот, а затем до конечных продуктов — воды, углекислого газа и аммиака. Однако в качестве источника энергии белки используются тогда, когда другие (углеводы и жиры) израсходованы.

Каталитическая функция

Одна из важнейших функций белков. В состав клеток входит большое количество веществ, химически мало активных. Тем не менее, все биохимические реакции протекают с огромной скоростью, благодаря участию в них *биокатализаторов* — ферментов — веществ белковой природы.

Общая характеристика ферментов

Как отмечалось ранее, большинство химических реакций в организме протекает с участием катализаторов — ферментов.

Ферменты[11] — специфические белки, присутствующие во всех живых клетках и играющие роль биологических катализаторов.

Сходство ферментов и неорганических катализаторов заключается в том, что они:

- снижают энергию активации[12];
- не изменяют направления реакции, а лишь изменяют скорость ее протекания;
- в катализируемой реакции всегда затрачивается меньше энергии, чем в некатализируемой.

Но, поскольку ферменты являются белками, это придает им особые свойства:

- если неорганический катализатор может использоваться в разных типах реакций, то ферменты катализируют только одну реакцию или один вид реакции;
- большинство неорганических катализаторов ускоряют химические реакции при очень высоких температурах, имеют максимальную эффективность в сильнокислой или сильнощелочной среде, при высоких давлениях, а большинство ферментов активны при температурах 35-45˚С, физиологических значениях кислотности раствора и при нормальном атмосферном давлении;
- скорость ферментативных реакций в десятки тысяч (а иногда и в миллионы раз) выше скорости реакций, идущих с участием неорганических катализаторов. Например, пероксид водорода без катализаторов разлагается медленно: $2H_20_2 \rightarrow 2H_20 + 0_2$. В присутствии солей железа (катализатора) эта реакция идет несколько быстрее. Фермент *каталаза* за 1 сек. расщепляет 100 тыс. молекул H_20_2.

Известно более 2000 различных ферментов, представленных белками с высокой молекулярной массой, например каталаза (М=252000).

Строение ферментов

Несмотря на большое количество и разнообразие ферментов, все их по особенностям строения молекул можно разделить на две группы:

- однокомпонентные — простые белки;
- двухкомпонентные — сложные белки.

У двухкомпонентных ферментов, помимо белковой части, имеется добавочная группа небелковой природы — *кофактор*, например многие витамины.

В молекуле ферментов выделяют особую часть, представляющую собой уникальное сочетание нескольких аминокислотных остатков, располагающихся в определенной части белковой молекулы. Ее называют *активным центром* фермента. Именно эта часть фермента вступает в контакт с субстратом. Поскольку аминокислотные остатки, образующие каталитический центр, расположены в различных участках полипептидной цепи, он возникает только тогда, когда белковая молекула приобретает характерную для нее третичную структуру (рис. 261). Если под влиянием каких-либо факторов происходит изменение третичной структуры фермента, то, как правило, это приводит к деформации каталитического центра и изменению ферментативной активности.

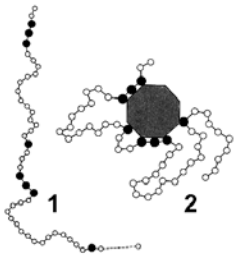


Рис. 261. Строение фермента:

1 — первичная структура молекулы ферментного белка (черным цветом обозначены аминокислоты, входящие в состав активного центра фермента); 2 — схематическое изображение фермент-субстратного комплекса.

Свойства ферментов

Ферменты как биологические катализаторы белковой природы обладают рядом важных свойств:

- все ферменты — глобулярные белки;
- ферменты обладают строгой специфичностью, каждый фермент катализирует только одну реакцию (или тип реакции);
- высокая активность, обеспечивающая протекание ферментативных реакций с большой скоростью;
- активность ферментов зависит от условий, в которых протекает реакция.

Механизм действия ферментов

Ферментативные реакции протекают в несколько этапов:

- На первом этапе происходит образование фермент-субстратного комплекса за счет возникновения связей субстратного центра фермента с субстратом (или субстратами).

Согласно гипотезе, выдвинутой в 1890 г. Э. Фишером, субстрат подходит к ферменту, как ключ к замку, то

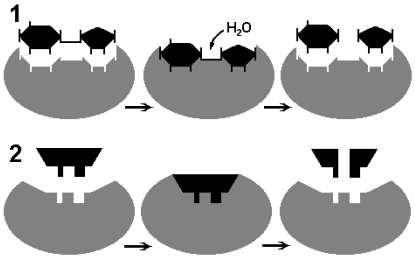
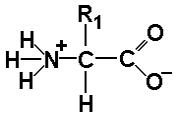


Рис. 262. Соответствие фермента и субстрата:

1 — гипотеза "ключа и замка"; 2 — гипотеза "руки и перчатки".

[11] От лат. fermentum — брожение, закваска

[12] Энергия активации — это энергия, необходимая для того, чтобы заставить суб



есть пространственные конфигурации активного центра фермента и субстрата точно соответствуют друг другу. Субстрат сравнивается с "ключом", который подходит к "замку" — ферменту.

В 1959 году Д. Кошланд выдвинул гипотезу, по которой пространственное соответствие структуры субстрата и активного центра фермента создается лишь в момент их взаимодействия друг с другом. Эту гипотезу называют гипотезой "руки и перчатки" (гипотезой индуцированного соответствия) (рис. 262).

- На следующем этапе происходит сама химическая реакция и образуется продукт (продукты) этой реакции.
- На конечном этапе фермент-субстратный комплекс распадается на фермент и продукт (продукты) реакции.

Поскольку все ферменты являются белками, их активность наиболее высока при физиологически нормальных условиях:

- Большинство ферментов наиболее активно работает только при определенной температуре. При повышении температуры до некоторого значения (в среднем до 5О°С) каталитическая активность растет (на каждые 10°С скорость реакции повышается примерно в 2 раза). При температуре выше 50°С белок подвергается денатурации и активность фермента падает.
- Для каждого фермента существует оптимальное значение pH, при котором он проявляет максимальную активность.

Фермент	Характер катализируемой реакции	pH
Пепсин	Гидролиз белка	1,5-2,5
Липаза	Гидролиз жиров	4,7-5,0

Большинство ферментов имеет максимальную активность в зоне pH поблизости от нейтральной точки. В резко кислой или резко щелочной среде хорошо работают лишь некоторые ферменты.

- При увеличении количества субстрата скорость ферментативной реакции растет до тех пор, пока количество молекул субстрата не станет равным количеству молекул фермента. При дальнейшем увеличении количества субстрата скорость увеличиваться не будет, так как происходит насыщение активных центров фермента.
- Так же на скорость реакции влияет увеличение концентрации фермента, так как в единицу времени преобразованиям подвергается большее количество молекул субстрата.

35.5.2. Углеводы

Углеводы, или *сахариды*, — органические вещества, в состав которых входит углерод, кислород, водород. Углеводы составляют около 1% массы сухого вещества в животных клетках, а в клетках печени и мышц — до 5%. Наиболее богаты углеводами растительные клетки (до 90% сухой массы). Химический состав углеводов характеризуется их общей формулой $Cm(H_2O)n$, где $m \geq n$. Количество атомов водорода в молекулах углеводов, как правило, в два раза больше атомов кислорода (то есть как в молекуле воды). Отсюда и название — углеводы.

Различают две группы углеводов:

- простые сахара;
- сложные сахара, образованные остатками простых сахаров.

Простые углеводы

Простые углеводы называют *моносахаридами*, так как они не гидролизуются. Общая формула простых сахаров — $(CH_2O)n$, где $n \geq 3$.В зависимости от числа атомов углерода в молекуле моносахаридов различают: триозы (3С), тетрозы (4С), пентозы (5С), гексозы (6С), гептозы (7С). В природе наиболее широко распространены пентозы и гексозы.

Свойства моносахаридов

- Низкая молекулярная масса;
- сладкий вкус;
- легко растворяются в воде;
- кристаллизуются;
- относятся к редуцирующим (восстанавливающим) сахарам.

Важнейшие моносахариды: из пентоз — дезоксирибоза и рибоза, входящие в состав ДНК, РНК и АТФ; из гексоз наиболее распространены глюкоза, фруктоза и галактоза (общая формула $C_6H_{12}O_6$).

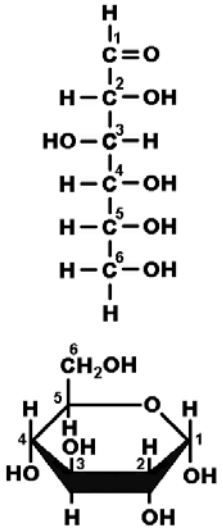


Рис. 263. Линейная и циклическая структура молекулы глюкозы.

Молекулы моносахаридов могут иметь вид прямолинейных цепочек или циклических структур (рис. 263). Для пентоз и гексоз — наиболее характерна именно циклическая структура, линейные молекулы встречаются очень редко. Молекулы дисахаридов и полисахаридов также образованы циклическими формами моносахаридов.

Моносахариды могут быть представлены в форме α- и β-изомеров (рис. 264). Гидроксильная группа при первом атоме углерода может располагаться как под плоскостью цикла (α-изомер), так и над ней (β-изомер). α- и β-изомеры играют важную роль, например, в образовании крахмала и целлюлозы.

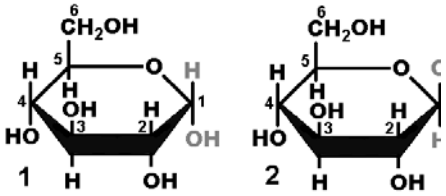


Рис. 264. Изомеры глюкозы:

1 — α-изомер; 2 — β-изомер.

Наиболее важные моносахариды

Рибоза и дезоксирибоза

Моносахариды группы пентоз (рис. 265). Входят в состав мономеров нуклеиновых кислот, некоторых коферментов, АМФ, АДФ, АТФ. Дезоксирибоза ($C_5H_{10}O_4$) отличается от рибозы ($C_5H_{10}O_5$) тем, что при втором атоме углерода имеет атом водорода, а не гидроксильную группу как у рибозы.

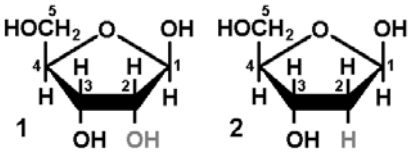


Рис. 265. Пентозы:

1 — рибоза; 2 — дезоксирибоза.

Глюкоза (виноградный сахар)

Одна из наиболее распространенных гексоз. В свободном виде встречается и у растений, и у животных. Глюкоза — это первичный источник энергии для клеток. Входит в состав важнейших ди- и полисахаридов. Обязательный компонент крови. Снижение ее количества приводит к немедленному нарушению жизнедеятельности нервных и мышечных клеток. Находясь в клетках, регулирует осмотическое давление.

Фруктоза

Широко распространена в природе. В свободном виде встречается в плодах. Особенно много ее в меде, фруктах. Значительно слаще глюкозы и других сахаров. Входит в состав олиго- и полисахаридов, участвует в поддержании тургора растительных клеток. Поскольку метаболизм фруктозы не регулируется инсулином, имеет важное значение при питании больных сахарным диабетом.

Галактоза

Пространственный изомер глюкозы. Входит в состав олигосахаридов, растительных и бактериальных полисахаридов. Вместе с глюкозой образуют важнейший дисахарид молока — лактозу, называемую молочным сахаром. Легко превращается в глюкозу.

Сложные углеводы

Сложными называют углеводы, молекулы которых при гидролизе распадаются с образованием простых углеводов. Их состав выражается общей формулой $C_m(H_2O)_n$, где m>n.

Среди сложных углеводов различают олигосахариды и полисахариды.

Олигосахариды

Олигосахаридами называют сахароподобные сложные углеводы, содержащие от 2 до 10 моносахаридных остатков.

В зависимости от количества остатков моносахаридов, входящих в молекулы олигосахаридов, различают дисахариды, трисахариды, тетрасахариды и т.д. Наиболее широко распространены в природе дисахариды.

Свойства олигосахаридов

- Сравнительно невысокая (несколько сотен) молекулярная масса;
- хорошая растворимость в воде;
- легко кристаллизуются;
- обладают, как правило, сладким вкусом;
- могут быть как редуцирующими, так и нередуцирующими.

Дисахариды

Дисахариды — олигосахариды, молекулы которых образованы двумя остатками моносахаридов. Встречаются в природе в свободном виде или в составе полисахаридов.

Образование дисахаридов

Дисахариды образуются в результате конденсации двух моносахаридов (чаще всего гексоз) (рис. 266). Связь, возникающую между двумя моносахаридами, называют *гликозидной*. Обычно она образуется между 1-м и 4-м

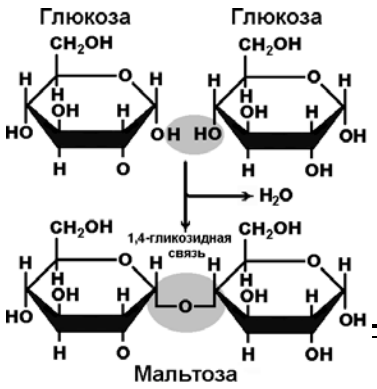


Рис. 266. Образование дисахарида.

углеродными атомами соседних моносахаридных единиц (1,4-гликозидная связь).

Сахароза (тростниковый сахар)

Состоит из остатков глюкозы и фруктозы. Легко растворима в воде. Широко распространена в растениях. Углеводы, образовавшиеся в процессе фотосинтеза, в виде сахарозы оттекают из листьев. Сахароза легко превращается в крахмал и гликоген. Играет огромную роль в питании животных и человека. В основном сахарозу получают из сахарной свеклы и сахарного тростника.

Лактоза (молочный сахар) Образована остатками глюкозы и галактозы. Плохо растворима в воде. Входит в состав молока. Является источником энергии для детенышей млекопитающих. В свободном виде обнаружена у некоторых растений. Используется в микробиологической промышленности для приготовления питательных сред.

Мальтоза (солодовый сахар) Состоит из двух остатков глюкозы. Хорошо растворима в воде. Легко гидролизуется ферментом *мальтаза* с образованием двух молекул глюкозы.

Полисахариды

Высокомолекулярные органические вещества, биополимеры, мономерами которых являются простые углеводы. Чаще всего мономером полисахаридов является глюкоза, иногда манноза, галактоза и другие сахара. Как правило, в состав полисахаридов входит несколько сотен мономерных единиц.

Свойства полисахаридов

- Большая молекулярная масса (обычно сотни тысяч);
- не дают ясно оформленных кристаллов;
- либо нерастворимы в воде, либо образуют растворы, напоминающие по свойствам коллоидные;
- сладкий вкус не характерен;
- нередуцирующие углеводы.

Образование полисахаридов

Полисахариды образуются в результате реакции поликонденсации (рис. 267). Если в молекуле полисахарида присутствуют только 1,4-гликозидные связи, то образуется линейный, неразветвленный полимер (целлюлоза). Если присутствуют как 1,4, так и 1,6-гликозидные связи, полимер будет разветвленным (гликоген). 1,6-гликозидная связь образуется между остатками моносахаридов, входящих в состав разных линейных цепей.

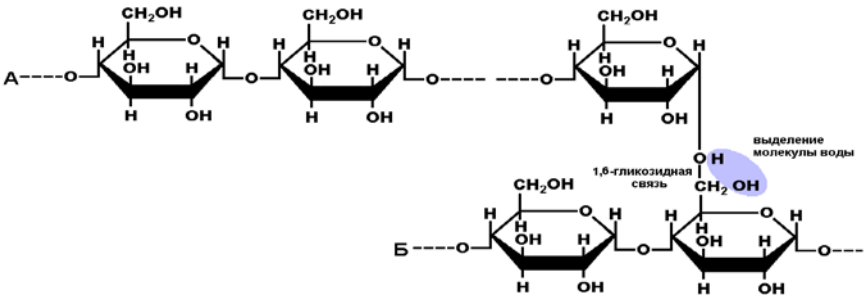


Рис.267. Образование разветвленного полисахарида.

Наиболее важные полисахариды

Крахмал Основной резервный углевод растений. Общая формула $(C_6H_{10}O_5)_n$, где n- количество остатков α-глюкозы. Нерастворим в холодной воде. В горячей воде образует раствор, по свойствам напоминающий коллоидный (крахмальный клейстер). Молекула крахмала примерно на 20% состоит из амилозы и на 80% из амилопектина. Линейные цепи амилозы состоят из нескольких тысяч остатков глюкозы и способны спирально свертываться, принимая более компактную форму. Амилопектин интенсивно ветвится, и за счет этого обеспечивается его компактность.

Гликоген Основной резервный углевод животных и человека. Обнаружен также в грибах, дрожжах и зернах кукурузы. Содержится главным образом в печени (20%) и мышцах (4%). Служит источником глюкозы.



Молекула сходна с молекулой амилопектина, но сильнее ветвится. Гликоген сравнительно хорошо растворим в горячей воде.

Целлюлоза (клетчатка)

Основной структурный углевод клеточных стенок растений. Один из самых распространенных природных полимеров: в ней аккумулировано около 50% всего углерода биосферы. Целлюлоза нерастворима в воде, лишь набухает в ней. Является линейным полимером β-глюкозы. В отличие от крахмала, остатки глюкозы соединены в молекуле целлюлозы β-гликозидными связями, что исключает ее расщепление пищеварительными соками человека, так как у человека отсутствуют ферменты, способные разрывать β-гликозидные связи целлюлозы.

Функции углеводов

Энергетическая

Одна из основных функций углеводов. Углеводы — основные источники энергии в животном организме. Обеспечивают до 67% суточного энергопотребления (не менее 50%). При расщеплении 1 г углевода выделяется 17,6 кДж.

Запасающая

Запасающая функция выражается в накоплении крахмала клетками растений и гликогена клетками животных, которые играют роль источников глюкозы, легко высвобождая ее по мере необходимости.

Опорно-строительная

Углеводы входят в состав клеточных мембран и клеточных стенок (целлюлоза входит в состав клеточной стенки растений, из хитина образован панцирь членистоногих, различные олиго- и полисахариды образуют клеточную стенку бактерий). Продукты промежуточного обмена углеводов используются для синтеза липидов, аминокислот. Соединяясь с липидами и белками, образуют гликолипиды и гликопротеины. Рибоза и дезоксирибоза входят в состав мономеров нуклеотидов.

Рецепторная

Олигосахаридные фрагменты гликопротеинов и гликолипидов клеточных стенок выполняют рецепторную функцию, воспринимая сигналы, поступающие из внешней среды.

Защитная

Слизи, выделяемые различными железами, богаты углеводами и их производными (например, гликопротеинами). Они предохраняют пищевод, кишечник, желудок, бронхи от механических повреждений, препятствуют проникновению в организм бактерий и вирусов. Гепарин предотвращает свертывание крови в организме животных и человека.

35.5.3. Липиды

Липиды — сборная группа органических соединений, не имеющих единой химической характеристики. Их объединяет то, что все они являются производными высших жирных кислот, нерастворимы в воде, но хорошо растворимы в органических растворителях (эфире, хлороформе, бензине).

Липиды содержатся во всех клетках животных и растений. Содержание липидов в клетках составляет 5-15% сухой массы, но в жировой ткани может иногда достигать 90%.

В зависимости от особенности строения молекул различают:

- *Простые липиды*, представляющие собой двухкомпонентные вещества, являющиеся сложными эфирами высших жирных кислот и какого-либо спирта.
- *Сложные липиды,* имеющие многокомпонентные молекулы.

Простые липиды

Жиры

Жиры широко распространены в природе. Они входят в состав организма человека, животных, растений, микробов, некоторых вирусов. Содержание жиров в биологических объектах, тканях и органах может достигать 90%.

Жиры — это сложные эфиры высших жирных кислот и трехатомного спирта — глицерина. В химии эту группу органических соединений принято называть *триглицеридами.* Триглицериды — самые распространенные в природе липиды.

Жирные кислоты

В составе триглицеридов обнаружено более 500 жирных кислот, молекулы которых имеют сходное строение. Как и аминокислоты, жирные кислоты имеют одинаковую для всех кислот группировку — карбоксильную группу (–COOH) и радикал, которым они отличаются друг от друга. Поэтому общая формула жирных кислот имеет вид R-COOH. Карбоксильная группа образует головку жирной кислоты. Она полярна, поэтому гидрофильна. Радикал представляет собой углеводородный хвост, отличающийся у разных жирных кислот количеством группировок $–CH_2$. Он неполярен, поэтому гидрофобен. Большая часть жирных кислот содержит в "хвосте" четное число атомов углерода, от 14 до 22 (чаще всего 16 или 18). Кроме того, углеводородный хвост может содержать различное количество двойных связей. По наличию или отсутствию двойных связей в углеводородном хвосте различают:

- *насыщенные жирные кислоты*, не содержащие в углеводородном хвосте двойных связей;
- *ненасыщенные жирные кислоты*, имеющие двойные связи между атомами углерода (-CH=CH-).

Образование молекулы триглицерида

При образовании молекулы триглицерида каждая из трех гидроксильных (-OH) групп глицерина вступает в реакцию конденсации с жирной кислотой (рис. 268). В ходе реакции возникают три сложноэфирные связи, поэтому образовавшееся соединение называют сложным эфиром. Обычно в реакцию вступают все три гидроксильные группы глицерина, поэтому продукт реакции называется триглицеридом.

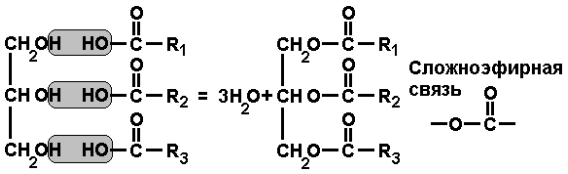


Рис. 268. Образование молекулы триглицерида.

Свойства триглицеридов

Физические свойства зависят от состава их молекул. Если в триглицеридах преобладают насыщенные жирные кислоты, то они твердые (жиры), если ненасыщенные — жидкие (масла).

Плотность жиров ниже, чем у воды, поэтому в воде они всплывают и находятся на поверхности.

Воски

Воски — группа простых липидов, представляющих собой сложные эфиры высших жирных кислот и высших высокомолекулярных спиртов.

Воски встречаются как в животном, так и в растительном царстве, где выполняют главным образом защитные функции. У растений они, например, покрывают тонким слоем листья, стебли и плоды, предохраняя их от смачивания водой и проникновения микроорганизмов. От качества воскового покрытия зависят сроки хранения фруктов. Под покровом пчелиного воска хранится мед и развиваются личинки. Другие виды животного воска (ланолин) предохраняют волосы и кожу от действия воды.

Сложные липиды

Фосфолипиды

Фосфолипиды — сложные эфиры многоатомных спиртов с высшими жирными кислотами, содержащие остаток фосфорной кислоты (рис. 269). Иногда с ней могут быть связаны добавочные группировки (азотистые основания, аминокислоты, глицерин и др.).

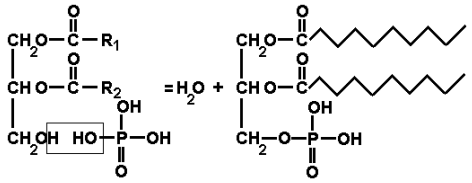


Рис. 269. Фосфолипид.

Как правило, в молекуле фосфолипидов имеется два остатка высших жирных и

один остаток фосфорной кислоты.

Фосфолипиды найдены и в животных, и в растительных организмах. Особенно много их в нервной ткани человека и позвоночных животных, много фосфолипидов в семенах растений, сердце и печени животных, яйцах птиц.

Фосфолипиды присутствуют во всех клетках живых существ, участвуя главным образом в формировании клеточных мембран.

Гликолипиды

Гликолипиды — это углеводные производные липидов. В состав их молекул наряду с многоатомным спиртом и высшими жирными кислотами входят также углеводы (обычно глюкоза или галактоза). Они локализованы преимущественно на наружной поверхности плазматической мембраны, где их углеводные компоненты входят в число других углеводов клеточной поверхности.

Липоиды

Липоиды — жироподобные вещества. К ним относятся стероиды (широко распространенный в животных тканях холестерин, эстрадиол и тестостерон — соответственно женский и мужской половые гормоны), терпены (эфирные масла, от которых зависит запах растений), гиббереллины (ростовые вещества растений), некоторые пигменты (хлорофилл, билирубин), часть витаминов (A, D, E, K) и др.

Функции липидов

Энергетическая

Основная функция липидов — энергетическая. Калорийность липидов выше, чем у углеводов. В ходе расщепления 1 г жиров до CO_2 и H_2O освобождается 38,9 кДж. Единственной пищей новорожденных млекопитающих является молоко, энергоемкость которого определяется главным образом содержанием в нем жира.

Структурная Липиды принимают участие в образовании клеточных мембран. В составе мембран находятся фосфолипиды, гликолипиды, липопротеины.

Запасающая Жиры являются запасным веществом животных и растений. Это особенно важно для животных, впадающих в холодное время года в спячку или совершающих длительные переходы через местность, где нет источников питания (верблюды в пустыне). Семена многих растений содержат жир, необходимый для обеспечения энергией развивающееся растение.

Терморегуляторная Жиры являются хорошими термоизоляторами вследствие плохой теплопроводимости. Они откладываются под кожей, образуя у некоторых животных толстые прослойки. Например, у китов слой подкожного жира достигает толщины 1 м. Это позволяет теплокровному животному обитать в холодной воде. Жировая ткань многих млекопитающих играет роль терморегулятора.

Защитно-механическая Скапливаясь в подкожном слое, жиры не только предотвращают потери тепла, но и защищают организм от механических воздействий. Жировые капсулы внутренних органов, жировая прослойка брюшной полости обеспечивают фиксацию анатомического положения внутренних органов и защищают их от сотрясения, травмирования при внешних воздействиях.

Каталитическая Эта функция связана с жирорастворимыми витаминами (A, D, E, K). Сами по себе витамины не обладают каталитической активностью. Но они являются кофакторами ферментов, без них ферменты не могут выполнять свои функции.

Источник метаболический воды Одним из продуктов окисления жиров является вода. Эта метаболическая вода очень важна для обитателей пустынь. Так, жир, которым заполнен горб верблюда, служит в первую очередь не источником энергии, а источником воды (при окислении 1 кг жира выделяется 1,1 кг воды).

Повышение плавучести Запасы жира повышают плавучесть водных животных.

35.5.4. Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты впервые были выделены Ф.Мишером в 1869 г. из ядер клеток гноя, а сам термин предложен А.Косселем в 1889 г.

К нуклеиновым кислотам относят высокополимерные соединения, распадающиеся при гидролизе на пуриновые и пиримидиновые основания, пентозу и фосфорную кислоту. Нуклеиновые кислоты содержат C, H, O большое количество P (8-10%) и N (15-16%).

Значение нуклеиновых кислот для живых организмов заключается в обеспечении хранения, реализации и передачи наследственной информации.

Нуклеотиды Нуклеотид — мономер нуклеиновых кислот. Молекула нуклеотида состоит из трех частей: азотистого основания, пятиуглеродного сахара (пентозы) и фосфорной кислоты (рис. 270).

Состав нуклеотидов

Азотистые основания Азотистые основания являются главной частью нуклеотида. Они имеют циклическую структуру, в состав которой наряду с атомами углерода входят атомы других элементов, в частности азота. За присутствие в этих соединениях атомов азота они и получили название азотистых, а поскольку они обладают щелочными свойствами — оснований.

Азотистые основания нуклеиновых кислот относятся к классам *пиримидинов* и *пуринов*.

Пиримидиновые основания являются производными гетероциклического соединения — пиримидина, имеющего в составе своей молекулы одно кольцо. К наиболее распространенным пиримидиновым основаниям относятся *урацил, тимин, цитозин*.

Пуриновые основания являются производными бициклического гетероцикла — пурина, имеющего два кольца: шестичленное и пятичленное.

К пуриновым основаниям относятся *аденин* и *гуанин*.

Во всех клетках — прокариотических и эукариотических — в состав нуклеиновых кислот входят эти пять основных азотистых оснований.

Пятиуглеродный сахар Помимо азотистых оснований в образовании нуклеотидов принимают участие углеводный компонент, который представлен двумя сходными моносахаридами: рибозой

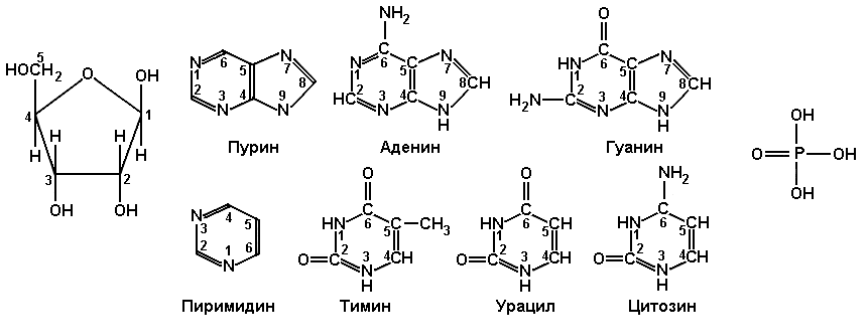


Рис. 270. Компоненты нуклеотидов:

1 — пятиуглеродный сахар; 2 — азотистые основания; 3 — фосфорная кислота.

или дезоксирибозой, относящихся к пентозам.

Фосфорная кислота

Третьим компонентом нуклеотидов является остаток фосфорной кислоты — фосфат. Именно наличие фосфата придает нуклеиновым кислотам свойства кислот.

Образование нуклеотидов

Как отмечалось ранее, нуклеотиды являются мономерами нуклеиновых кислот. Биосинтез нуклеотидов является первым этапом биосинтеза нуклеиновых кислот. Они их непосредственные предшественники.

Образование нуклеотида происходит в два этапа. На первом этапе в результате реакции конденсации образуется *нуклеозид* — комплекс азотистого основания с сахаром. На втором этапе нуклеозид подвергается фосфорилированию. При этом между остатком сахара и фосфорной кислотой возникает фосфоэфирная связь. Таким образом, нуклеотид представляет собой нуклеозид, соединенный с остатком фосфорной кислоты (рис. 271).

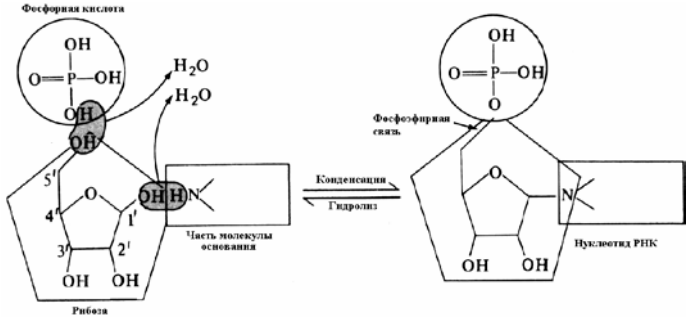


Рис. 271. Образование нуклеотида.

Названия нуклеотидов отличаются от названий соответствующих оснований. И те, и другие принято обозначать заглавными буквами:

Таблица 6.

Виды нуклеотидов:

Азотистое основание	Нуклеотид	Обозначение
Аденин	Адениловый	А
Гуанин	Гуаниловый	Г или G
Цитозин	Цитидиловый	Ц или С
Тимин	Тимидиловый	Т
Урацил	Уридиловый	У или U

Функции нуклеотидов

Нуклеотиды являются мономерами, из которых построены полимерные цепи нуклеиновых кислот, они входят в состав важных коферментов (НАД, НАДФ, ФАД, КоА).

Образование ди- и полинуклеотидов

Динуклеотид представляет собой соединение, состоящее из остатков двух нуклеотидов. При конденсации двух нуклеотидов между 3'-углеродом остатка сахара одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого возникает сложноэфирная связь. Таким образом, остатки сахаров двух нуклеотидов оказываются связаны фосфодиэфирными мостиком (рис. 272).

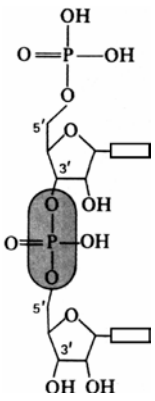


Рис.272. Образование динуклеотида

Возникновение фосфодиэфирных мостиков между 3' и 5'-углеродами остатков сахаров может происходить многократно. В результате образуются неразветвленные полинуклеотидные цепи. Один конец полинуклеотидной цепи заканчивается 5'-углеродом (его называют 5'-концом), другой –3'-углеродом (3'-концом).

Полинуклеотиды

В зависимости от углеводного компонента нуклеотидов, различают два класса нуклеиновых кислот:

- рибонуклеиновые кислоты (РНК), содержащие рибозу;
- дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК), содержащие дезоксирибозу.

Нуклеотиды ДНК называют дезоксирибонуклеотидами, РНК — рибонуклеотидами.

ксирибонуклеиновая кислота

Молекулы ДНК являются полимерами, мономерами которых являются дезоксирибонуклеотиды, образованные:

- остатком пятиуглеродного сахара — дезоксирибозы;

- остатком одного из азотистых оснований:
  - пуриновых — аденина, гуанина;
  - пиримидиновых — тимина, цитозина;
- остатком фосфорной кислоты.

Структура молекулы ДНК

ДНК представляет собой двойную спираль. Ее молекула образована двумя полинуклеотидными цепями, спирально закрученными друг около друга, и вместе вокруг воображаемой оси (рис. 273). Цепи ДНК антипараллельны (разнонаправлены), то есть против 3'-конца одной цепи находится 5'-конец другой. На периферию молекулы обращен сахаро-фосфатный остов, образованный чередующимися остатками дезоксирибозы и фосфатными группами. Внутрь молекулы обращены азотистые основания.

Диаметр двойной спирали ДНК — 2 нм, шаг общей спирали, на который приходится 10 пар нуклеотидов — 3,4 нм. Длина молекулы — до нескольких десятков и даже сотен микрометров. Молекулярный вес составляет десятки и сотни миллионов (для двойной спирали). В ядре клетки человека общая длина ДНК около 2м.

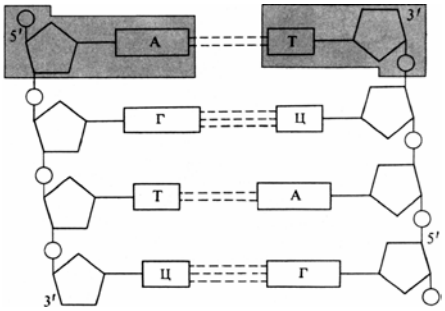


Рис. 273. Схематичное изображение развернутых цепей ДНК.

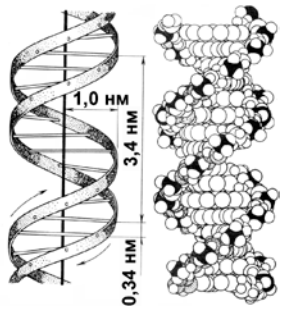


Рис.274. Трехмерная модель молекулы ДНК.

Трехмерная модель пространственного строения молекулы ДНК в виде двойной спирали была предложена в 1953 г. американским биологом Дж.Уотсоном и английским физиком Ф.Криком (рис. 274). За свои исследования они были удостоены Нобелевской премии.

Полинуклеотидные цепи в молекуле ДНК удерживаются друг около друга благодаря возникновению водородных связей между азотистыми основаниями. Спаривание нуклеотидов не случайно, в его основе лежит принцип комплементарного взаимодействия пар оснований: против аденина одной цепи всегда располагается тимин на другой цепи, а против гуанина одной цепи — всегда цитозин другой, то есть аденин комплементарен тимину, а гуанин — цитозину (рис. 275). *Комплементарностью* называют способность нуклеотидов к избирательному соединению друг с другом.

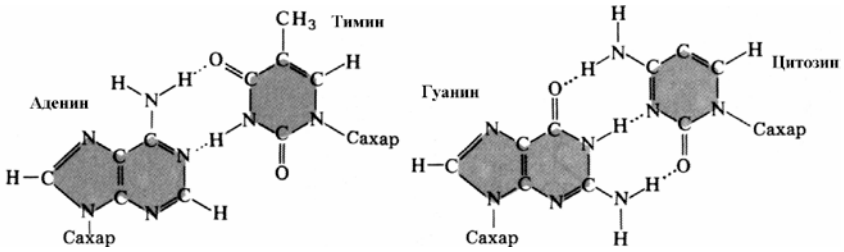


Рис. 275. Спаривание азотистых оснований.

Комплементарность обеспечивается:

- взаимодополнением пространственных конфигураций молекул азотистых оснований;
- количеством водородных связей, возникающих между азотистыми основаниями (три водородные связи между гуанином и цитозином и две водородные связи между аденином и тимином).

Комплементарность пуриновых и пиримидиновых азотистых оснований обеспечивает одинаковое по всей длине двойной спирали расстояние между цепями.

Э.Чаргафф, обследовав огромное количество образцов тканей и органов различных организмов, выявил следующую закономерность: в любом фрагменте ДНК содержание остатков гуанина всегда точно соответствует содержанию цитозина, а аденина — тимину. Это положение получило название "правила Чаргаффа":

$$А = Т;\ Г = Ц \qquad или \qquad \frac{А + Г}{Ц + Т} = 1$$

Дж.Уотсон и Ф.Крик воспользовались этим правилом при построении модели молекулы ДНК.

Последовательность нуклеотидов одной цепи определяет последовательность нуклеотидов другой, поэтому две цепи молекулы ДНК комплементарны друг другу.

Самоудвоение молекулы ДНК

Одним из уникальных свойств молекулы ДНК является ее способность к самоудвоению — воспроизведению точных копий исходной молекулы. Благодаря этой способности молекулы ДНК, осуществляется передача наследственной информации от материнской клетки дочерним во время деления. Процесс самоудвоения молекулы ДНК называют *репликацией*.

Репликация — сложный процесс, идущий с участием ферментов (ДНК-полимераз) (рис. 276). Репликация осуществляется *полуконсервативным способом*, то есть под действием ферментов молекула ДНК раскручивается и около каждой цепи, выступающей в роли матрицы, по принципу комплементарности достраивается новая цепь. Таким образом, в каждой дочерней ДНК одна цепь является материнской, а вторая — вновь синтезированной. Раскручивание молекулы происходит на небольшом отрезке (несколько десятков нуклеотидов), называемом *репликативной вилкой*. После окончания синтеза дочерних цепей ДНК на данном участке и соединения их с материнскими раскручивается новый отрезок, и цикл репликации повторяется. Таким образом, репликативная вилка перемещается вдоль молекулы, пока не дойдет до точки окончания синтеза.

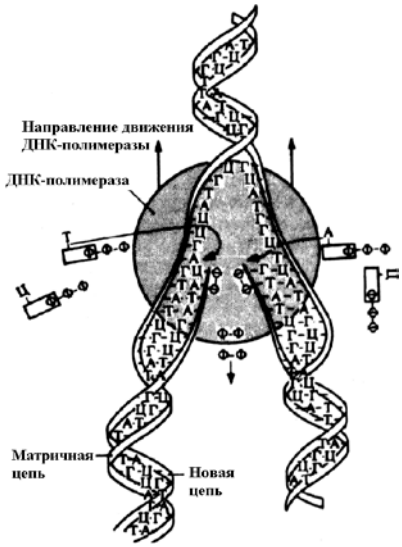


Рис. 276. Репликация ДНК.

В материнской ДНК цепи антипараллельны. ДНК-полимеразы способны двигаться в одном направлении — от 3'-конца к 5'-концу, строя дочернюю цепь антипараллельно — от 5' к 3'-концу. Поэтому ДНК-полимераза передвигается в направлении 3'→5' по одной цепи (3'-5'), синтезируя дочернюю. Эта цепь называется *лидирующей*. Другая ДНК-полимераза движется по другой цепи (5'-3') в обратную сторону (тоже в направлении 3'→5'), синтезируя вторую дочернюю цепь фрагментами (их называют фрагменты Оказаки), которые после завершения репликации сшиваются в единую цепь. Эта цепь называется *отстающей*. Таким образом, на цепи 3'-5' репликация идет непрерывно, а на цепи 5'-3' — прерывисто.

Во время репликации энергия молекул АТФ не расходуется, так как для синтеза дочерних цепей при репликации используются не дезоксирибонуклеотиды (содержат один остаток фосфорной кислоты), а дезоксирибонуклеозидтрифосфаты (содержат три остатка фосфорной кислоты). При включении дезоксирибонуклеозидтрифосфатов в полинуклеотидную цепь два концевых остатка отщепляются, и освободившаяся энергия используется на образование сложноэфирной связи между нуклеотидами.

35.5.5. Рибонуклеиновые кислоты

Молекулы РНК являются полимерами, мономерами которых являются рибонуклеотиды, образованные:

- остатком пятиуглеродного сахара — рибозы;
- остатком одного из азотистых оснований:
  - пуриновых — аденина, гуанина;
  - пиримидиновых — урацил, цитозина;
- остатком фосфорной кислоты.

Структурная организация РНК

Молекула РНК представляет собой неразветвленный полинуклеотид, имеющий третичную структуру. В отличие от ДНК, она образована не двумя, а одной полинуклеотидной цепочкой. Однако ее нуклеотиды также способны образовывать водородные связи между собой, но это внутри–, а не межцепочечные соединения комплементарных нуклеотидов. Цепи РНК значительно короче цепей ДНК.

Информация о структуре молекулы РНК заложена в молекулах ДНК. Синтез молекул РНК происходит на матрице ДНК с участием ферментов РНК-полимераз и называется *транскрипцией*. Последовательность нуклеотидов в РНК комплементарна кодирующей цепи ДНК и идентична, за исключением замены тимина на урацил, некодирующей цепи.

Если содержание ДНК в клетке относительно постоянно, то содержание РНК сильно колеблется. Наибольшее количество РНК в клетках наблюдается во время синтеза белка.

Существует три основных класса рибонуклеиновых кислот:

- информационная (матричная) РНК — иРНК;
- транспортная РНК — тРНК;
- рибосомальная РНК — рРНК.

Информационная РНК

Наиболее разнообразный по размерам и стабильности класс. Все они являются переносчиками генетической информации из ядра в цитоплазму. Они служат матрицей для синтеза молекулы белка, т.к. определяют аминокислотную последовательность первичной структуры белковой молекулы.

На долю иРНК приходится до 5% от общего содержания РНК в клетке.

Транспортная РНК

Молекулы транспортных РНК содержат обычно 75-86 нуклеотидов. Молекулярная масса молекул тРНК ≈ 25000. Молекулы тРНК играют роль посредников в биосинтезе белка — они доставляют аминокислоты к месту синтеза белка, в рибосомы. В клетке содержится более 30 видов тРНК.

Каждый вид тРНК имеет характерную только для него последовательность нуклеотидов. Однако у всех молекул имеется несколько внутримолекулярных комплементарных участков, благодаря наличию которых все тРНК имеют третичную структуру, напоминающую по форме лист клевера (рис. 277).

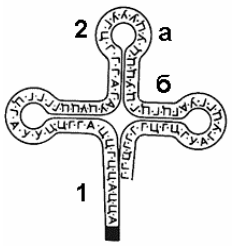


Рис. 277. Строение тРНК:

1 — акцепторное плечо; 2 — антикодоновое плечо (а — петля; б — "стебель").

Молекулы всех тРНК имеют четыре основных плеча:

- акцепторное;
- антикодоновое;
- два боковых.

Каждое плечо состоит из "стебля", образованного комплементарными парами оснований, и петель из неспаренных оснований.

Акцепторное плечо через 3′-гидроксильную группу аденозильного остатка связывает тРНК с аминокислотой. Антикодоновое плечо содержит триплет нуклеотидов (антикодон), комплементарный кодону иРНК.

Рибосомная РНК

На долю рибосомальной РНК (рРНК) приходится 80-85% от общего содержания РНК в клетке. Рибосомная РНК состоит из 3-5 тыс. нуклеотидов. В комплексе с рибосомными белками рРНК образует рибосомы — органеллы, на которых происходит синтез белка.

Основное значение рРНК состоит в том, что она обеспечивает первоначальное связывание иРНК и рибосомы и формирует активный центр рибосомы, в котором происходит образование пептидных связей между аминокислотами в процессе синтеза полипептидной цепи.

35.5.6.Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) — универсальный переносчик и основной аккумулятор энергии в живых клетках. АТФ содержится во всех клетках растений и животных. Количество АТФ колеблется и в среднем составляет 0,04% (на сырую массу клетки). Наибольшее количество АТФ (0,2-0,5%) содержится в скелетных мышцах.

АТФ представляет собой нуклеотид, образованный остатками азотистого основания (аденина), сахара (рибозы) и фосфорной кислоты (рис. 278). В отличие от других нуклеотидов, АТФ содержит не один, а три остатка фосфорной кислоты. АТФ относится к *макроэргическим веществам* — веществам, содержащим в своих связях большое количество энергии.

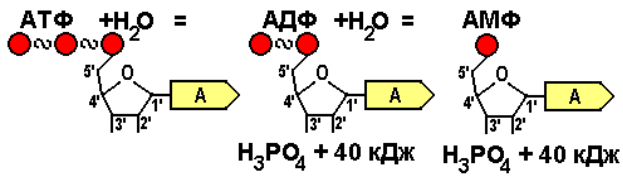
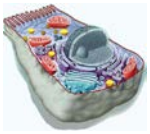


Рис. 278. Аденозинтрифосфорная кислота.

АТФ — нестабильная молекула: при отщеплении концевого остатка фосфорной кислоты АТФ переходит в АДФ (*аденозиндифосфорную* кислоту). Распаду может подвергаться и АДФ с образованием АМФ (*аденозинмонофосфорная* кислота). Так как гидролитическое отщепление концевых остатков требует затрат энергии, выход



свободной энергии при отщеплении каждого концевого остатка составляет около 30,5 кДж. Отщепление третьей фосфатной группы сопровождается выделением только 13,8 кДж. Таким образом, АТФ имеет две макроэргические связи.

Вместе с тем, при наличии в клетке свободной энергии осуществляется ресинтез АТФ. Синтез АТФ происходит в основном в митохондриях. Для образования каждой макроэргической связи требуется 40 кДж.

Глава 36. Строение клетки

Клетка — элементарная живая система, единица строения, жизнедеятельности, размножения и развития живых организмов. Это самая простая (элементарная) живая система, способная к самообновлению, саморегуляции и самовоспроизведению. В зависимости от количества клеток, образующих организм, различают:

- *одноклеточные организмы*;
- *многоклеточные организмы.*

Клетки живых организмов очень разнообразны: они отличаются друг от друга формой, размерами, особенностями организации и функциями. По форме различают шаровидные, цилиндрические, призматические, кубические, удлиненные, дисковидные, звездчатые и другие клетки. Наиболее часто встречаются клетки шаровидной или овальной формы.

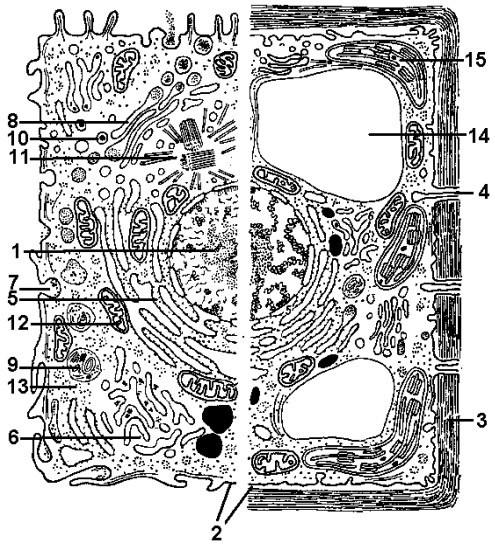


Рис. 279. Схема строения эукариотической клетки (слева животной, справа — растительной):

1 — ядро с хроматином и ядрышком; 2 — цитоплазматическая мембрана; 3 — клеточная стенка; 4 — плазмодесмы; 5 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 6 агранулярная эндоплазматическая сеть; 7 — пиноцитозная вакуоль; 8 — комплекс Гольджи; 9 — лизосома; 10 — жировые включения; 11 — центриоль и микротрубочки центросферы; 12 — митохондрии; 13 — полисомы; 14 — вакуоль; 15 — хлоропласты.

Разнообразны и размеры клеток. Большинство клеток имеют размеры от 10 до 100 мкм, реже — 1-10 мм (клетки мякоти арбуза) и очень редко от 5 до 10 см (яйца птиц — гусей, пингвинов, страусов).

В зависимости от наличия в клетке оформленного ядра различают два уровня клеточной организации:

- *эукариотический*, если клетки имеют структурно оформленное ядро;
- *прокариотический*, если клетки не имеют структурно оформленного ядра.

В этой главе будут рассмотрены особенности организации только эукариотической клетки. Как правило, эукариотическая клетка состоит из трех неразрывно связанных жизненно важных частей (рис. 279):

- клеточной оболочки, состоящей из мембраны и наружного слоя;
- цитоплазмы;
- ядра.

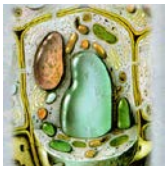
36.1. Клеточные мембраны

В основе структурной организации клетки лежит мембранный принцип строения, то есть клетка в основном построена из мембран. Все биологические мембраны имеют общие структурные особенности и свойства.

В настоящее время общепринята жидкостно-мозаичная модель строения мембраны.

Химический состав и строение мембраны

Основу мембраны составляет липидный бислой, образованный в основном *фосфолипидами*. Липиды составляют в среднем ≈40% химического состава мембраны. В бислое хвосты молекул в мембране обращены друг к другу, а полярные головки — наружу, поэтому поверхность мембраны гидрофильна. Липиды определяют основные свойства мембран.



Помимо липидов в состав мембраны входят белки (в среднем ≈60%). Они определяют большинство специфических функций мембраны. Молекулы белков не образуют сплошного слоя (рис. 280). В зависимости от локализации в мембране различают:

- *периферические белки* — белки, располагающиеся на наружной или внутренней поверхности липидного бислоя;
- *полуинтегральные белки* — белки, погруженные в липидный бислой на различную глубину;
- *интегральные*, или *трансмембранные белки* — белки, пронизывающие мембрану насквозь, контактируя при этом и с наружной, и с внутренней средой клетки.

Мембранные белки могут выполнять различные функции:

- транспорт определенных молекул;
- катализ реакций, происходящих на мембранах;
- поддержание структуры мембран;
- получение и преобразование сигналов из окружающей среды.

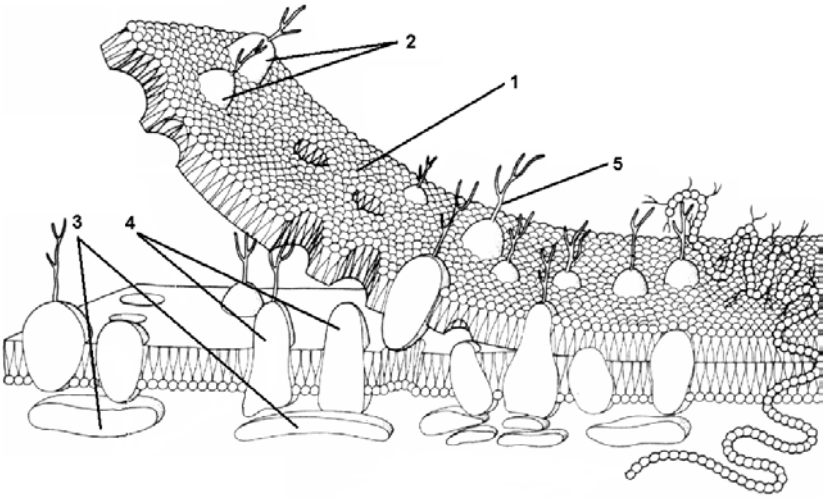


Рис. 280. Цитоплазматическая мембрана:

1 — липидный бислой; 2 — погруженные белки; 3 — периферические белки; 4 — интегральные белки; 5 — олигосахаридные цепи.

В состав мембраны может входить от 2 до 10% углеводов. Углеводный компонент мембран обычно представлен олигосахаридными или полисахаридными цепями, связанными с молекулами белков (гликопротеины) или липидов (гликолипиды). В основном углеводы располагаются на наружной поверхности мембраны. Функции углеводов клеточной мембраны до конца не выяснены, однако можно сказать, что они обеспечивают рецепторные функции мембраны.

В животных клетках гликопротеины образуют надмембранный комплекс — *гликокаликс*, имеющий толщину в несколько десятков нанометров. В нем происходит внеклеточное пищеварение, располагаются многие рецепторы клетки, с его помощью, по-видимому, происходит адгезия клеток.

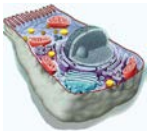
Молекулы белков и липидов подвижны, способны перемещаться, главным образом, в плоскости мембраны. Мембраны асимметричны, то есть липидный и белковый состав наружной и внутренней поверхности мембраны различен.

Толщина плазматической мембраны в среднем 7,5 нм.

Функции мембран

Клеточные мембраны играют важную роль по ряду причин:

- они отделяют клеточное содержимое от внешней среды;
- регулируют обмен между клеткой и средой;
- делят клетки на отсеки, или компартменты, предназначенные для тех или иных специализированных метаболических путей;
- некоторые химические реакции протекают на самих мембранах (световые реакции фотосинтеза в хлоропластах, окислительное фосфорилирование при дыхании в митохондриях);
- обеспечивают связь между клетками в тканях многоклеточных организмов;
- на мембранах располагаются рецепторные участки для распознавания внешних стимулов.



Транспорт веществ через мембрану

Одна из основных функций мембраны — транспортная, обеспечивающая обмен веществ между клеткой и внешней средой. Мембраны обладают свойством избирательной проницаемости, то есть хорошо проницаемы для одних вещества или молекул и плохо проницаемы (или совсем непроницаемы) для других. Проницаемость мембран для разных веществ зависит и от свойств их молекул (полярность, размер и т.д.), и от характеристики мембран (внутренняя часть липидного слоя гидрофобна).

Существуют различные механизмы транспорта веществ через мембрану (рис. 281). В зависимости от необходимости использования энергии для осуществления транспорта веществ, различают:

- *пассивный транспорт* — транспорт веществ, идущий без затрат энергии;
- *активный транспорт* — транспорт, идущий с затратами энергии.

Пассивный транспорт

В основе пассивного транспорта лежит разность концентраций и зарядов. При пассивном транспорте вещества всегда перемещаются из области с более высокой концентрацией в область с более низкой, то есть по градиенту концентрации. Если молекула заряжена, то на ее транспорт влияет и электрический градиент. Поэтому часто говорят об электрохимическом градиенте, объединяя оба градиента вместе. Скорость транспорта зависит от величины градиента.

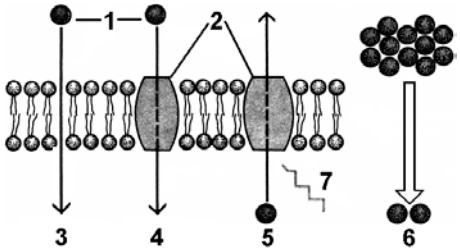


Рис. 281. Транспорт веществ через мембрану:

1 — транспортируемая молекула; 2 — транспортный белок; 3 — диффузия; 4 — облегченная диффузия; 5 — активный транспорт; 6 — электрохимический градиент; 7 — энергия.

Различают три основных механизма пассивного транспорта:

- *Простая диффузия* — транспорт веществ непосредственно через липидный бислой. Через него легко проходят газы, неполярные или малые незаряженные полярные молекулы. Чем меньше молекула и чем более она жирорастворима, тем быстрее она проникает через мембрану. Интересно, что вода, несмотря на то, что она относительно нерастворима в жирах, очень быстро проникает через липидный бислой. Это объясняется тем, что ее молекула мала и электрически нейтральна. Диффузию воды через мембраны называют *осмосом*.
- *Диффузия через мембранные каналы*. Заряженные молекулы и ионы (Na^+, K^+, Ca^{2+}, Cl^-) не способны проходить через липидный бислой путем простой диффузии, тем не менее, они проникают через мембрану, благодаря наличию в ней особых каналообразующих белков, формирующих водяные поры.
- *Облегченная диффузия* — транспорт веществ с помощью специальных транспортных белков, каждый из которых отвечает за транспорт определенных молекул или групп родственных молекул. Они взаимодействуют с молекулой переносимого вещества и каким-либо способом перемещают ее сквозь мембрану. Таким образом в клетку транспортируются сахара, аминокислоты, нуклеотиды и многие другие полярные молекулы.

Активный транспорт

Необходимость активного транспорта возникает тогда, когда требуется обеспечить перенос через мембрану молекул против электрохимического градиента. Этот транспорт осуществляется белками-переносчиками, деятельность которых требует затрат энергии. Источником энергии служат молекулы АТФ.

Одной из наиболее изученных систем активного транспорта является натрий-калиевый насос. Концентрация K внутри клетки значительно выше, чем за ее пределами, а Na — наоборот. Поэтому K через водяные поры мембраны пассивно диффундирует из клетки, а Na — в клетку. Вместе с тем, для нормального функционирования клетке важно поддерживать определенное соотношение ионов K и Na в цитоплазме и во внешней среде. Это оказывается возможным потому, что мембрана, благодаря наличию (Na + K)-насоса, активно перекачивает Na из клетки, а K в клетку. На работу (Na + K)-насоса тратится почти треть всей энергии, необходимой для жизнедеятельности клетки.

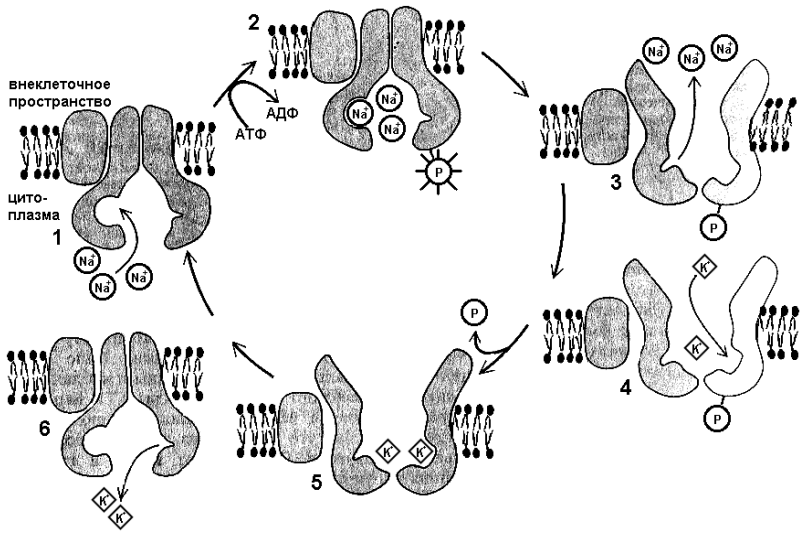


Рис. 282. Натрий-калиевый насос:

1 — присоединение ионов натрия; 2 — фосфорилирование транспортного белка; 3 — высвобождение ионов натрия; 4 — присоединение ионов калия; 5 — дефосфорилирование транспортного белка; 6 — высвобождение ионов калия.

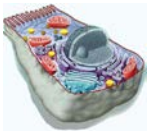
Насос представляет собой особый трансмембранный белок мембраны, способный к конформационным изменениям, благодаря чему он может присоединять к себе как ионы K, так и ионы Na. Цикл работы (Na + K)-насоса складывается из нескольких фаз (рис. 282):

- с внутренней стороны мембраны к белку-насосу поступают ионы Na и молекула АТФ, а с наружной — ионы K;
- ионы Na соединяются с молекулой белка, и белок приобретает АТФ-азную активность, то есть приобретает способность вызывать гидролиз АТФ, сопровождающийся освобождением энергии, приводящей в движение насос;
- освободившийся при гидролизе АТФ фосфат присоединяется к белку, то есть происходит фосфорилирование белка;
- фосфорилирование вызывает конформационные изменения белка, он оказывается неспособным удерживать ионы Na — они высвобождаются и выходят за пределы клетки;
- новая конформация белка такова, что оказывается возможным присоединение к нему ионов K;
- присоединение ионов K вызывает дефосфорилирование белка, в результате чего он вновь изменяет свою конформацию;
- изменение конформации белка приводит к высвобождению ионов K внутри клетки;
- теперь белок вновь готов присоединить к себе ионы Na.

За один цикл работы насос выкачивает из клетки 3 иона Na и закачивает 2 иона K. Такая разница в количестве переносимых ионов связана с тем, что проницаемость мембраны для ионов K выше, чем для ионов Na. Соответственно K быстрее пассивно диффундирует из клетки, чем Na в клетку.

Эндоцитоз и экзоцитоз

Клетка имеет механизмы, благодаря которым может осуществлять транспорт через мембрану крупных частиц и макромолекул (рис. 283). Процесс поглощения макромолекул клеткой называется *эндоцитозом*. При эндоцитозе плазматическая мембрана образует впячивание, края ее сливаются, и происходит отшнуровывание в цитоплазму *везикул* — мешочкоподобных структур, отграниченных от цитоплазмы одиночной мембраной, являющейся частью наружной цитоплазматической мембраны. Различают два типа эндоцитоза:



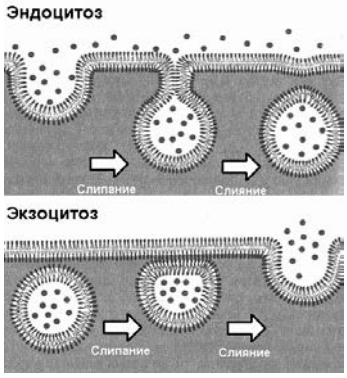


Рис 283. Эндоцитоз и экзоцитоз.

- фагоцитоз[13] — захват и поглощение крупных частиц (например, фагоцитоз лимфоцитов, простейших и др.);
- пиноцитоз[14] — процесс захвата и поглощения капелек жидкости с растворенными в ней веществами.

Экзоцитоз — процесс выведения различных веществ из клетки. При экзоцитозе мембрана везикулы (или вакуоли), при соприкосновении с наружной цитоплазматической мембраной, сливается с ней. Содержимое везикулы выводится за пределы летки, а ее мембрана включается в состав наружной цитоплазматической мембраны.

36.2. Цитоплазма. Органоиды

Цитоплазма — обязательная часть клетки, заключенная между плазматической мембраной и ядром и представляющая собой сложный гетерогенный структурный комплекс клетки, состоящий из:

- *гиалоплазмы* — основного вещества цитоплазмы;
- *органоидов* — постоянных компонентов цитоплазмы;
- *включений* — временных компонентов цитоплазмы.

Химический состав цитоплазмы разнообразен. Ее основу составляет вода (60-90% всей массы цитоплазмы). Цитоплазма богата белками (10-20%, иногда до 70% и более сухой массы), которые составляют ее основу. Помимо белков, в состав цитоплазмы могут входить жиры и жироподобные вещества (2-3%), различные органические и неорганические соединения (по 1,5%). Цитоплазма имеет щелочную реакцию

Одна из характерных особенностей цитоплазмы — постоянное движение (*циклоз*). Оно обнаруживается, прежде всего, по перемещению органелл клетки, например хлоропластов. Если движение цитоплазмы прекращается, клетка погибает, так как, только находясь в постоянном движении, она может выполнять свои функции.

Гиалоплазма

Основное вещество цитоплазмы — *гиалоплазма*[15] (основная плазма, матрикс[16] цитоплазмы) представляет собой бесцветный, слизистый, густой и прозрачный коллоидный раствор. Именно в ней протекают все процессы обмена веществ, она обеспечивает взаимосвязь ядра и всех органоидов. Жидкая часть гиалоплазмы представляет собой истинный раствор ионов и малых молекул, в которой во взвешенном состоянии находятся крупные молекулы белков и РНК. В зависимости от преобладания в гиалоплазме жидкой части или крупных молекул, различают две формы гиалоплазмы:

- *золь* — более жидкая гиалоплазма;
- *гель* — более густая гиалоплазма.

Между ними возможны взаимопереходы: гель легко превращается в золь и наоборот.

Органоиды

Органоиды (*органеллы*) — постоянные клеточные структуры, обеспечивающие выполнение клеткой специфических функций. Каждый органоид имеет определенное строение и выполняет определенные функции. В зависимости от особенностей строения, различают:

- мембранные органоиды — имеющие мембранное строение, причем они могут быть:
  - одномембранными (эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли растительных клеток);
  - двумембранными (митохондрии, пластиды);
- немембранные органоиды — не имеющие мембранного строения (хромосомы, рибосомы, клеточный центр и центриоли, реснички и жгутики с базальными тельцами, микротрубочки, микрофиламенты).

Есть органоиды, свойственные всем клеткам, – митохондрии, клеточный центр, аппарат Гольджи, рибосомы, эндоплазматический ретикулум, лизосомы. Их называют *органоидами общего значения*. Имеются органоиды, характерные только для определенных типов клеток, специализированных к выполнению определенной функции (например, миофибриллы, обеспечивающие сокращение мышечного волокна). Их называют *специальными органоидами*.

Эндоплазматический ретикулум[17] (ЭПР)

Одномембранный органоид, представляющий собой систему мембран, формирующих цистерны и каналы, соединенных друг с другом и ограничивающих единое внутреннее пространство — *полость ЭПР*. Мембраны с одной стороны связаны с наружной цитоплазматической мем-

[13] от греч. phagos — пожирать и cytos
[14] от греч. pino — пить и cytos
[15] от греч. hyalos — стекло и plasma — (букв.) — вылепленное, оформленное
[16] от лат. matrix — субстрат, основа
[17] от лат . retikulum — сеть

браной, с другой — с наружной оболочкой ядерной мембраны. Наибольшего развития ЭПР достигает в клетках с интенсивным обменом веществ. В среднем он составляет от 30 до 50 % всего объема клетки.

Различают три вида ЭПР:

- *шероховатый*, содержащий на своей поверхности рибосомы и представляющий собой совокупность уплощенных мешочков;
- *гладкий*, мембраны которого рибосом не несут, по строению он ближе к трубчатому;
- *промежуточный* — частично гладкий, частично шероховатый; большая часть ЭПР клеток представлена именно этим видом.

Функции ЭПР:

- разделяет цитоплазму клетки на изолированные отсеки (*компартменты*), обеспечивая тем самым пространственное отграничение друг от друга множества параллельно идущих реакций;
- содержит мультиферментные системы, обеспечивающие поэтапное протекание биосинтетических процессов;
- осуществляет синтез и расщепление углеводов и липидов (гладкий ЭПР);
- обеспечивает синтез белка (шероховатый ЭПР);
- накапливает в каналах и полостях, а затем транспортирует к органоидам клетки продукты биосинтеза;
- служит местом образования цистерн аппарата Гольджи (промежуточный ЭПР).

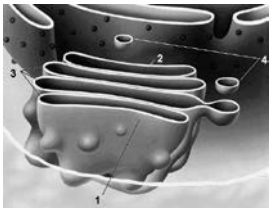


Рис.284. Аппарат Гольджи:

1 — секретирующий полюс; 2 — формирующий полюс; 3 — цистерны аппарата Гольджи; 4 — пузырьки Гольджи.

Аппарат Гольджи

Пластинчатый комплекс, комплекс Гольджи (рис. 284). Одномембранный органоид, обычно расположенный около клеточного ядра (в животных клетках часто вблизи клеточного центра). Представляет собой стопку уплощенных *цистерн* с расширенными краями, с которой связана система мелких одномембранных пузырьков (пузырьки Гольджи). Каждая стопка обычно состоит из 4-6 цистерн. Число стопок Гольджи в клетке колеблется от одной до нескольких сотен.

Пузырьки Гольджи в основном сконцентрированы на стороне, примыкающей к ЭПР, и по периферии стопок. Полагают, что они переносят в аппарат Гольджи белки и липиды, молекулы которых, передвигаясь из цистерны в цистерну, подвергаются химической модификации. Важнейшая функция комплекса Гольджи — выведение из клетки различных секретов (ферментов, гормонов), поэтому он хорошо развит в секреторных клетках. У аппарата Гольджи выделяют две разные стороны:

- *формирующуюся*, связанную с ЭПР, поскольку именно оттуда поступают небольшие пузырьки, несущие в аппарат Гольджи белки и липиды;
- *зрелую*, образующую трубчатый ретикулум (сеть), от которого постоянно отпочковываются пузырьки, несущие белки и липиды в разные компартменты клетки или за ее пределы.

Наружная часть аппарата Гольджи постоянно расходуется в результате отшнуровывания пузырьков, а внутренняя — постепенно формируется за счет деятельности ЭПР.

Функции аппарата Гольджи:

- транспорт и химическая модификация поступающих в него веществ;
- синтез сложных углеводов из простых сахаров;
- образование лизосом.

Лизосомы[18]

Самые мелкие одномембранные органоиды клетки, представляющие собой пузырьки диаметром 0,2-0,8 мкм, содержащие около 40 гидролитических ферментов (протеазы, липазы, нуклеазы, фосфотазы), активных в слабокислой среде (рис. 285). Образование лизосом происходит в аппарате Гольджи, куда из ЭПР поступают синтезированные в нем ферменты. Расщепление веществ с помощью ферментов называют *лизисом*, отсюда и название органоида.

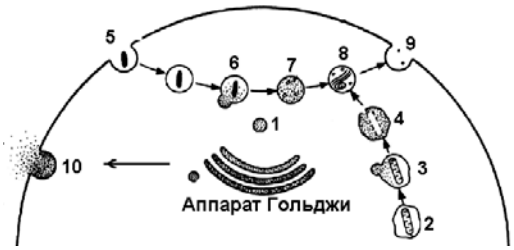


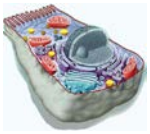
Рис. 285. Лизосомы:

1 — первичная лизосома; 2 — митохондрия, окруженная мембраной; 3 — автофагичнеская вакуоль; 4 — переваривание митохондрии; 5 — эндоцитоз; 6 — образование вторичной вакуоли; 7 — переваривание; 8 — остаточное тельце; 9 — выделение содержимого остаточного тельца путем экзоцитоза; 10 — выделение лизосомных ферментов путем экзоцитоза.

Различают:

- *первичные лизосомы* — лизосомы, отшнуровавшиеся от аппарата Гольджи и содержащие ферменты в неактивной форме;
- *вторичные лизосомы* — лизосомы, образовавшиеся в результате слияния первичных лизосом с пиноцитозными или фагоцитозными вакуолями; в них происходит перева-

тело



ривание и лизис поступивших в клетку веществ (поэтому часто их называют пищеварительными вакуолями):

- Продукты переваривания усваиваются цитоплазмой клетки, но часть материала так и остается непереваренной. Вторичная лизосома, содержащая этот непереваренный материал, называется *остаточным тельцем*. Путем экзоцитоза непереваренные частицы удаляются из клетки.
- Вторичная лизосома, переваривающая отдельные составные части клетки, называется *автофагической вакуолью*. Подлежащие уничтожение части клетки окружаются одинарной мембраной, обычно отделяющейся от гладкого ЭПР, а затем образовавшийся мембранный мешочек сливается с первичной лизосомой, в результате чего и происходит образование автофагической вакуоли.

Иногда с участием лизосом происходит саморазрушение клетки. Этот процесс называют *автолизом*. Обычно это происходит при некоторых процессах дифференцировки (например, замена хрящевой ткани костной, исчезновение хвоста у головастика лягушек).

Функции лизосом:

- участие во внутриклеточном переваривании питательных веществ;
- разрушение структур клетки и ее самой при старении;
- участие в процессах дифференцировки в ходе эмбрионального развития.

Митохондрии[19]

Двумембранные органоиды эукариотической клетки, обеспечивающие организм энергией (рис. 286). Они имеют палочковидную, нитевидную, шаровидную, спиральную, чашевидную и т.д. форму. Длина митохондрий 1,5-10 мкм, диаметр — 0,25-1,00 мкм. Количество митохондрий в клетке колеблется в широких пределах, от 1 до 100 тыс., и зависит от ее метаболической активности. Число митохондрий может увеличиваться путем деления, так как эти органоиды имеют собственную ДНК.

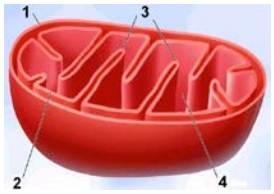


Рис. 286. Митохондрия:

1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — кристы; 4 — матрикс.

Наружная мембрана митохондрий гладкая, внутренняя мембрана образует многочисленные впячивания (гребни) или трубчатые выросты — кристы[20], обладающие строго специфичной проницаемостью и системами активного транспорта. Число крист может колебаться от нескольких десятков до нескольких сотен и даже тысяч, в зависимости от функций клетки.

Они увеличивают поверхность внутренней мембраны, на которой размещаются мультиферментные системы, участвующие в синтезе молекул АТФ.

Внутренняя мембрана содержит белки двух главных типов:

- белки дыхательной цепи;
- ферментный комплекс, называемый АТФ-синтетазой, отвечающий за синтез основного количества АТФ.

Наружная мембрана отделена от внутренней межмембранным пространством.

Внутреннее пространство митохондрий заполнено гомогенным веществом — *матриксом*. В матриксе содержатся кольцевые молекулы митохондриальной ДНК, специфические иРНК, тРНК и рибосомы (прокариотического типа), осуществляющие автономный биосинтез части белков, входящих в состав внутренней мембраны. Но большая часть генов митохондрии перешла в ядро, и синтез многих митохондриальных белков происходит в цитоплазме. Кроме того, содержатся ферменты, образующие молекулы АТФ. Митохондрии способны размножаться путем деления или отшнуровывания мелких фрагментов.

Функции митохондрий:

- кислородное расщепление углеводов, аминокислот, глицерина и жирных кислот с образованием АТФ;
- синтез митохондриальных белков.

Рибосомы

Немембранные органоиды, встречающиеся в клетках всех организмов. Это мелкие органеллы, представленные глобулярными частицами диаметром порядка 20 нм (рис. 287). Рибосомы состоят из двух субъединиц неравного размера — большой и малой, на которые они могут диссоциировать. В состав рибосом входят белки и рибосомальные РНК (рРНК). Молекулы рРНК составляют 50-63% массы рибосомы и образуют ее структурный каркас. Большинство белков специфически связано с определенными участками рРНК. Некоторые белки входят в состав рибосом только во время биосинтеза белка.

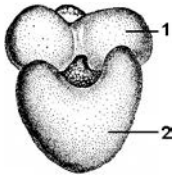
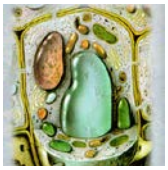


Рис. 287. Рибосома:

1 — малая субъединица; 2 — большая субъединица.

[19] греч. mitos — нить и chondrion — зернышко, крупинка
[20] лат. “криста” — гребень, вырост



Различают два основных типа рибосом: эукариотические (с константами седиментации целой рибосомы — 80S[21], малой субъединицы — 40S, большой — 60S) и прокариотические (соответственно 70S, 30S, 50S). В состав рибосом эукариот входит 4 молекулы рРНК и около 100 молекул белка, прокариот — 3 молекулы рРНК и около 55 молекул белка.

В зависимости от локализации в клетке, различают

- *свободные рибосомы* — рибосомы, находящиеся в цитоплазме, синтезирующие белки для собственных нужд клетки;
- *прикрепленные рибосомы* — рибосомы, связанные большими субъединицами с наружной поверхностью мембран ЭПР, синтезирующие белки, которые поступают в комплекс Гольджи, а затем секретируются клеткой.

Во время биосинтеза белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — *полирибосомы* (*полисомы*). В таких комплексах они связаны друг с другом одной молекулой иРНК.

Рибосомы эукариот образуются в ядрышке. Сначала на ядрышковой ДНК синтезируются рРНК, которые затем покрываются поступающими из цитоплазмы рибосомальными белками, расщепляются до нужных размеров и формируют субъединицы рибосом. Полностью сформированных рибосом в ядре нет. Объединение субъединиц в целую рибосому происходит в цитоплазме, как правило, во время биосинтеза белка.

Цитоскелет

Одной из отличительных особенностей эукариотической клетки является наличие в ее цитоплазме скелетных образований в виде микротрубочек и пучков белковых волокон. Элементы цитоскелета, тесно связанные с наружной цитоплазматической мембраной и ядерной оболочкой, образуют сложные переплетения в цитоплазме.

Цитоскелет образован микротрабекулярной системой, микротрубочками и микрофиламентами.

Цитоскелет определяет форму клетки, участвует в движениях клетки, в делении и перемещениях самой клетки, во внутриклеточном транспорте органоидов и отдельных соединений. Микрофиламенты выполняют также функцию арматуры клетки.

Микротрабекулярная система

Микротрабекулярная система представляет собой сеть из тонких фибрилл — трабекул (перекладин), в точках пересечения или соединения концов которых располагаются рибосомы.

Микротрабекулярная система — динамичная структура: при изменении условий она может распадаться и вновь собираться.

Функции микротрабекулярной решетки:

- служит опорой для клеточных органелл;
- осуществляет связь между отдельными частями клетки;
- направляет внутриклеточный транспорт.

Микротрубочки

Содержатся во всех эукариотических клетках и представляют собой полые неразветвленные цилиндры, диаметр которых не превышает 30 нм, а толщина стенки — 5 нм. В длину они могут достигать нескольких микрометров. Легко распадаются и собираются вновь.

Стенка микротрубочек в основном построена из спирально уложенных субъединиц белка тубулина. Считают, что роль матрицы (организатора микротрубочек) могут играть центриоли, базальные тельца жгутиков и ресничек, центромеры хромосом.

Функции микротрубочек:

- вместе с микротрабекулярной системой выполняют опорную функцию;
- придают клетке определенную форму;
- образуют веретено деления;
- обеспечивают расхождение хромосом к полюсам клетки;
- отвечают за перемещение клеточных органелл;
- принимают участие во внутриклеточном транспорте, секреции, формировании клеточной стенки;
- являются структурным компонентом ресничек, жгутиков, базальных телец и центриолей.

Центриоли[22]

Центриоль представляет собой цилиндр (длиной 0,3 мкм и диаметром 0,1 мкм), стенка которого образована девятью группами из трех слившихся микротрубочек (9 триплетов), соединенных между собой

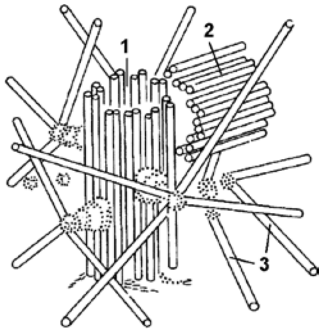
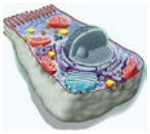


Рис. 288. Клеточный центр: 1. — материнская центриоль; 2 сть — дочерние центриоли; 3 — микротрубочки.

[21] S (сведберг) — единица, характеризующая скорость седиментации (осаждения) в центрифуге. Ч седиментации.

[22] от лат. centrum, греч. kentron — срединная точка, центр и греч. meros — часть, доля



через определенные интервалы поперечными сшивками. Часто центриоли объединены в пары, где они расположены под прямым углом друг к другу. Если центриоль лежит в основании реснички или жгутика, то ее называют *базальным тельцем*.

Почти во всех животных клетках имеется пара центриолей, являющихся срединным элементом *центросомы*, или *клеточного центра* (рис. 288). Перед делением центриоли расходятся к противоположным полюсам и возле каждой из них

возникает дочерняя центриоль. От центриолей, расположенных на разных полюсах клетки, образуются микротрубочки, растущие навстречу друг другу. Они формируют митотическое веретено, способствующее равномерному распределению генетического материала между дочерними клетками, являются центром организации цитоскелета. Часть нитей веретена прикрепляется к хромосомам. В клетках высших растений клеточный центр центриолей не имеет.

Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Они возникают в результате дупликации уже имеющихся. Это происходит при расхождении центриолей. Незрелая центриоль содержит 9 одиночных микротрубочек; по-видимому, каждая микротрубочка является матрицей при сборке триплетов, характерных для зрелой центриоли.

Реснички и жгутики

Это волосовидные образования толщиной около 0,25 мкм, построенные из микротрубочек, у эукариот они покрытыресничек лишь длиной.

Реснички и жгутики — органоиды движения клеток многих типов. Чаще всего реснички и жгутики встречаются у бактерий, некоторых простейших, зооспор и сперматозоидов. Жгутики бактерий имеют иное строение, чем жгутики эукариот.

Реснички и жгутики образованы девятью сдвоенными микротрубочками, образующими стенку цилиндра, покрытого мембраной; в его центре находятся две одиночные микротрубочки. Такая структура типа 9+2 характерна для ресничек и жгутиков почти всех эукариотических организмов, от простейших до человека.

Реснички и жгутики укреплены в цитоплазме базальными тельцами, лежащими в основании этих органоидов. Каждое базальное тельце состоит из девяти троек микротрубочек, в его центре микротрубочек нет.

Микрофиламенты

Микрофиламенты представлены нитями диаметром 6 нм, состоящими из белка актина, близкого к актину мышц. Актин составляет 10-15% общего количества белка клетки. В большинстве животных клеток образуется густая сеть из актиновых филаментов и связанных с ними белков под самой плазматической мембраной. Эта сеть придает поверхностному слою клетки механическую прочность и позволяет клетке изменять свою форму и двигаться.

Помимо актина, в клетке обнаруживаются и нити миозина. Однако количество их значительно меньше. Благодаря взаимодействию актина и миозина происходит сокращение мышц.

Микрофиламенты связаны с движением всей клетки либо ее отдельных структур внутри нее. В некоторых случаях движение обеспечивается только актиновыми филаментами, в других — актином вместе с миозином.

Включения

Включения — временные компоненты цитоплазмы, то возникающие, то исчезающие. Как правило, они содержатся в клетках на определенных этапах жизненного цикла. Специфика включений зависит от специфики соответствующих клеток тканей и органов. Включения встречаются преимущественно в растительных клетках. Они могут возникать в гиалоплазме, различных органеллах, реже в клеточной стенке.

В функциональном отношении включения представляют собой:

- либо временно выведенные из обмена веществ клетки соединения (запасные вещества — крахмальные зерна, липидные капли и отложения белков);
- либо конечные продукты обмена (кристаллы некоторых веществ).

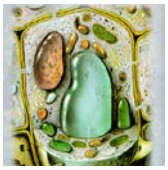
Крахмальные зерна

Это наиболее распространенные включения растительных клеток. Крахмал запасается у растений исключительно в виде крахмальных зерен.

Они образуются только в строме пластид живых клеток. В процессе фотосинтеза в зеленых листьях образуется *ассимиляционный*, или *первичный* крахмал. Ассимиляционный крахмал в листьях не накапливается и, быстро гидролизуясь до сахаров, оттекает в части растения, в которых происходит его накопление. Там он вновь превращается в крахмал, который называют *вторичным.* Вторичный крахмал образуется и непосредственно в клубнях, корневищах, семенах, то есть там, где он откладывается в запас. Тогда его называют *запасным*. Лейкопласты, накапливающие крахмал, называют *амилопластами*[23].

Особенно богаты крахмалом семена, подземные побеги (клубни, луковицы, корневища), паренхима проводящих тканей корней и стеблей древесных растений.

[23] от греч. amilon — крахмал и plastos — вылепленный



Липидные капли

Встречаются практически во всех растительных клетках. Наиболее богаты ими семена и плоды. Жирные масла в виде липидных капель — вторая по значению (после крахмала) форма запасных питательных веществ. Семена некоторых растений (подсолнечник, хлопчатник и т.д.) могут накапливать до 40% масла от массы сухого вещества.

Липидные капли, как правило, накапливаются непосредственно в гиалоплазме. Они представляют собой сферические тела обычно субмикроскопического размера.

Липидные капли могут накапливаться и в лейкопластах, которые называют *элайопластами*.

Белковые включения

Белковые включения образуются в различных органеллах клетки в виде аморфных или кристаллических отложений разнообразной формы и строения. Наиболее часто кристаллы можно встретить в ядре — в нуклеоплазме, иногда в перинуклеарном пространстве, реже в гиалоплазме, строме пластид, в расширениях цистерн ЭПР, матриксе пероксисом и митохондриях. В вакуолях встречаются как кристаллические, так и аморфные белковые включения. В наибольшем количестве кристаллы белка встречаются в запасающих клетках сухих семян в виде так называемых *алейроновых*[24] *зерен* или *белковых телец*.

Запасные белки синтезируются рибосомами во время развития семени и откладываются в вакуоли. При созревании семян, сопровождающемся их обезвоживанием, белковые вакуоли высыхают, и белок кристаллизуется. В результате этого в зрелом сухом семени белковые вакуоли превращаются в белковые тельца (алейроновые зерна).

Кристаллы оксалата кальция

Включения, образующиеся в вакуолях, как правило, клеток листьев или коры. Это либо одиночные кристаллы, либо группы кристаллов разнообразной формы.

Представляют собой конечные продукты жизнедеятельности клеток, образующиеся как приспособление для вывода из обмена веществ излишков кальция.

Кроме оксалата кальция, в клетках могут накапливаться кристаллы карбоната кальция и кремнезема.

36.3. Ядро

Наиболее важный компонент эукариотических клеток. Безъядерная клетка долго не существует. Ядро также не способно к самостоятельному существованию.

Большинство клеток имеет одно ядро, но встречаются и многоядерные клетки (у ряда простейших, в скелетных мышцах позвоночных). Число ядер может достигать нескольких десятков. Некоторые высокоспециализированные клетки утрачивают ядро (эритроциты млекопитающих и клетки ситовидных трубок у покрытосеменных растений).

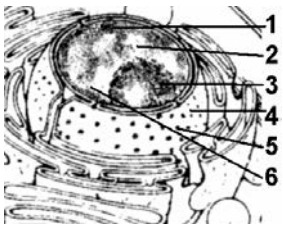


Рис. 289. Ядро:

1 — гетерохроматин; 2 — эухроматин; 3 — ядрышко; 4 — ядерная оболочка; 5 — пора ядерной оболочки; 6 — кариоплазма.

Форма и размер ядер клеток разнообразны. Обычно ядро имеет диаметр от 3 до 10 мкм. Форма в большинстве случаев связана с формой клетки, но часто отличается от нее. Как правило, имеет шаровидную или овальную форму, реже может быть сегментированным, веретеновидным.

Главными функциями ядра являются:

- ▣ хранение генетической информации и передача ее дочерним клеткам в процессе деления;
- ▣ контроль жизнедеятельности клетки путем регуляции синтеза различных белков.

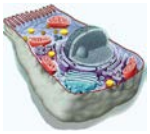
В состав ядра входят (рис. 289):

- ▣ ядерная оболочка;
- ▣ кариоплазма[25] (нуклеоплазма[26], ядерный сок);
- ▣ хроматин[27];
- ▣ ядрышки.

Ядерная оболочка

Ядро отграничено от остальной цитоплазмы ядерной оболочкой, состоящей из двух мембран типичного строения. Между мембранами имеется узкая щель, заполненная полужидким веществом, — *перинуклеарное пространство*. В некоторых местах обе мембраны сливаются друг с другом, образуя ядерные поры, через которые происходит обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Из ядра

[24] от греч. aleuron — мука
[25] греч. karyon — орех, ядро ореха, греч. plasma
[26] лат. nukleus — ядро, греч. plasma
[27] от греч. — chroma, род.падеж chromatos — цвет, краска



в цитоплазму и обратно вещества могут попадать также вследствие отшнуровывания впячиваний и выростов ядерной оболочки.

Несмотря на активный обмен веществ, ядерная оболочка обеспечивает различия в химическом составе ядерного сока и цитоплазмы, что необходимо для нормального функционирования ядерных структур. Наружная ядерная мембрана со стороны, обращенной в цитоплазму, покрыта рибосомами, придающими ей шероховатость, внутренняя мембрана гладкая. Ядерная оболочка — часть мембранной системы клетки. Выросты внешней ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети, образуя единую систему сообщающихся каналов.

Кариоплазма

Кариоплазма — внутреннее содержимое ядра. Представляет собой гелеобразный матрикс, в котором располагаются хроматин и одно или несколько ядрышек. В состав ядерного сока входят различные белки (в том числе ферменты ядра), свободные нуклеотиды, а также продукты жизнедеятельности ядрышка и хроматина.

Ядрышко

Третья характерная для ядра клетки структура — *ядрышко*, представляющее собой округлое плотное тельце, погруженное в ядерный сок. Количество ядрышек зависит от функционального состояния ядра и может колебаться от 1 до 5–7 и более (даже в одной и той же клетке). Ядрышки обнаруживаются только в неделящихся ядрах, во время митоза они исчезают, а после завершения деления возникают вновь. Ядрышко не является самостоятельной структурой ядра. Оно образуется в результате концентрации в определенном участке кариоплазмы участков хромосом, несущих информацию о структуре рРНК. Эти участки хромосом называют *ядрышковыми организаторами*. Они содержат многочисленные копии генов, кодирующих рРНК. Поскольку в ядрышке интенсивно идет процесс синтеза рРНК и формирование субъединиц рибосом, можно говорить, что ядрышко — это скопление рРНК и рибосом на разных этапах формирования.

Хроматин

Хроматином называют глыбки, гранулы и сетевидные структуры ядра, интенсивно окрашивающиеся некоторыми красителями и отличающиеся по форме от ядрышка. Хроматин представляет собой молекулы ДНК, связанные с белками — гистонами. В зависимости от степени спирализации различают:

- *эухроматин* — деспирализованные (раскрученные) участки хроматина, имеющие вид тонких, неразличимых при световой микроскопии нитей, слабо окрашивающихся и генетически активных;
- *гетерохроматин* — спирализованные и уплотненные участки хроматина, имеющие вид глыбок или гранул, интенсивно окрашивающихся и генетически не активных.

Хроматин представляет собой форму существования генетического материала в неделящихся клетках и обеспечивает возможность удвоения и реализации заключенной в нем информации.

В процессе деления клеток ДНК спирализуется и хроматиновые структуры образуют хромосомы.

Хромосомами называются постоянные компоненты ядра клетки, имеющие особую организацию, функциональную и морфологическую специфичность, способные к самовоспроизведению и сохранению свойств на протяжении всего онтогенеза. Хромосомы — плотные, интенсивно окрашивающиеся структуры (отсюда и их название). Впервые они были обнаружены Флемингом (1882) и Страсбургером (1884). Термин “хромосома” предложил Вальдейер в 1888 г.

Функции хромосом:

- хранение наследственной информации;
- использование наследственной информации для создания и поддержания клеточной организации;
- регуляция считывания наследственной информации;
- самоудвоение генетического материала;
- передача генетического материала от материнской клетки к дочерним.

Главными химическими компонентами хромосом являются ДНК (40%) и белки (60%). Основным компонентом хромосом является ДНК, так как в ее молекулах закодирована наследственная информация, белки же выполняют структурную и регуляторную функции.

Различают две основные формы хромосом, приуроченные к определенным фазам и периодам митотического цикла:

- *митотическая*, свойственная периоду митоза и представляющая собой интенсивно окрашенное, плотное тельце;
- *интерфазная*, соответствующая хроматину ядер интерфазных клеток и представляющая собой более или менее рыхло расположенные нитчатые образования и глыбки.

Реорганизация хромосом происходит в процессе спирализации (конденсации) или деспирализации (деконденсации). В неделящихся клетках хромосомы находятся в деконденсированном состоянии, так как только в этом случае может считываться заложенная в них информация. Во время деления клетки спирализацией достигается плотная упаковка наследственного материала, что важно для перемещения хромосом во время митоза.

Общая длина ДНК клетки человека — 2 метра, совокупная же длина всех хромосом клетки — всего лишь 150 мкм.

Все сведения о хромосомах получены при изучении метафазных хромосом. Каждая метафазная хромосома состоит из двух *хроматид*, являющихся дочерними хромосомами (рис. 290). В процессе митоза они разойдутся в дочерние клетки и станут самостоятельными хромосомами. *Хроматиды*— сильно спирализованные идентичные молекулы ДНК, образовавшиеся в результате репликации. Они соединяются между собой в области первичной перетяжки (*центромеры*), к которой прикрепляются нити веретена деления. Фрагменты, на которые первичная перетяжка делит хромосому, называются *плечами*, а концы хромосомы — *теломерами*. Теломеры предохраняют концы хромосом от слипания, способствуя тем самым сохранению целостности хромосом. В зависимости от места положения центромеры различают (рис. 291):

- *метацентрические хромосомы* — равноплечие, то есть плечи приблизительно одинаковой длины;
- *субметацентрические хромосомы* — умеренно неравноплечие, то есть одно плечо короче другого;
- *акроцентрические хромосомы* — резко неравноплечие, то есть одно плечо практически отсутствует.

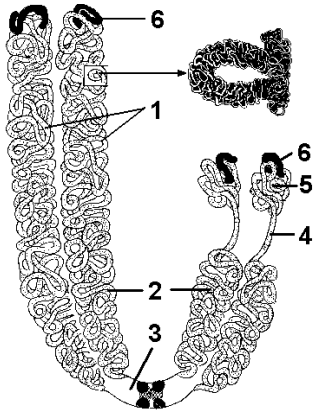


Рис. 290. Строение метафазной хромосомы:

1 — дочерние хроматиды; 2 — плечи; 3 — первичная перетяжка; 4 — вторичная перетяжка; 5 — спутник; 6 — теломеры.



Рис. 291. Типы метафазных хромосом:

1, 2 — метацентрические; 3, 4 — субметацентрические; 5 — акроцентрическая; 6 — спутничная.

Некоторые хромосомы имеют *вторичные перетяжки*, возникающие в участках неполной конденсации хроматина. Они являются *ядрышковыми организаторами*. Иногда вторичная перетяжка очень длинная и отделяет от основного тела хромосомы небольшой участок — *спутник*. Такие хромосомы называют *спутничными*.

Хромосомы обладают индивидуальными особенностями: длиной, положением центромеры, формой.

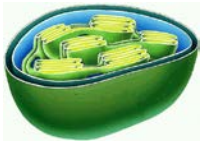
Каждый вид живых организмов имеет в своих клетках определенное и постоянное число хромосом. Хромосомы ядра одной клетки всегда парные. Каждая пара образована хромосомами, имеющими одинаковый размер, форму, положение первичной и вторичной перетяжек. Такие хромосомы называют *гомологичными*. У человека 23 пары гомологичных хромосом. Совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки называется *кариотипом*. Число хромосом в кариотипе всегда четное, так как соматические клетки имеют две одинаковые по форме и размеру хромосомы: одну — отцовскую, другую — материнскую. Хромосомный набор всегда видоспецифичен, то есть, характерен только для данного вида организмов. Если в ядрах клеток хромосомы образуют гомологичные пары, то такой набор хромосом называют *диплоидным* (двойным) и обозначают — 2n. Количество ДНК, соответствующее диплоидному набору хромосом, обозначают 2c. Диплоидный набор хромосом характерен для соматических клеток. В ядрах половых клеток каждая хромосома представлена в единственном числе. Такой набор хромосом называют *гаплоидным* (одинарным) и обозначают — n. У человека диплоидный набор содержит 46 хромосом, а гаплоидный — 23.

Глава 37. Обмен веществ

37.1. Общая характеристика

Важнейшее свойство живых организмов — *обмен веществ*. Любой живой организм — *открытая система*, которая потребляет из окружающей среды различные вещества и использует их в качестве строительного материала, или как источник энергии и выделяет в окружающую среду продукты жизнедеятельности и энергию.

Совокупность реакций обмена веществ, протекающих в организме, называется *метаболизмом*, состоящим из взаимосвязанных реакций *ассимиляции* (пластического обмена, анаболизма) и реакций *диссимиляции* (энергетического обмена, катаболизма). Ассимиляция — совокупность реакций *биосинтеза*, протекающих в клетке, диссимиляция — совокупность реакций *распада и окисления* высокомолекулярных веществ, идущих с выделением энергии. Эти две группы реакций *взаимосвязаны*, реакции биосинтеза невозможны без энергии, которая



выделяется в реакциях энергетического обмена, реакции диссимиляции не идут без ферментов, образующихся в реакциях пластического обмена.

Для поддержания различных процессов жизнедеятельности, например: для движения, для биосинтеза различных органических соединений; для поглощения веществ — организму необходима энергия. Одна группа организмов (фотоавтотрофы) использует *солнечную энергию*, вторая группа (хемоавтотрофы) использует энергию, выделяющуюся при окислении *неорганических веществ,* третья группа организмов (хемогетеротрофы) окисляет *органические вещества* и использует выделяющуюся при этом энергию. Если организмы в зависимости от условий ведут себя как авто– либо как гетеротрофы, то их называют *миксотрофами*.

Метаболизм авто– и гетеротрофов различается. В качестве источника углерода автотрофы используют неорганические вещества (CO_2), а гетеротрофы — органические. Различны и источники энергии: у автотрофов — энергия солнечного света или энергия, выделяющаяся при окислении неорганических соединений, у гетеротрофов — энергия окисления органических веществ.

Важнейшими реакциями пластического обмена являются реакции *биосинтеза белков* и реакции *фотосинтеза*, реакции энергетического обмена рассмотрим на примере *окисления углеводов*.

37.2. Биосинтез белков, код ДНК, транскрипция

В каждой клетке синтезируется несколько тысяч различных белковых молекул. Белки недолговечны, время их существования ограничено, после чего они разрушаются. Способность синтезировать строго определенные белки закреплена наследственно, информация о последовательности аминокислот в белковой молекуле закодирована в виде последовательности нуклеотидов в ДНК.

В *геноме* человека менее 100 000 генов, которые находятся в 23 хромосомах. Одна хромосома содержит несколько тысяч генов, которые располагаются в линейном порядке в определенных участках хромосомы — *локусах*.

Ген — участок молекулы ДНК, кодирующий первичную последовательность аминокислот в полипептиде или последовательность нуклеотидов в молекулах транспортных и рибосомальных РНК.

Итак, последовательность нуклеотидов каким-то образом кодирует последовательность аминокислот. Все многообразие белков образовано из 20 различных аминокислот, а нуклеотидов в составе ДНК — 4 вида. Если предположить, что один нуклеотид кодирует одну аминокислоту, то 4 нуклеотидами можно закодировать 4 аминокислоты, если 2 нуклеотида кодируют одну аминокислоту, то количество кодируемых кислот возрастает до 4^2 — 16. Значит, код ДНК должен быть триплетным. Было доказано, что именно три нуклеотида кодируют одну аминокислоту, в этом случае можно будет закодировать 4^3 — 64 аминокислоты. А так как аминокислот всего 20, то некоторые аминокислоты должны кодироваться несколькими триплетами.

В настоящее время известны следующие свойства генетического кода:

1. *Триплетность*: каждая аминокислота кодируется триплетом нуклеотидов.
2. *Однозначность*: кодовый триплет, кодон, соответствует только одной аминокислоте.
3. *Вырожденность* (избыточность): одну аминокислоту могут кодировать несколько (до шести) кодонов.
4. *Универсальность*: генетический код одинаков, одинаковые аминокислоты кодируются одними и теми же триплетами нуклеотидов у всех организмов Земли.
5. *Неперекрываемость*: последовательность нуклеотидов имеет рамку считывания по 3 нуклеотида, один и тот же нуклеотид не может быть в составе двух триплетов. (Жил был кот тих был сер мил мне тот кот);
6. Из 64 кодовых триплетов 61 кодон — *кодирующие,* кодируют аминокислоты, а 3 — бессмысленные, не кодируют аминокислоты, *терминирующие* синтез полипептида при работе рибосомы (УАА, УГА, УАГ). Кроме того, есть кодон — *инициатор* (метиониновый), с которого начинается синтез любого полипептида.

Таблица 7.

Генетический код

Первое Основание	Второе основание				Третье основание
	У(А)	Ц(Г)	А(Т)	Г(Ц)	
У(А)	Фен Фен Лей Лей	Сер Сер Сер Сер	Тир Тир – –	Цис Цис – Три	У(А) Ц(Г) А(Т) Г(Ц)
Ц(Г)	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)

Первый нуклеотид в триплете — один из четырех левого вертикального ряда, второй — один из верхнего горизонтального ряда, третий — из правого вертикального.

В начале 50 гг. Ф. Крик сформулировал центральную догму молекулярной биологии:

ДНК→РНК→белок.

Информация о белке находится на ДНК, на матрице ДНК синтезируется иРНК, которая является матрицей для синтеза белковой молекулы. Матричный синтез позволяет очень точно и быстро синтезировать макромолекулы полимеров, состоящие из огромного количества мономеров. С реакциями матричного синтеза мы встречались при удвоении молекулы ДНК, синтез иРНК (*транскрипция*) и синтез молекулы белка на иРНК (*трансляция*) — также реакции матричного синтеза.

Транскрипция. В соответствии с принятыми соглашениями, начало гена на схемах изображают слева (рис. 292). У некодирующей цепи молекулы ДНК левый конец 5', правый 3'; у кодирующей, матричной, с которой идет транскрипция — противоположное направление. Фермент, отвечающий за синтез иРНК, *РНК-полимераза*, присоединяется к *промотору*, который находится на 3'-конце матричной цепи ДНК и движется всегда от 3' к 5' концу. Промотор — определенная последовательность нуклеотидов, к которой может присоединиться фермент РНК-полимераза. Необходим для того, чтобы синтез иРНК был начат строго в начале гена. Из свободных *рибонуклеозидтрифосфатов* (АТФ, УТФ, ГТФ, ЦТФ), комплементарных нуклеотидам ДНК, РНК-полимераза образует иРНК.

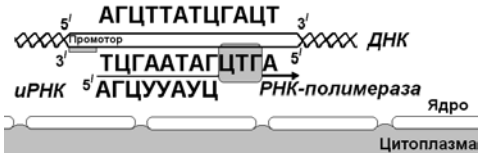


Рис. 292. Транскрипция, схема образования иРНК на матрице ДНК.

Энергия для синтеза иРНК содержится в макроэргических связях рибонуклеозидтрифосфатов. Период полураспада мРНК исчисляется часами и даже сутками, т.е. они стабильны.

Транскрипция и трансляция разобщены в пространстве и во времени, транскрипция протекает в ядре и в одно время, трансляция происходит в цитоплазме и совсем в другое время. Для транскрипции необходимы: 1 — кодирующая цепь ДНК, матрица; 2 — ферменты, один из них РНК-полимераза; 3 — рибонуклеозидтрифосфаты.

37.3. Трансляция

Трансляция — процесс образования полипептидной цепи на матрице иРНК, или преобразование информации, закодированной в виде последовательности нуклеотидов иРНК, в последовательность аминокислот в полипептиде. Синтез белковых молекул происходит в цитоплазме или на шероховатой эндоплазматической сети. В цитоплазме синтезируются белки для собственных нужд клетки, белки, синтезируемые на ЭПС, транспортируются по ее каналам в комплекс Гольджи и выводятся из клетки.

Для транспорта аминокислот к рибосомам используются *транспортные РНК*, тРНК. В клетке их более 30 видов, длина тРНК от 76 до 85 нуклеотидных остатков, они имеют *третичную* структуру за счет спаривания комплементарных нуклеотидов и по форме напоминают лист клевера. В тРНК различают *антикодоновую петлю* и *акцепторный участок*. На верхушке антикодоновой петли каждая тРНК имеет *антикодон*, комплементарный кодовому триплету определенной аминокислоты, а акцепторный участок на 3'-конце способен с помощью фермента *аминоацил-тРНК-синтетазы* присоединить именно эту аминокислоту (с затратой АТФ). Таким образом, у каждой аминокислоты есть *свои тРНК* и *свои ферменты*, присоединяющие аминокислоту к тРНК.

Двадцать видов аминокислот кодируются 61 кодовым триплетом, теоретически может иметься 61 вид тРНК с соответствующими антикодонами, то есть у одной аминокислоты может быть несколько тРНК. Установлено существование нескольких тРНК, способных связываться с одним и тем же кодоном (последний нуклеотид в антикодоне не всегда важен). Обнаружено всего более 30 различных тРНК (рис. 293).

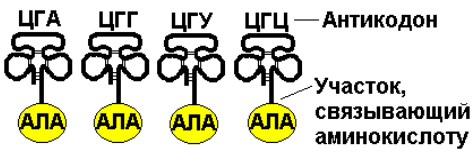
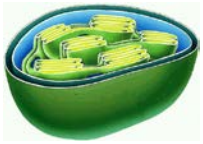


Рис. 293. Аланиновые тРНК, чьи антикодоны комплементарны кодовым триплетам ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА, ГЦГ.



Органоиды, отвечающие за синтез белков в клетке — *рибосомы*. У эукариот рибосомы находятся в некоторых органоидах — митохондриях и пластидах (70-S рибосомы) и в цитоплазме: в свободном виде и на мембранах эндоплазматической сети (80-S рибосомы). Малая субчастица рибосомы отвечает за *генетические, декодирующие функции*; большая — за *биохимические, ферментативные*.

В малой субъединице рибосомы различают функциональный центр (ФЦР) с двумя участками — *пептидильным* (Р-участок) и *аминоацильным* (А-участок). В ФЦР может находиться шесть нуклеотидов иРНК, три в пептидильном и три в аминоацильном участках.

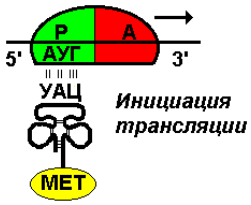


Рис. 294. Инициация трансляции.

Синтез белка начинается с того момента, когда к 5'-концу иРНК присоединяется малая субъединица рибосомы, в Р-участок которой заходит *метиониновая* тРНК с аминокислотой метионин (рис. 294). Любая полипептидная цепь на N-конце сначала имеет *метионин*, который в дальнейшем чаще всего отщепляется. Синтез полипептида идет от N-конца к С-концу, то есть пептидная связь образуется между карбоксильной группой первой и аминогруппой второй аминокислоты.

Затем происходит присоединение большой субчастицы рибосомы и в А-участок поступает вторая тРНК, чей антикодон комплементарно спаривается с кодоном иРНК, находящимся в А-участке.

Пептидилтрансферазный центр большой субчастицы катализирует образование пептидной связи между метионином и второй аминокислотой. Отдельного фермента, катализирующего образование пептидных связей, не существует. Энергия для образования пептидной связи поставляется за счет гидролиза ГТФ (рис. 295).

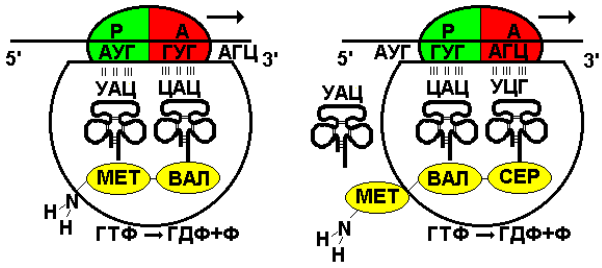


Рис. 295. Этапы трансляции.

Как только образовалась пептидная связь, метиониновая тРНК отсоединяется от метионина, а рибосома передвигается на следующий кодовый триплет иРНК, который оказывается в А-участке рибосомы, а метиониновая тРНК выталкивается в цитоплазму. На один цикл расходуется 2 молекулы ГТФ. Затем все повторяется, образуется пептидная связь между второй и третьей аминокислотами.

Трансляция идет до тех пор, пока в А-участок не попадает *стоп-кодон* (УАА, УАГ или УГА), с которым связывается особый белковый фактор освобождения, белковая цепь отделяется от тРНК и покидает рибосому. Происходит диссоциация, разъединение субчастиц рибосомы.

Многие белки синтезируются в виде предшественников, содержащих ЛП — *лидерную последовательность* (15 — 25 аминокислотных остатков на N-конце, «паспорт белка»). ЛП определяют места назначения белков, "направление" белка (в ядро, в митохондрию, в пластиды, в комплекс Гольджи). Затем протеолитические ферменты отщепляют ЛП.

Скорость передвижения рибосомы по иРНК — 5–6 триплетов в секунду, на синтез белковой молекулы, состоящей из сотен аминокислотных остатков, клетке требуется несколько минут. Первым белком, синтезированным искусственно, был инсулин, состоящий из 51 аминокислотного остатка. Потребовалось провести 5000 операций, в работе принимали участие 10 человек в течение трех лет.

Таким образом, для трансляции необходимы: 1 — иРНК, кодирующая последовательность аминокислот в полипептиде; 2 — рибосомы, декодирующие иРНК и образующие полипептид; 3 — тРНК, транспортирующие аминокислоты в рибосомы; 4 — энергия в форме АТФ и ГТФ для присоединения аминокислот к рибосоме и для работы рибосомы; 5 — аминокислоты, строительный материал; 6 — ферменты (аминоацил-тРНК-синтетазы и др.).

37.4. Фотосинтез, хемосинтез

Растения относятся к *фотоавтотрофным* организмам, способным к синтезу органических веществ за счет энергии солнечного света. Фотосинтез — процесс образования органических веществ из углекислого газа и воды за счет энергии света, при этом выделяется кислород.

$$6CO_2 + 6H_2O + Q \text{ света} = C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Главным органом фотосинтеза является лист, в клетках которого имеются специализированные органоиды, ответственные за фотосинтез — хлоропласты.

В хлоропластах находятся фотосинтетические пигменты: *хлорофилл а* — у всех фотосинтезирующих растений и синезеленых (формы 670, 680, 690, 700); *хлорофилл b* — вспомогательный пигмент; *хлорофилл с* — у бурых водорослей вместо хлорофилла *b*. Поглощают в основном синие и красные лучи, отражают зеленые — отсюда и зеленая окраска растений.

Кроме хлорофиллов в мембранах тилакоидов имеются сопровождающие пигменты фотосинтеза — *каротиноиды* — желтые, оранжевые или красные. (Поглощают сине-зеленые лучи).

Свет с длиной волны меньше 290 нм, жесткий ультрафиолет (ЖУФ) отражается озоновым экраном, значительная часть инфракрасных волн поглощается водяными парами и углекислотой атмосферы (рис. 296). Энергия фотона всегда обратно пропорциональна длине волны, фотоны фиолетового света несут почти вдвое больше энергии, чем фотоны красного света.

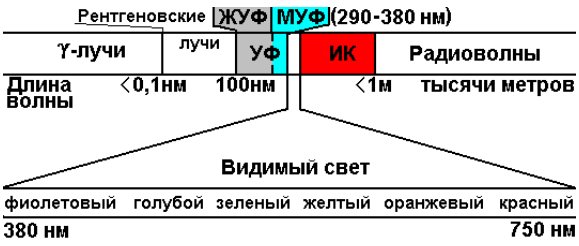


Рис. 296. Длины волн солнечного излучения

В процессе фотосинтеза различают две фазы: *световую* и *темновую*. *Световая фаза* происходит только на свету в *мембранах тилакоидов*. Тилакоид представляет собой уплощенный мешочек, образованный мембранами, содержащими молекулы хлорофилла, белки цепи переноса электронов и особые ферменты — АТФ-синтетазы.

Молекулы хлорофилла в мембранах тилакоидов организованы в *фотосистемы*, содержащие около 300 молекул. Более древняя фотосистема появилась у фотосинтезирующих бактерий — *фотосистема-1*, она способна отбирать электроны и протоны у сероводорода, при этом не происходит выделения O_2:

$$CO_2 + 2H_2S + \text{световая энергия} \rightarrow (CH_2O) + H_2O + 2S$$

У сине-зеленых водорослей, а затем у всех настоящих растений, кроме фотосистемы-1, появляется *фотосистема-2*, способная разлагать воду с выделением O_2, способная отбирать электроны у водорода воды:

$$CO_2 + 2H_2O + \text{световая энергия} \rightarrow (CH_2O) + H_2O + O_2$$

Под действием энергии кванта света электроны хлорофилла возбуждаются, покидают молекулу и попадают на внешнюю сторону мембраны тилакоида, которая в итоге заряжается отрицательно. Окисленные молекулы хлорофилла восстанавливаются, разлагая воду — отбирая электроны у водорода воды с помощью особого фермента, связанного с фотосистемой-2. Кислород при этом удаляется во внешнюю среду, а протоны накапливаются в полости тилакоида, так называемом «протонном резервуаре».

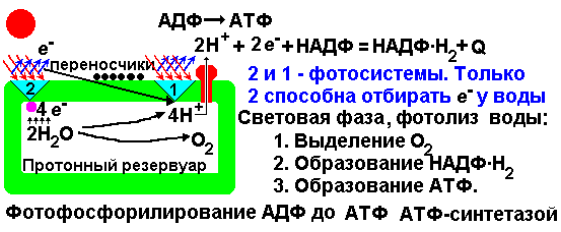
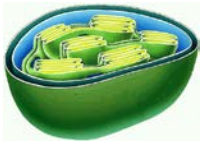


Рис. 297. Фотолиз воды в световую фазу фотосинтеза в тилакоиде.



Когда разность потенциалов между наружной и внутренней сторонами мембраны тилакоида достигает 200 мВ, срабатывает фермент АТФ-синтетаза, протоны проталкиваются через его канал и происходит фосфорилирование АДФ до АТФ, а атомарный водород идет на восстановление специфического переносчика $НАДФ^+$ (никотинамидадениндинуклеотидфосфата) до $НАДФ \cdot H_2$ (рис. 297).

Таким образом, в световую фазу происходит фотолиз воды, который сопровождается тремя важнейшими процессами: 1 — образованием кислорода; 2 — образованием АТФ; 3 — образованием $НАДФ \cdot H_2$.

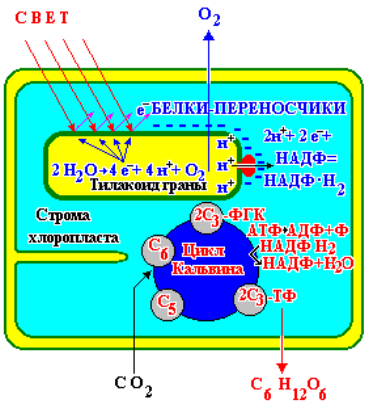


Рис. 298. Фотосинтез

Темновая фаза протекает в другое время и в другом месте — в строме хлоропласта. Для ее реакций не нужна энергия света. Происходит фиксация углекислого газа, содержащегося в воздухе, причем акцептором углекислого газа является пятиуглеродный сахар рибулозобисфосфат (рис. 298).

Мелвин Кальвин, лауреат Нобелевской премии, показал, как происходит образование углеводов в темновую фазу фотосинтеза. Фермент РиБФ-карбоксилаза (самый распространенный в мире фермент) катализирует реакцию карбоксилирования рибулозобисфосфата с образованием 6-углеродного соединения. Затем происходит цикл реакций, в которых через ряд промежуточных продуктов происходит образование глюкозы и регенерация рибулозобисфосфата. В этих реакциях используется энергия АТФ и $НАДФ \cdot H_2$, образованных в световую фазу, цикл этих реакций получил название "*цикл Кальвина*".

$$6CO_2 + 24H + АТФ \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6H_2O$$

Кроме глюкозы, в процессе фотосинтеза образуются другие мономеры сложных органических соединений — аминокислоты, глицерин и жирные кислоты, нуклеотиды.

Благодаря фотосинтезу, ежегодно из атмосферы поглощаются миллиарды тонн углекислого газа, выделяются миллиарды тонн кислорода, фотосинтез является основным источником образования органических веществ. Из кислорода образуется озоновый слой, защищающий живые организмы от коротковолновой ультрафиолетовой радиации.

При фотосинтезе зеленый лист использует лишь около 1% падающей на него солнечной энергии, продуктивность составляет около 1 г органического вещества на 1 $м.^2$ поверхности в час.

Кроме процесса фотосинтеза, в листьях протекает и противоположный процесс — дыхание, при котором поглощается кислород и выделяется углекислый газ. Но при фотосинтезе выделяется кислорода в 20 — 30 раз больше, чем поглощается при дыхании.

Кроме фотоавтотрофных организмов, существует группа *хемоавтотрофных* организмов, использующих неорганический источник углерода и энергию окисления неорганических соединений. К ним относятся: нитрифицирующие бактерии, окисляющие аммиак нитратов (*Nitrosomonas*): $NH_3 \rightarrow HNO_2 \rightarrow HNO_3$; железобактерии, окисляющие закисное железо в окисное: $Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$; серобактерии, окисляющие сероводород до серы или до серной кислоты: $H_2S + {}^1/_2O_2 \rightarrow S + H_2O$; $H_2S + 2O_2 \rightarrow H_2SO_4$.

37.5. Энергетический обмен

Органические вещества пищи являются основным источником не только *материи*, но и *энергии* для жизнедеятельности клеток организма. При образовании сложных органических молекул была затрачена энергия, потенциально она находится в форме образованных химических связей. В результате реакций энергетического обмена происходит окисление сложных молекул до более простых и разрушение химических связей, при этом происходит высвобождение энергии.

Биологическое окисление в клетках происходит *с участием O_2:*

$$A + O_2 \rightarrow AO_2$$

и без его участия, *за счет переноса атомов водорода или электронов* от одного вещества к другому:

$$AH_2 + B \rightarrow A + BH_2,$$

где вещество А окисляется за счет вещества В;

$$Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+} + e^-,$$

где двухвалентное железо окисляется до трехвалентного.

Процесс энергетического обмена можно разделить на три этапа: на первом этапе происходит пищеварение, то есть сложные органические молекулы расщепляются до мономеров, на втором происходит бескислородное окисление этих мономеров — гликолиз, и на последнем этапе происходит окисление с участием кислорода в митохондриях.

Подготовительный этап. Под действием ферментов пищеварительного тракта или ферментов лизосом белковые молекулы расщепляются до аминокислот, жиры — до глицерина и карбоновых кислот, углеводы — до глюкозы, нуклеиновые кислоты — до нуклеотидов. Вся энергия при этом рассеивается в виде тепла.

Гликолиз, или бескислородное окисление. Окисление глюкозы в клетках без участия кислорода происходит путем дегидрирования, акцептором Н служит кофермент НАД$^+$. Реакции протекают в *цитоплазме*, глюкоза с помощью 10 ферментативных реакций превращается в 2 молекулы ПВК — пировиноградной кислоты и образуется восстановленная форма переносчика водорода НАД·H_2 никотинамидаденин-динуклеотида. При этом образуется 200 кДж энергии, 120 рассеивается в форме тепла, 80 кДж запасается в форме 2 моль АТФ:

$$C_6H_{12}O_6 + 2АДФ + 2H_3PO_4 + 2НАД^+ \rightarrow$$
$$2\ C_3H_4O_3 + 2АТФ + 2H_2O + 2НАД\cdot H_2$$

Дальнейшая судьба ПВК зависит от присутствия O_2 в клетке, если O_2 нет, происходит *анаэробное дыхание*, причем у дрожжей и растений происходит *спиртовое брожение*, при котором сначала происходит образование уксусного альдегида, а затем этилового спирта:

$$I.\ C_3H_4O_3 \rightarrow CO_2 + CH_3COH\ (уксусный\ альдегид)$$
$$II.\ CH_3COH + НАД\cdot H_2 \rightarrow C_2H_5OH + НАД^+$$

У животных и некоторых бактерий при недостатке O_2 происходит *молочнокислое брожение* с образованием молочной кислоты:

$$C_3H_4O_3 + НАД\cdot H_2 \rightarrow C_3H_6O_3 + НАД^+$$

Третий этап энергетического обмена — *кислородное окисление*, или *дыхание*, происходит в митохондриях. Пировиноградная кислота проникает в митохондрии, происходит ее *дегидрирование* (отщепление водорода) и *декарбоксилирование* (отщепление углекислого газа) с образованием двухуглеродной ацетильной группы, которая вступает в цикл реакций, получивших название реакций цикла Кребса (рис. 299). Здесь происходит дальнейшее окисление, связанное с дегидрированием и декарбоксилированием. В результате на каждую разрушенную моль ПВК из митохондрии удаляется 3 моль CO_2, образуется 5 пар атомов водорода, связанных с переносчиками (4 $НАДН_2$, $ФАДН_2$), а также моль АТФ.

Суммарная реакция гликолиза и разрушения ПВК в митохондриях до водорода и углекислого газа выглядит следующим образом:

$$C_6H_{12}O_6 + 6H_2O \rightarrow 6CO_2 + 4АТФ + 12H_2$$

2АТФ образуются при гликолизе, две — в цикле Кребса; 2 пары атомов (2НАД·H_2)образовались при гликолизе, 10 пар — в цикле Кребса.

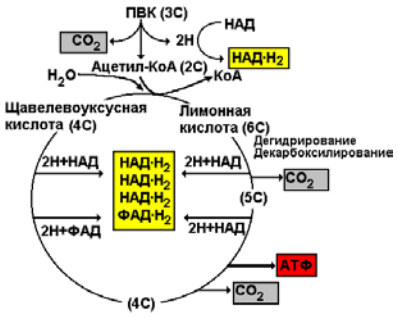
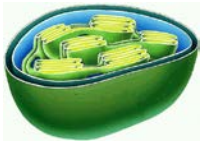


Рис.299. Цикл Кребса.

Последним этапом является окисление пар атомов водорода с участием O_2 до H_2O с одновременным фосфорилированием АДФ до АТФ. Этот процесс происходит на внутренней мембране митохондрий. Водород передается по трем большим ферментным комплексам дыхательной цепи (флавопротеин, кофермент Q, цитохромы), расположенным во внутренней мембране митохондрий. У водорода отбираются электроны, а протоны закачиваются в межмембранное пространство митохондрий, в «протонный резервуар». Внутренняя мембрана непроницаема для ионов водорода. Электроны передаются по ферментам дыхательной цепи на *цитохромоксидазу*. Когда разность потенциалов на внешней и внутренней стороне внутренней мембраны достигает 200 мВ, протоны ($12H_2$) проходят через канал фермента АТФ-синтетазы и с помощью цитохромоксидазы происходит



восстановление кислорода до воды ($12H_2O$) с выделением энергии, часть которой (55%) запасается в форме 34АТФ (рис. 300).

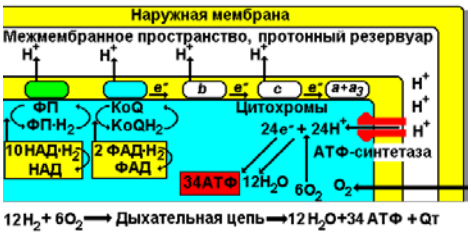


Рис. 300. Дыхательная цепь и АТФ-синтетаза.

Суммарная реакция энергетического обмена выглядит так:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 38АТФ + Qт$$

Если внутренняя мембрана повреждена, то окисление $НАДН_2$ продолжается, но не работает АТФ-синтетаза и образования АТФ не происходит, вся энергия выделяется в форме тепла.

Глава 38. Размножение и развитие

Размножение — свойство организмов воспроизводить себе подобных. Благодаря размножению обеспечивается непрерывность и преемственность жизни: виды и жизнь как таковая сохраняются во времени.

Процессы размножения наблюдаются и на клеточном, и даже молекулярном уровнях. Размножение клеток лежит в основе таких процессов, как рост, развитие, регенерация тканей и органов. На уровне клетки к размножению способны некоторые органоиды. Например, увеличение числа митохондрий и хлоропластов в клетках может осуществляться путем деления, то есть размножения. Наконец, именно благодаря способности ДНК к размножению (самоудвоению) возможна передача наследственной информации от поколения к поколению.

Главным признаком размножения является увеличение числа молекул, органов, клеток, особей. Формы размножения сложны и разнообразны, но все их можно свести к двум основным способам размножения — половому и бесполому.

38.1. Бесполое размножение

Бесполое размножение широко распространено в природе. Его можно наблюдать во многих группах организмов. Наиболее распространено оно у одноклеточных, но часто встречается и у многоклеточных. Бесполое размножение не характерно только для первичнополостных червей и моллюсков и как исключение встречается у членистоногих и позвоночных.

Для бесполого размножения характерны следующие особенности:

- в размножении принимает участие только одна особь;
- осуществляется без участия половых клеток;
- в основе размножения лежит митоз;
- потомки идентичны и являются точными генетическими копиями материнской особи.

В зависимости от количества клеток, принимающих участие в размножении, различают:

- размножение, при котором особи развиваются из одной клетки;
- размножение, при котором потомство развивается из некоторого числа способных к делению клеток материнской особи.

Деление

Наиболее древняя и самая простая форма бесполого размножения. Размножение путем деления клетки характерно для одноклеточных организмов. Различают два основных способа деления (рис. 301):

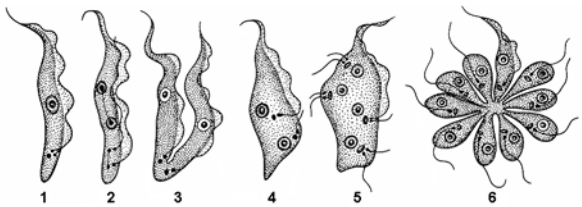


Рис. 301. Размножение трипаносом путем деления:
1-3 — бинарное деление; 4-6 — множественное деление (шизогония).

- *бинарное деление* — деление, при котором образуются две равноценные дочерние клетки (амеба);
- *множественное деление*, или *шизогония* — деление, при котором материнская клетка распадается на большое количество более или менее одинаковых дочерних клеток (малярийный плазмодий); множественное деление подразделяют на

две фазы:

- фазу ядерного деления;
- фазу цитоплазматического деления.

Спорулляция Размножение посредством спор — специализированных клеток грибов и растений. Как правило, образование спор происходит в *спорангиях* — одноклеточных или многоклеточных структурах. Если споры имеют жгутик и подвижны, то их называют *зооспорами* (хламидомонада).

Почкование Способ размножения, при котором на материнской особи происходит образование выроста — почки, из которого развивается новая особь (рис. 302). Причем, дочерняя особь может либо отделиться от материнской и перейти к самостоятельному образу жизни (гидра), либо остается прикрепленной к ней, тогда происходит образование колонии (коралл).



Рис. 302. Почкование гидры.

Фрагментация *Фрагментация* — разделение особи на две или несколько частей, каждая из которых развивается в новую особь (рис. 303). Этот способ размножения наблюдается и у растений (спирогира), и у животных (кольчатые черви). В основе фрагментации лежит свойство *регенерации* — способности некоторых живых существ восстанавливать утраченные органы или части тела.



Рис. 303. Фрагментация у кольчатых червей.

Вегетативное размножение

Форма бесполого размножения, характерная для многих групп растений. При вегетативном размножении новая особь развивается либо из части материнской, либо из особых структур (луковица, клубень и т.д.), специально предназначенных для вегетативного размножения (рис. 304).



Рис. 304. Вегетативное размножение земляники.

Полиэмбриония Представляет собой размножение во время эмбрионального развития, при котором из одной зиготы развивается несколько зародышей — близнецов (однояйцевые близнецы у человека). Потомство всегда одного пола.

38.2. Половое размножение

В основе полового размножения лежит половой процесс, который связан с образованием большого количества специализированных клеток — гамет (половых клеток) и их последующего слияния. Сливаясь, гаметы образуют зиготы. Это приводит к уменьшению числа исходных клеток. Из зигот развиваются новые организмы, объединяющие в себе наследственную информацию родительских форм. Половое размножение характерно для большинства живых организмов.

Для полого размножения характерны следующие особенности:

- в размножении принимает участие две особи — мужская и женская;
- осуществляется с помощью специализированных клеток — половых;
- в основе размножения лежит мейоз;
- потомки (за исключением однояйцевых близнецов) генетически отличны друг от друга и от родительских особей.

Как правило, яйцеклетки и сперматозоиды вырабатываются разными организмами. Такие организмы называются *раздельнополыми*. Если же один и тот же организм способен продуцировать и женские, и мужские гаметы, то его называют *гермафродитом* (ленточные черви, сосальщики). Но и в этом случае зигота образуется, чаще всего, в результате слияния гамет разных организмов (перекрестное оплодотворение).

38.3. Деление клеток

В основе передачи наследственной информации, размножения, развития, регенерации лежит деление клеток. Клетка как таковая существует только в промежутке между делениями.

Жизненный (клеточный цикл) Период существования клетки от момента ее образования путем деления материнской клетки (включая само деление) до собственного деления или смерти называют *жизненным (клеточным) циклом* (р

В жизненном цикле клетки различают несколько фаз:

- *Фаза деления.* Соответствует митотическому делению.
- *Фаза роста.* Вслед за делением клетка начинает расти, увеличив х размеров.

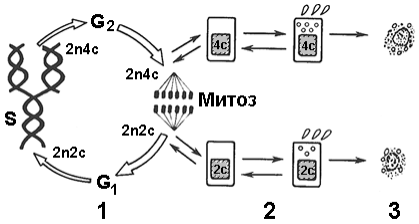


Рис. 305. Жизненный цикл клетки многоклеточного организма:

1 — митотический цикл; 2 — переход в дифференцированное состояние; 3 — гибель.

- *Фаза покоя.* Период, во время которого дальнейшая судьба клетки не определена: она может начать подготовку к делению или встать на путь специализации.
- *Фаза дифференциации (специализации).* Наступает после окончания фазы роста. В это время клетка приобретает определенные структурные и функциональные особенности.
- *Фаза зрелости.* Период функционирования клетки, выполнения тех или иных функций в зависимости от специализации.
- *Фаза старения.* Период, характеризующийся ослаблением жизненных функций клетки и заканчивающийся ее делением или гибелью.

Продолжительность жизненного цикла и количество составляющих его фаз у клеток различны. Так, клетки нервной ткани после завершения эмбрионального периода перестают делиться и функционируют на протяжении всей жизни организма, а затем погибают. Клетки же зародыша на стадии дробления, завершив одно деление, сразу же приступают к следующему, минуя все остальные фазы.

Существует два способа деления клеток:

- *митоз* — непрямое деление;
- *мейоз* — деление, характерное для фазы созревания половых клеток.

Митоз

Митоз[28] — непрямое деление соматических клеток, представляющее собой непрерывный процесс, в результате которого сначала происходит удвоение, а затем равномерное распределение наследственного материала между дочерними клетками.

Биологическое значение митоза:

- В результате митоза образуется две клетки, каждая из которых содержит столько же хромосом, сколько их было в материнской. Хромосомы дочерних клеток происходят от материнских хромосом путем точной репликации ДНК, поэтому их гены содержат совершенно одинаковую наследственную информацию. Дочерние клетки генетически идентичны родительской. Таким образом, митоз обеспечивает точную передачу наследственной информации от родительской клетки к дочерним.
- В результате митозов число клеток в организме увеличивается, что представляет собой один из главных механизмов роста.
- Многие виды растений и животных размножаются бесполым путем при помощи одного лишь митотического деления клеток, таким образом, митоз лежит в основе вегетативного размножения.
- Митоз обеспечивает регенерацию утраченных частей и замещение клеток, происходящее в той или иной степени у всех многоклеточных организмов.

Митотическое деление клетки находится под генетическим контролем. Митоз представляет собой центральное событие митотического цикла клетки.

Митотический цикл

Митотический цикл — комплекс взаимосвязанных и детерминированных хронологически событий, происходящих в процессе подготовки клетки к делению и на протяжении самого деления.

Длительность митотического цикла у разных организмов сильно варьирует. Самые короткие митотические циклы характерны для дробящихся яиц некоторых животных (например, у золотой рыбки первые деления дробления совершаются через 20 минут). Наиболее распространены митотические циклы длительностью 18-20 ч. Встречаются циклы продолжительностью несколько суток. Даже в пределах одного организма наблюдаются различия в продолжительности митотического цикла: клетки эпителия двенадцатиперстной кишки мыши делятся каждые 11 часов, тощей кишки — 19 часов, в роговице глаза — через 3 суток.

Факторы, побуждающие клетку к митозу, точно не известны. Полагают, что основную роль играет соотношение объемов ядра и цитоплазмы (*ядерно-цитоплазматическое соотношение*). По некоторым данным, отмирающие клетки продуцируют вещества, способные стимулировать деление клетки. По двум главным событиям митотического цикла в нем выделяют:

- *интерфазу*;
- *митотическое деление.*

Новые клетки появляются в ходе двух последовательных процессов:

- *митоза* — непрямого деления, который приводит к удвоению ядра;
- *цитокинеза* — разделения цитоплазмы, при котором образуется две дочерних клетки, содержащих по одному дочернему ядру.

Непосредственно на деление клетки уходит обычно 1-3 часа, то есть основную часть жизни клетка находится в интерфазе.

[28] греч. mitos — нить

Интерфаза [29]

Интерфазой называют промежуток между двумя клеточными делениями. Продолжительность интерфазы, как правило, составляет до 90% всего клеточного цикла. Состоит из трех периодов:

- пресинтетический, или G_1[30];
- синтетический, или S[31];
- постсинтетический, или G_2.

Пресинтетический период

Начальный отрезок интерфазы — *пресинтетический период* (2n2c), *период роста,* начинающийся непосредственно после митоза. Самый длинный период интерфазы, продолжительность которого в клетках составляет от 10 часов до нескольких суток. Непосредственно после деления восстанавливаются черты организации интерфазной клетки:

- завершается формирование ядрышка;
- в цитоплазме интенсивно идет синтез белка, что приводит к увеличению массы клетки;
- образуется запас предшественников ДНК, ферменты, катализирующие реакцию репликации, синтезируется белок, включающий эту реакцию.

Таким образом, в пресинтетический период осуществляются процессы подготовки следующего периода интерфазы — синтетического.

Синтетический период

Продолжительность синтетического периода различна: от нескольких минут у бактерий до 6-12 часов в клетках млекопитающих.

Во время синтетического периода происходит самое главное событие интерфазы — удвоение молекул ДНК. Каждая хромосома становится двухроматидной, а число хромосом не изменяется (2n4c).

Параллельно с репликацией ДНК в цитоплазме интенсивно синтезируются гистоновые белки, которые затем мигрируют в ядро, где соединяются с ДНК.

Постсинтетический период

Несмотря на то, что период называется постсинтетическим, это не означает отсутствие процессов синтеза на этом этапе интерфазы. Постсинтетическим его называют только потому, что он начинается после завершения синтеза (репликации) ДНК.

Если пресинтетический период осуществлял рост и подготовку к синтезу ДНК, то постсинтетический обеспечивает подготовку клетки к делению и также характеризуется интенсивными процессами синтеза. В этот период:

- продолжается синтез белков, входящих в состав хромосом;
- синтезируются ферменты и энергетические вещества, необходимые для обеспечения процесса деления клетки;
- начинается спирализация хромосом;
- синтезируются белки, необходимые для построения митотического аппарата клетки (митотического веретена);
- увеличивается масса цитоплазмы и резко возрастает объем ядра.

Механизм митоза

Деление ядра и цитоплазмы — это два самостоятельных процесса, проходящие непрерывно и последовательно. Однако для удобства изучения происходящих во время деления событий митоз искусственно разделяют на четыре стадии (рис. 306):

- профазу;
- метафазу;
- анафазу;
- телофазу.

Длительность стадий митоза различна и зависит от типа ткани, физиологического состояния организма, внешних факторов. Наиболее продолжительны первая и последняя.

Профаза[32](2n4c)

Первая фаза деления ядра. В начале профазы (ранняя профаза) ядро заметно увеличивается. В результате спирализации хромосомы уплотняются, укорачиваются. В поздней профазе хорошо видно, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединенных центромерой. Хромосомы начинают передвигаться к клеточному экватору.

В поздней профазе из материала цитоплазмы формируется веретено деления. Оно образуется либо с участием центриолей (в клетках животных и некоторых низших растений), либо без них (в клетках высших растений и некоторых простейших). От центриолей, разошедшихся к разным полюсам клетки, начинают образовываться нити веретена деления двух типов:

- *опорные*, соединяющие полюса клетки;

[29] лат. inter — между, греч. phasis — проявление
[30] англ. gap — промежуток, интервал
[31] англ. synthtsis — синтез
[32] греч. pro — вперед, до

- *тянущие* (хромосомные), прикрепляющиеся в метафазе к центромерам хромосом.

К концу профазы ядерная оболочка исчезает, и хромосомы свободно располагаются в цитоплазме. Ядрышко обычно исчезает чуть раньше.

Метафаза[33](2n4c) Началом метафазы считают тот момент, когда ядерная оболочка полностью исчезла. В начале метафазы хромосомы выстраиваются в плоскости экватора, образуя так называемую *метафазную пластинку*. Причем центромеры хромосом лежат строго в плоскости экватора. Нити веретена прикрепляются к центромерам хромосом, некоторые нити проходят от полюса к полюсу клетки, не прикрепляясь к хромосомам.

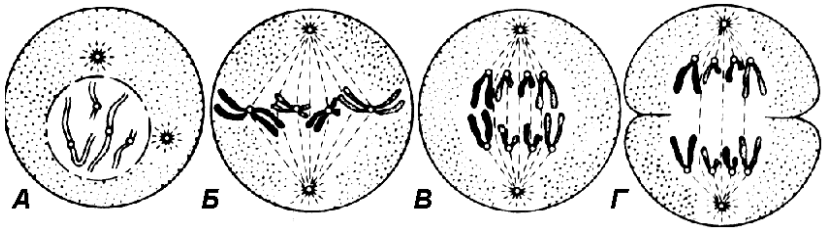


Рис. 306. Основные стадии митоза:

А — профаза; Б — метафаза; В — анафаза; Г — телофаза.

Анафаза[34](4n4c) Начинается с деления центромер всех хромосом, в результате чего хроматиды превращаются в две совершенно обособленные, самостоятельные дочерние хромосомы.

Затем дочерние хромосомы начинают расходиться к полюсам клетки. Во время движения к полюсам они обычно принимают V-образную форму. Расхождение хромосом к полюсам происходит за счет укорачивания нитей веретена. В это же время происходит удлинение опорных нитей веретена, в результате чего полюса еще дальше отодвигаются друг от друга.

Телофаза[35] (2n2c) В телофазе хромосомы концентрируются на полюсах клетки и деспирализуются. Веретено деления разрушается. Вокруг хромосом формируется оболочка ядер дочерних клеток. На этом завершается деление ядра (кариокинез), затем происходит деление цитоплазмы клетки (или цитокинез).

При делении животных клеток, на их поверхности в плоскости экватора появляется борозда, которая, постепенно углубляясь, разделяет материнскую клетку на две дочерние. У растений деление происходит путем образования так называемой клеточной пластинки, разделяющей цитоплазму. Она возникает в экваториальной области веретена, а затем растет во все стороны, достигая клеточной стенки (т.е. растет изнутри кнаружи). Клеточная пластинка формируется из материала, поставляемого эндоплазматической сетью. Затем каждая из дочерних клеток образует на своей стороне клеточную мембрану, и, наконец, на обеих сторонах пластинки образуются целлюлозные клеточные стенки.

Мейоз

Мейоз — основной этап гаметогенеза, т.е. образования половых клеток. Образование гамет включает и митоз, и мейоз. Митоз обеспечивает накопление в половых железах большого количества незрелых клеток, которые впоследствии дают начало зрелым половым клеткам. Именно в результате мейоза происходит их созревание.

Во время мейоза происходит не одно (как при митозе), а два следующих друг за другом клеточных деления. Первому мейотическому делению предшествует интерфаза I — фаза подготовки клетки к делению, в это время происходят те же процессы, что и в интерфазе митоза.

Первое мейотическое деление называют *редукционным*, так как именно во время этого деления происходит уменьшение числа хромосом, то есть диплоидный набор хромосом становится гаплоидным, однако хромосомы остаются двухроматидными. Сразу же после первого деления мейоза совершается второе — обычный митоз. Это деление называют *эквационным,* так как во время этого деления хромосомы становятся однохроматидными.

Биологическое значение мейоза:

- Благодаря мейозу происходит редукция числа хромосом. Из одной диплоидной клетки образуется 4 гаплоидных.
- Благодаря мейозу образуются генетически различные клетки, как между собой, так и с исходной материнской клеткой. Генотипы этих клеток различны, т.к. в процессе мейоза происходит перекомбинация генети-

[33] греч. meta — после, за
[34] греч. ana — обратно
[35] греч. telo — конец, совершение

ческого материала за счет кроссинговера, случайного, независимого расхождения гомологичных хромосом, а затем и хроматид.

▣ Благодаря мейозу поддерживается постоянство диплоидного набора хромосом в соматических клетках. В процессе оплодотворения гаплоидные гаметы сливаются, образуя диплоидную зиготу. Зигота делится митозом, образуются соматические клетки с диплоидным набором хромосом.

I и II деление мейоза складываются из тех же фаз, что и митоз, но сущность изменений в наследственном аппарате другая (рис. 307).

Первое деление мейоза

Профаза 1 (2n; 4c) — Самая продолжительная и сложная фаза мейоза. Состоит из ряда последовательных стадий.

Лептотена (2n; 4c) — Стадия тонких нитей. Хромосомы слабо конденсированы. Они уже двухроматидные, но настолько сближены, что имеют вид длинных одиночных тонких нитей. Теломеры хромосом прикреплены к ядерной мембране с помощью особых структур — *прикрепительных дисков*.

Зиготена (2n; 4c) — Стадия сливающихся нитей. Гомологичные хромосомы начинают притягиваться друг к другу сходными участками и конъюгируют. *Конъюгацией* называют процесс тесного сближения гомологичных хромосом. (Процесс конъюгации также называют *синапсисом*.)

Конъюгация может начинаться в разных точках хромосом (чаще всего с концов, иногда с центромер), а затем распространяться по всей длине. Полагают, что каждый ген приходит в соприкосновение с гомологичным ему геном другой хромосомы. Пару конъюгирующих хромосом называют *бивалентом*. Биваленты продолжают укорачиваться и утолщаться.

Интересен тот факт, что в зиготене гомологичные хромосомы, образуют биваленты, объединяются — четыре хроматиды удерживаются вместе, количество бивалентов равно гаплоидному набору хромосом.

Пахитена (2n; 4c) — Стадия толстых нитей. Процесс спирализации хромосом продолжается, причем в гомологичных хромосомах он происходит синхронно. Становится хорошо заметно, что хромосомы двухроматидные. Таким образом, каждый бивалент образован четырьмя хроматидами. Поэтому его называют *тетрадой*. В пахитене наблюдается особенно тесный контакт между хроматидами.

Важнейшим событием пахитены является *кроссинговер* — обмен участками гомологичных хромосом, что приводит к образованию перекреста между несестринскими хроматидами бивалента. В пахитене перекресты еще не видны. Они проявляются позднее в виде хиазм. Кроссинговер приводит к первой во время мейоза рекомбинации генов.

Диплотена (2n; 4c) — Стадия двойных нитей. Хромосомы в бивалентах перекручиваются и начинают отталкиваться друг от друга. Процесс отталкивания начинается в области центромеры и распространяется по всей длине бивалентов. Однако они все еще остаются связанными друг с другом в некоторых точках. Их называют *хиазмы*[36]. Эти точки появляются в местах кроссинговера. В ходе гаметогенеза у человека может образовываться до 50 хиазм.

Диакинез (2n; 4c) — Хромосомы сильно укорачиваются и утолщаются за счет максимальной спирализации хроматид, а затем отделяются от ядерной оболочки. Происходит сползание хиазм к концам хроматид. Каждый бивалент содержит четыре хроматиды, которые удерживаются друг около друга благодаря наличию хиазм, переместившихся к их концам.

В конце профазы I исчезают ядерная оболочка и ядрышко. Биваленты перемещаются в экваториальную плоскость. Центриоли (если они есть) перемещаются к полюсам клетки, и формируется веретено деления.

Метафаза I (2n; 4c)

Заканчивается формирование веретена деления. Спирализация хромосом максимальна. Биваленты располагаются в плоскости экватора. Причем центромеры гомологичных хромосом обращены к разным полюсам клетки. Расположение бивалентов в экваториальной плоскости равновероятное и случайное, то есть каждая из отцовских и материнских хромосом может быть повернута в сторону того или другого полюса. Это создает предпосылки для второй за время мейоза рекомбинации генов.

Центромеры хромосом прикрепляются к нитям веретена деления, но не делятся.

[36] от греч. chiasma — перекрест

Анафаза I (2n; 4c) Нити веретена деления тянут центромеры, соединяющие две хроматиды к полюсам веретена деления. Таким образом, к полюсам расходятся целые хромосомы, а не хроматиды, как при митозе. У каждого полюса оказывается половина хромосомного набора. Причем, пары хромосом расходятся так, как они располагались в плоскости экватора во время метафазы. В результате возникают самые разнообразные сочетания отцовских и материнских хромосом (происходит перемешивание хромосом отца и матери), происходит вторая рекомбинация генетического материала.

Телофаза I (1n; 2c) У животных и некоторых растений хроматиды деспирализуются, вокруг них формируется ядерная оболочка. Затем происходит деление цитоплазмы (у животных) или образуется разделяющая клеточная стенка (у растений). У многих растений клетка из анафазы I сразу же переходит в профазу II.

Таким образом, в результате первого деления мейоза:

- произошла редукция (уменьшение) числа хромосом с диплоидного до гаплоидного;
- дважды произошла рекомбинация генов (за счет кроссинговера и случайного и независимого расхождения хромосом в анафазе).

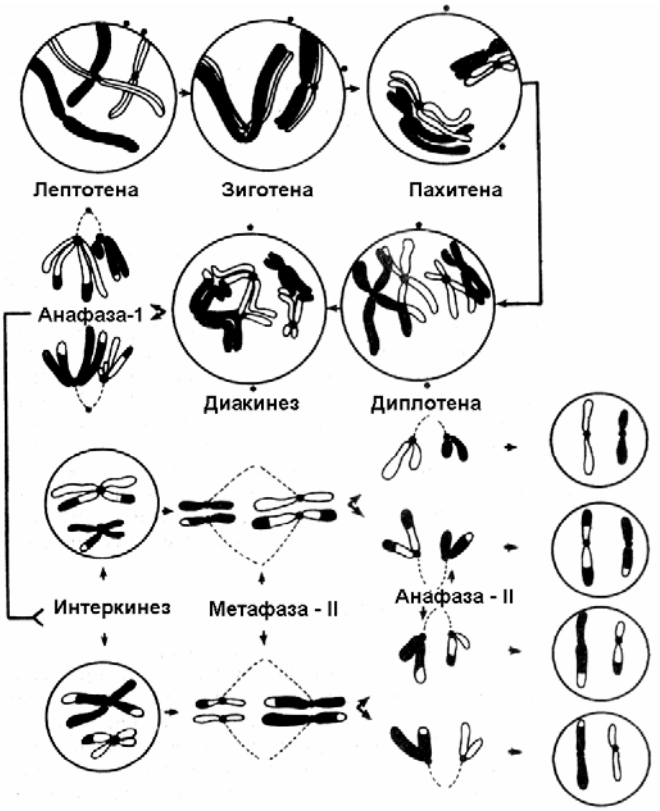


Рис. 307. Основные стадии мейоза.

Второе деление мейоза

Интерфаза II (1n; 2c) Характерна только для животных клеток. Кратковременна, репликация ДНК не происходит.

Вторая стадия мейоза включает также профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Она протекает так же, как обычный митоз.

Профаза II (1n; 2c) Хромосомы спирализуются, ядерная мембрана и ядрышки разрушаются, центриоли, если они есть, перемещаются к полюсам клетки, формируется веретено деления.

Метафаза II (1n; 2c) Формируются метафазная пластинка и веретено деления: хромосомы располагаются в плоскости экватора, нити веретена деления прикрепляются к центромерам, которые ведут себя как двойные структуры.

Анафаза II (2n; 2c) Центромеры хромосом делятся, хроматиды становятся самостоятельными хромосомами, и нити веретена деления растягивают их к полюсам клетки. Число хромосом в клетке становится диплоидным, но на каждом полюсе формируется гаплоидный набор. Поскольку в метафазе 2 хроматиды хромосом располагаются в плоскости экватора случайно по отношению к полюсам клетки, в анафазе происходит третья рекомбинация генетического материала.

Телофаза II (1n; 1c) Нити веретена деления исчезают, хромосомы деспирализуются, вокруг них восстанавливается ядерная оболочка, делится цитоплазма.

Таким образом, в результате двух последовательных делений мейоза диплоидная клетка дает начало четырем дочерним, генетически различным клеткам с гаплоидным набором хромосом.

38.4. Онтогенез, или индивидуальное развитие организмов[37]

Онтогенез, или *индивидуальное развитие* — совокупность взаимосвязанных событий, закономерно совершающихся в процессе осуществления организмом жизненного цикла от момента образования зиготы до смерти. Изучение вопросов, связанных с индивидуальным развитием организмов, занимается эмбриология, основоположником которой считается академик Российской Академии К.М.Бэр. Основы учения об индивидуальном развитии организмов были изложены в его труде "История развития животных", опубликованном в 1828 г.

Индивидуальное развитие заключается в реализации организмом наследственной информации, полученной им от родителей.

Представители каждого вида организмов проходят определенные стадии развития от зиготы одного поколения до зиготы следующего. Такую последовательность стадий развития называют *жизненным циклом*. Жизненные циклы отличаются большим разнообразием, нередко связаны с чередованием поколений, различных типов размножения, с разными вариантами редукционного деления у растений, одноклеточных и многоклеточных животных, полиморфизмом особей.

Онтогенез — это непрерывный процесс развития особи, но для удобств изучения его делят на определенные периоды и стадии (у многоклеточных животных, размножающихся половым способом):

- *эмбриональный* — от образования зиготы до рождения или же выхода из яйцевых оболочек, который состоит из ряда стадий:
  - *одноклеточная (зигота);*
  - *дробление;*
  - *гаструляция;*
  - *гисто- и органогенез;*
- *постэмбриональный* — от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма.

Гаметогенез

Гаметогенез — это процесс развития половых клеток — гамет (рис. 308). Предшественники гамет (*гаметоциты*) образуются на ранних стадиях развития зародыша за пределами половых желез, а затем мигрируют в них. На стадии гаметоцитов клетки, как правило, неотличимы. Различия появляются лишь после их проникновения в половые железы. Гаметоциты диплоидны.

Этапы гаметогенеза

Процесс образования сперматозоидов называется *сперматогенезом*, а образование яйцеклеток — *оогенезом*. В половых железах различают три разных участка (или зоны):

- зона размножения;
- зона роста;
- зона созревания половых клеток.

Сперматогенез и оогенез включают 3 одинаковые фазы:

- фаза размножения;
- фаза роста;
- фаза созревания (деления).

В сперматогенезе имеется еще одна фаза — фаза формирования.

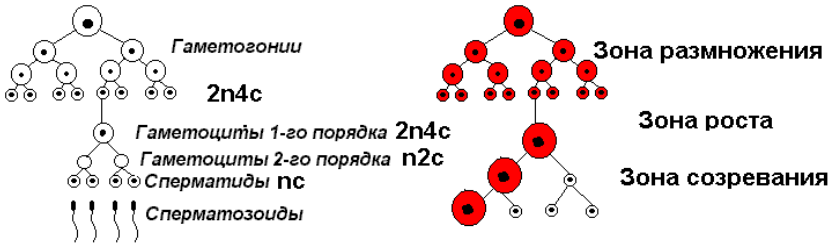
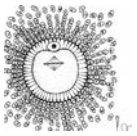


Рис. 308. Основные этапы гаметогенеза.

[37] Онтогенез может протекать несколько иначе. отных и человека. У других организмов он-



Фаза размножения Диплоидные клетки многократно делятся митозом. Количество клеток в гонадах растет. Их называют оогонии и сперматогонии. Набор хромосом 2n.

Фаза роста Сущность этой фазы — *рост* сперматогоний и оогоний, кроме того, в эту фазу происходит репликация ДНК, каждая хромосома становится двухроматидной (2n 4c). Образовавшиеся клетки называются *ооциты 1-го порядка* и *сперматоциты 1-го порядка*.

Фаза созревания Сущность фазы — мейоз. В первое мейотическое деление вступают *гаметоциты 1-го порядка*. В результате первого мейотического деления образуются *гаметоциты 2-го порядка* (набор хромосом n 2c), которые вступают во второе мейотическое деление, и образуются клетки с гаплоидным набором хромосом (n c). Оогенез на этом этапе практически заканчивается, а сперматогенез включает еще одну фазу, во время которой сперматозоиды приобретают свою специфическую структуру.

В процессе гаметогенеза из диплоидных клеток образуются гаплоидные — гаметы. Происходит это благодаря мейозу. Таким образом, мейоз — основной этап формирования половых клеток.

Сперматогенез

Во время периода размножения диплоидные сперматогенные клетки делятся митотически, в результате чего образуется множество более мелких клеток, называемых *сперматогониями*. Часть образовавшихся сперматогониев может подвергаться повторным митотическим делениям, в результате чего образуются такие же клетки сперматогонии. Другая часть — прекращает делиться и увеличивается в размерах, вступая в следующий период сперматогенеза — период роста. Увеличившиеся в размерах сперматогонии называются *сперматоцитами 1-го порядка*. Период созревания начинается тогда, когда сперматоцит 1-го порядка подвергается первому мейотическому делению, в результате чего образуются два *сперматоцита 2-го порядка*. Затем эти вновь образовавшиеся клетки делятся (второе мейотическое деление), и в результате образуются гаплоидные *сперматиды*. Таким образом, из одного сперматоцита 1-го порядка возникают четыре гаплоидных сперматиды. Период формирования сперматозоидов характеризуется тем, что первично шаровидные сперматиды подвергаются ряду сложных преобразований, в результате которых образуются сперматозоиды. Процесс превращения сперматид в сперматозоиды называется *спермиогенезом*. В нем участвуют все элементы ядра и цитоплазмы. Ядро сперматид уплотняется вследствие гиперспирализации хромосом, которые становятся генетически инертными. Аппарат Гольджи перемещается к одному из полюсов ядра и образует акросому. Центриоли занимают место у противоположного полюса ядра. Одна из них принимает участие в образовании жгутика. У основания жгутика в виде спирального чехла концентрируются митохондрии. Почти вся цитоплазма сперматиды отторгается.

Оогенез

Все периоды развития яйцеклеток осуществляются у животных в яичниках. В отличие от образования сперматозоидов, которое происходит только после достижения половой зрелости (в частности, у позвоночных животных), процесс образования яйцеклеток начинается еще у зародыша. Период размножения полностью осуществляется на зародышевой стадии развития и заканчивается к моменту рождения (у млекопитающих и человека). Он характеризуется тем, что в результате простых мейотических делений первичных половых клеток (оогенных клеток) образуются *оогонии*, которые снова подвергаются митотическому делению. Дочерние клетки, возникшие в результате деления оогоний, называются *ооцитами 1-го порядка*. Их возникновение указывает на переход оогенеза в следующую фазу — период роста.

Ооциты увеличиваются в размерах и вступают в профазу I. Увеличение размеров ооцитов связано с тем, что в цитоплазме происходит накопление ряда питательных веществ (белков, жиров, углеводов) и пигментов — образуется желток. Затем ооциты 1-го порядка вступают в период созревания. В результате первого мейотического деления возникают две дочерние клетки. Одна из них, относительно мелкая, называемая *первым полярным тельцем*, не является функциональной, а другая, более крупная (*ооцит 2-го порядка*), подвергается дальнейшим преобразованиям.

Второе деление мейоза осуществляется до стадии метафазы II и продолжится только после того, как ооцит 2-го порядка вступит во взаимодействие со сперматозоидом, и произойдет оплодотворение. Таким образом, из яичника выходит, строго говоря, не яйцеклетка, а ооцит 2-го порядка. Лишь после оплодотворения он делится, в результате чего возникает *яйцеклетка* (или *яйцо*) и *второе полярное тельце*. Однако традиционно для удобства яйцеклеткой называют ооцит 2-го порядка, готовый к взаимодействию со сперматозоидом. Таким образом, в результате оогенеза образуется одна нормальная яйцеклетка и три полярных тельца.

Гаметы

Гаметы — это половые клетки, при слиянии которых образуется зигота, дающая начало новому организму. Они представляют собой высокоспециализированные клетки, участвующие в осуществлении процессов, связанных с половым размножением. Гаметы имеют ряд особенностей, отличающих их от соматических клеток:

- хромосомный набор соматических клеток (у большинства организмов) — диплоидный (2n 2c), а гамет — гаплоидный (n c);
- гаметы не делятся;
- гаметы, особенно яйцеклетки, более крупные, чем соматические клетки;
- яйцеклетка содержит много питательных веществ, сперматозоид — мало (практически отсутствуют);
- гаметы имеют измененное ядерно-цитоплазматическое соотношение по сравнению с соматическими клетками (в яйцеклетке ядро занимает значительно больший объем, чем цитоплазма, в сперматозоиде — наоборот, причем ядро имеет такие же размеры, что и яйцеклетка).

Активная роль в оплодотворении принадлежит сперматозоиду. Как правило, он имеет малые размеры и подвижен (у животных). Яйцеклетка не только приносит в зиготу свой набор хромосом, но и обеспечивает ранние стадии развития зародыша. Поэтому она имеет крупные размеры и, как правило, содержит большой запас питательных веществ.

Организация яйцеклеток животных

Яйцеклетка человека была открыта в 1821 году К.М.Бэром. Окончательное созревание яйцеклетки происходит уже после оплодотворения, поэтому фактически зрелой яйцеклетки не существует.

Размер яйцеклеток колеблется в широких пределах — от нескольких десятков микрометров до нескольких сантиметров (яйцеклетка человека — около 100 мкм, яйцо страуса, имеющее длину со скорлупой порядка 155 мм — тоже яйцеклетка). Форма ее обычно округлая или слегка сплюснутая. Принципиальных различий в строении яйцеклетки и соматических клеток не существует: они имеют ядро, цитоплазму с органоидами и оболочку (рис. 309). Вместе с тем, яйцеклетка имеет ряд особенностей, отличающих ее от соматических клеток. К ним относятся:

- наличие ряда оболочек, располагающихся поверх плазматической мембраны;
- наличие в ее цитоплазме более или менее большого количества запасных питательных веществ.

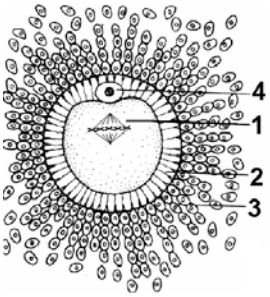


Рис. 309. Яйцеклетка млекопитающих:

1 — пронуклеус на стадии метафазы 2; 2 — блестящая оболочка; 3 — лучистая оболочка; 4 — первое полярное тельце.

Оболочки

У большинства животных яйцеклетки имеют дополнительные оболочки, располагающиеся поверх цитоплазматической мембраны. В зависимости от происхождения различают:

- Первичные оболочки, возникающие в результате выделения ооцитом и, возможно, фолликулярными клетками веществ, образующих слой, контактирующий с наружной цитоплазматической мембраной яйцеклетки. Выполняют защитную функцию. У некоторых — обеспечивают видовую специфичность проникновения сперматозоида, то есть не позволяет сперматозоидам других видов проникать в яйцеклетку. У млекопитающих эта оболочка называется *блестящей*.
- Вторичные оболочки, образованные выделениями фолликулярных клеток яичника. Имеются не у всех яиц. Вторичная оболочка яиц многих насекомых, например, содержит канал — *микропиле*, через который сперматозоид проникает в яйцеклетку.
- Третичные оболочки, образующиеся за счет деятельности специальных желез яйцеводов. Например, у птиц происходит образование белковой, подскорлуповой пергаментной, скорлуповой и надскорлуповой оболочек.

Вторичные и третичные оболочки, как правило, образуются у яйцеклеток животных, зародыши которых развиваются во внешней среде. Их строение соответствует условиям среды.

Поскольку у млекопитающих наблюдается внутриутробное развитие, их яйцеклетки имеют только первичную оболочку, поверх которой располагается лучистый венец — слой фолликулярных клеток, доставляющих к яйцеклетке питательные вещества.

Питательные вещества яйцеклетки

В яйцеклетках происходит накопление запаса питательных веществ, которые называют *желтком*. Он содержит белки, жиры, углеводы, РНК, минеральные вещества, причем основную его массу составляют липопротеиды и гликопротеиды. Желток содержится в цитоплазме обычно в виде *желточных гранул*. Количество питательных веществ, накапливаемых в яйцеклетке, зависит от условий, в которых происходит развитие зародыша. Так, если развитие яйцеклетки происходит вне организма матери и приводит к формированию крупных животных, то желток может составлять более 95% объема яйцеклетки. Яйцеклетки млекопитающих, развивающиеся внутри тела матери, содержат малое количество желтка — ме-

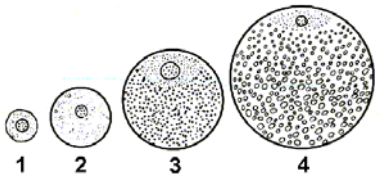


Рис 310. Типы яйцеклеток хордовых животных:

1 — алецитальная; 2 — изолецитальная; 3 — умеренно телолецитальная; 4 — резко телолецитальная.

нее 5%, так как питательные вещества, необходимые для развития эмбрионы получают от матери.

В зависимости от количества желтка, содержащегося в яйцеклетках, различают (рис. 310):

- *алецитальные яйца* — яйца, не содержащие желтка или имеющие незначительное количество желточных включений (млекопитающие, плоские черви);
- *изолецитальные яйца* — яйца с равномерно распределенным желтком (ланцетник, морской еж);
- *умеренно телолецитальные яйца* — яйца с неравномерным распределением желтка (рыбы, земноводные);
- *резко телолецитальные яйца* — яйца, в которых желток занимает большую часть, и лишь небольшой участок цитоплазмы на анимальном полюсе свободен от него (птицы).

В связи с накоплением питательных веществ, у яйцеклеток появляется полярность. Противоположные полюсы называются *вегетативным* и *анимальным*. Поляризация у разных животных выражена неодинаково и зависит от количества и распределения желтка.

Поляризация проявляется в том, что происходит изменение местоположения ядра в клетке (оно смещается в сторону анимального полюса), а также в особенностях распределения цитоплазматических включений (во многих яйцах количества желтка возрастает от анимального к вегетативному полюсу).

Организация сперматозоидов

Сперматозоид открыт в 1617 году учеником Гука. Он обеспечивает встречу с яйцеклеткой, приносит в нее свою часть генетической информации, стимулирует развитие зиготы. Длина сперматозоида человека 50-60 мкм. Функции сперматозоида определяют и его строение. Сперматозоид млекопитающих имеет форму длинной нити (рис. 311).

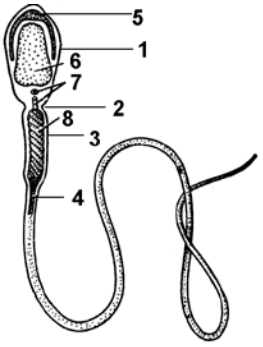


Рис. 311. Строение сперматозоида:

1 — головка; 2 — шейка; 3 — средняя часть; 4 — (жгутик); 5 — акросома; 6 — ядро; 7 — центриоли; 8 —митохондрии.

Головка — Самая крупная часть сперматозоида, образованная ядром, сильно уплотненным в результате гиперспирализации хромосом. Ядро окружено тонким слоем цитоплазмы. На переднем конце головки расположена *акросома* — часть цитоплазмы с видоизмененным аппаратом Гольджи. Она вырабатывает фермент гиалуронидазу, который способствует растворению оболочек яйцеклетки и проникновению в нее сперматозоида.

Шейка — В месте перехода головки в среднюю часть образуется перехват — шейка сперматозоида, в которой расположены две центриоли.

Средняя часть — За шейкой располагается средняя часть сперматозоида, представляющая собой скопление митохондрий.

Хвост — Хвост имеет типичное для всех жгутиков эукариот строение и является органоидом движения сперматозоида. Энергию для движения поставляет гидролиз АТФ, происходящий в митохондриях средней части сперматозоида.

Оплодотворение

Оплодотворение — совокупность процессов, приводящих к слиянию мужских и женских гамет (*сингамия*), объединению их ядер (*кариогамия*) и образованию зиготы, которая дает начало новому организму.

В процессе оплодотворения происходит:

- активация яйцеклетки;
- восстановление диплоидного набора хромосом;
- определение пола будущего организма;
- объединение наследственных свойств родительских организмов и возникновение у потомков новых комбинаций наследственных факторов.

Осеменение

Как правило, оплодотворению предшествует осеменение. Под *осеменением* понимают сближение гамет.

Различают два типа осеменения:

- *наружное*, при котором встреча сперматозоидов и яйцеклеток происходит во внешней (чаще всего водной) среде (рыбы);
- *внутреннее*, при котором встреча сперматозоидов и яйцеклеток происходит в половых путях самки (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие).

Проникновение спермия в яйцо — Собственно процесс оплодотворения начинается в момент контакта сперматозоида и яйцеклетки. Он начинается с так называемой *акросомальной реакции*. В момент контакта сперматозоида и яйцеклетки плазматическая мембрана акросомального выроста и прилежащая к ней часть мембраны акросомального пузырька растворяются, фермент гиалуронидаза и другие биологически

активные вещества, содержащиеся в акросоме, выделяются наружу и растворяют участок яйцевой оболочки. Чаще всего сперматозоид полностью втягивается в яйцо, иногда жгутик остается снаружи и отбрасывается. С момента проникновения сперматозоида в яйцо гаметы перестают существовать, так как образуют единую клетку — *зиготу*.

Слияние генетического материала спермия и яйца

Ядро сперматозоида набухает, его хроматин разрыхляется, ядерная оболочка растворяется, и он превращается в *мужской пронуклеус*. Это происходит одновременно с завершением второго деления мейоза ядра яйцеклетки, которое возобновилось благодаря оплодотворению. Постепенно ядро яйцеклетки превращается в *женский пронуклеус*. Пронуклеусы перемещаются к центру яйцеклетки, происходит репликация ДНК, и после их слияния набор хромосом и ДНК зиготы становится 2n4c. Объединение пронуклеусов и представляет собой *собственно оплодотворение.* Таким образом, оплодотворение заканчивается образованием зиготы с диплоидным ядром.

Оплодотворение — необратимый процесс, то есть однажды оплодотворенное яйцо не может быть оплодотворено вновь. В зависимости от количества сперматозоидов, проникающих в яйцеклетку при оплодотворении, различают:

- *моноспермию* — оплодотворение, при котором в яйцо проникает только один сперматозоид (наиболее обычное оплодотворение);
- *полиспермию* — оплодотворение, при котором в яйцеклетку проникает несколько сперматозоидов (некоторые птицы, рептилии). Но даже в этом случае с ядром яйцеклетки сливается ядро только одного из сперматозоидов, а остальные ядра разрушаются.

В зависимости от количества особей, принимающих участие в половом размножении, различают:

- *перекрестное оплодотворение* — оплодотворение, в котором принимают участие гаметы, образованные разными организмами;
- *самооплодотворение* — оплодотворение, при котором сливаются гаметы, образованные одним и тем же организмом (некоторые растения, паразитические черви).

Партеногенез

В некоторых группах организмов половое размножение происходит при участии гамет, но без оплодотворения. *Партеногенез* (девственное размножение) — это развитие организма из неоплодотворенного яйца. Партеногенез известен у всех типов беспозвоночных животных и у всех позвоночных, кроме млекопитающих, у которых партеногенетические зародыши погибают на ранних стадиях эмбриогенеза. Он может быть:

- *Искусственным*, вызывается человеком путем активизации яйцеклетки в результате воздействия на нее различными веществами, механическим раздражением, повышением температуры и т.д.
- *Естественным*, если яйцо начинает дробиться и развивается в эмбрион без участия сперматозоида, только под влиянием внутренних или внешних причин. Причем различают:
  - *соматический*, или диплоидный, если мейоз не происходит, и развитие начинается с диплоидных ооцитов, или если мейоз произошел, но сливаются два гаплоидных ядра, восстанавливая диплоидный набор хромосом (тли, дафнии, одуванчики);
  - *генеративный*, или гаплоидный, если зародыш начинает развиваться из гаплоидной яйцеклетки (трутни пчел). Как правило, возникающие при этом организмы гаплоидны.

Если развитие яйцеклетки происходит без участия ядра сперматозоида (некоторые рыбы, круглые черви), то такая разновидность партеногенеза называется *гиногенез*ом. Однако именно сперматозоид стимулирует начало дробления яйцеклетки, хотя и не оплодотворяет ее.

Если развитие яйца происходит только за счет генетического материала сперматозоидов и цитоплазмы яйцеклетки, то в этом случае говорят об *андрогенезе*. Этот тип развития может осуществляться в том случае, если ядро яйцеклетки погибает еще до оплодотворения, а в яйцеклетку попадает не один, а несколько сперматозоидов (тутовый шелкопряд).

38.5. Эмбриональное развитие

Дробление

После оплодотворения зигота начинает делиться. *Дроблением* называют ряд последовательных митотических делений зиготы, в результате которых огромный объем цитоплазмы яйца разделяется на многочисленные, содержащие ядра клетки меньшего размера (рис. 312). В результате дробления образуются клетки, которые называют *бластомерами*. Важной отличительной особенностью дробления от обычного деления является то, что вновь образовавшиеся бластомеры не увеличиваются в размерах. Это осуществляется путем выпадения интерфазного периода роста между делениями. При этом синтетический период интерфазы начинается в телофазе предшествующего митотического цикла. Таким образом, количество бластомеров посте-

пенно увеличивается, а их общий объем практически не изменяется. Цитоплазма клеток при дроблении делится путем возникновения впячиваний оболочки клетки (*борозды дробления*).

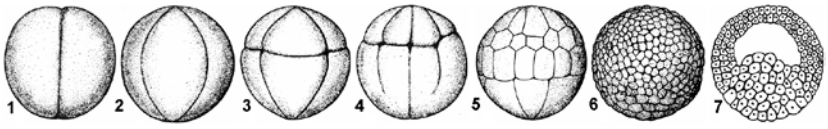


Рис. 312. Дробление яйцеклетки амфибий (лягушка):

1 — двуклеточная стадия; 2 — четырехклеточная стадия; 3 — восьмиклеточная стадия; 4 — переход от восьми- к шестнадцатиклеточной стадии (клетки анимального полюса уже поделились, а клетки вегетативного только начинают дробиться; 5 — более поздняя стадия дробления; 6 — бластула; 7 — бластула в разрезе.

Однако дробление не может происходить бесконечно. Так как каждое деление дробления сопровождается уменьшением размера клетки, постепенно происходит повышение величины ядерно-цитоплазматического отношения, сниженного в период роста ооцита. Наступает момент, когда это отношение достигает значения, типичного для соматических клеток данного вида.

Биологическое значение процесса дробления сводится к следующему:

- благодаря повторяющимся циклам репродукции, происходит размножение генотипа зиготы;
- происходит накопление клеточной массы для дальнейших преобразований, т.е. зародыш из одноклеточного превращается в многоклеточный.

Деление бластомеров бывает *синхронным* и *несинхронным*. У большинства видов оно несинхронно с самого начала развития, у других становится таковым уже после первых делений.

Характер дробления определяется, прежде всего, строением яйцеклетки, главным образом, количеством желтка и особенностями его распределения в цитоплазме. В этой связи по способу дробления выделяют два основных типа яиц (рис. 313):

- полностью дробящиеся;
- дробящиеся частично.

Полное дробление

Полным дробление называется тогда, когда цитоплазма яйцеклетки полностью разделяется на бластомеры. Оно может быть:

- *равномерным*, при котором все образовавшиеся бластомеры имеют одинаковые размеры и форму; оно характерно для алецитальных и изолецитальных яйцеклеток;
- *неравномерным*, при котором образуются неравные по размерам бластомеры; свойственно телолецитальным яйцеклеткам с умеренным содержанием желтка; мелкие бластомеры возникают у анимального полюса, крупные — в области вегетативного полюса зародыша.

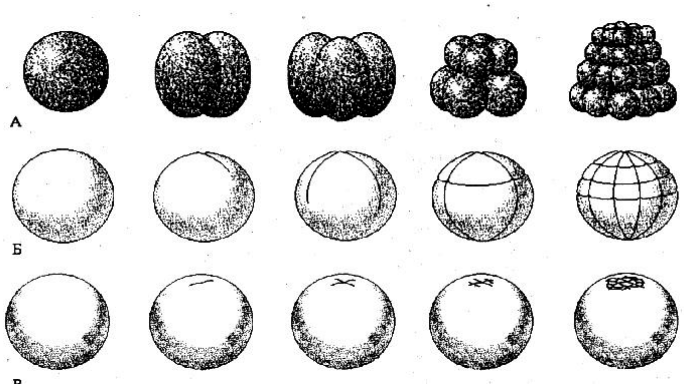


Рис. 313. Различные типы дробления:

А — полное; Б — частичное; В — дискоидальное.

Частичное дробление

Частичное дробление — тип дробления, при котором цитоплазма яйцеклетки не полностью разделяется на бластомеры. Одним из видов частичного дробления является *дискоидальное*, при котором дроблению подвергается только лишенный желтка участок цитоплазмы у

анимального полюса, где находится ядро. Участок цитоплазмы, подвергшийся дроблению, называется зародышевым диском. Этот тип дробления характерен для резко телолецитальных яиц с большим количеством желтка (рептилии, птицы, рыбы);

Образование бластулы

Дробление у представителей разных групп животных имеет свои особенности, однако завершается оно образованием близкой по строению структуры — бластулы.

Бластула — это однослойный зародыш. Она состоит из слоя клеток — *бластодермы*, ограничивающей полость — *бластоцель*, или *первичную полостью тела*. Бластула формируется начиная с ранних этапов дробления, благодаря расхождению бластомеров. Возникающая при этом полость заполняется жидкостью.

Типы бластул

Строение бластулы во многом зависит от типа дробления (рис. 314).

- *Целобластула* (типичная бластула). Образуется при равномерном дроблении. Имеет вид однослойного пузырька с большим бластоцелем (у ланцетника).
- *Амфибластула.* При дроблении телолецитальных яиц бластодерма построена из бластомеров разного размера: микромеров на анимальном и макромеров на вегетативном полюсах. Бластоцель при этом смещается в сторону анимального полюса (у земноводных).

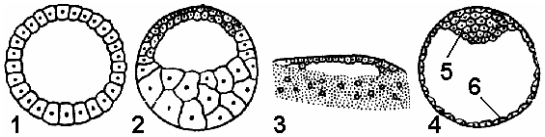


Рис. 314. Типы бластул:

1 — целобластула; 2 — амфибластула; 3 — дискобластула; 4 — бластоциста; 5 — эмбриобласт; 6 — трофобласт.

- *Дискобластула*. Образуется при дискоидальном дроблении. Полость бластулы имеет вид узкой щели, находящейся под зародышевым диском (у птиц).
- *Бластоциста*. Представляет собой однослойный пузырек, заполненный жидкостью, в котором различают *эмбриобласт* (из него развивается зародыш) и *трофобласт*, обеспечивающий питание зародыша (у млекопитающих).

Гаструляция

После того как сформировалась бластула, начинается новый этап эмбриогенеза — *гаструляция* (образование зародышевых листков). Для гаструляции характерны интенсивные перемещения отдельных клеток и клеточных масс. Деление клеток при гаструляции отсутствует или выражено очень слабо. В результате гаструляции образуется двухслойный, а затем трехслойный зародыш (у большинства животных) — *гаструла* (рис. 315). Первоначально образуются наружный (*эктодерма*) и внутренний (*энтодерма*). Позже между экто- и энтодермой закладывается третий зародышевый листок — *мезодерма*.

Зародышевые листки — это отдельные пласты клеток, занимающие определенное положение в зародыше и дающие начало соответствующим органам и системам органов. Зародышевые листки возникают не только в результате перемещения клеточных масс, но и в результате дифференциации сходных между собой сравнительно однородных клеток бластулы. В процессе гаструляции зародышевые листки занимают положение, соответствующее плану строения взрослого организма. *Дифференциация* — это процесс появления и нарастания морфологических и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша.

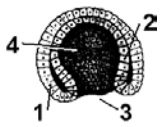


Рис. 315. Гаструла.

1 — эктодерма;
2 — энтодерма;
3 — бластопор;
4 — гастроцель.

Способы гаструляции

В зависимости от типа бластулы и от особенностей перемещения клеток, различают следующие основные способы образования двухслойного зародыша, или способы гаструляции (рис. 316):

- *Инвагинация*. При данном способе один из участков бластодермы начинает впячиваться внутрь бластоцеля (у ланцетника). При этом бластоцель практически полностью вытесняется. Образуется двухслойный мешок, наружная стенка которого является первичной эктодермой, а внутренняя — первичной энтодермой, выстилающей полость первичной кишки, или *гастроцель*. Отверстие, при помощи которого полость сообщается с окружающей средой, называется *бластопором,* или *первичным ртом*. У представителей разных групп животных судьба бластопора различна. У *первичноротых животных* он превращается в ротовое отверстие. У *вторичноротых* бластопор зарастает, и на его месте нередко возникает анальное отверстие, а ротовое отверстие прорывается на противоположном полюсе (переднем конце тела).

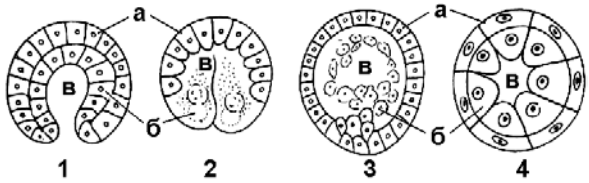


Рис. 316. Типы гаструл:

1 — инвагинационная; 2 — эпиболическая; 3 — иммиграционная; 4 — деламинационная; а — эктодерма; б — энтодерма; в — гастроцель

- *Иммиграция* — выселение части клеток бластодермы в полость бластоцеля (у высших позвоночных). Из них образуется энтодерма.
- *Деламинация* встречается у животных, имеющих бластулу без бластоцеля (у птиц). При таком способе гаструляции клеточные перемещения минимальны или совсем отсутствуют, так как происходит расслоение — наружные клетки бластулы преобразуются в эктодерму, а внутренние формируют энтодерму.
- *Эпиболия* происходит, когда более мелкие бластомеры анимального полюса дробятся быстрее и обрастают более крупные бластомеры вегетативного полюса, образуя эктодерму (у земноводных). Клетки вегетативного полюса дают начало внутреннему зародышевому листку — энтодерме.

Описанные способы гаструляции редко встречаются в чистом виде и обычно наблюдаются их сочетания (инвагинация с эпиболией у амфибий или деляминация с иммиграцией у иглокожих).

Образование мезодермы

Чаще всего клеточный материал мезодермы входит в состав энтодермы. Он впячивается в бластоцель в виде карманообразных выростов, которые затем отшнуровываются.

При образовании мезодермы происходит образование вторичной полости тела, или целома.

Первичный органогенез

Процесс формирования органов в эмбриональном развитии называют *органогенезом*. В построении любого органа участвуют несколько тканей. Поэтому стадия органогенеза является и стадией гистогенеза.

В органогенезе можно выделить две фазы:

- *нейруляция* — образование комплекса осевых органов (нервная трубка, хорда, кишечная трубка и мезодерма сомитов), в который вовлекается почти весь зародыш;
- построение остальных органов, приобретение различными участками тела типичной для них формы и черт внутренней организации, установление определенных пропорций (пространственно ограниченные процессы).

По теории зародышевых листков Карла Бэра, возникновение органов обусловлено преобразованием того или иного зародышевого листка — экто-, мезо- или энтодермы. Некоторые органы могут иметь смешанное происхождение, то есть они образованы при участии сразу несколько зародышевых листков. Например, мускулатура пищеварительного тракта является производным мезодермы, а его внутренняя выстилка — производное энтодермы. Однако, несколько упрощая, происхождение основных органов и их систем все-таки можно связать с определенными зародышевыми листками.

Нейруляция

Зародыш на стадии нейруляции называется *нейрулой* (рис. 317). Материал, используемый на построение нервной системы у позвоночных животных — *нейроэктодерма*, входит в состав спинной (дорсальной) части эктодермы. Он располагается над зачатком хорды. Взаимодействие этихзачатков

является одним из наиболее важных во всем развитии. Сначала в области нейроэктодермы происходит уплощение клеточного пласта, что приводит к об-

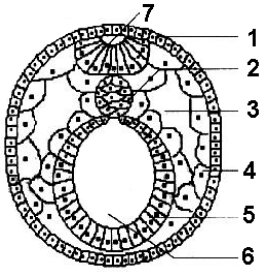


Рис. 317. Нейрула:

1 — эктодерма; 2 — хорда; 3 — вторичная полость тела; 4 — мезодерма; 5 — энтодерма; 6 — кишечная полость; 7 — нервная трубка.

разованию *нервной пластинки*. Затем края нервной пластинки утолщаются и приподнимаются, образуя *нервные валики*. В центре пластинки за счет перемещения клеток по средней линии возникает *нервный желобок*, разделяющий зародыш на будущие правую и левую половины. Нервная пластинка начинает складываться по средней линии. Края ее соприкасаются, а затем смыкаются. В результате этих процессов возникает нервная трубка с полостью — *невроцелем*.

Смыкание валиков происходит сначала в средней, а затем в задней части нервного желобка. В последнюю очередь это происходит в головной части, которая по ширине превосходит другие. Передний, расширенный отдел в дальнейшем образует головной мозг, остальная часть нервной трубки — спинной. В результате нервная пластинка превращается в нервную трубку, лежащую под эктодермой.

В ходе нейруляции часть клеток нервной пластинки не входят в состав нервной трубки. Они образуют *ганглиозную пластинку*, или *нервный гребень*, — скопление клеток вдоль нервной трубки. Позднее эти клетки мигрируют по всему зародышу, образуя клетки нервных узлов, мозгового вещества надпочечников, пигментные клетки и т.п.

Образование систем органов

Из материала *эктодермы*, помимо нервной трубки, развиваются эпидермис и его производные (перо, волосы, ногти, когти, кожные железы и т.д.), компоненты органов зрения, слуха, обоняния, эпителий ротовой полости, эмаль зубов.

Мезодермальные и энтодермальные органы формируются не после образования нервной трубки, а одновременно с ней. Практически одновременно с нейруляцией происходят процессы закладки мезодермы и хорды. Вначале вдоль боковых стенок первичной кишки путем выпячивания энтодермы образуются карманы, или складки. Участок энтодермы, расположенный между этими складками, утолщается, прогибается, сворачивается и отшнуровывается от основной массы энтодермы. Так появляется *хорда*. Возникшие карманообразные выпячивания энтодермы отшнуровываются от первичной кишки и превращаются в ряд сегментарно-расположенных замкнутых мешков, называемых также *целомическими мешками.* Их стенки образованы мезодермой, а полость внутри представляет собой вторичную полость тела (или *целом*).

Из мезодермы развиваются все виды соединительной ткани, дерма, скелет, поперечно-полосатая и гладкая мускулатура, кровеносная и лимфатическая системы, половая система.

Из материала энтодермы развивается эпителий кишечника и желудка, клетки печени, секретирующие клетки поджелудочной, кишечных и желудочных желез. Передний отдел эмбриональной кишки образует эпителий легких и воздухоносных путей, секретирующие отделы передней и средней доли гипофиза, щитовидной и паращитовидной желез.

Эмбриональная индукция

Наблюдения за оплодотворенной яйцеклеткой лягушки позволили проследить путь развития клеток, входящих в состав того или иного участка зародыша. Оказалось, что определенные клетки, занимающие соответствующее место в бластуле, дают начало строго определенным зачаткам органов. Удалось выяснить, какие группы клеток дают начало нервной трубке, хорде, мезодерме, кожному эпителию и т.д. Действительно, в развивающемся организме различные группы клеток дают начало определенным органам и тканям, а культивирование клеток вне зародыша (в пробирке) не приводит к формированию типичных тканевых структур, которые должны были бы образоваться из клеток. Чем же вызывается преобразование тех или иных клеток зародыша в конкретные ткани и органы?

В 1924 г. были опубликованы результаты опытов Г.Шпемана и Г.Мангольда, посвященные выяснению этого вопроса (рис. 318). На стадии ранней гаструлы зачаток эктодермы, который в нормальных условиях должен был развиться в структуры нервной системы, из зародыша гребенчатого (непигментрированного) тритона пересаживался под эктодерму брюшной стороны, дающую начало эпидермису кожи, зародыша обыкновенного (пигментированного) тритона. В итоге на брюшной стороне зародыша-реципиента возникала сначала нервная трубка и другие компоненты комплекса осевых органов, а затем формировался дополнительный зародыш. Причем, наблюдения показали, что ткани дополнительного зародыша формируются почти исключительно из клеточного материала реципиента.

Эти данные доказывают, что в ходе эмбриогенеза некоторые части зародыша влияют на пути развития соседних участков. Такое влияние одного зачатка на другой получило название *эмбриональной индукции*. Насколько важную роль играет эмбриональная индукция в развитии, показывает следующий опыт. Если на стадии ранней гаструлы полностью удалить
зачаток хорды, то нервная трубка совсем не развивается. Эктодерма на спинной стороне зародыша, из которой в норме формируется нервная трубка, образует кожный эпителий.

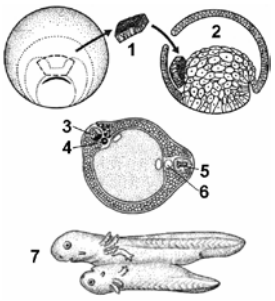


Рис 318. Эмбриональная индукция:

1 — зачаток хордомезодермы; 2 — полость бластулы; 3 — индуцирорванная нервная трубка; 4 — индуцированная хорда; 5 — первичная нервная трубка; 6 — первичная хорда; 7 — формирование вторичного зародыша, соединенного с зародышем-хозяином.

При дальнейшем изучении развития зародышей оказалось, что зачаток хордомезодермы представляет собой не только индуктор нервной трубки, но и сам для дифференцировки нуждается в индуцирующем влиянии со стороны зачатка нервной системы. Во время эмбрионального развития имеет место не односторонняя индукция, а взаимодействие частей развивающегося зародыша. Таким образом, эмбриональную индукцию можно определить как явление, при котором в процессе эмбриогенеза один зачаток влияет на другой, определяя путь его развития, и, кроме того, сам подвергается индуцирующему воздействию со стороны первого зачатка.

38.6. Постэмбриональное развитие

Постэмбриональный период развития начинается в момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек и продолжается вплоть до его смерти. Постэмбриональное развитие включает в себя:

- рост организма;
- установление окончательных пропорций тела;
- переход систем органов на режим взрослого организма (в частности, половое созревание).

Типы постэмбрионального развития

Различают два основных типа постэмбрионального развития:

- *Прямое*, при котором из тела матери или яйцевых оболочек выходит особь, отличающаяся от взрослого организма только меньшим размером (птицы, млекопитающие). Различают:
  - *неличиночный* (яйцекладный) тип, при котором зародыш развивается внутри яйца (рыбы, птицы);
  - *внутриутробный* тип, при котором зародыш развивается внутри организма матери и связан с ним через плаценту (плацентарные млекопитающие).
- *С превращением* (метаморфозом), при котором из яйца выходит личинка, устроенная проще взрослого животного (иногда сильно отличающаяся от него); как правило, она имеет специальные личиночные органы, отсутствующие у взрослого животного, и не способна к размножению; часто личинка ведет иной образ жизни, чем взрослое животное (насекомые, некоторые паукообразные, амфибии).

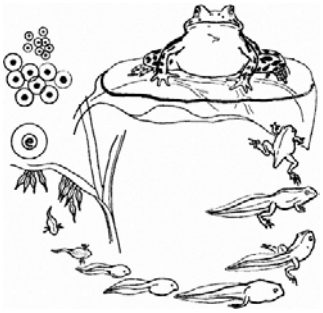


Рис. 319. Развитие лягушки

Примером животных, имеющих постэмбриональное развитие с метаморфозом, служат бесхвостые земноводные (рис. 319). Из яйцевых оболочек земноводных выходит личинка — головастик, больше напоминающий рыбу, чем земноводное. Он имеет обтекаемую форму тела, хвостовой плавник, жаберные щели и жабры, органы боковой линии, двухкамерное сердце, один круг кровообращения. Со временем, под влиянием гормона щитовидной железы, головастик претерпевает метаморфоз. У него рассасывается хвост, появляются конечности,
исчезает боковая линия, развиваются легкие и второй круг кровообращения, то есть постепенно он приобретает признаки, характерные для земноводных.

Глава 39. Неклеточные формы жизни

Вирусы были открыты в 1892 г. русским ученым-ботаником Д.И.Ивановским при изучении мозаичной болезни табака (пятнистость листьев). Вирусы представляют собой неклеточные формы жизни. Они занимают промежуточное положение между живой и неживой материей, так как совмещают в себе признаки живых организмов и тел неживой природы.

Вирусы обладают рядом особенностей, отличающих их от клеточных организмов:

- не имеют клеточного строения, лишены каких-либо клеточных структур;
- содержат только один тип нуклеиновой кислоты — либо ДНК, либо РНК;
- лишены собственного метаболизма, так как не имеют белок-синтезирующего аппарата и механизмов получения энергии;
- отсутствует рост;
- не способны ни к делению, ни к половому размножению.

Вирусы проявляют признаки жизни только в клетке. Это внутриклеточные паразиты. Причем в отличие от других паразитов, они являются ультрапаразитами, так как паразитируют на генетическом уровне.

Происхождение вирусов

Вопрос о происхождении вирусов до конца не выяснен. Вирусы представляют собой автономные генетические структуры, но они не способны развиваться вне клетки. Вместе с тем, нуклеотидный состав нуклеиновых кислот и генетический код вирусов и клеточных организмов одинаков. Поэтому можно предположить, что вирусы возникли позже возникновения клеточной организации.

Наиболее вероятно, что вирусы возникли в результате деградации клеточных организмов. Вероятно, вирусы можно рассматривать как группу генов, вышедших из-под контроля генома клетки.

Химический состав вирусов

Вирусы представляют собой нуклеопротеины, т.е. состоят из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК) и белков, образующих оболочку вокруг нуклеиновой кислоты. У некоторых вирусов можно обнаружить липиды и углеводы.

Структурная организация вирусов

Размеры вирусов колеблются от 10 до 300 нм. Форма вирусов разнообразна: шаровидная, палочковидная, нитевидная, цилиндрическая и др.

Вирусы могут существовать в двух формах:

- в форме нуклеиновой кислоты, когда находятся в клетке-хозяине;
- в свободной форме, когда находятся вне клетки-хозяина. Эту форму существования называют *вирионом* (рис. 320).

Вирионы вирусов состоят из различных компонентов:

- *сердцевина* — генетический материал (молекула ДНК или РНК);
- *капсид*[38] — белковая оболочка нуклеиновой кислоты;
- *суперкапсид* — дополнительная липопротеидная оболочка (характерен только для сложноорганизованных вирусов).

Вирусы содержат всегда один тип нуклеиновой кислоты — либо ДНК, либо РНК. Причем обе нуклеиновые кислоты могут быть как одноцепочечными, так и двухцепочечными, как линейными, так и кольцевыми.

В зависимости от типа нуклеиновой кислоты, входящей в состав вируса, различают:

- *ДНК-геномные вирусы;*
- *РНК-геномные вирусы.*

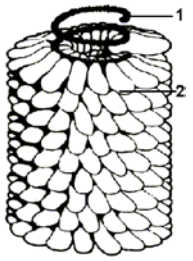


Рис. 320. Вирус табачной мозаики:

1 — нуклеиновая кислота вируса (РНК); 2 — капсид.

Капсид представляет собой оболочку вируса, образованную белковыми субъединицами, уложенными строго определенным образом.

Капсид выполняет, прежде всего, защитную функцию. Он защищает нуклеиновую кислоту вируса от различных воздействий, прежде всегоот действия многочисленных нуклеаз[39]. Кроме того, капсид обеспечивает осаждение вируса на поверхности клеточных мембран, так как содержит рецепторы, комплементарные рецепторам мембран клеток. Рецепторный механизм проникновения вируса в клетку обеспечивает специфичность вирусов: они поражают строго определенный круг хозяев.

Суперкапсид характерен для сложноорганизованных вирусов (вирусы ВИЧ, гриппа, герпеса). Возникает во время выхода вируса из клетки-хозяина. Он представляет собой модифицированный участок ядерной или наружной цитоплазматической мембраны клетки-хозяина.

Репродукция вирусов

Только внедряясь в клетку-хозяина вирус может воспроизводить себе подобных, он подавляет процессы транскрипции и трансляции веществ, необходимых самой клетке, и "заставляет" ее ферментные системы осуществлять репликацию своей нуклеиновой кислоты и биосинтез белков вирусных оболочек. После сборки вирусных частиц клетка либо погибает, либо продолжает существовать и производить новые поколения вирусных частиц.

Цикл репродукции вируса складывается из нескольких стадий.

- *Осаждение вируса* на поверхность мембраны клетки. Возможно в том случае, если рецепторы клеточных мембран и капсида вируса комплементарны.
- *Проникновение вируса в клетку*. Многие вирусы проникают в клетку путем эндоцитоза. Образуется впячивание наружной цитоплазматической мембраны, и вирус оказывается в цитоплазме клетки. Ферменты лизосом разрушают капсид вируса, и его нуклеиновая кислота освобождается. Некоторые вирусы проникают в клетку путем слияния мембран клеток и вирусов.

  Проникновение фагов происходит за счет частичного разрушения оболочки клетки фаговым лизоцимом. ДНК вируса проникает в клетку после сократительной реакции отростка фага.

[38] От лат. capsa — вместилище

[39] Нуклеазы — ферменты, расщепляющие нуклеиновые кислоты.



- Синтез компонентов вируса осуществляется в несколько этапов:
- *Подготовительный*. На этом этапе происходит подавление функционирования генетического аппарата клетки, прекращается синтез белков и нуклеиновых кислот клетки, белок-синтезирующий аппарат клетки переводится под контроль генома вируса.
- *Репликация нуклеиновой кислоты вируса*. Поскольку генетический аппарат вирусов разнообразен, механизмы репликации различны. У двухцепочечных ДНК-геномных вирусов репликация происходит так же, как у всех живых организмов.
- *Синтез белков капсида*. Биосинтез белков капсида вируса начинается позже репликации, причем используется белоксинтезирующий аппарат клетки-хозяина.
- *Сборка вирионов*. Сборка вирусных частиц начинается после того, как количество компонентов вируса в клетке достигает определенного предела. Происходит самосборка, белковые субъединицы капсида определенным образом располагаются вокруг нуклеиновой кислоты.
- *Выход вирусов из клетки*. Чаще всего происходит в результате разрушения клетки вирусным лизоцимом. Сложноорганизованные вирусы выходят из клетки путем почкования, при этом они приобретают суперкапсид.

Значение вирусов

Вирусы способны поражать большинство существующих живых организмов, вызывая различные заболевания. К числу вирусных заболеваний человека относятся, например, оспа, бешенство, детский паралич, корь, желтая лихорадка, инфекционный насморк и т.д. У животных известно поражение вирусом коровьей оспы и др. У растений вирусы могут определять пятнистость окраски цветков (например, у тюльпана), изменения окраски листьев (желтуха растений).

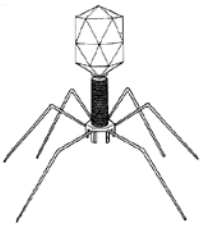


Рис. 321. Бактериофаг.

Некоторые вирусы (бактериофаги) являются паразитами бактерий (рис. 321). Они способны проникать в бактериальную клетку и разрушать ее. Бактериофаг состоит из головки, хвостика и хвостовых отростков, с помощью которых он осаждается на оболочке бактерий. В головке содержится ДНК. Фаг частично растворяет клеточную стенку и мембрану бактерии и за счет сократительной реакции хвостика впрыскивает свою ДНК в ее клетку.

Бактериофаги имеют большое практическое значение и являются важным объектом научных исследований в области молекулярной биологии.

ВИЧ-инфекция (СПИД)

Синдром приобретенного иммунного дефицита — это новое инфекционное заболевание, которое признано как первая действительно глобальная эпидемия в известной истории человечества.

Вирус иммунодефицита человека внедряется в чувствительные клетки. Основные клетки-мишени — CD4-лимфоциты (хелперы), так как на их поверхности есть рецепторы, способные связываться с поверхностным белком ВИЧ. В меньшем числе они содержатся на мембранах макрофагов, еще в меньшем — на мембранах В-лимфоцитов. Кроме того, ВИЧ проникает в ЦНС, поражая нервные клетки и клетки нейроглии, в клетки кишечника. Иммунная система организма человека утрачивает свои защитные свойства и оказывается не в состоянии противостоять возбудителям различных инфекций. Средняя продолжительность жизни инфицированного человека составляет 7-10 лет.

Строение вирусной частицы ВИЧ

Возбудитель СПИДа — вирус иммунодифицита человека (ВИЧ) — относится к ретровирусам[40]. Вирион имеет сферическую форму, диаметром 100-150 нм (рис. 322). Наружная оболочка вируса состоит из мембраны, образованной из клеточной мембраны клетки-хозяина.

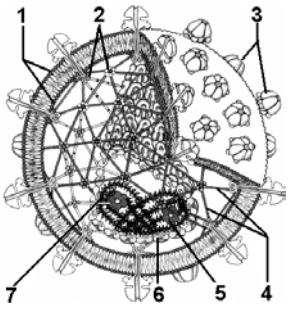


Рис. 322. Молекулярная модель вируса иммунодефицита человека:

1 — оболочка вируса; 2 — гликопротеиды; 3 — отросток; 4 — вироскелет; 5 — обратная транскриптаза; 6 — сердцевина; 7 — рибонуклеопротеид.

[40] Св… …ы ф… …оторая закодирована в их геноме и позволяет синте…

Поэтому на ее поверхности и внутри нее сохраняется множество клеточных белков. В мембрану встроены рецепторные образования, по виду напоминающие грибы. Под наружной оболочкой располагается сердцевина вируса, которая имеет форму усеченного конуса и образована особым белком. Промежуток между наружной вирусной мембраной и сердцевиной вируса заполнен тяжами вироскелета, благодаря которому сохраняется форма вируса, а сердцевина удерживается в определенном положении. Внутри сердцевины располагаются две молекулы вирусной РНК, связанные с низкомолекулярными белками основного характера. Каждая моле кула РНК содержит 9 генов ВИЧ. Три из них являются структурными, три — регуляторными и три — дополнительными. Эти гены содержат информацию, необходимую для продукции белков, которые управляют способностью вируса инфицировать клетку, реплицироваться и вызывать заболевание. Кроме того, сердцевина содержит фермент обратную транскриптазу, осуществляющую синтез вирусной ДНК с молекулы вирусной РНК.

Пути распространения ВИЧ инфекции

Источником заражения служит человек — носитель вируса иммунодефицита. Это может быть больной с различными проявлениями болезни, или человек, не имеющий признаков заболевания (бессимптомный вирусоноситель).

СПИД передается только от человека к человеку:

- половым путем;
- через кровь и ткани, содержащие вирус иммунодефицита;
- от матери к плоду и новорожденному.

Глава 40. Основы генетики и селекции

40.1. Введение в генетику

Предмет генетики

Генетика — относительно молодая наука. Официальной датой ее рождения считается 1900г., когда Г. де Фриз в Голландии, К.Корренс в Германии и Э.Чермак в Австрии независимо друг от друга "переоткрыли" законы наследования признаков, установленные Г. Менделем еще в 1865 году.

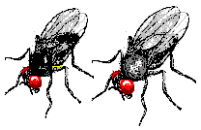
Генетика изучает два фундаментальных свойства живых организмов: наследственность и изменчивость.

Под *наследственностью* понимают *свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями.* Благодаря наследственности, каждый вид животных и растений в ряде сменяющих друг друга поколений сохраняет не только характерные для него признаки, но и особенности развития.

Материальной основой наследственности, связывающей поколения, являются клетки — гаметы (при половом размножении) и соматические (при бесполом). Но клетки несут в себе не признаки и свойства будущих организмов, а лишь задатки, дающие возможность развития этих признаков и свойств. Этими задатками являются гены. *Эукариотическим геном* называют *совокупность сегментов молекулы ДНК, которая дает начало или молекуле РНК, или полипептиду*. Совокупность всех генов организма называют *генотипом.*

Наличие задатка еще не означает обязательного появления признака, поскольку развитие любого признака зависит как от присутствия других генов, так и от условий среды. То есть, формирование признаков происходит в ходе индивидуального развития особей. Поэтому каждая отдельно взятая особь уникальна, так как обладает набором признаков, характерных только для нее.

Совокупность всех признаков организма называют фенотипом. Сюда относятся не только видимые признаки (цвет глаз, волос и т.д.), но и биохимические (структура белков, активность ферментов и т.д.), гистологи-



ческие (форма и размеры клеток, строение тканей и органов), анатомические (строение тела и взаимное расположение органов). То есть, *признаком может быть названа любая особенность строения, любое свойство организма.*

Появление в рамках одного вида признаков, отличающих особей друг от друга, является следствием наличия у особей свойства изменчивости. Под *изменчивостью* понимают *свойство организмов приобретать новые признаки под воздействием различных факторов*. Изменчивость заключается в изменении наследственных задатков, то есть генов. Изучением причин и форм изменчивости также занимается генетика.

Изменчивость противоположна наследственности. Если наследственность стремится закрепить признаки и свойства организмов, то изменчивость обеспечивает появление новых признаков и свойств. Вместе с тем, наследственность и изменчивость тесно взаимосвязаны. Благодаря изменчивости организмы приспосабливаются к изменяющимся условиям окружающей среды, а благодаря наследственности эти изменения закрепляются.

Таким образом, *генетика — это наука о закономерностях наследственности и изменчивости.*

Методы генетики

Как любая наука, генетика имеет свои методы исследования. Основным является *гибридологический метод* — система скрещиваний, позволяющая проследить закономерности наследования и изменения признаков в ряду поколений. Метод разработан Г. Менделем. От обычных скрещиваний с последующим наблюдением за потомством этот метод отличается следующими особенностями:

- целенаправленный подбор родителей, различающихся по одной, двум, трем и т.д. парам контрастных (альтернативных) стабильных признаков;
- учет наследования признаков отдельно по каждой такой паре в каждом поколении;
- строгий количественный учет наследования признаков у гибридов ряда последовательных поколений;
- индивидуальная оценка потомства от каждого родителя в ряду поколений.

Другие методы будут подробно рассмотрены при изучении следующих тем. К ним относятся: *генеалогический* — составление и анализ родословных; *цитогенетический* — изучение хромосом при помощи микроскопа; *близнецовый* — изучение генетических закономерностей на близнецах; *популяционно-статистический* метод — изучение генетической структуры популяций.

Генетическая символика

Для записи результатов скрещиваний в генетике используются специальная символика, предложенная Г.Менделем:

- P — родители;
- F — потомство, число внизу или сразу после буквы указывает на порядковый номер поколения (F_1 — гибриды первого поколения — прямые потомки родителей, F_2 — гибриды второго поколения — возникают в результате скрещивания между собой гибридов F_1);
- x — значок скрещивания;
- ♂ — мужская особь;
- ♀ — женская особь
- A, a, B, b, C, c — буквами латинского алфавита обозначаются отдельно взятые наследственные признаки.

40.2. Законы Менделя



Грегор Иоганн Мендель (1822 — 1884)

Успеху работы Менделя способствовал удачный выбор объекта для проведения скрещиваний — гороха. Особенности гороха:

- относительно просто выращивается и имеет короткий период развития, что позволяет достаточно быстро получить потомство от скрещивания, причем за год можно получить несколько поколений;
- имеет многочисленное потомство, что удобно для проведения статистического анализа;
- имеет большое количество хорошо заметных альтернативных признаков:
  - окраска венчика — белая или красная;
  - окраска семядолей — зеленая или желтая;
  - форма семени — морщинистая или гладкая;
  - окраска боба — желтая или зеленая;
  - форма боба — округлая или с перетяжками;
  - расположение цветков или плодов — по всей длине стебля или у его верхушки;
  - высота стебля — длинный или короткий;
- является самоопылителем, в результате чего имеет большое количество чистых линий, устойчиво сохраняющих свои признаки из поколения в поколение;

- строение венчика цветка позволяет защитить цветок от опыления посторонней пыльцой.

Опыты Менделя были тщательно продуманы. Если его предшественники пытались изучить закономерности наследования сразу многих признаков, то Мендель шел от простого к сложному. Свои исследования он начал с изучения закономерностей наследования всего лишь одной пары альтернативных признаков.

Моногибридное скрещивание

Моногибридным называют скрещивание двух организмов, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных (взаимоисключающих) признаков. Таким образом, при таком скрещивании прослеживаются закономерности наследования только двух вариантов признака (например, белая и красная окраска венчика), а все остальные признаки организма во внимание не принимаются.

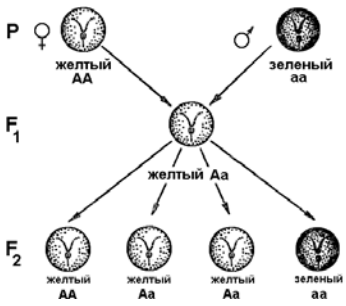


Рис. 323. Моногибридное скрещивание растений гороха с желтыми и зелеными семенами.

Первый закон Менделя

Классическим примером моногибридного скрещивания является скрещивание сортов гороха с желтыми и зелеными семенами (рис. 323). При скрещивании растения с желтыми и зелеными семенами, все потомки имели желтые семена. Аналогичная картина наблюдалась и при скрещиваниях, в которых изучалось наследование других признаков: при скрещивании растений, имеющих гладкую и морщинистую форму семян, все семена полученных гибридов были гладкими, от скрещивания красноцветковых растений с белоцветковыми — все красноцветковые. Проведя анализ полученных результатов, Мендель пришел к выводу, что у гибрида первого поколения из каждой пары альтернативных признаков проявляется только один, а второй — не развивается, как бы исчезает. Проявляющийся у гибридов первого поколения признак Мендель назвал *доминантным*, а подавляемый — *рецессивным*. Само же явление преобладания у гибридов признака одного из родителей Г. Мендель назвал *доминированием.*

Позже выявленная закономерность была названа *законом единообразия гибридов первого поколения*, или *законом доминирования*. Это первый закон Менделя: *при скрещивании двух организмов, относящихся к разным чистым линиям (двух гомозиготных организмов), отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков, все первое поколение гибридов (F_1) окажется единообразным и будет нести признак одного из родителей*.

Второй закон Менделя

Второй закон наследственности был сформулирован Менделем при изучении гибридов второго поколения. Семена гибридов первого поколения использовались Менделем для получения второго гибридного поколения. Результаты опытов Менделя приведены в таблице.

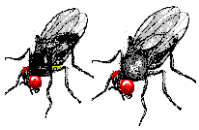
Таблица 8

Результаты расщепления по различным признакам в F_2, полученные в опытах Г.Менделя с горохом.

Признаки	Доминантные		Рецессивные		Всего
	число	%	число	%	
Форма семян	5474	74,74	1850	25,26	7324
Окраска семядолей	6022	75,06	2001	24,94	8023
Окраска семенной кожуры	705	75,90	224	24,10	929
Форма боба	882	74,68	299	25,32	1181
Окраска боба	428	73,79	152	26,21	580
Расположение цветков	651	75,87	207	24,13	858
Высота стебля	787	73,96	277	26,04	1064
Всего:	14949	74,90	5010	25,10	19959

Анализ данных таблицы позволяет сделать ряд выводов:

- единообразия гибридов во втором поколении не наблюдается — часть гибридов несет один (доминантный), часть — другой (рецессивный) признак из альтернативной пары;
- количество гибридов, несущих доминантный признак, приблизительно в 3 раза больше, чем гибридов, несущих рецессивный признак, причем это соотношение наблюдается и по каждой отдельно взятой паре, и по всей совокупности растений;
- рецессивный признак не исчезает, а лишь подавляется и проявляется во втором гибридном поколении;
- наследуются не сами признаки, а наследственные задатки, или факторы (в современной терминологии — гены), их определяющие.



Явление, при котором часть гибридов второго поколения несет доминантный признак, а часть — рецессивный, называют *расщеплением.* Причем наблюдающееся у гибридов расщепление не случайное, а подчиняется определенным количественным закономерностям.

Таким образом, на основе скрещивания гибридов первого поколения и анализа второго был сформулирован второй закон Менделя: *при скрещивании гибридов первого поколения в потомстве происходит расщепление признаков в определенном числовом соотношении.*

Гипотеза чистоты гамет

Для объяснения явления доминирования и расщепления гибридов второго поколения Мендель предложил гипотезу чистоты гамет. Он предположил, что развитие признака определяется соответствующим ему наследственным фактором. Один наследственный фактор гибриды получают от отца, другой — от матери. У гибридов F_1 проявляется лишь один из факторов — доминантный. Однако, среди гибридов F_2, появляются особи с признаками исходных родительских форм. Это значит, что наследственные факторы сохраняются в неизменном виде, а в половые клетки попадает только один наследственный фактор, то есть они "чисты" (не содержат второго наследственного фактора).

Итак, гипотеза чистоты гамет гласит: *гаметы "чисты", содержат только один наследственный признак из пары*.

Аллелизм

Наследственные задатки (гены) Мендель предложил обозначать большими буквами латинского алфавита, например, доминантный — большой — А, рецессивный — маленькой — *а*.

Каждый организм один задаток (ген) получает от материнского организма, а другой — от отцовского, следовательно, они являются парами. Явление парности генов называют *аллелизмом*, парные гены — *аллельными*, а каждый ген пары — *аллелью*. Например, желтая и зеленая окраска семян гороха являются двумя аллелями (соответственно, доминантный аллель и рецессивный аллель) одного гена.

Множественный аллелизм

В настоящее время известно, что существуют гены, имеющие не два, а большее количество аллелей. Например, у мухи дрозофилы ген окраски глаз представлен 12 аллелями: красная, коралловая, вишневая, абрикосовая и т.д. до белой. Наличие у гена большого количества аллелей называют *множественным аллелизмом*. Множественный аллелизм является следствием возникновения нескольких мутаций одного и того же гена.

Поскольку в своих опытах Г. Мендель использовал растения, относящиеся к разным чистым линиям, аллельные гены этих растений одинаковы. Организмы, имеющие одинаковые аллели одного гена, называются *гомозиготными*. Они могут быть гомозиготными по доминантным (АА) или по рецессивным генам (аа). Организмы, имеющие разные аллели одного гена, называются *гетерозиготными* (Аа).

Цитологические основы моногибридного скрещивания

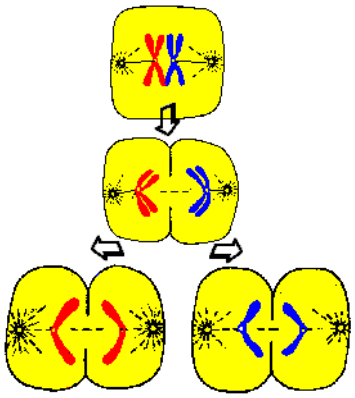


Рис. 324. Расхождение хромосом при мейозе.

Во времена Менделя строение и развитие половых клеток еще не было изучено. Поэтому его гипотеза чистоты гамет является примером гениального предвидения, которое позже нашло научное подтверждение.

Явления доминирования и расщепления признаков, наблюдавшиеся Менделем, в настоящее время легко объясняются парностью хромосом, расхождением хромосом во время мейоза и объединением их во время оплодотворения (рис. 324).

Предположим, что соматические клетки несут всего одну пару гомологичных хромосом, содержащих гены, определяющие окраску семян у гороха. Обозначим ген, определяющий желтую окраску, буквой **А**, а зеленую — **а**. Поскольку Мендель работал с чистыми линиями, оба организма — гомозиготны, то есть несут два одинаковых аллеля гена окраски семян (соответственно, **АА** и **аа**). Во время мейоза число хромосом уменьшается в два раза и в каждую гамету попадает только одна хромосома. Но так как обе хромосомы несут одинаковые аллели, все гаметы одного организмы будут содержать одну хромосому с геном **А**, а другого — с геном **а**.

Генетическая запись осуществляется следующим образом:

Дано:

Ген Признак
А — желтые семена;
а — зеленые семена;
P AA x aa
Желт. Зелен.
F_1 = ?

Решение:

P *AA x aa*
Желт. Зелен.

Гам. А а

F_1 *Aa x Aa*
Желт. Желт.

Гам. А а А а

F_2 $AA + 2Aa + aa$
Желт. Желт. Зелен.

При оплодотворении гаметы сливаются, и их хромосомы объединяются в одной зиготе. Получившийся от скрещивания гибрид становится гетерозиготным, так как его клетки будут иметь генотип **Aa,** то есть оба аллеля одного и того же гена. У гибридного организма во время мейоза хромосомы расходятся в разные клетки и образуется два типа гамет — 50% гамет будет нести ген **A**, 50% — ген **a**. Оплодотворение — процесс случайный и равновероятный, то есть любой сперматозоид может оплодотворить любую клетку. А поскольку образовалось два типа сперматозоидов и два типа яйцеклеток, возможно возникновение четырех типов зигот.

Для удобства расчета сочетания гамет при оплодотворении английский генетик Р.Пеннет предложил проводить запись в виде решетки, которую так и назвали — *решетка Пеннета*. По вертикали указываются женские гаметы, по горизонтали — мужские. В клетки решетки вписываются генотипы зигот, образовавшихся при слиянии гамет.

Из приведенной схемы видно, что образуется три типа зигот. Половина из них — гетерозиготы (несут гены **A** и **a**), 1/4 — гомозиготы по доминантному признаку (несут два гена **A**) и 1/4 — гомозиготы по рецессивному признаку (несут два гена **a**). Причем желтосеменные растения одинаковы по фенотипу, но различны по генотипу: 1/3 являются гомозиготными по доминантному признаку и 2/3 — гетерозиготны.

Таким образом, учитывая цитологические основы, второй закон Менделя можно сформулировать следующим образом: *при скрещивании гибридов первого поколения между собой (двух гетерозиготных особей) во втором поколении наблюдается расщепление в определенном числовом соотношении: по фенотипу 3:1, по генотипу 1:2:1.*

Неполное доминирование

Явление доминирования не абсолютно. Сам Мендель столкнулся с тем, что при скрещивании крупнолистного сорта гороха с мелколистным гибриды первого поколения не повторяли признак ни одного из родительских растений. Все они имели листья средней величины, то есть выражение признака у гибридов носит промежуточный характер с большим или меньшим уклонением в сторону одного из родительских признаков.

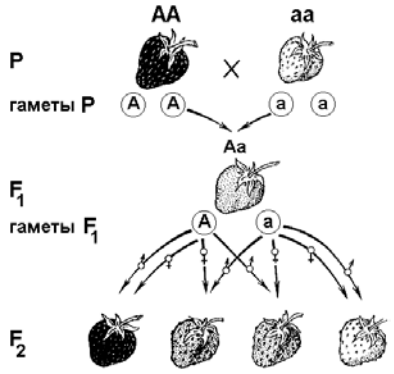


Рис. 326. Наследование окраски плода у земляники при явлении неполного доминирования.

Позже выяснилось, что неполное доминирование (или промежуточное проявление признака) характерно для многих признаков растений и животных. Именно такой характер имеет наследование окраски цветка у львиного зева, окраски оперения у кур, шерсти у крупного рогатого скота и овец и т.д.

В качестве примера рассмотрим наследование окраски плода у земляники (рис. 326). При скрещивании гомозиготных красноплодных и белоплодных сортов земляники, все первое поколение гибридов получается розовоплодным. При скрещивании гибридов получаем расщепление в соотношении соотношении 1 красноплодная: 2 розовоплодные: 1 белоплодная. Характерно то, что при неполном доминировании расщепление по генотипу соответствует расщеплению по фенотипу, так как гетерозиготы фенотипически отличаются от гомозигот.

Анализирующее скрещивание. Генотип гороха с зелеными семенами может быть только aa. Горох с желтыми семенами может иметь генотип AA или Aa. Для того, чтобы определить генотип особи, обладающей доминантными признаками, проводят анализирующее скрещивание — скрещивают с особью, гомозиготной по рецессивным признакам.

Если исследуемая особь гомозиготна (AA), то потомство от такого скрещивания будет иметь желтые семена и генотип Aa:

AA x aa; F_1 — 100% Aa.

Если исследуемая особь гетерозиготна (Aa), то она образует два типа гамет и 50% потомства будет иметь желтые семена и генотип Aa, а 50% — зеленые семена и генотип aa: Aa x aa; F_1 — 50% Aa, 50% aa.

Дигибридное скрещивание

Организмы отличаются друг от друга по многим признакам. Поэтому, установив закономерности наследования одной пары признаков, Г.Мендель перешел к изучению наследования двух (и более) пар альтернативных признаков.

Дигибридным называют скрещивание двух организмов, отличающихся друг от друга по двум парам альтернативных признаков.

Третий закон Менделя

Для дигибридного скрещивания Мендель брал гомозиготные растения гороха, отличающиеся по окраске семян (желтые и зеленые) и форме семян (гладкие и

морщинистые). Желтая окраска (**А**) и гладкая форма (**В**) семян — доминантные признаки, зеленая окраска (**а**) и морщинистая форма (**в**) — рецессивные признаки.

Скрещивая растение с желтыми и гладкими семенами с растением с зелеными и морщинистыми семенами, Мендель получил единообразное гибридное поколение F_1 с желтыми и гладкими семенами (рис. 325). От самоопыления 15 гибридов F_1 было получено 556 семян, из них 315 желтых гладких, 101 желтое морщинистое, 108 зеленых гладких и 32 зеленых морщинистых.

Анализируя полученное потомство, Мендель, прежде всего, обратил внимание на то, что, наряду с сочетаниями признаков исходных сортов (желтые гладкие и зеленые морщинистые семена), при дигибридном скрещивании появляются и новые сочетания признаков (желтые морщинистые и зеленые гладкие семена). *Он обратил внимание на то, что расщепление по каждому отдельно взятому признаку соответствует расщеплению при моногибридном скрещивании*. Из 556 семян 423 были гладкими и 133 морщинистыми (соотношение 3:1), 416 семян имели желтую окраску, а 140 — зеленую (соотношение 3:1). Однако Менделя интересовал вопрос: зависит ли расщепление одной пары признаков (гладкие и морщинистые семена) от расщепления другой пары (желая окраска семян и зеленая) или эти пары тесно связаны между собой.

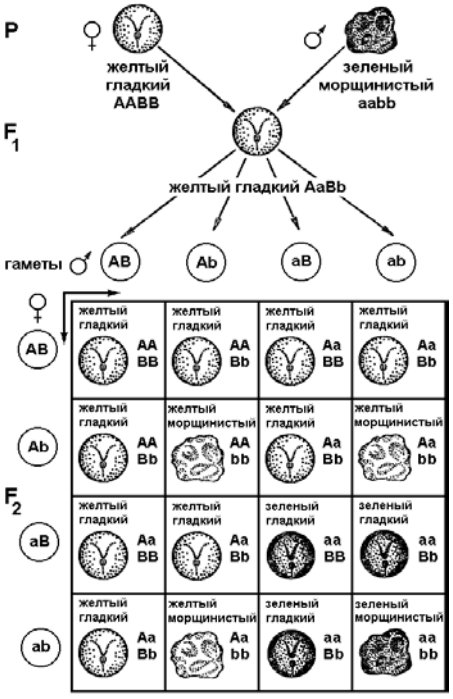


Рис. 325. Дигибридное скрещивание растений гороха с желтыми гладкими и зелеными морщинистыми семенами.

Анализ количественных соотношений групп гибридов F_2, имеющих определенное сочетание признаков, привело к такому заключению: расщепление по фенотипу при скрещивании дигетерозигот происходит в соотношении 9:3:3:1.

- 9/16 растений F_2 обладали обоими доминантными признаками (гладкие желтые семена);
- 3/16 были желтыми (доминантный) и морщинистыми (рецессивный);
- 3/16 были зелеными (рецессивный) и гладкими (доминантный);
- 1/16 растений F_2 обладали обоими рецессивными признаками (морщинистые семена зеленого цвета).

Если при моногибридном скрещивании родительские организмы отличаются по одной паре признаков (2^1) (желтые и зеленые семена) и дают во втором поколении два фенотипа в соотношении 3+1, то при дигибридном они отличаются по двум парам признаков (2^2) и дают во втором поколении четыре фенотипа в соотношении $(3+1)^2$. Легко посчитать, сколько фенотипов и в каком соотношении будет образовываться во втором поколении при тригибридном скрещивании: (2^3). — восемь фенотипов в соотношении $(3+1)^3$.

Четыре фенотипа скрывают девять разных генотипов: 1 — AABB; 2 — AABb; 1 — AAbb; 2 — AaBB; 4 — AaBb; 2 — Aabb; 1 — aaBB; 2 — aaBb; 1 — aabb. Если расщепление по генотипу в F_2 при моногибридном поколении было 1:2:1, то есть было три разных генотипа (3^1), то при при дигибридном образуется 9 разных генотипов — 3^2, при тригибридном скрещивании образуется 3^3 — 27 разных генотипов.

Мендель пришел к выводу, что расщепление по одной паре признаков не связано с расщеплением по другой паре. Для семян гибридов характерны не только сочетания признаков родительских растений (желтое гладкое семя и зеленое морщиностое семя), но и возникновение новых комбинаций признаков (желтое морщинистое семя и зеленое гладкое семя).

Проведенное исследование позволило сформулировать закон независимого комбинирования генов (третий закон Менделя): при скрещивании двух гетерозиготных особей, отличающихся друг от друга по двум (и более) парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга в соотношении 3:1 и комбинируются во всех возможных сочетаниях.

Третий закон Менделя справедлив только для тех случаев, когда анализируемые гены находятся в разных парах гомологичных хромосом.

Цитологические основы третьего закона Менделя

Пусть **А** — ген, обусловливающий развитие желтой окраски семян, **а** — зеленой окраски, **В** — гладкая форма семени, **в** — морщинистая. Скрещиваются гибриды первого поколения, имеющие генотип **АаВв**. При образовании гамет, из каждой пары аллельных генов в гамету попадает только один, при этом в результате случайности расхождения хромосом в первом делении мейоза ген **А** может попасть в одну гамету с геном **В** или с геном **в**, а ген **а** может объединиться с геном **В** или с геном **в**. Таким образом,

каждый организм образует четыре сорта гамет в одинаковом количестве (по 25 %): **АВ, Ав, аВ, ав**. Во время оплодотворения каждый из четырех типов сперматозоидов может оплодотворить любую из четырех типов яйцеклеток. Все возможные сочетания мужских и женских гамет легко установить с помощью решетки Пеннета. При анализе результатов видно, что по фенотипу потомство делится на четыре группы: 9 желтых гладких: 3 желтых морщинистых: 3 зеленых гладких: 1 желтая морщинистая. Если проанализировать результаты расщепления по каждой паре признаков в отдельности, то получится, что отношение числа желтых семян к числу зеленых — 3:1, отношение числа гладких к числу морщинистых — 3:1. Таким образом, при дигибридном скрещивании каждая пара признаков при расщеплении в потомстве ведет себя так же, как при моногибридном скрещивании, т.е. независимо от другой пары признаков.

40.3. Сцепленное наследование

Г. Мендель проследил наследование семи пар признаков у гороха. Многие исследователи, повторяя опыты Менделя, подтвердили открытые им законы. Было признано, что эти законы носят всеобщий характер. Однако в 1906 г. английские генетики В.Бэтсон и Р.Пеннет, проводя скрещивание растений душистого горошка и анализируя наследование формы пыльцы и окраски цветков, обнаружили, что эти признаки не дают независимого распределения в потомстве. Потомки всегда повторяли признаки родительских форм. Стало ясно, что не для всех генов характерно независимое распределение в потомстве и свободное комбинирование.

Каждый организм имеет огромное количество признаков, а число хромосом невелико. Следовательно, каждая хромосома несет не один ген, а целую группу генов, отвечающих за развитие разных признаков.



Томас Гент Морган
(1886 — 1945)

Изучением наследования признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме, занимался выдающийся американский генетик Т. Морган. Если Мендель проводил свои опыты на горохе, то для Моргана основным объектом стала плодовая мушка дрозофила. Мушка каждые две недели при температуре 25°С дает многочисленное потомство. Самец и самка внешне хорошо различимы — у самца брюшко меньше и темнее.

Кроме того, они имеют всего 8 хромосом в диплоидном наборе и отличия по многочисленным признакам, могут размножаться в пробирках на дешевой питательной среде.

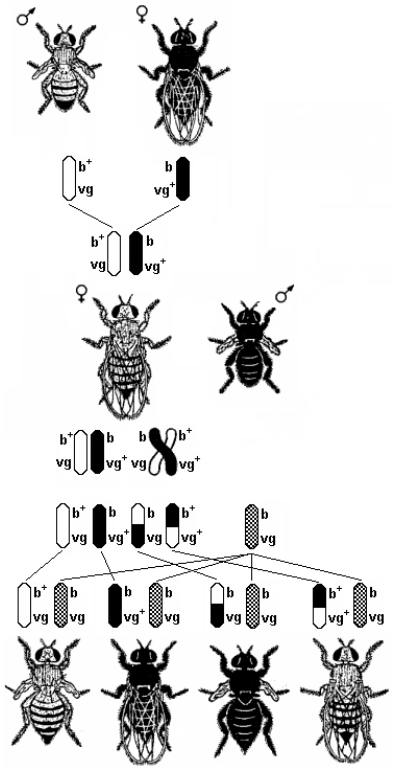
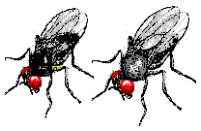


Рис. 327. Явление сцепленного наследования признаков у мушки дрозофилы.

Скрещивая мушку дрозофилу с серым телом и нормальными крыльями с мушкой, имеющей темную окраску тела и зачаточные крылья, в первом поколении Морган получал гибридов, имеющих серое тело и нормальные крыльяи (ген, определяющий серую окраску брюшка, доминирует над темной окраской, а ген, обусловливающий развитие нормальных крыльев — над геном недоразвитых) (рис. 327). При проведении анализирующего скрещивания самки F_1 с самцом, имевшим рецессивные признаки, теоретически ожидалось получить потомство с комбинациями этих признаков в соотношении 1:1:1:1. Однако в потомстве явно преобладали особи с признаками родительских форм (41,5% серые длиннокрылые и 41,5% черные с зачаточными крыльями) и лишь незначительная часть мушек имела перекомбинированные признаки (8,5% черные длиннокрылые и 8,5% серые с зачаточными крыльями).

Анализируя полученные результаты, Морган пришел к выводу, что гены, обусловливающие развитие серой окраски тела и длинных крыльев, локализованы в одной хромосоме, а гены, обусловливающие развитие черной



окраски тела и зачаточных крыльев, — в другой. Явление совместного наследования признаков Морган назвал *сцеплением*. Материальной основой сцепления генов является хромосома. Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно и образуют *одну группу сцепления*. Поскольку гомологичные хромосомы имеют одинаковый набор генов, количество групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом (например, у человека 46 хромосом, или 23 пары гомологичных хромосом, соответственно количество групп сцепления в соматических клетках человека — 23). Явление совместного наследования генов, локализованных в одной хромосоме, называют *сцепленным наследованием.* Сцепленное наследование генов, локализованных в одной хромосоме, называют законом Моргана.

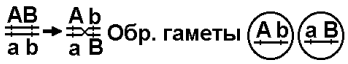
Вернемся к нашему примеру скрещивания мушек дрозофил. Если гены окраски тела и формы крыльев локализованы в одной хромосоме, то при данном скрещивании должны были получиться две группы особей, повторяющие признаки родительских форм, так как материнский организм должен образовывать гаметы только двух типов — **АВ** и **ав,** а отцовский — один тип — **ав**. Следовательно, в потомстве должны образовываться две группы особей, имеющих генотип **ААВВ** и **аавв**. Однако в потомстве появляются особи (пусть и в незначительном количестве) с перекомбинированными признаками, то есть имеющие генотип **Аавв** и **ааВв**. Каковы причины появления таких особей? Для объяснения этого факта необходимо вспомнить механизм образования половых клеток — мейоз. В профазе первого мейотического деления гомологичные хромосомы конъюгируют, и в этот момент между ними может произойти обмен участками. В результате кроссинговера в некоторых клетках происходит обмен участками хромосом между генами **А** и **В,** появляются гаметы **Ав** и **аВ,** и, как следствие, в потомстве образуются четыре группы фенотипов, как при свободном комбинировании генов. Но поскольку кроссинговер происходит не во всех гаметах, числовое соотношение фенотипов не соответствует соотношению 1:1:1:1.

В зависимости от особенностей образования гамет, различают:

- *некроссоверные гаметы* — гаметы с хромосомами, образованными без кроссинговера:



- *кроссоверные гаметы* — гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер:



Соответственно этому различают:

- *рекомбинантные* (*кроссоверные*) *особи* — особи, возникшие с участием кроссоверных гамет;
- *нерекомбинантные* (*некроссоверные*) *особи* — особи, возникшие без участия кроссоверных гамет.

Гены в хромосомах имеют разную силу сцепления. Сцепление генов может быть:

- *полным*, если между генами, относящимися к одной группе сцепления, рекомбинация невозможна (у самцов дрозофилы полное сцепление генов, хотя у подавляющего большинства других видов кроссинговер протекает сходно как у самцов, так и у самок);
- *неполным*, если между генами, относящимися к одной группе сцепления, возможна рекомбинация.

Вероятность возникновения перекреста между генами зависит от их расположения в хромосоме: чем дальше друг от друга расположены гены, тем выше вероятность перекреста между ними. За единицу расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, принят 1 % кроссинговера. Его величина зависит от силы сцепления между генами и соответствует проценту рекомбинантных особей от общего числа потомков, полученных при скрещивании. Например, в рассмотренном выше анализирующем скрещивании получено 17% особей с перекомбинированными признаками. Следовательно, расстояние между генами серой окраски тела и длинных крыльев (а также черной окраски тела и зачаточных крыльев) равно 17%. В честь Т. Моргана единица расстояния между генами названа *морганидой*.

Результатом исследований Т.Моргана стало создание им хромосомной теории наследственности:

- гены располагаются в хромосомах; различные хромосомы содержат неодинаковое число генов, причем набор генов каждой из негомологичных хромосом уникален;
- каждый ген имеет определенное место (локус) в хромосоме; в идентичных локусах гомологичных хромосом находятся аллельные гены;
- гены расположены в хромосомах в определенной линейной последовательности;
- гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно, образуя группу сцепления; число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом и постоянно для каждого вида организмов;
- сцепление генов может нарушаться в процессе кроссинговера; это приводит к образованию рекомбинатных хромосом; частота кроссинговера:

- ⊡ является функцией расстояния между генами: чем больше расстояние, тем больше величина кроссинговера (прямая зависимость);
- ⊡ зависит от силы сцепления между генами: чем сильнее сцеплены гены, тем меньше величина кроссинговера (обратная зависимость);
- ▣ каждый вид имеет характерный только для него набор хромосом — кариотип.

40.4. Генетика пола

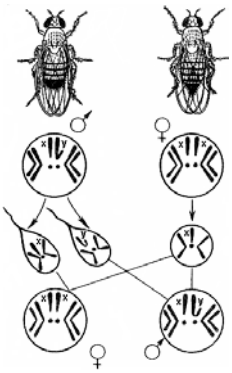


Рис. 328. Хромосомное определение пола у дрозофилы.

Как известно, большинство животных и двудомных растений являются раздельнополыми организмами, причем внутри вида количество особей мужского пола приблизительно равно количеству особей женского пола.

Пол можно рассматривать как один из признаков организма. Наследование признаков организма, как правило, определяется генами. Механизм же определения пола имеет иной характер — хромосомный (рис. 328).

Пол чаще всего определяется в момент оплодотворения. У человека женский пол является гомогаметным, то есть все яйцеклетки несут Х-хромосому. Мужской организм — гетерогаметен, то есть образует два типа гамет — 50% гамет несет Х-хромосому и 50% — Y-хромосому. Если образуется зигота, несущая две Х-хромосомы, то из нее будет формироваться женский организм, если Х-хромосому и Y-хромосому — мужской.

Соотношение полов, близкое к расщеплению 1:1, соответствует расщеплению при анализирующем скрещивании. Поскольку женский организм имеет две одинаковые половые хромосомы, его можно рассматривать как гомозиготный, мужской, образующий два типа гамет — как гетерозиготный.

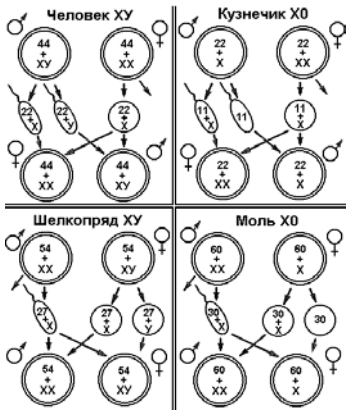


Рис. 329. Основные типы хромосомного определения пола.

Из приведенной схемы видно, как происходит формирование в равных количествах двух групп особей, отличающихся набором половых хромосом.

Существует четыре основных типа хромосомного определения пола (рис. 329):

- ▣ мужской пол гетерогаметен; 50% гамет несут Х-, 50% —У-хромосому;
- ▣ мужской пол гетерогаметен; 50% гамет несут Х-, 50% —не имеют половой хромосомы;
- ▣ женский пол гетерогаметен; 50% гамет несут Х-, 50% —У-хромосому;
- ▣ женский пол гетерогаметен; 50% гамет несут Х-, 50% — не имеют половой хромосомы.

40.5. Наследование признаков, сцепленных с полом

Генетические исследования установили, что половые хромосомы отвечают не только за определение пола организма — они, как и аутосомы, содержат гены, контролирующие развитие определенных признаков.

Наследование признаков, гены которых локализованы в Х- *или Y-хромосомах, называют наследованием, сцепленным с полом.*

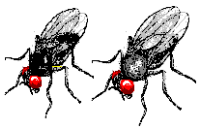


Рис. 330. Схема половых хромосом человека и сцепленных с ними генов.

Изучением наследования генов, локализованных в половых хромосомах, занимался Т.Морган.

У дрозофилы красный цвет глаз доминирует над белым. Проводя реципрокное скрещивание[41], Т.Морган получил весьма интересные результаты. При скрещивании красноглазых самок с белоглазыми самцами, в первом поколении все потомство оказывалось красноглазым. Если скрестить между собой гибридов F_1, то во втором поколении все самки оказываются красноглазыми, а у самцов происходит расщепление — 50% белоглазых и 50% красноглазых. Если же скрестить между собой белоглазых самок и красноглазых самцов, то в первом поколении все

[41] ва скрещивания, которые характеризуются взаимно противоположным сочетанием анализируемого при- их участие в этом скрещивании. Например, если в первом скрещивании самка имела доминантный при- во втором скрещивании самка должна иметь рецессивный признак, а самец — доминантный.



самки оказываются красноглазыми, а самцы белоглазыми. В F_2 половина самок и самцов — красноглазые, половина — белоглазые.

Объяснить полученные результаты наблюдаемого расщепления по окраске глаз Т.Морган смог, только предположив, что ген, отвечающий за окраску глаз, локализован в Х-хромосоме, а Y-хромосома таких генов не содержит.

Таким образом, благодаря проведенным скрещиваниям, был сделан очень важный вывод: ген цвета глаз сцеплен с полом, то есть находится в Х-хромосоме.

У человека мужчина получает Х-хромосому от матери. Половые хромосомы человека имеют небольшие гомологичные участки, несущие одинаковые гены (например, ген общей цветовой слепоты), это участки конъюгации (рис. 330). Но большинство генов, сцепленных с Х-хромосомой, отсутствуют в У-хромосоме, поэтому эти гены (даже рецессивные) будут проявляться фенотипически, так как они представлены в генотипе в единственном числе. Такие гены получили название *гемизиготных*.

Х-хромосома человека содержит ряд генов, рецессивные аллели которых определяют развитие тяжелых аномалий (гемофилия, дальтонизм). Эти аномалии чаще встречаются у мужчин (так как они гетерогаметны), хотя носителем этих аномалий чаще бывает женщина.

У большинства организмов генетически активна только Х-хромосома, в то время как Y-хромосома практически инертна, так как не содержит генов, определяющих признаков организма. У человека лишь некоторые гены, не являющиеся жизненно важными, локализованы в Y-хромосоме (например, *гипертрихоз* — повышенная волосатость ушной раковины). Гены, локализованные в Y-хромосоме, наследуются особым образом — только от отца к сыну.

Полное сцепление с полом наблюдается лишь в том случае, если Y-хромосома генетически инертна. Если же в Y-хромосоме имеются гены, аллельные генам Х-хромосомы, характер наследования признаков иной. Например, если мать имеет рецессивные гены, а отец доминантные, то все потомки первого поколения будут гетерозиготны с доминантным проявлением признака. В следующем поколении получится обычное расщепление 3:1, причем с рецессивными признаками будут только девочки. Такой тип наследования называют *частично сцепленным с полом*. Так наследуются некоторые признаки человека (общая цветовая слепота, кожный рак).

40.6. Генотип целостная, исторически сложившаяся система генов.

Изучая закономерности наследования, Г.Мендель исходил из предположения, что один ген отвечает за развитие только одного признака. Например, ген, отвечающий за развитие окраски семян гороха, не влияет на форму семян. Причем эти гены располагаются в разных хромосомах, и их наследование независимо друг от друга. Поэтому может сложиться впечатление, что генотип представляет собой простую совокупность генов организма. Однако сам Мендель в ряде опытов столкнулся с явлениями наследования, которые не могли быть объяснены с помощью открытых им закономерностей. Так, при изучении наследования окраски семенной кожуры, Мендель обнаружил, что ген, вызывающий образование бурой семенной кожуры, способствует также развитию пигмента и в других частях растения. Растения с бурой семенной кожурой имели цветки фиолетовой окраски, а растения с белой семенной кожурой — белые цветки. В других опытах, проводя скрещивание белой и пурпурной фасоли, он получил во втором поколении целый ряд оттенков — от пурпурного до белого. Мендель пришел к заключению, что наследование пурпурного цвета зависит не от одного, а от нескольких генов, каждый из которых дает промежуточную окраску. Можно говорить о том, что Мендель не только установил законы независимого наследования пар аллелей, но и заложил основы учения о взаимодействии генов.

После переоткрытия законов наследования признаков, многочисленные опыты подтвердили правильность установленных Менделем закономерностей. Вместе с тем, постепенно накапливались и факты, показывающие, что полученные Менделем числовые соотношения при расщеплении гибридного поколения не всегда соблюдались. Это указывало на то, что взаимоотношения между генами и признаками носят более сложный характер. Выяснилось, что:

- ▣ один и тот же ген может оказывать влияние на развитие нескольких признаков;
- ▣ один и тот же признак может развиваться под влиянием многих генов.

Взаимодействие генов

Как правило, взаимодействие генов имеет биохимическую природу, то есть оно основано на взаимодействии белков, синтезируемых под действием определенных генов. Взаимодействовать друг с другом могут как аллельные, так и неаллельные гены.

Взаимодействие аллельных генов

Различают несколько типов взаимодействия аллельных генов:

- ▣ *Полное доминирование*, при котором рецессивный признак не проявляется;

- *Неполное доминирование*, при котором у гибридов наблюдается промежуточный характер наследования.
- *Кодоминирование*, в этом случае у гибридов проявляются оба признака. Например, кодоминирование проявляется у людей с 4 группой крови. Первая группа крови у людей с аллелями i^Oi^O, вторая — с аллелями I^AI^A или I^Ai^0; третья — I^BI^B или I^Bi^0; четвертая группа имеет аллели I^AI^B.

Взаимодействие неаллельных генов

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

Комплементарное взаимодействие

Комплементарными называют гены, обусловливающие при совместном сочетании в генотипе в гомозиготном или гетерозиготном состоянии новое фенотипическое проявление признака.



Рис. 331. Наследование формы гребня у кур.

Классическим примером комплементарного взаимодействия генов является наследование формы гребня у кур (рис. 331). При скрещивании кур, имеющих розовидный и гороховидный гребень, все первое поколение имеет ореховидный гребень. При скрещивании гибридов первого поколения у потомков наблюдается расщепление по форме гребня: 9 ореховидных: 3 розовидных: 3 гороховидных: 1 листовидный. Генетический анализ показал, что куры с розовидным гребнем имеют генотип **A_bb**, с гороховидным — **aaB_**, с ореховидным — **A_B_** и с листовидным — **aabb**, то есть развитие розовидного гребня происходит в том случае, если в генотипе имеется только один доминантный ген — **A**, гороховидного — наличие только гена **B**, сочетание генов **A B** обусловливает появление ореховидного гребня, а сочетание рецессивных аллелей этих генов — листовидного.

При комплементарном взаимодействии генов в дигибридном скрещивании получаются расщепления потомков отличные от менделевского: 9:7, 9:3:4, 13:3, 12:3:1, 15:1, 10:3:3, 9:6:1. Однако все они являются видоизменениями общей менделевской формулы 9:3:3:1.

Эпистаз.

Эпистатичным называют такое взаимодействие генов, при котором аллель одного гена подавляет действие аллелей других генов. Эпистатичное взаимодействие противоположно комплементарному. Некоторые породы кур имеют белое оперение, другие же — окрашенное.

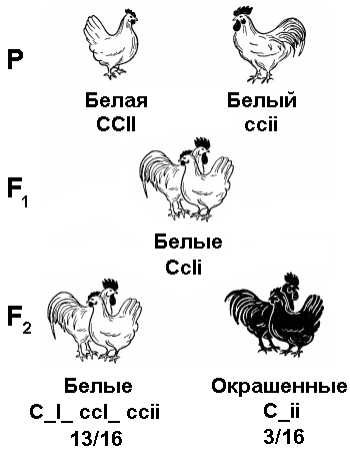


Рис. 332. Наследование окраски оперения у кур

Белое оперение определяется несколькими различными генами, например, у белых леггорнов — генами **CCII**, а у белых плимутроков — **ccii** (рис. 332). Доминантная аллель гена **C** определяет синтез предшественника пигмента (хромогена, обеспечивающего окраску пера), а его рецессивная аллель **c** — отсутствие хромогена. Ген **I** является подавителем действия гена **C**, а аллель **i** не подавляет его действия. Таким образом, белая окраска у кур определяется не наличием особых генов, определяющих развитие этой окраски, а наличием гена, подавляющего ее развитие.

При скрещивании, например, леггорнов (**CCII**) с плимутроками (**ccii**), все потомство F_1 имеет белую окраску, которая определяется наличием в их генотипе гена-подавителя (**CcIi**). Если же гибридов F_1 скрестить между собой, то во втором поколении происходит расщепление по окраске в отношении 13/16 белых: 3/16 окрашенных. Окра-

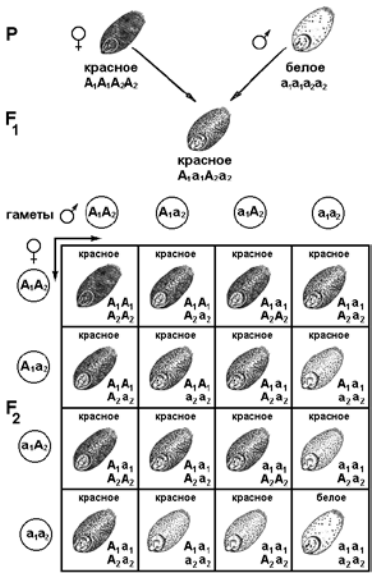
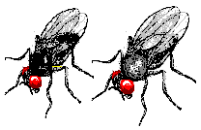


Рис. 333. Наследование окраски зерновки у пшеницы.



шенным оказывается та часть потомства, в генотипе которой имеется ген окраски и отсутствует его подавитель (**C_ii**).

Полимерия

Скрещивая белую и пурпурную фасоли, Мендель столкнулся с явлением полимерии. *Полимерией* называют однозначное влияние двух, трех и более неаллельных генов на развитие одного и того же признака. Такие гены называют *полимерными*, или *множественными*, и обозначают одной буквой с соответствующим индексом, например, **A_1, A_2, a_1, a_2.**

Полимерные гены контролируют большинство оличественных признаков организмов: высоту растения, массу семян, масличность семян, содержание сахара в корнеплодах сахарной свеклы, удойность коров, яйценоскость, вес тела и т.д.

Явление полимерии было открыто в 1908 г. при изучении окраски зерновки у пшеницы Нельсоном-Эле (рис. 333). Он предположил, что наследование окраски у зерновки пшеницы обусловлено двумя или тремя парами полимерных генов. При скрещивании краснозерной и белозерной пшеницы в F_1 наблюдалось промежуточное наследование признака: все гибриды первого поколения имели светло-красное зерно. В F_2 происходило расщепление в отношении 63 краснозерных на 1 белозерное. Причем краснозерные зерновки имели разную интенсивность окраски — от темно-красной до светло-красной. Исходя из наблюдений, Нельсоном-Эле определил, что признак окраски зерновок обуславливает три пары полимерных генов.

У человека по типу полимерии наследуется, например, окраска кожи.

Плейотропия

Плейотропией называют множественное действие генов. Плейотропное действие генов имеет биохимическую природу: один белок-фермент, образующийся под контролем одного гена, определяет не только развитие данного признака, но и воздействует на вторичные реакции биосинтеза различных других признаков и свойств, вызывая их изменение.

Плейотропное действие генов впервые было обнаружено Г. Менделем, который обнаружил, что у растений с пурпурными цветками всегда имелись красные пятна в пазухах листьев, а семенная кожура была серого или бурого цвета. То есть развитие этих признаков определяется действием одного наследственного фактора (гена).

У человека встречается рецессивная наследственная болезнь—серповидно-клеточная анемия. Первичным дефектом этой болезни является замена одной из аминокислот в молекуле гемоглобина, что приводит к изменению формы эритроцитов. Одновременно с этим возникают глубокие нарушения в сердечно-сосудистой, нервной, пищеварительной, выделительной системах. Это приводит к тому, что гомозиготный по этому заболеванию погибает в детстве.

Плейотропия широко распространена. Изучение действия генов показало, что плейотропным эффектом, очевидно, обладают многие, если не все, гены.

Таким образом, выражение «ген определяет развитие признака» в значительной степени условно, так как действие гена зависит от других генов — от генотипической среды. На проявление действия генов влияют и условия окружающей внешней среды. Следовательно, генотип является системой взаимодействующих генов.

40.7. Генетика человека

Каждый крупный этап развития генетики был связан с использованием определенных объектов для генетических исследований. Теория гена и основные закономерности наследования признаков были установлены на опытах с горохом, для обоснования хромосомной теории наследственности использовалась мушка дрозофила, для становления молекулярной генетики — вирусы и бактерии. В настоящее время главным объектом генетических исследований становится человек.

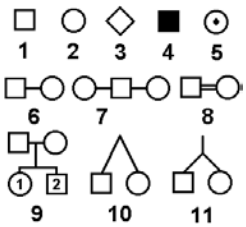


Рис. 334. Условные обозначения, принятые при составлении родословных:

1 — мужчина; 2 — женщина; 3 — пол не выяснен; 4 — обладатель изучаемого признака; 5 — гетерозиготный носитель изучаемого рецессивного гена; 6 — брак; 7 — брак мужчины с двумя женщинами; 8 — родственный брак; 9 — родители, дети и порядок их рождения; 10 — разнояйцевые близнецы; 11 — однояйцевые близнецы.

Для генетических исследований человек является очень неудобным объектом, так как у человека:

- ▣ большое количество хромосом;
- ▣ невозможно экспериментальное скрещивание;
- ▣ поздно наступает половая зрелость;
- ▣ малое число потомков в каждой семье;
- ▣ невозможно уравнивание условий жизни для потомства.

Однако, несмотря на эти трудности, генетика человека достаточно хорошо изучена. Это оказалось возможным благодаря использованию разнообразных методов исследования.

Генеалогический метод. Использование этого метода возможно лишь в том случае, когда известны прямые родственники — предки обладателя наследственного признака *(пробанда)* по материнской и отцов-

ской линиям в ряду поколений или потомки пробанда также в нескольких поколениях. При составлении родословных в генетике используется определенная система обозначений (рис. 334). После составления родословной проводится ее анализ с
целью установления характера наследования изучаемого признака.

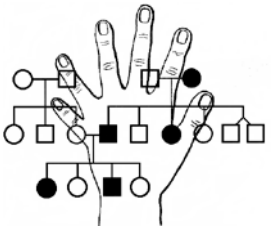


Рис. 335. Родословная по полидактилии (аутосомно-доминантное наследование).

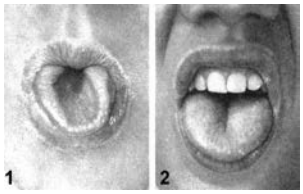


Рис. 336. Доминантный признак — способность сворачивать язык в трубочку (1) и его рецессивный аллель — отсутствие этой способности (2).

Благодаря генеалогическому методу, было установлено, что у человека наблюдаются все типы наследования признаков, известные для других организмов, и определены типы наследования некоторых конкретных признаков. Так, по аутосомно-доминантному типу наследуются полидактилия (увеличенное количество пальцев) (рис. 335), возможность свертывать язык в трубочку (рис. 336), брахидактилия (короткопалость, обусловленная отсутствием двух фаланг на пальцах), веснушки, раннее облысение, сросшиеся пальцы, заячья губа, волчья пасть, катаракта глаз, хрупкость костей и многие другие. Альбинизм, рыжие волосы, подверженность полиомиелиту, сахарный диабет, врожденная глухота и другие признаки наследуются как аутосомно-рецессивные.

Целый ряд признаков наследуется сцепленно с полом: Х-сцепленное наследование — гемофилия, дальтонизм; У-сцепленное — гипертрихоз (повышенного оволосения ушной раковины), перепонки между пальцами. Имеется ряд генов, лока-
лизованных в гомологичных участках Х- и У-хромосомы, например общая цветовая слепота.

Установлением типа наследования признаков значение метода не ограничивается. Использование генеалогического метода показало, что при родственном браке, по сравнению с неродственным, значительно возрастает вероятность появления уродств, мертворождений, ранней смертности в потомстве. В родственных браках рецессивные гены чаще переходят в гомозиготное состояние, в результате развиваются те или иные аномалии. Ярким примером этого является наследование гемофилии в царских домах Европы.

Большую роль в изучении наследственности человека и влиянии условий среды на формирование признаков играет *близнецовый метод*.

Близнецами называют одновременно родившихся детей. Они бывают *монозиготными* (однояйцевыми) и *дизиготными* (разнояйцевыми) (рис. 337).

Монозиготные близнецы развиваются из одной зиготы, которая на стадии дробления разделилась на две (или более) частей. Поэтому такие близнецы генетически идентичны и всегда одного пола. Монозиготные близнецы характеризуются большой степенью сходства (*конкордантностью*) по многим признакам.

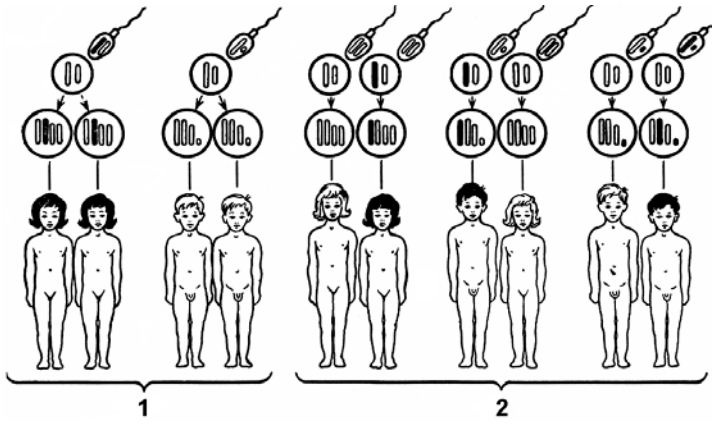
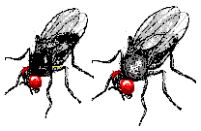


Рис. 337. Образование монозиготных (1) и дизиготных (2) близнецов.



Дизиготные близнецы развиваются из одновременно овулировавших и оплодотворенных разными сперматозоидами яйцеклеток. Поэтому они наследственно различны и могут быть как одного, так и или разного пола. В отличие от монозиготных, дизиготные близнецы часто характеризуются *дискордантностью* — несходством по многим признакам. Данные о конкордантности близнецов по некоторым признакам приведены в таблице.

Таблица 9.

Конкордантность некоторых признаков человека

Признаки	Конкордантность, %	
	Монозиготные близнецы	Дизиготные близнецы
Нормальные		
Группа крови (АВ0)	100	46
Цвет глаз	99,5	28
Цвет волос	97	23

Признаки	Конкордантность, %	
	Монозиготные близнецы	Дизиготные близнецы
Патологические		
Косолапость	32	3
"Заячья губа"	33	5
Бронхиальная астма	19	4,8
Корь	98	94
Туберкулез	37	15
Эпилепсия	67	3
Шизофрения	70	13

Как видно из таблицы, степень корконданности монозиготных близнецов по всем приведенным признакам значительно выше, чем у дизиготных, однако она не является абсолютной. Как правило, дискордантность однояйцевых близнецов возникает в результате нарушений внутриутробного развития одного из них или под влиянием внешней среды, если она была разной.

Благодаря близнецовому методу, была выяснена наследственная предрасположенность человека к ряду заболеваний: шизофрении, умственной отсталости, эпилепсии, сахарного диабета и других.

Наблюдения за однояйцевыми близнецами дают материал для выяснения роли наследственности и среды в развитии признаков. Причем под внешней средой понимают не только физические факторы среды, но и социальные условия.

Цитогенетический метод основан на изучении хромосом человека в норме и при патологии. В норме кариотип человека включает 46 хромосом — 22 пары аутосом и две половые хромосомы. Использование данного метода позволило выявить группу болезней, связанных либо с изменением числа хромосом, либо с изменениями их структуры. Такие болезни получили название *хромосомных.* К их числу относятся: синдром Клайнфельтера, синдром Шерешевского-Тернера, трисомия Х, синдром Дауна, синдром Патау, синдром Эдвардса и другие.

Больные с синдромом Клайнфельтера (47,ХХУ) всегда мужчины. Они характеризуются недоразвитием половых желез, дегенерацией семенных канальцев, часто умственной отсталостью, высоким ростом (за счет непропорционально длинных ног).

Синдром Шерешевского-Тернера (45,Х0) наблюдается у женщин. Он проявляется в замедлении полового созревания, недоразвитии половых желез, аменорее (отсутствии менструаций), бесплодии. Женщины с синдромом Шерешевского-Тернера имеют малый рост, тело диспропорционально — более развита верхняя часть тела, плечи широкие, таз узкий — нижние конечности укорочены, шея короткая со складками, "монголоидный" разрез глаз и ряд других признаков.

Синдром Дауна — одна из самых часто встречающихся хромосомных болезней. Она развивается в результате трисомии по 21 хромосоме (47, 21,21,21). Болезнь легко диагностируется, так как имеет ряд характерных признаков: укороченные конечности, маленький череп, плоское, широкое переносье, узкие глазные щели с косым разрезом, наличие складки верхнего века, психическая отсталость. Часто наблюдаются и нарушения строения внутренних органов.

Хромосомные болезни возникают и в результате изменения самих хромосом. Так, делеция 5-й хромосомы приводит к развитию синдрома "крик кошки". У детей с этим синдромом нарушается строение гортани, и они в

раннем детстве имеют своеобразный "мяукающий" тембр голоса. Кроме того, наблюдается отсталость психомоторного развития и слабоумие. Делеция 21 хромосомы приводит к возникновению одной из форм белокровия.

Чаще всего хромосомные болезни являются результатом мутаций, произошедших в половых клетках одного из родителей.

Биохимический метод позволяет обнаружить нарушения в обмене веществ, вызванные изменением генов и, как следствие, изменением активности различных ферментов. Наследственные болезни обмена веществ подразделяются на болезни углеводного обмена (сахарный диабет), обмена аминокислот, липидов, минералов и др.

Фенилкетонурия относится к болезням аминокислотного обмена. Блокируется превращение незаменимой аминокислоты фенилаланин в тирозин, при этом фенилаланин превращается в фенилпировиноградную кислоту, которая выводится с мочой. Заболевание приводит к быстрому развитию слабоумия у детей. Ранняя диагностика и диета позволяют приостановить развитие заболевания.

Генетика человека — одна из наиболее интенсивно развивающихся отраслей науки. Она является теоретической основой медицины, раскрывает биологические основы наследственных заболеваний. Знание генетической природы заболеваний позволяет вовремя поставить точный диагноз и осуществить нужное лечение.

40.8. Генетика популяций

Популяция — это совокупность особей одного вида, длительное время обитающих на определенной территории, свободно скрещивающихся друг с другом, имеющих общее происхождение, определенную генетическую структуру и в той или иной степени изолированных от других таких совокупностей особей данного вида. Популяция не только единица вида, форма его существования, но и единица эволюции. В основе микроэволюционных процессов, завершающихся видообразованием, лежат генетические преобразования в популяциях.

Изучением генетической структуры и динамики популяций занимается особый раздел генетики — *популяционная генетика*.

С генетической точки зрения, популяция является открытой системой, а вид — закрытой. В общей форме процесс видообразования сводится к преобразованию генетически открытой системы в генетически закрытую.

Каждая популяция имеет определенный генофонд и генетическую структуру. *Генофондом* популяции называют совокупность генотипов всех особей популяции. Под *генетической структурой* популяции понимают соотношение в ней различных генотипов и аллелей.

Одними из основных понятий популяционной генетики являются частота генотипа и частота аллеля. Под *частотой генотипа* (*или аллеля*) понимают его долю, отнесенную к общему количеству генотипов (или аллелей) в популяции. Частота генотипа, или аллеля, выражается либо в процентах, либо в долях единицы (если общее количество генотипов или аллелей популяции принимается за 100% или 1). Так, если ген имеет две аллельные формы и доля рецессивного аллеля ***a*** составляет ¾ (или 75%), то доля доминантного аллеля ***A*** будет равна ¼ (или 25%) общего числа аллелей данного гена в популяции.

Большое влияние на генетическую структуру популяций оказывает способ размножения. Например, популяции самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся растений существенно отличаются друг от друга.

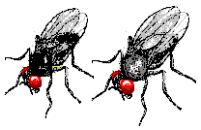
Впервые исследование генетической структуры популяции было предпринято В.Иоганнсеном в 1903 г. В качестве объектов исследования были выбраны популяции самоопыляющихся растений. Исследуя в течение нескольких поколений массу семян у фасоли, он обнаружил, что у самоопылителей популяция состоит из генотипически разнородных групп, так называемых *чистых линий*, представленных гомозиготными особями. Причем из поколения в поколение в такой популяции сохраняется равное соотношение гомозиготных доминантных и гомозиготных рецессивных генотипов. Их частота в каждом поколении увеличивается, в то время как частота гетерозиготных генотипов будет уменьшаться. Таким образом, в популяциях самоопыляющихся растений наблюдается процесс гомозиготизации, или разложения на линии с различными генотипами.

Большинство растений и животных в популяциях размножаются половым путем при свободном скрещивании, обеспечивающем равновероятную встречаемость гамет. Равновероятную встречаемость гамет при свободном скрещивании называют *панмиксией*, а такую популяцию — *панмиктической*.

Закон Харди-Вайнберга

В 1908 г. английский математик Г.Харди и немецкий врач Н.Вайнберг независимо друг от друга сформулировали закон, которому подчиняется распределение гомозигот и гетерозигот в панмиктической популяции, и выразили его в виде алгебраической формулы.

Частоту встречаемости гамет с доминантным аллелем ***A*** обозначают ***p***, а частоту встречаемости гамет с рецессивным аллелем ***a*** — ***q***. Частоты этих аллелей в популяции выражаются формулой $p + q = 1$ (или 100%). Поскольку в панмиктической популяции встречаемость гамет равновероятна, можно определить и частоты генотипов.



♀ \ ♂	pA	qa
pA	p^2AA	pqAa
qa	pqAa	q^2aa

Харди и Вайнберг, суммируя данные о частоте генотипов, образующихся в результате равновероятной встречаемости гамет, вывели формулу частоты генотипов в панмиктической популяции:

$$P^2 + 2pq + q^2 = 1.$$

$$AA + 2Aa + aa = 1$$

Пользуясь этими формулами, можно рассчитать частоты аллелей и генотипов в конкретной панмиктической популяции.

Однако действие этого закона выполняется при соблюдении следующих условий:

- неограниченно большая численность популяции;
- все особи могут свободно скрещиваться друг с другом;
- все генотипы одинаково жизнеспособны, плодовиты и не подвергаются отбору;
- прямые и обратные мутации возникают с одинаковой частотой или настолько редко, что ими можно пренебречь;
- отток или приток новых генотипов в популяцию отсутствует.

В реально существующих популяциях выполнение этих условий невозможно, поэтому закон справедлив только для идеальной популяции. Несмотря на это, закон Харди-Вайнберга является основой для анализа некоторых генетических явлений, происходящих в природных популяциях. Например, если известно, что фенилкетонурия встречается с частотой 1:10000 и наследуется по аутосомно-рецессивному типу, можно посчитать частоту встречаемости гетерозигот и гомозигот по доминантному признаку. Больные фенилкетонурией имеют генотип $q^2(aa)$ = 0,0001. Отсюда q = 0,01. p = 1 — 0,01 = 0,99. Частота встречаемости гетерозигот равна $2pq$, равна 2 х 0,99 х 0,01 ≈ 0,02 или около 2%. Частота встречаемости гомозигот по доминантному и рецессивному признакам: $AA = p^2 = 0{,}99^2 \approx 98\%$, aa = 0,01%.

Факторы, изменяющие генетическую структуру популяции

Изменение равновесия генотипов и аллелей в панмиктической популяции происходит под влиянием постоянно действующих факторов, к которым относятся:

- мутационный процесс;
- популяционные волны;
- изоляция;
- естественный отбор;
- дрейф генов и другие.

Именно благодаря этим явлениям возникает элементарное эволюционное явление — изменение генетического состава популяции, являющееся начальным этапом процесса видообразования.

40.9. Изменчивость

Генетика изучает не только наследственность, но и изменчивость организмов. *Изменчивостью* называют способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. Благодаря изменчивости, организмы могут приспосабливаться к изменяющимся условиям среды обитания.

Различают два типа изменчивости:

- *наследственную*, или *генотипическую*, — изменения признаков организма, обусловленные изменением генотипа; она бывает:
  - *комбинативной* — возникающей в результате перекомбинации хромосом в процессе полового размножения и участков хромосом в процессе кроссинговера;
  - *мутационной* — возникающей в результате внезапного изменения состояния генов;
- *ненаследственную*, или *фенотипическую*, — изменчивость, при которой изменений генотипа не происходит.

Мутационная изменчивость

Наследственные изменения генетического материала теперь называют мутациями. *Мутации* — внезапные изменения генетического материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организмов.

Термин "мутация" впервые ввел в науку голландский генетик Г. де-Фриз. Проводя опыты с энотерой (декоративное растение), он случайно обнаружил экземпляры, отличающиеся рядом признаков от остальных (большой рост, гладкие, узкие и длинные листья, красные жилки листьев и широкая красная полоса на чашечке цветка и т.д.). Причем при семенном размножении растения из поколения в поколение стойко сохраняли эти признаки. В результате обобщения своих наблюдений де-Фриз создал мутационную теорию, основные положения которой не утратили своего значения и по сей день:

- мутации возникают внезапно, скачкообразно, без всяких переходов;

- мутации наследственны, т.е. стойко передаются из поколения в поколение;
- мутации не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг среднего типа (как при модификационной изменчивости), они являются качественными изменениями;
- мутации ненаправленны — мутировать может любой локус, вызывая изменения как незначительных, так и жизненно важных признаков в любом направлении;
- одни и те же мутации могут возникать повторно;
- мутации индивидуальны, то есть возникают у отдельных особей.

Процесс возникновения мутаций называют *мутагенез*, организмы, у которых произошли мутации, — *мутантами*, а факторы среды, вызывающие появление мутаций, — *мутагенными*.

Способность к мутированию — одно из свойств гена. Каждая отдельная мутация вызывается какой-то причиной, как правило, связанной с изменениями во внешней среде.

Классификация мутаций

Существует несколько классификаций мутаций:

- Мутации по месту их возникновения:
  - *Генеративные* — возникшие в половых клетках. Они не влияют на признаки данного организма, а проявляются только в следующем поколении.
  - *Соматические* — возникающие в соматических клетках. Эти мутации проявляются у данного организма и не передаются потомству при половом размножении (черное пятно на фоне коричневой окраски шерсти у каракулевых овец). Сохранить соматические мутации можно только путем бесполого размножения (прежде всего вегетативного).
- Мутации по адаптивному значению:
  - *Полезные* — повышающие жизнеспособность особей.
  - *Вредные*:
    - *летальные* — вызывающие гибель особей;
    - *полулетальные* — снижающие жизнеспособность особи (у мужчин рецессивный ген гемофилии носит полулетальный характер, а гомозиготные женщины оказываются нежизнеспособными).
  - *Нейтральные* — не влияющие на жизнеспособность особей.

Эта классификация весьма условна, так как одна и та же мутация в одних условиях может быть полезной, а в других — вредной.

- Мутации по характеру проявления:
  - *доминантные*, которые могут делать обладателей этих мутаций нежизнеспособными и вызывать их гибель на ранних этапах онтогенеза (если мутации являются вредными);
  - *рецессивные* — мутации, не проявляющиеся у гетерозигот, поэтому длительное время сохраняющиеся в популяции и образующие резерв наследственной изменчивости (при изменении условий среды обитания носители таких мутаций могут получить преимущество в борьбе за существование).
- Мутации по степени фенотипического проявления:
  - *крупные* — хорошо заметные мутации, сильно изменяющие фенотип (махровость у цветков);
  - *малые* — мутации, практически не дающие фенотипического проявления (незначительное удлинение остей у колоса).
- Мутации по изменению состояния гена:
  - *прямые* — переход гена от дикого типа к новому состоянию[42];
  - *обратные* — переход гена от мутантного состояния к дикому типу.
- Мутации по характеру их появления:
  - *спонтанные* — мутации, возникшие естественным путем под действием факторов среды обитания;
  - *индуцированные* — мутации, искусственно вызванные действием мутагенных факторов.
- Мутации по характеру изменения генотипа:
  - *генны;*
  - *хромосомные;*
  - *геномные*.

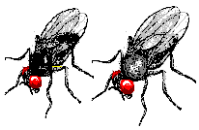
Мутации по характеру изменения генотипа

Мутации могут вызывать различные изменения генотипа, затрагивая отдельно взятые гены, целые хромосомы или весь геном.

Генные мутации

Генными мутациями называют изменения структуры молекулы ДНК на участке определенного гена, кодирующего структуру определенной молекулы белка. Эти мутации влекут за собой изменение строения белков, то есть появляется новая последовательность аминокислот в полипептидной цепи, в результате чего происходит изменение функциональной активно-

[42] Аллели генов, типичные для диких форм вида, называют генами дикого типа, а измененные — мутантными.



сти белковой молекулы. Благодаря генным мутациям происходит возникновение серии множественных аллелей одного и того же гена. Чаще всего генные мутации происходят в результате:

- замены одного или нескольких нуклеотидов на другие;
- вставки нуклеотидов;
- потери нуклеотидов;
- удвоения нуклеотидов;
- изменения порядка чередования нуклеотидов.

Хромосомные мутации

Хромосомные мутации — мутации, вызывающие изменения структуры хромосом. Они возникают в результате разрыва хромосом с образованием "липких" концов, "Липкие" концы — это одноцепочечные фрагменты на концах двухцепочечной молекулы ДНК. Эти фрагменты способны соединяться с другими фрагментами хромосом, также имеющих "липкие" концы. Перестройки могут осуществляться как в пределах одной хромосомы — *внутрихромосомные* мутации, так и между негомологичными хромосомами — *межхромосомные* мутации.

- Внутрихромосомные мутации:
  - *делеция* — утрата части хромосомы (ABCD → AB);
  - *инверсия* — поворот участка хромосомы на 180˚(ABCD → ACBD);
  - *дупликация* — удвоение одного и того же участка хромосомы; (ABCD → ABCBCD);
- Межхромосомные мутации:
  - *транслокация* — обмен участками между негомологичными хромосомами (ABCD → AB34).

Геномные мутации

Геномными называют мутации, в результате которых происходит изменение в клетке числа хромосом. Геномные мутации возникают в результате нарушения митоза или мейоза, приводящих либо к неравномерному расхождению хромосом к полюсам клетки, либо к удвоению хромосом, но без деления цитоплазмы.

В зависимости от характера изменения числа хромосом, различают:

- *Гаплоидию* — уменьшение числа полных гаплоидных наборов хромосом.
- *Полиплоидию* — увеличение числа полных гаплоидных наборов хромосом. Полиплоидия чаще наблюдается у простейших и у растений. В зависимости от числа гаплоидных наборов хромосом, содержащихся в клетках, различают: триплоиды (3n), тетраплоиды (4n) и т.д. Они могут быть:
  - *автополиплоидами* — полиплоидами, возникающими в результате умножения геномов одного вида;
  - *аллополиплоидами* — полиплоидами, возникающими в результате умножения геномов разных видов (характерно для межвидовых гибридов).
- *Гетероплоидию* (*анеуплоидия*) — некратное увеличение или уменьшение числа хромосом. Чаще всего наблюдается уменьшение или увеличение числа хромосом на одну (реже две и более). Вследствие нерасхождения какой-либо пары гомологичных хромосом в мейозе одна из образовавшихся гамет содержит на одну хромосому меньше, а другая — на одну больше. Слияние таких гамет с нормальной гаплоидной гаметой при оплодотворении приводит к образованию зиготы с меньшим или большим числом хромосом по сравнению с диплоидным набором, характерным для данного вида. Среди анеуплоидов встречаются:
  - *трисомики* — организмы с набором хромосом 2n+1;
  - *моносомики* — организмы с набором хромосом 2n -1;
  - *нулесомики* — организмы с набором хромосом 2n –2.

Например, болезнь Дауна у человека возникает в результате трисомии по 21-й паре хромосом.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости

Н.И. Вавилов, изучая наследственную изменчивость у культурных растений и их предков, обнаружил ряд закономерностей, которые позволили сформулировать закон гомологических рядов наследственной изменчивости: «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство[43]».

Этот закон можно проиллюстрировать на примере семейства Мятликовые, к которому относятся пшеница, рожь, ячмень, овес, просо и т.д. Так, черная окраска зерновки обнаружена у ржи, пшеницы, ячменя, кукурузы и других растений, удлиненная форма зерновки — у всех изученных видов семейства. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости позволили самому Н.И.Вавилову найти ряд форм ржи, ранее не известных,

[43] Н.И.Вавилов. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. В сб. Теоретические основы селекции растений, т.1. М.-Л., Сельхозгиз, 1935, с. 106

опираясь на наличие этих признаков у пшеницы. К ним относятся: остистые и безостые колосья, зерновки красной, белой, черной и фиолетовой окраски, мучнистое и стекловидное зерно и т.д.

Открытый Н.И.Вавиловым закон справедлив не только для растений, но и для животных. Так, альбинизм встречается не только в разных группах млекопитающих, но и птиц, и других животных. Короткопалость наблюдается у человека, крупного рогатого скота, овец, собак, птиц, отсутствие перьев у птиц, чешуи у рыб, шерсти у млекопитающих и т.д.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости имеет огромное значение для селекционной практики. Он позволяет предугадать наличие форм, не обнаруженных у данного вида, но характерного для близкородственных видов, то есть закон указывает направление поисков. Причем искомая форма может быть обнаружена в дикой природе или получена путем искусственного мутагенеза. Например, в 1927 г. немецкий генетик Э.Баур, исходя из закона гомологических рядов, высказал предположение о возможном существовании безалкалоидной формы люпина, которую можно было бы использовать на корм животным. Однако такие формы не были известны. Было высказано предположение, что безалкалоидные мутанты менее устойчивы к вредителям, чем растения горького люпина, и большая их часть погибает еще до цветения.

Опираясь на эти предположения, Р.Зенгбуш начал поиски безалкалоидных мутантов. Он исследовал 2,5 млн. растений люпина и выявил среди них 5 растений с низким содержанием алкалоидов, которые явились родоначальниками кормового люпина.

Более поздние исследования показали действие закона гомологических рядов на уровне изменчивости морфологических, физиологических и биохимических признаков самых разных организмов — от бактерий до человека.

Искусственное получение мутаций

В природе постоянно идет спонтанный мутагенез. Однако спонтанные мутации — редкое явление. Например, у дрозофилы мутация белых глаз образуется с частотой 1:100000 гамет, у человека многие гены мутируют с частотой 1:200000 гамет.

В 1925 г. Г.А.Надсон и Г.С.Филиппов открыли мутагенный эффект лучей радия на наследственную изменчивость у клеток дрожжей. Особое значение для развития искусственного мутагенеза имели работы Г.Меллера (1927), которые не только подтвердили мутагенный эффект лучей радия в опытах на дрозофилах, но и показали, что облучение увеличивает частоту мутаций в сотни раз. В 1928 г. Л.Стадлер использовал для получения мутаций рентгеновские лучи. Позже был доказан и мутагенный эффект химических веществ. Эти и другие эксперименты показали существование большого количества факторов, называемых *мутагенными*, способных вызывать мутации у различных организмов.

Все применяемые для получения мутаций мутагены делятся на две группы:

- *физические* — радиация, высокая и низкая температура, механическое воздействие, ультразвук;
- *химические* — различные органические и неорганические соединения: кофеин, иприт, соли тяжелых металлов, азотистая кислота и т.д.

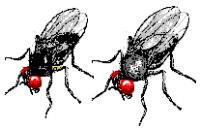
Индуцированный мутагенез имеет большое значение. Он дает возможность создания ценного исходного материала для селекции, сотен высокопродуктивных сортов растений и пород животных, повышения в 10-20 раз продуктивности ряда продуцентов биологически активных веществ, а также раскрывает пути создания средств защиты человека от действия мутагенных факторов.

Модификационная изменчивость

Большую роль в формировании признаков организмов играет среда его обитания. Каждый организм развивается и обитает в определенной среде, испытывая на себе действие ее факторов, способных изменять морфологические и физиологические свойства организмов, т.е. их фенотип.

Классическим примером изменчивости признаков под действием факторов внешней среды является разнолистность у стрелолиста: погруженные в воду листья имеют лентовидную форму, листья, плавающие на поверхности воды, — округлую, а находящиеся в воздушной среде, — стреловидные. Если же все растение оказывается полностью погруженным в воду, его листья только лентовидные. Некоторые виды саламандр темнеют на темном грунте и светлеют на светлом. Под действием ультрафиолетовых лучей у людей (если они не альбиносы) возникает загар в результате накопления в коже меланина, причем у разных людей интенсивность окраски кожи различна. Если же человек лишен действия ультрафиолетовых лучей, изменение окраски кожи у него не происходит.

Таким образом, изменения ряда признаков организмов вызывается действием факторов внешней среды. Причем эти изменения не наследуются. Так, если получить потомство от тритонов, выращенных на темном грунте, и поместить их на светлый, то все они будут иметь светлую окраску, а не темную, как их родители. Или, собрав семена со стрелолиста, выросшего в условиях полного погружения в воду, и высадив их в мелком водоеме, мы получим растения, листья которых будут иметь форму в зависимости от условий среды (лентовидные,



округлые, стреловидные). То есть, данный вид изменчивости не затрагивает генотип и поэтому не передается потомкам.

Изменчивость организмов, возникающая под влиянием факторов внешней среды и не затрагивающая генотипа, называется *модификационной*.

- Модификационная изменчивость *носит групповой характер*, то есть все особи одного вида, помещенные в одинаковые условия, приобретают сходные признаки. Например, если сосуд с эвгленами зелеными поместить в темноту, то все они утратят зеленую окраску, если же вновь выставить на свет — все опять станут зелеными.
- Модификационная изменчивость является *определенной*, то есть всегда соответствует факторам, которые ее вызывают. Так, ультрафиолетовые лучи изменяют окраску кожи человека (так как усиливается синтез пигмента), но не изменяют пропорций тела, а усиленные физические нагрузки влияют на степень развития мышц, а не на цвет кожи.

Однако не следует забывать, что развитие любого признака определяется прежде всего генотипом. Вместе с тем, гены определяют возможность развития признака, а его появление и степень выраженности во много м определяется условиями среды. Так, зеленая окраска растений зависит не только от генов, контролирующих синтез хлорофилла, но и от наличия света. При отсутствии света хлорофилл не синтезируется.

Несмотря на то, что под влиянием условий внешней среды признаки могут изменяться, эта изменчивость не беспредельна. Даже в случае нормального развития признака степень его выраженности различна. Так, на поле пшеницы можно обнаружить растения с крупными колосьями (20 см и более) и очень мелкими (3-4 см). Это объясняется тем, что генотип определяет определенные границы, в пределах которых может происходить изменение признака. Степень варьирования признака, или пределы модификационной изменчивости, называют *нормой реакции.* Норма реакции выражается в совокупности фенотипов организмов, формирующихся на основе определенного генотипа под влиянием различных факторов среды. Как правило, количественные признаки (высота растений, урожайность, размер листьев, удойность коров, яйценоскость кур) имеют более широкую норму реакции, то есть могут изменяться в широких пределах, нежели качественные признаки (цвет шерсти, жирность молока, строение цветка, группа крови).

Знание нормы реакции имеет большое значение для практики сельского хозяйства

Таким образом, модификационная изменчивость характеризуется следующими основными свойствами:

- ненаследуемость;
- групповой характер изменений;
- соответствие изменений действию фактора среды;
- зависимость пределов изменчивости от генотипа.

Статистические закономерности модификационной изменчивости

Модификационная изменчивость многих признаков растений, животных и человека подчиняется общим закономерностям. Эти закономерности выявляются на основании анализа проявления признака у группы особей (n). Степень выраженности изучаемого признака у членов выборочной совокупности различна.

- Каждое конкретное значение изучаемого признака называют *вариантой* и обозначают буквой v.
- При изучении изменчивости признака в выборочной совокупности составляется *вариационный ряд*, в котором особи располагаются по возрастанию показателя изучаемого признака.
- *Частота встречаемости* отдельных вариант обозначается буквой p.
- На основании вариационного ряда строится *вариационная кривая* — графическое отображение частоты встречаемости каждой варианты (рис. 338).

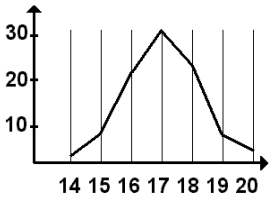


Рис. 338. Вариационная кривая.

Например, если взять 100 колосьев пшеницы (n) и подсчитать число колосков в колосе, то это количество будет от 14 до 20 — это численное значение вариант (v).

Вариационный ряд:

v = 14 15 16 17 18 19 20

Частота встречаемости каждой варианты

p = 2 7 22 32 24 8 5

Среднее значение признака встречается чаще, а вариации, значительно отличающиеся от него, — значительно реже. Это называется *нормальным распределением*. Кривая на графике бывает, как правило, симметричной. Вариации, как большие, чем средние, так и меньшие, встречаются одинаково часто.

Легко посчитать и среднее значение данного признака. Для этого используют формулу: $M = \frac{\sum(vp)}{n}$

где М — средняя величина признака, в числителе сумма произведений вариант на их частоту встречаемости, в знаменателе — количество вариант. Для данного признака среднее значение равно 17,13.

Знание закономерностей модификационной изменчивости имеет большое практическое значение, поскольку позволяет предвидеть и заранее планировать степень выраженности многих признаков организмов в зависимости от условий внешней среды.

Глава 41. Основы селекции

41.1. Учение Н. И. Вавилова о центрах происхождения и многообразия культурных растений



Н.И.Вавилов
(1887 — 1943)

Селекция — наука о создании новых и улучшении существующих пород животных, сортов растений, штаммов микроорганизмов. В основе селекции лежат такие методы, как гибридизация и отбор. Теоретической основой селекции является генетика.

Для успешного решения задач, стоящих перед селекцией, академик Н.И.Вавилов особо выделял значение:

- изучения сортового, видового и родового разнообразия интересующей нас культуры;
- влияния среды на развитие интересующих селекционера признаков;
- изучения наследственной изменчивости;
- знаний закономерностей наследования признаков при гибридизации;
- особенностей селекционного процесса для само- или перекрестноопылителей;
- стратегии искусственного отбора.

Породы, сорта, штаммы — искусственно созданные человеком популяции организмов с наследственно закрепленными особенностями: продуктивностью, морфологическими, физиологическими признаками.

Каждая порода животных, сорт растений, штамм микроорганизмов приспособлены к определенным условиям, поэтому в каждой зоне нашей страны имеются специализированные *сортоиспытательные станции* и *племенные хозяйства* для сравнения и проверки новых сортов и пород.

Для успешной работы селекционеру необходимо сортовое разнообразие исходного материала, с этой целью Н.И.Вавиловым была собрана коллекция сортов культурных растений и их диких предков со всего земного шара. К 1940 году во *Всесоюзном институте растениеводства* насчитывалось 300 тыс. образцов. Но с позиций лысенковщины, занявшей в то время руководящие позиции в биологической науке России и считавшей, что определяющую роль в создании новых форм играет окружающая среда, эта коллекция была не нужна. Работы по пополнению коллекции были прекращены.

В настоящее время коллекция пополняется и является основой для работ по селекции любой культуры.

Н.И.Вавилов установил *центры происхождения культурных растений*, где находится наибольшее видовое и сортовое многообразие культурных растений.

Таблица 10.

Центры происхождения культурных растений (по Н.И.Вавилову).

Центры происхождения	Местоположение	Культивируемые растения
1. Южноазиатский тропический	Тропическая Индия, Индокитай, о-ва Юго-Восточной Азии	Рис, сахарный тростник, цитрусовые, баклажаны и др. (50% культурных растений)
2. Восточноазиатский	Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Соя, просо, гречиха, плодовые и овощные культуры — слива, вишня и др. (20% культурных растений)
3. Юго-Западноазиатский	Малая Азия, Средняя Азия, Иран, Афганистан, Юго-Западная Индия	Пшеница, рожь, бобовые культуры, лен, конопля, репа, чеснок, виноград и др. (14% куль-



		турных растений)
4. Средиземноморский	Страны по берегам Средиземного моря	Капуста, сахарная свекла, маслины, клевер (11% культурных растений)
5. Абиссинский	Абиссинское нагорье Африки	Твердая пшеница, ячмень, кофейное дерево, бананы, сорго
6. Центральноамериканский	Южная Мексика	Кукуруза, какао, тыква, табак, хлопчатник
7. Южноамериканский	Западное побережье Южной Америки	Картофель, ананас, хинное дерево.

Наиболее богатыми по количеству культур являются древние центры цивилизации, именно там наиболее ранняя культура земледелия, более длительное время проводится искусственный отбор и селекция растений.

41.2. Основные методы селекции растений

Классическими методами селекции растений были и остаются гибридизация и отбор. Различают две основные формы искусственного отбора: *массовый* и *индивидуальный*.

1. Массовый отбор применяют при селекции *перекрестноопыляемых* растений, таких, как рожь, кукуруза, подсолнечник. При этом выделяют группу растений, обладающих ценными признаками. В этом случае сорт представляет собой популяцию, состоящую из гетерозиготных особей, и каждое семя даже от одного материнского растения обладает уникальным генотипом. С помощью массового отбора сохраняются и улучшаются сортовые качества, но результаты отбора неустойчивы в силу случайного перекрестного опыления.

2. Индивидуальный отбор эффективен для *самоопыляемых* растений (пшеницы, ячменя, гороха). В этом случае потомство сохраняет признаки родительской формы, является *гомозиготным* и называется *чистой линией*. Чистая линия — потомство одной гомозиготной самоопыленной особи. У любой особи тысячи генов, и так как происходят мутационные процессы, то абсолютно гомозиготных особей в природе практически не бывает. Мутации чаще всего рецессивны. Под контроль естественного и искусственного отбора они попадают только тогда, когда переходят в гомозиготное состояние.

3. Естественный отбор в селекции играет определяющую роль. На любое растение в течение всей его жизни действует целый комплекс факторов окружающей среды, и оно должно быть устойчивым к вредителям и болезням, приспособлено к определенному температурному и водному режиму.

4. Инбридинг используют при *самоопылении перекрестноопыляемых растений*, например, для получения чистых линий кукурузы. При этом подбирают такие растения, гибриды которых дают максимальный *эффект гетерозиса* — жизненной силы, образуют початки более крупные, чем початки родительских форм. От них получают чистые линии — на протяжении ряда лет, производят принудительное самоопыление — срывают метелки с выбранных растений и, когда появляются рыльца пестиков, их опыляют пыльцой этого же растения. Изоляторами предохраняют соцветия от попадания чужой пыльцы. У гибридов многие рецессивные неблагоприятные гены при этом переходят в гомозиготное состояние, и это приводит к снижению их жизнеспособности, к депрессии. Затем скрещивают чистые линии между собой для получения гибридных семян, дающих эффект гетерозиса.

Эффект гетерозиса объясняется двумя основными гипотезами. *Гипотеза доминирования* предполагает, что эффект гетерозиса зависит от количества доминантных генов в гомозиготном или гетерозиготном состоянии. Чем больше в генотипе генов в доминантном состоянии — тем больший эффект гетерозиса, и первое гибридное поколение дает прибавку урожая до 30% (рис. 339).

AAbbCCdd x aaBBccDD

F_1 AaBbCcDd

Гипотеза сверхдоминирования объясняет явление гетерозиса эффектом сверхдоминирования: иногда гетерозиготное состояние по одному или нескольким генам дает гибриду превосходство над родительскими формами по массе и продуктивности. Но начиная со второго поколения эффект гетерозиса затухает, так как часть генов переходит в гомозиготное состояние.

Aa x Aa

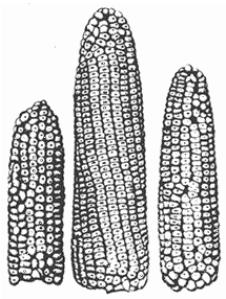


Рис. 339. В центре гетерозисная кукуруза, слева и справа чистые линии родительских

AA 2Aa aa

5. Перекрестное опыление самоопылителей дает возможность сочетать свойства различных сортов. Рассмотрим, как это практически выполняется при создании новых сортов пшеницы. У цветков растения одного сорта удаляются пыльники, рядом в банке с водой ставится растение другого сорта, и растения двух сортов накрываются общим изолятором. В результате получают гибридные семена, сочетающие нужные селекционеру признаки разных сортов.

6. Очень перспективен метод получения полиплоидов, у растений полиплоиды обладают большей массой вегетативных органов, имеют более крупные плоды и семена. Многие культуры представляют собой естественные полиплоиды: пшеница, картофель, выведены сорта полиплоидной гречихи, сахарной свеклы.



Виды, у которых кратно умножен один и тот же геном, называются аутополиплоидами. Классическим способом получения полиплоидов является обработка проростков колхицином. Это вещество блокирует образование микротрубочек веретена деления при митозе, в клетках удваивается набор хромосом, клетки становится тетраплоидными (рис. 340).

Рис. 340. Растения диплоидной (2n = 16) и тетраплоидной (2n = 32) гречихи.

7. Отдаленная гибридизация — скрещивание растений, относящихся к разным видам. Но отдаленные гибриды обычно стерильны, так как у них нарушается мейоз (два гаплоидных набора хромосом разных видов не конъюгируют), и не образуются гаметы.

В 1924 году советский ученый Г.Д.Карпеченко получил плодовитый межродовой гибрид. Он скрестил редьку (2n = 18 редечных хромосом) и капусту (2n = 18 капустных хромосом). У гибрида в диплоидном наборе было 18 хромосом: 9 редечных и 9 капустных, но при мейозе редечные и капустные хромосомы не конъюгировали, гибрид был стерильным.



Рис. 341. Восстановление плодовитости капустно-редечного гибрида.

С помощью колхицина Г.Д.Карпеченко удалось удвоить хромосомный набор гибрида, полиплоид стал иметь 36 хромосом, при мейозе редечные (9 + 9) хромосомы конъюгировали с редечными, капустные (9 + 9) с капустными. Плодовитость была восстановлена. Таким способом были получены пшенично-ржаные гибриды (тритикале), (рис. 341) пшенично-пырейные гибриды и др. Виды, у которых произошло объединение разных геномов в одном организме, а
затем их кратное увеличение, называются аллополиплоидами.

8. Использование соматических мутаций применимо для селекции вегетативно размножающихся растений, что использовал в своей работе еще И.В.Мичурин. С помощью вегетативного размножения можно сохранить полезную соматическую мутацию. Кроме того, только с помощью вегетативного размножения сохраняются свойства многих сортов плодово-ягодных культур.

9. Экспериментальный мутагенез основан на открытии воздействия различных излучений для получения мутаций и на использование химических мутагенов. Мутагены позволяют получить большой спектр разнообразных мутаций, сейчас в мире созданы более тысячи сортов, ведущих родословную от отдельных мутантных растений, полученных после воздействия мутагенами.

Многие методы селекции растений были предложены И.В.Мичуриным. С помощью метода ментора И.В.Мичурин добивался изменения свойств гибрида в нужную сторону. Например, если у гибрида нужно было улучшить вкусовые качества, в его крону прививались черенки с родительского организма, имеющего хорошие вкусовые качества; или гибридное растение прививали на подвой, в сторону которого нужно было изменить качества гибрида. И.В.Мичурин указывал на возможность управления доминированием определенных признаков при развитии гибрида. Для этого на ранних стадиях развития необходимо воздействие определенными внешними факторами. Например, если гибриды выращивать в открытом грунте, на бедных почвах, повышается их морозостойкость.



41.3. Основные методы селекции животных

Создание пород домашних животных началось вслед за их приручением и одомашниванием, которое началось 10-12 тыс. лет назад. Содержание в неволе снижает действие стабилизирующей формы естественного отбора. Различные формы искусственного отбора (сначала бессознательный, а затем методический) приводят к созданию всего многообразия пород домашних животных.

В селекции животных, по сравнению с селекцией растений, есть ряд особенностей. Во-первых, для животных характерно в основном половое размножение, поэтому любая порода является сложной гетерозиготной системой. Оценка качеств самцов, которые внешне у них не проявляются (яйценоскость, жирномолочность), оцениваются по потомству и родословной. Во-вторых, у них часто поздняя половозрелость, смена поколений происходит через несколько лет. В-третьих, потомство немногочисленное.

Основными методами селекции животных являются гибридизация и отбор. Различают те же методы скрещивания — близкородственное скрещивание, *инбридинг*, и неродственное — *аутбридинг*. Инбридинг, как и у растений, приводит к *депрессии*. Отбор у животных проводится по *экстерьеру* (определенным параметрам внешнего строения), т.к. именно он является критерием породы.

1. Внутрипородное разведение: направлено на сохранение и улучшение породы. Практически выражается в отборе лучших производителей, выбраковке особей, не отвечающих требованиям породы. В племенных хозяйствах ведутся племенные книги, отражающие родословную, экстерьер и продуктивность животных за много поколений.

2. Межпородное скрещивание используют для создания новой породы. При этом часто проводят близкородственное скрещивание, родителей скрещивают с потомством, братьев с сестрами, это помогает получить большее число особей, обладающих нужными свойствами. Инбридинг сопровождается жестким постоянным отбором, обычно получают несколько линий, затем производят скрещивание разных линий.

Хорошим примером может служить выведенная академиком М.Ф.Ивановым порода свиней — украинская белая степная. При создании этой породы использовались свиноматки местных украинских свиней с небольшой массой и невысоким качеством мяса и сала, но хорошо приспособленных к местным условиям. Самцами-производителями были хряки белой английской породы. Гибридное потомство вновь было скрещено с английскими хряками, в нескольких поколениях применялся инбридинг, были получены чистые линии, при скрещивании которых получены родоначальники новой породы, которые по качеству мяса и массе не отличались от английской породы, по выносливости — от украинских свиней.

3. Использование эффекта гетерозиса. Часто при межпородном скрещивании в первом поколении проявляется эффект гетерозиса, гетерозисные животные отличаются скороспелостью и повышенной мясной продуктивностью. Например, при скрещивании двух мясных пород кур получают гетерозисных бройлерных кур, при скрещивании беркширской и дюрокджерсейской пород свиней получают скороспелых свиней с большой массой и хорошим качеством мяса и сала.

4. Испытание по потомству проводят для подбора самцов, у которых не проявляются некоторые качества (молочность и жирномолочность быков, яйценоскость петухов). Для этого производителей-самцов скрещивают с несколькими самками, оценивают продуктивность и другие качества дочерей, сравнивая их с материнскими и со среднепородными.

5. Искусственное осеменение используют для получения потомства от лучших самцов производителей, тем более что половые клетки можно хранить при температуре жидкого азота любое время.

6. С помощью гормональной суперовуляции и трансплантации у выдающихся коров можно забирать десятки эмбрионов в год, а затем имплантировать их в других коров, эмбрионы так же хранятся при температуре жидкого азота. Это дает возможность увеличить в несколько раз число потомков от выдающихся производителей.

7. Отдаленная гибридизация, межвидовое скрещивание, известно с древних времен. Чаще всего межвидовые гибриды стерильны, у них нарушается мейоз, что приводит к нарушению гаметогенеза. С глубокой древности человек использует гибрид кобылицы с ослом — мула, который отличается выносливостью и долгожительством. Но иногда гаметогенез у отдаленных гибридов протекает нормально, что позволило получить новые ценные породы животных. Примером являются архаромериносы, которые, как и архары, могут пастись высоко в горах, а, как мериносы, дают хорошую шерсть. Получены плодовитые гибриды от скрещивания местного крупного рогатого скота с яками и зебу. При скрещивании белуги и стерляди получен плодовитый гибрид — бестер, хорька и норки — хонорик, продуктивен гибрид между карпом и карасем.

41.4. Селекция микроорганизмов. Биотехнология

Традиционная селекция микроорганизмов (в основном бактерий и грибов) основана на *экспериментальном мутагенезе* и *отборе* наиболее продуктивных штаммов. Но и здесь есть свои особенности. Геном бактерий гаплоидный, любые мутации проявляются уже в первом поколении. Хотя вероятность естественного возникновения мутации у микроорганизмов такая же, как и всех других организмов (1 мутация на 1 млн. особей по каждому гену), но очень высокая интенсивность размножения дает возможность найти полезную мутацию по интересующему исследователя гену.

В результате искусственного мутагенеза и отбора была повышена продуктивность штаммов гриба пенициллa более чем в 1000 раз. Продукты микробиологической промышленности используются в хлебопечении, пивоварении, виноделии, приготовлении многих молочных продуктов. С помощью микробиологической промышленности получают антибиотики, аминокислоты, белки, гормоны, различные ферменты, витамины и многое другое.

Микроорганизмы используют для биологической очистки сточных вод, улучшений качеств почвы. В настоящее время разработаны методы получения марганца, меди, хрома при разработке отвалов старых рудников с помощью бактерий, где обычные методы добычи экономически невыгодны.

Биотехнология — использование живых организмов и их биологических процессов в производстве необходимых человеку веществ. Объектами биотехнологии являются бактерии, грибы, клетки растительных и животных тканей. Их выращивают на питательных средах в специальных биореакторах.

Новейшими методами селекции микроорганизмов, растений и животных являются *клеточная, хромосомная и генная инженерия.*

Генная инженерия основана на выделении нужного гена из генома одного организма и введении его в геном другого организма. «Вырезании» генов проводят с помощью специальных «генетических ножниц», ферментов — *рестриктаз*, затем ген вшивают в вектор — *плазмиду*, с помощью которого ген вводится в бактерию (рис. 342). Вшивание осуществляется с помощью другой группы ферментов — *лигаз*. Причем вектор должен содержать все необходимое для управления работой этого гена — промотор, терминатор, ген-оператор и ген-регулятор. Кроме того, вектор должен содержать маркерные гены, которые придают клетке-реципиенту новые свойства, позволяющие отличить эту клетку от исходных клеток. Затем вектор вводится в бактерию, и на последнем этапе отбираются те бактерии, в которых введенные гены успешно работают.

Излюбленный объект генных инженеров — *кишечная палочка*, бактерия, живущая в кишечнике человека. Именно с ее помощью получают *гормон роста — соматотропин,* гормон *инсулин*, который раньше получали из поджелудочных желез коров и свиней, белок *интерферон*, помогающий справиться с вирусной инфекцией.

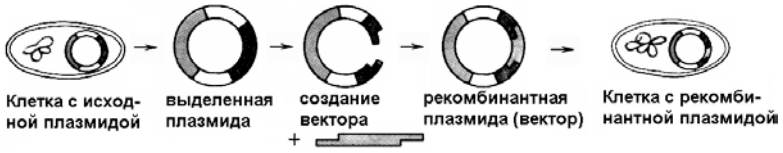


Рис. 342. Образование рекомбинантных плазмид.

Второй путь — синтез гена искусственным путем. Для этого используются иРНК, с помощью фермента обратная транскриптаза на иРНК синтезируется ДНК.

Методы хромосомной инженерии.

- Одна группа методов основана на введении в генотип растительного организма пары чужих гомологичных хромосом, контролирующих развитие нужных признаков, или замещении одной пары гомологичных хромосом на другую. На этом основаны методы получения *замещенных* и *дополненных* линий, с помощью которых в растениях собираются признаки, приближающие к созданию «идеального сорта».
- Очень перспективен *метод гаплоидов*, основанный на выращивании гаплоидных растений с последующим удвоением хромосом. Например, выращивают из пыльцевых зерен кукурузы гаплоидные растения, содержащие 10 хромосом, затем хромосомы удваивают и получают диплоидные (10 пар хромосом), полностью гомозиготные растения всего за 2 — 3 года вместо 6 — 8 летнего инбридинга.
- Сюда же можно отнести и получение полиплоидных растений в результате кратного увеличения хромосом.

Методы клеточной инженерии связаны с культивированием отдельных клеток в питательных средах, где они образуют *клеточные культуры*. Оказалось, что клетки растений и животных, помещенных в питательную среду, содержащую все необходимые для жизнедеятельности вещества, способны делиться. Клетки растений

обладают еще и свойством *тотипотентности*, то есть при определенных условиях они способны сформировать полноценное растение.

1. Это дает возможность с помощью клеточных культур получать ценные вещества. Например, культура клеток женьшеня нарабатывает биологически активные вещества.

2. С другой стороны, можно размножить эти растения в пробирках, помещая клетки в определенные питательные среды. Так можно размножать редкие и ценные растения. Это позволяет создавать безвирусные сорта картофеля и других растений.

3. Продолжается работа по гибридизации клеток. Например, разработана методика гибридизации протопластов соматических клеток. Удаляются клеточные оболочки и сливаются протопласты клеток организмов, относящихся к разным видам — картофеля и томата, яблони и вишни. Перспективно создание *гибридом,* при котором осуществляется гибридизация различных клеток. Например, лимфоциты, образующие антитела, гибридизируются с раковыми клетками. В результате гибридомы нарабатывают антитела, как лимфоциты, и «бессмертны», как раковые клетки. Следовательно, они обладают возможностью неограниченного размножения в культуре.

4. Интересен метод пересадки ядер соматических клеток в яйцеклетки. Таким способом возможно *клонирование* животных, получение генетических копий от одного организма. В настоящее время получены клонированные лягушки, получены первые результаты клонирования млекопитающих.

5. Возможно слияние эмбрионов на ранних стадиях, создание *химерных* животных. Таким способом были получены химерные мыши при слиянии эмбрионов белых и черных мышей, химерное животное овца-коза.

Глава 42. Эволюционное учение

Развитие биологии в додарвиновский период

42.1. Карл Линней, креационизм

Принципиальными вопросами биологии были и остаются вопросы о том, как появились живые организмы на Земле, и каким образом возникла удивительная приспособленность организмов к определенным условиям жизни. На этот вопрос есть ответы с позиции *креационизма* и с позиции *трансформизма*. Первые считают, что живые организмы созданы высшей силой — творцом, вторые объясняют появление живых организмов естественным путем, на основе естественных законов. Креационисты считают, что организмы созданы *изначально целесообразными*, изначально приспособленными, трансформисты считают, что приспособленность появилась в результате развития, в ходе эволюции.



К.Линней (1707 — 1778).

Выдающимся представителем взглядов креационизма был шведский ученый, естествоиспытатель Карл Линней. Его называют «королем ботаников», «отцом систематики». Он описал около 8000 видов растений, 5000 видов животных, закрепил использование бинарной (двойной) номенклатуры для обозначения видов, усовершенствовал ботанический язык — установил единообразную ботаническую терминологию. Его классификация была основана на объединении *видов* в *роды*, родов в *отряды*, отрядов в *классы*.

В 1735 году вышла в свет его книга «Система природы», в которой он классифицирует все растения в 24 класса на основе особенностей строения цветков: количества тычинок, однополости и обоеполости цветков. Животный мир он поделил на 6 классов. Его классификация была наиболее полной для своего времени. Линней понимал, что система, созданная на основе нескольких признаков является искусственной системой, он писал: «Искусственная система служит до тех пор, пока не найдена естественная». Но под естественной системой он понимал ту, которой руководствовался Творец, создавая все живое на Земле. «Видов столько, сколько различных форм создал в начале мира Всемогущий» — говорил Линней. Таким образом, Карл Линней был сторонником *метафизического* представления о происхождении видов, их неизменности и изначальной целесообразности. Но в конце жизни Линней признал, что иногда виды могут образовываться под влиянием среды или в результате скрещивания.

42.2. Жан Батист Ламарк, трансформизм



Ж.Б.Ламарк (1744 — 1829).

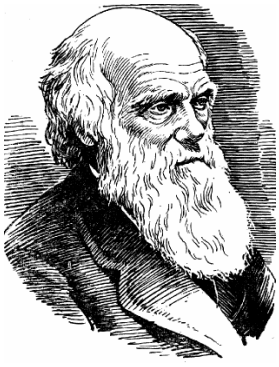
Представителем философии трансформизма был выдающийся французский естествоиспытатель Жан Батист Ламарк, который пришел к *эволюционной идее*, и попытался найти *движущие силы эволюции*, создал первую *теорию эволюции*. Термин *биология* принадлежит Ламарку. В 1809 году выходит его основной труд «Философия зоологии», в которой Ламарк приводит многочисленные доказательства изменяемости видов. Он считал, что первые живые организмы возникли из неорганической природы, причем древняя жизнь была представлена простыми формами, которые в результате эволюции дали начало более сложным.

Животных Ламарк разделил на 14 классов, которые расположил на 6 ступенях градации по степени усложнения нервной и кровеносной системы (от инфузорий на нижней ступени до птиц и млекопитающих на верхней). Такая теория постепенного усложнения, теория «градации», основана на влиянии внешней среды на организмы и ответной реакции организмов на внешние воздействия, прямой приспособляемости организмов к среде.

По его мнению, под действие различных факторов внешней среды происходит *упражнение* полезных органов и постепенное *исчезновение* органов, которые не упражняются. При длительном воздействии определенных условий происходит закрепление приобретенных признаков, которые *передаются по наследству*. Причем по Ламарку *высшие животные* приспосабливаются к внешним условиям в результате *стремления к самоусовершенствованию*, заложенного Творцом и происходит их градация. *Растения и низшие животные приспосабливаются* в результате прямого воздействия внешней среды.

Таким образом, движущими силами эволюционного процесса по Ламарку являются: 1 — влияние среды, которое приводит к упражнению или не упражнению органов; 2 — стремление к самоусовершенствованию; 3 — передача по наследству приобретенных признаков.

Несомненной заслугой Ж.Б.Ламарка было *создание эволюционного учения* и *попытка найти движущие силы*, которые привели к появлению современных видов и их приспособленности. Но теория не была принята. Не все признавали, что *градация идет под влиянием стремления к самоусовершенствованию*, что приспособленность возникает в результате *целесообразных изменений в ответ на воздействия среды*, а *наследование приобретенных признаков не подтверждено многочисленными наблюдениями и экспериментами*. Например, А.Вейсман на протяжении двадцати поколений отрезал хвосты мышам, неупотребление хвостов должно было привести к их укорочению, но хвосты двадцать первого поколения были такой же длины, как и первого. С точки зрения теории Ламарка нельзя объяснить возникновение, например, окраски скорлупы птичьих яиц и их формы, которая носит приспособительный характер, или появление раковин у моллюсков, ведь его идея о роли упражнения и неупражнения органов здесь неприменима.



Ч.Дарвин (1809 — 1882).

Основные положения эволюционной теории Дарвина

42.3. Чарлз Роберт Дарвин

Впервые доказать эволюцию органического мира, объяснить как появилось многообразие видов и их приспособленность, выявить движущие силы эволюции смог выдающийся английский ученый Чарлз Роберт Дарвин.

Родился Ч.Дарвин 12 февраля 1809 года в семье врача. С детства увлекался ботаникой, зоологией, химией. В Эдинбургском университете два года учился медицине, затем перешел на богословский факультет Кембриджского университета и собирался стать священником. После окончания университета Дарвин отправляется в кругосветное путешествие на корабле «Бигль» в качестве натуралиста. Плавание продолжалось пять лет, с 1831 по 1836 год.

Это путешествие стало поворотным этапом в его жизни. Если до путешествия Дарвин верил в божественное сотворение видов, то находки и наблюдения, сделанные во время экспедиции коренным образом изменили эти представления.

Важнейшими находками были ископаемые остатки вымерших гигантских ленивцев, сходные с современными и найденные в Южной Америке. На Галапагосских островах вулканического происхождения Дарвин об-

наружил виды вьюрков, похожие на материковые виды. Различия в их строении он объяснил приспособлением к питанию различной пищей (не мог же творец создавать различные виды животных для каждого острова).

Дарвин возвращается из кругосветного путешествия убежденным материалистом, сторонником взглядов об изменяемости видов под влиянием среды. Но в обществе господствовали взгляды о неизменности и изначальной целесообразности, а эволюционные теории, выдвигаемые до Дарвина, не давали ответа на три главные проблемы: 1) как из одного вида образуются другие; 2) как возникает удивительная приспособленность к среде обитания; 3) каковы движущие силы, факторы эволюции. В 1959 году выходит в свет книга Ч.Дарвина *«Происхождение видов путем естественного отбора»*, которая дала ответы на эти вопросы и совершила переворот в биологической науке.

42.4. Ч.Дарвин об искусственном отборе

Для раскрытия механизма эволюционного процесса он обращается к практике сельского хозяйства Англии. В то время в этой стране было много пород собак, овец, свиней, кур, крупного рогатого скота.

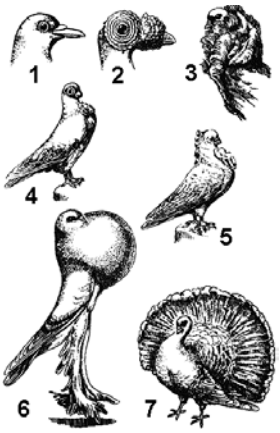


Рис. 343. Породы голубей:

1 — дикий голубь; 2 — гонец; 3 — якобинец; 4 — совиный голубь; 5 — кудрявый голубь; 6 — дутыш; 7 — трубастый голубь.

Только голубей было около 150 пород (рис. 343), причем сторонники постоянства видов утверждали, что каждая порода животных или сорт растений произошли от своего дикого предка. Дарвин доказал, что все породы кур произошли от дикой банкивской курицы, уток — от утки-кряквы, кроликов — от дикого европейского кролика, свиней — от дикой свиньи; породы крупного рогатого скота — от двух видов диких туров, собак — от волка (некоторые породы, возможно от шакала). Дарвин содержал и скрещивал большое количество пород голубей и экспериментально доказал, что они произошли от дикого скалистого голубя.

Каким же образом человек создает новые породы животных и сорта растений? Дарвин приходит к выводу, что в основе работы лежит *изменчивость* признаков, *отбор*, который проводит человек и *наследование* потомством признаков родителей.

Селекционеры ищут организмы с качествами, важными с их точки зрения, скрещивают их и продолжают отбор в нескольких поколениях.

Дарвин различает две основные формы изменчивости: *групповую*, или *определенную* (модификационную по современной терминологии) и *индивидуальную*, или *неопределенную*. *Групповая изменчивость* зависит от условий, в которых находятся организмы, при этом наследования признаков не происходит. Например, коровы при хорошем кормлении дают больше молока. *Неопределенная изменчивость* проявляется в незначительных отличиях особей друг от друга, причем эти изменения передаются следующему поколению.

В селекции используется только *неопределенная (мутационная), наследственная изменчивость*, когда селекционер отбирает особей с нужными ему признаками, осуществляет *искусственный* отбор.

Дарвин выделяет две формы отбора — отбор *бессознательный* и *методический*. При *бессознательной* форме отбора человек не ставит задачу создать новый сорт или породу; сохраняются и ценятся лучшие экземпляры, например, сохраняются более удойные коровы, лучшие лошади, хорошо несущиеся куры. *Методический, творческий* отбор приводит к созданию новой породы или сорта, при этом селекционер ставит перед собой определенную задачу. Например, на выведение «бородатых» кур понадобилось шесть лет. Очень важным условием успеха методического отбора является *большое исходное число особей*, так как невозможно создать, например, новую породу крупного рогатого скота, имея 2 — 3 особи.

Дарвин обращает внимание на *соотносительный* характер изменчивости различных признаков. Животные с длинной шеей имеют длинные ноги, белые кошки с голубыми глазами всегда глухие, у бесшерстных собак — недоразвиты зубы.

42.5. Ч.Дарвин о естественном отборе и дивергенции

Дарвин предположил, что и в природе должны существовать факторы, приводящие к образованию новых видов. Материал для эволюции поставляет *неопределенная изменчивость,* особи одного вида отличаются друг от друга множеством разнообразных признаков.

Дарвин обращает внимание на то, что организмы размножаются в геометрической прогрессии, оставляя после себя многочисленное потомство. Например, одно растение мака дает 30 — 40 тыс. семян в год, лягушка

выметывает до 10 тыс. икринок, осетр — 2 млн., луна рыба — до 300 млн. икринок. Даже от таких медленно размножающихся животных, как пара слонов через 750 лет (по расчетам Ч.Дарвина) потомство составило бы 19 млн. особей (самки слонов приносят потомство в возрасте от 30 до 90 лет, причем рождают они за эти 60 лет в среднем 6 слонят).

Среди многочисленного потомства присутствуют особи с различными наследственными изменениями: полезными, нейтральными и вредными. В природе происходит естественный отбор, процесс, в результате которого преимущественно выживают и оставляют потомство особи с благоприятными наследственными изменениями. Потомки наследуют эти изменения, так происходит постепенное изменение вида, приспособление к конкретным условиям обитания и, в конце концов, процесс заканчивается образованием нового вида.

Естественный отбор является следствием борьбы за существование, под которой Дарвин понимал весь комплекс сложных взаимоотношений между организмом и условиями среды. Дарвин выделял три основные формы борьбы за существование: внутривидовую, межвидовую и борьбу с неблагоприятными условиями среды.

Внутривидовая борьба протекает наиболее остро, так как особям одного вида приходится конкурировать за одинаковые потребности: за пищу, территорию, самку. Преимущественно выживают те из них, которые наиболее приспособлены к данным конкретным условиям среды. В сосновом лесу хорошо видно, что одни растения доминируют над другими, затеняют их, тормозят их рост и развитие. Яркий пример внутривидовой борьбы в животном мире — борьба за самку у оленей.

Но и взаимопомощь — тоже форма внутривидовой борьбы. Например, зайчиха кормит чужого зайчонка; пингвины в холодное время собираются вместе, обогревая друг — друга; яки, защищаясь от нападения волчьей стаи, встают в круг, в центре которого детеныши и самки.

Межвидовая борьба. Наблюдается между особями, которые относятся к разным видам. *Хищничество*, *паразитизм*, *конкуренция* и любые другие межвидовые отношения — все это примеры межвидовой борьбы. Дарвин указывает, что конкуренция происходит наиболее остро у близких видов, которые имеют одинаковые потребности, при этом обычно наблюдается вытеснение одного вида другим (*принцип исключения Гаузе*). Например, серая крыса, которая крупнее и агрессивнее, вытесняет с мест своего обитания черную крысу. Волки и лисы конкурируют за пищу, и здесь необязательна непосредственная схватка, просто успех одного вида в добыче пищи означает неудачу другого.

Но к межвидовой борьбе относятся и взаимоотношения между цветковыми растениями и их опылителями; различные формы симбиоза между животными (актиния и рак-отшельник; между бобовыми растениями и клубеньковыми бактериями; между корнями деревьев и грибами). Результатом межвидовой борьбы является выживание наиболее приспособленных к совместной жизни особей одного и другого вида.

Борьба с неблагоприятными условиями среды. На выживаемость организмов оказывают огромное влияние факторы окружающей среды — температура, влажность, освещенность и др. Результатом этой борьбы является выживание особей с наиболее благоприятными для данных условий жизни наследственными изменениями. Отсюда у растений пустыни длинные корни, мелкие листья и другие приспособления.

Таким образом, материал для отбора поставляет наследственная изменчивость: *мутационная* и *комбинативная* (результат полового размножения). Появляются случайные, разнообразные, ненаправленные мутации, создающие генетическую неоднородность внутри вида. Половое размножение приводит к созданию всевозможных комбинаций генов в генотипах и распространению мутаций.

В результате естественного отбора, *единственного направляющего фактора,* происходит выживание наиболее приспособленных, *адаптация* организмов к конкретным условиям среды и постепенная

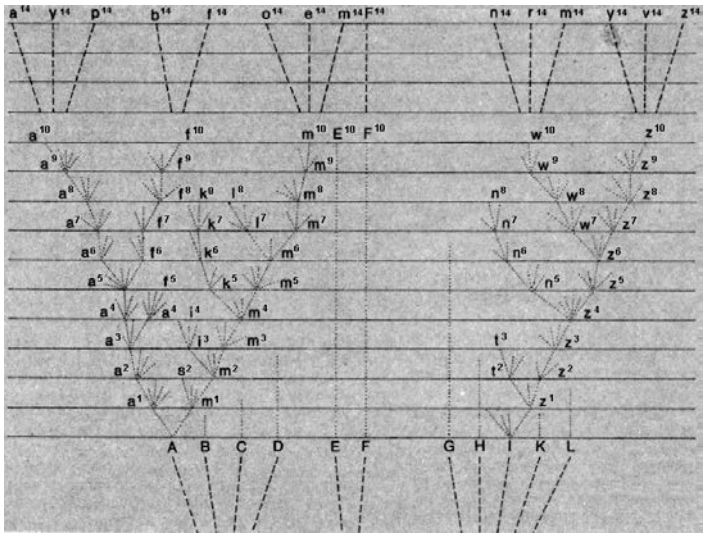


Рис. 344. Схема дивергенции (по рисунку Ч.Дарвина).

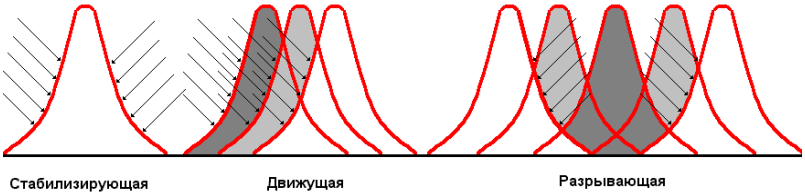
Буквы A —L обозначают 11 видов. Горизонтальные линии (I — XIV) — интервалы, каждый из которых представляет 1000 поколений. Через 14 тысяч поколений вид A стал родоначальником трех родов, которые входят в одно семейство, вид F — родоначальником семейства, состоящего из одного рода, в котором один вид; вид I — родоначальник третьего семейства, включающего пять видов двух родов.

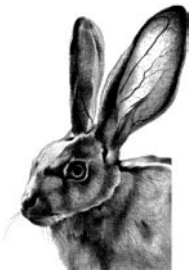


дивергенция — расхождение признаков (рис. 344). Особи, отличающиеся друг от друга, имеют меньше общих потребностей, меньше конкурируют и имеют большие шансы на выживание. Процесс расхождения признаков продолжается во многих поколениях, промежуточные формы вымирают и дивергенция заканчивается *образованием новых видов*.

42.6. Формы естественного отбора

Различают три формы естественного отбора: *стабилизирующую*, *движущую* и *разрывающую*. Стабилизирующая форма действует в том случае, *если условия среды остаются неизменными*. В этом случае преимущественно выживают особи, приспособленные к данным условиям, отклонения от среднего значения признака устраняются отбором. Учение о стабилизирующей форме отбора было разработано русским ученым И.И.Шмальгаузеном. Благодаря этой форме отбора сохраняются примитивные формы жизни, хорошо приспособленные к конкретным условиям; сохраняются средние значения различных признаков. Под контролем стабилизирующей формы отбора находятся самые различные признаки организма. Хорошим примером являются размеры ушей у зайцев (рис. 345), являющихся важным органом регуляции теплоотдачи. От их размеров зависит количество теплового излучения. Большее количество зайцев имеют уши средних размеров, короткоухие погибают от перегревания, длинноухие — от переохлаждения.





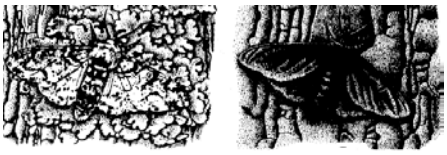


Рис. 345. Формы естественного отбора: стабилизирующая (размеры ушей у зайцев), движущая (окраска бабочки березовая пяденица), разрывающая (крылья насекомых океанических островов).

Классическим примером движущей формы естественного отбора является эксперимент с бабочкой березовая пяденица. Светлая форма мало заметна на деревьях вдали от города (на березах, покрытых лишайниками), где эта форма и преобладает. Около промышленных центров Англии, где проводился эксперимент, исчезли лишайники на березах и сами стволы стали более темными. Здесь преобладают темноокрашенные особи.

Разрывающую форму естественного отбора Ч.Дарвин наблюдал на океанических островах, на которых появились бескрылые насекомые и насекомые с очень длинными крыльями. Насекомые со средними крыльями ветром сносились в море и погибали. Мадагаскарские тараканы, в отличие от Американских блаберусов, совершенно не имеют крыльев, но цепкие лапки позволяют им подниматься даже по стеклянной вертикальной плоскости.

42.7. Факторы эволюции

Важнейшими факторами эволюции по Ч.Дарвину являются наследственная (неопределенная) изменчивость и отбор. *Мутационный процесс* и *комбинативная изменчивость* увеличивают генетическую гетерогенность популяции. Как губка насыщена водой, так и каждая популяция насыщена разнообразными мутациями. Причем большинство из них рецессивны, проявляются и попадают под контроль *естественного отбора* только когда переходят в гомозиготное состояние.

Кроме наследственной изменчивости и естественного отбора к факторам эволюции относят еще *популяционные волны* и *изоляцию*.

В любой популяции происходят периодические *колебания численности* особей, причинами которых служат различные абиотические и биотические факторы среды. Например, при наводнении погибла большая часть по-

пуляции грызунов, при этом резко изменился ее генофонд, а именно — изменилась частота встречаемости различных аллелей генов.

Важным фактором эволюции является и *изоляция*, препятствующая свободному скрещиванию особей различных популяций. При этом не происходит распространения возникших мутаций за пределы популяции, происходит увеличения различий между генофондами различных популяций, что приводит к биологической изоляции — появлению новых видов. Образование различных видов галапагосских вьюрков, сохранение яйцекладущих и сумчатых животных Австралии — результат изоляции.

42.8. Приспособленность организмов

Каждый организм удивительно приспособлен к определенным условиям обитания. Эта приспособленность проявляется в особенностях внешнего и внутреннего строения, в поведении, в размножении и заботе о потомстве.

Во *внешнем строении* ярким примерами приспособленности являются *форма тела* и *особые средства защиты*. Например, обтекаемая форма тела рыб и птиц, причудливая форма животных, затаивающихся при поджидании добычи или скрывающихся от врагов (морской конек-тряпичник, рыба-клоун). Колючки ежа и дикобраза защищают этих животных от врагов.

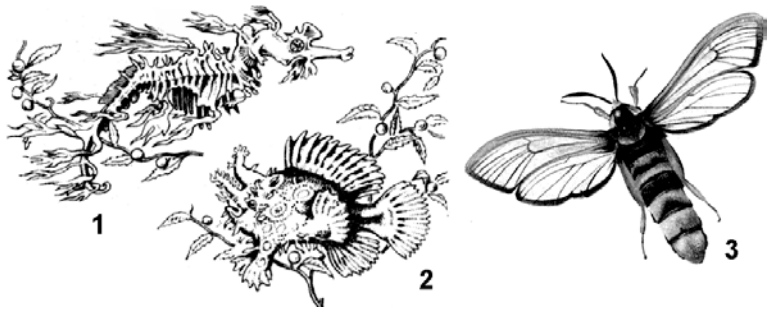


Рис. 346. Приспособительные особенности строения и окраски тела:

1 — морской конек-тряпичник; 2 — рыба-клоун; 3 — бабочка-стеклянница.

Яркими примерами приспособленности являются *защитные окраски* животных: *покровительственные, предупреждающие, мимикрия* (рис. 346). Покровительственная окраска у зеленого кузнечика, богомола, птиц, высиживающих яйца на земле. Предупреждающие окраски у ядовитых или жалящих животных. Например, осы, шмели, божьи коровки несъедобны и своей яркой окраской как бы предупреждают об опасности. *Мимикрия* — сходство с несъедобными предметами или ядовитыми животными, имеющими предостерегающую окраску. Например, бабочка-стеклянница очень похожа на осу, муха-пчеловидка — на пчелу, муха-шмелевидка — на шмеля, палочник — на веточку.

Кроме формы тела и окраски, большое значение имеет и *приспособительное поведение* животных. Например, многие грызуны запасают корм на зиму, некоторые животные затаиваются во время опасности, для многих характерно отпугивающее поведение.

Приспособленность проявляется и в *особенностях размножения и заботы о потомстве*. Многие рыбы охраняют свою икру (самец трехиглой колюшки даже строит гнездо, плавниками прогоняет воду над отложенной икрой, «пасет» первое время личинок), некоторые вынашивают икру во рту (тиляпия). Если забота о потомстве выражена слабо, то в этом случае у животных очень высокая плодовитость, как это наблюдается у беспозвоночных и низших позвоночных животных, то есть выполняются правила — «*чем меньше — тем больше, чем больше — тем меньше*» — чем меньше потомства, тем больше забота о нем и наоборот.

Но любая приспособленность *относительна*: она целесообразна только в конкретных условиях, при их изменении приспособления оказываются бесполезными для организма. Например, иголки спасают ежа на суше, в воде еж разворачивается, становится беззащитным перед лисой.

Таким образом, теория Ч.Дарвина дала ответы на главные вопросы биологической науки: как возникло многообразие и удивительная приспособленность видов. Материал для отбора дает наследственная, мутационная изменчивость, в результате полового размножения (комбинативной изменчивости) эти мутации распространяются и попадают под контроль естественного отбора. В результате отбора из множества разнообразных, ненаправленных мутаций преимущественно выживают особи с полезными для данных условий мутациями. В ре-



зультате дивергенции, расхождения признаков, различия становятся настолько серьезными, что возникает генетическая изоляция, приводящая к образованию новых видов.

42.9. Вид. Критерии вида

Вид — совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область — ареал.

Признаки, по которым виды отличаются друг от друга, называются критериями вида. Различают следующие критерии вида.

- *Морфологический критерий* подразумевает внешнее сходство особей, относящихся к одному виду. Но иногда особи одного вида очень сильно отличаются (такса и дог) или наоборот, есть виды, морфологически почти неотличимые, так называемые *виды-двойники*, которые не скрещиваются, генетически изолированы. Например, два вида черных крыс: у одного вида в кариотипе 38 хромосом, у другого — 42. Следовательно, одного морфологического критерия недостаточно для определения видовой принадлежности.
- Основным является *генетический критерий*: для каждого вида характерен свой кариотип — свой хромосомный набор. Виды обычно отличаются по числу и строению хромосом. Именно этот критерий обеспечивает генетическую изоляцию, нескрещиваемость между особями разных видов. Даже если появляются межвидовые гибриды, они бесплодны, нарушается процесс образования половых клеток. Но иногда и этот критерий подводит, так как плодовитое потомство может появляться при скрещивании особей, относящихся к разным видам.
- Особи одного вида сходны по всем физиологическим процессам — питанию, дыханию, выделению, размножению, что лежит в основе *физиологического критерия*. Особенно важны отличия в физиологии размножения: в строении полового аппарата, в сроках размножения.
- *Биохимический критерий* — сравнение органических макромолекул у различных видов, в первую очередь сравнение ДНК и белков. По сходству в строении ДНК и белков можно с достаточной вероятностью показать, насколько близкими родственниками являются те или иные виды. Например, гемоглобин шимпанзе по последовательности аминокислот не отличается от гемоглобина человека.
- *Географический критерий* — это территория, на которой обитает данный вид (ареал). У некоторых видов-эндемиков ареал небольшой, есть виды — космополиты, распространенные повсеместно. Но области распространения различных видов часто перекрываются, так что этот критерий не может быть решающим.
- Каждый вид приспособлен к определенным условиям существования, к определенным экологическим факторам, которые составляют основу *экологического критерия*. Например, белый медведь приспособлен к одним экологическим факторам, бурый — к другим.

Для установления видовой принадлежности нельзя опираться на один из критериев, необходимо учитывать их совокупность.

42.10. Популяция единица вида и эволюции. Микроэволюция

Вид занимает в природе определенный ареал и существует в виде отдельных территориальных группировок особей, которые в той или иной мере изолированы друг от друга.

Совокупность особей, длительно проживающих на определенной части ареала, относительно обособленно от других совокупностей называется популяцией. Главным объединяющим фактором в популяции является *панмиксия* — возможность свободного скрещивания между особями одной популяции. Скрещивание особей, относящихся к различным популяциям, затруднено, так как популяции какими-либо преградами отделены друг от друга. Внутри популяции происходит мутационный процесс, а в результате полового размножения происходит распространение возникших мутаций по популяции. Мутации попадают под контроль естественного отбора и *генофонд* популяции, состоящий из *генотипов* отдельных особей, постепенно изменяется. Относительная изоляция одной популяции от другой дает возможность сохранить измененный генофонд, если отличия становятся резкими, то образуется *подвид*, а если возникает репродуктивная изоляция — новый *вид*.

- По Ж.Б.Ламарку эволюционной единицей является особь, т.к. она в течение жизни упражняет или не упражняет различные органы, а затем передает приобретенные признаки следующему поколению.
- По современным представлениям *единицей эволюции* является популяция, в которой происходит изменение генофонда, приводящее к образованию подвидов и видов.
- *Элементарным эволюционным явлением* является стойкое изменение генофонда популяции — изменение частоты встречаемости какого-нибудь аллеля в популяции. В ней постоянно происходит мутационный процесс, и мутация, дающая преимущества организмам, постепенно распространяется по популяции.

В эволюционном процессе различают два этапа: *микроэволюцию*, ведущую к образованию новых видов, и *макроэволюцию*, в результате которой образуются надвидовые систематические единицы (роды, семейства, отряды, классы, типы). Макроэволюция протекает в большие промежутки времени и обычно на больших территориях.

Микроэволюция протекает на уровне популяции в сравнительно небольшие промежутки времени и заканчивается образованием нового вида. В основе микроэволюции и макроэволюции лежат одни и те же эволюционные процессы.

42.11. Видообразование

До тех пор, пока происходит обмен генами между различными популяциями, вид сохраняет свою целостность, так как между особями различных популяций возможно скрещивание и образование плодовитого потомства. Как только в силу различных причин возникает *репродуктивная* изоляция, в результате которой скрещивание между особями разных популяций становится невозможным, популяция становится самостоятельным видом (рис. 349).

Вид является *наименьшей генетически устойчивой надорганизменной системой* в живой природе и образование нового вида — важный этап в эволюционном процессе.

Различают два способа видообразования: *географический,* или *аллопатрический* (от греч. «алло» — разный, «патриа» — родина), и *экологический,* или *симпатрический*.

▣ Географическое видообразование связано или с появлением физических преград, которые приводят к изоляции популяций, или с расширением ареала, при котором популяции попадают в новые условия. И в том и в другом случае в результате микроэволюционных процессов могут образоваться новые виды. Хорошим примером аллопатрического видообразования является образование трех подвидов синицы большой (рис. 347). Южноазиатский подвид скрещивается и дает плодовитое потомство и с восточноазиатским и с евроазиатским подвидами. Но в зоне контакта евроазиатского и восточноазиатского подвидов гибриды не образуются.



Рис. 347. Ареалы трех подвидов синицы большой.

Это объясняется отступлением ледника и постепенным расширением ареала птиц на север. В результате адаптаций к различным условиям образовались различные подвиды и в зоне контакта евроазиатского и восточноазиатского подвидов гибриды уже не образуются.

▣ Экологическое видообразование происходит в пределах ареала в силу различных причин. Популяции могут адаптироваться к резко различным условиям обитания, что приводит к образованию различных видов. Например: различные виды лютиков приспособились к жизни в самых разных условиях — в поле, на лугу, в лесу, по берегам водоемов. Один вид традесканции сформировался в тенистых лесах, другой — на солнечных скалистых склонах.

Возможно внезапное образование нового вида, например, при образовании полиплоидов (в роде табака исходное число хромосом равно 12, но есть виды с 24, 48, 72 хромосомами).

В результате обитания в одинаковых условиях, у животных, которые относятся к различным систематическим группам, возникают похожие адаптации, происходит *конвергенция* — схождение признаков, строения. Причем конвергенция образование сходных особенностей затрагивает лишь определенные признаки, непосредственно связанные с приспособлением к среде.

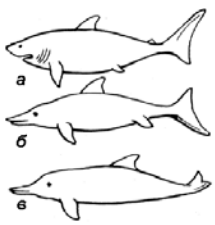


Рис. 348. Конвергенция у водных животных:

а — акула; б — ихтиозавр; в — дельфин.

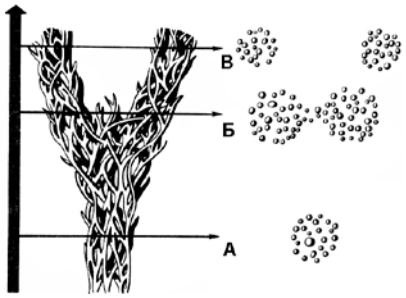


Рис. 349. Схема видообразования (каждая отдельная веточка — популяция):

А — уровень исходного единого вида; Б — момент незавершенного разделения вида; В — два новых вида.



Например, форма тела акулы (хрящевая рыба), ихтиозавра (вымершее пресмыкающееся), дельфина (млекопитающее) — результат конвергенции у животных различных классов (рис. 348).

Органы, которые выполняют сходные функции, но имеют *различное происхождение*, называются *аналогичными.* Например, крылья птицы или летучей мыши — передние конечности, а крылья бабочки — складки хитинового покрова на спине.

42.12. Главные направления эволюции

Учение о главных направлениях и путях эволюции создано А.Н.Северцовым, который предложил различать два направления в эволюционном процессе — *биологический прогресс* и *регресс*, показал три основных пути достижения прогресса. Биологический прогресс характеризуется увеличением численности, расширением ареала, увеличением числа популяций, ускорением процессов видообразования. В состоянии биологического прогресса находятся, например, насекомые, цветковые растения.

Для биологического регресса характеристики противоположные, в результате возможно полное вымирание этой группы организмов. По пути биологического регресса пошли динозавры, псилофиты, семенные папоротники. В настоящее время вымирание грозит многим видам растений и животных, для спасения которых созданы заповедники, заказники, они занесены в Красные книги.

Состояние биологического прогресса достигается за счет ароморфозов, идиоадаптаций и дегенераций.

Ароморфозы — морфофизиологические изменения, которое приводит к повышению уровня организации, приспосабливают организмы к новым условиям обитания. Ароморфозы приводят к образованию крупных систематических единиц — классов, типов. Например, выход на сушу растений сопровождался появлением механических, проводящих, покровных тканей. Появление семенных растений, опыление в воздушной среде, появление цветка и плода — яркие примеры ароморфозов в растительном мире. В животном мире появление классов позвоночных животных сопровождалось ароморфозами в кровеносной, дыхательной, выделительной и других системах. Например, двухкамерное сердце рыб заменилось трехкамерным у земноводных, у пресмыкающихся в желудочке появляется неполная перегородка, полностью четырехкамерным сердце стало у птиц и млекопитающих. Внутреннее оплодотворение и откладывание яиц позволили пресмыкающимся освоить сушу, роговые покровы препятствуют испарению воды через кожные покровы и служат этой же цели.

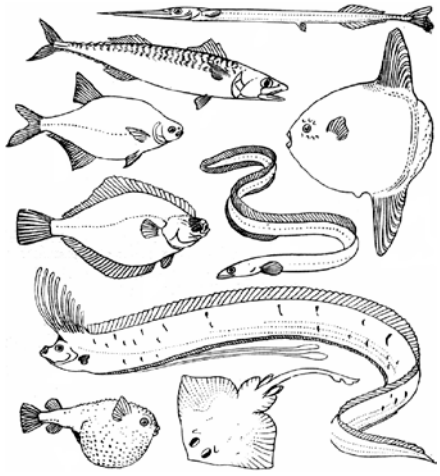


Рис. 350. Идиоадаптации у рыб.

Идиоадаптации, напротив, не приводят к повышению общего уровня организации, это такие морфофизиологические изменения, которые приспосабливают организм к конкретным условиям обитания. Идиоадаптации приводят к появлению мелких систематических единиц — родов, семейств, отрядов.

Рыбы приспособились к жизни в различных условиях и имеют различную форму тела и окраску (рис. 350), древние земноводные приспособились к различным условиям жизни на Земле и в результате идиоадаптаций дали хвостатых, бесхвостых и безногих земноводных. Иголки у ежа, клюв у утки или дятла, длинная шея и длинные ноги цапли — все это примеры идиоадаптаций. Ароморфозы позволяют освоить новые среды обитания, затем эволюция идет за счет идиоадаптаций (рис. 351).

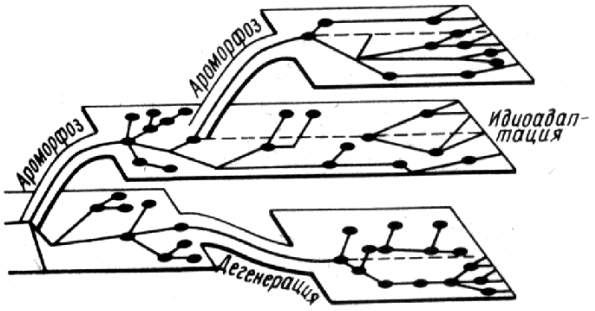


Рис. 351. Соотношение между ароморфозами, идиоадаптациями и дегенерациями.

Дегенерация — третий путь, с помощью которого достигается биологический прогресс (рис. 352). При этом организмы приспосабливаются к более простому образу жизни, в результате происходит упрощение организации.

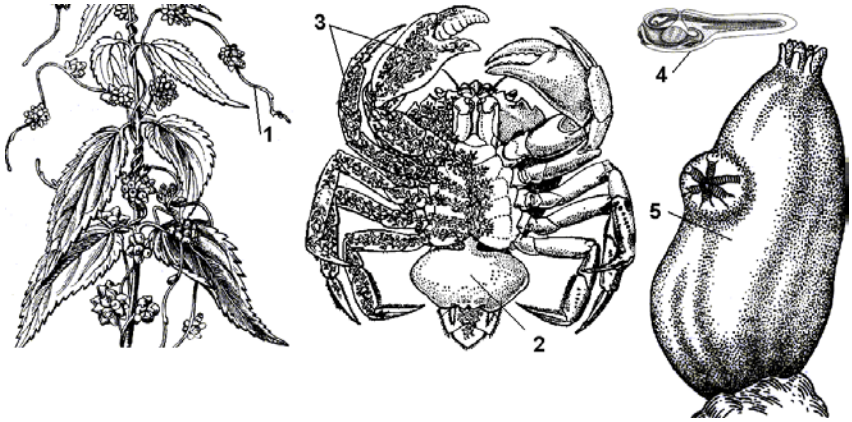


Рис. 352. Примеры дегенераций:

1 — повилика на крапиве; 2 —саккулина; 3 — корневидные отростки саккулины в теле краба; 4 — личинка асцидии с хордой и нервной трубкой; 5 — взрослая асцидия.

Например, переход к сидячему образу жизни у личиночнохордовых привел к редукции хорды и нервной трубки у взрослой асцидии. Паразитический образ жизни ленточных червей привел к полной утрате пищеварительного тракта. У паразитического цветкового растения повилики утратились корни, листья, хлорофилл и питательные вещества растение-паразит поглощает из растения-хозяина с помощью присосок. Рак саккулина, паразитирующий на крабе, имеет форму мешка, расположенного под брюшком краба, корневидные отростки которого пронизывают все тело краба.

42.13. Доказательства эволюции

Доказательства эволюции базируются на данных различных наук: палеонтологии, эмбриологии, анатомии, физиологии, биохимии, биогеографии.

Классические доказательства предоставляет *сравнительная палеонтология,* изучающая ископаемые организмы, жившие в прошлые эпохи. История развития живых организмов на Земле сохранилась в виде ископаемых остатков.

- Прямым доказательством эволюции является *ярусность* расположения остатков живых организмов: чем более древний слой изучается, тем более примитивные формы жизни в нем находятся, в верхних слоях находят остатки более поздних форм жизни.
- Обнаружены *ископаемые переходные формы*, позволяющие с уверенностью говорить о происхождении той или иной группы организмов. Например, псилофиты — переходная форма от водорослей к высшим наземным растениям, семенные папоротники доказывают образование голосеменных растений от папоротникообразных.





Рис. 353. Реконструкция

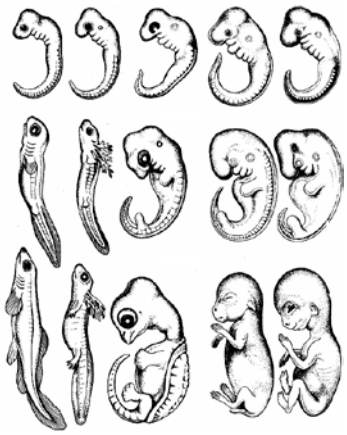


Рис. 354. Эмбрионы рыбы, саламандры, черепахи, крысы и человека сходны на ранних стадиях.

В царстве животных наиболее известны находки археоптерикса (рис. 353), первоптицы размером с голубя, но имеющей многие признаки пресмыкающихся: зубы на челюстях; по три пальца с когтями, выступающие из крыльев; хвост, состоящий из большого количества позвонков с расположенными на нем перьями; наличие брюшных ребер. Ископаемые стегоцефалы имеют признаки рыб и земноводных, котилозавры — признаки земноводных и пресмыкающихся, зверозубый ящер — признаки пресмыкающихся и млекопитающих.

▣ Палеонтологи по ископаемым остаткам сумели восстановить эволюцию многих групп животных — составлены *филогенетические ряды* лошади, хоботных, верблюдов.

Сравнительная эмбриология приводит убедительные доказательства в пользу эволюции. Еще Ч.Дарвин обратил внимание на связь между индивидуальным развитием — *онтогенезом* и историческим развитием вида — *филогенезом*. Немецкие ученые Э.Геккель и Ф.Мюллер сформулировали *биогенетический закон,* закон рекапитуляции: "онтогенез — есть краткое и быстрое повторение филогенеза". Например, зародыши млекопитающих на ранних стадиях развития имеют длинный хвост и жаберные щели и похожи на зародыш рыбы, затем на зародыш земноводного, затем — пресмыкающегося, имеют клоаку (рис. 354). Рекапитуляция признаков объясняется тем, что на разных стадиях включаются сохранившиеся гены далеких предков — рыбы, земноводного, пресмыкающегося, обезьяны. Головастик лягушки имеет рыбообразную форму тела, боковую линию, двухкамерное сердце и один круг кровообращения (рис. 355). Он как бы повторяет признаки рыб, далеких предков земноводных.

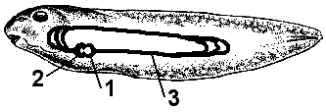


Рис. 355. Схема кровеносной системы головастика:

1 — предсердие; 2 — желудочек; 3 — круг кровообращения.

Сравнительная анатомия показывает, что план строения позвоночных животных одинаков у различных классов. Например, в скелете земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих различают четыре отдела: скелет головы, туловища, конечностей и поясов конечностей. Отделы состоят из одинаковых костей, различия в строении появляются в результате приспособлений к конкретным условиям среды. Сходный план строения имеют и остальные системы органов, и отдельные органы. Для всех птиц, например характерна правая дуга аорты, а для млекопитающих — левая.

▣ В пользу эволюции свидетельствуют *рудименты* — органы утратившие свои функции и находящиеся на грани исчезновения (волосяной покров на конечностях и туловище у человека, копчик — рудимент хвоста, состоящий из 3 — 4 позвонков, остатки тазового пояса у кита).

▣ К сравнительно анатомическим доказательствам относятся и *атавизмы* — случаи возврата к признакам предков (у человека — случаи рождения с детей хвостом, с дополнительными парами сосков).

Физиологическими доказательствами служат сходства различных физиологических процессов у животных близких систематических групп: сходство в физиологии кровеносной, дыхательной, выделительной, пищеварительной, половой систем органов. Например, беременность человека и человекообразных обезьян продолжается около девяти месяцев и протекает сходно.

Данные *биохимии*, вероятно, одни из самых убедительных. Доказано, что у близкородственных групп организмов белки сходны по аминокислотному составу и сходна нуклеотидная последовательность ДНК в хромосомах. Например, гемоглобин человека и шимпанзе идентичен по аминокислотному составу, а между гемоглобином человека и гориллы отличия в двух аминокислотах. Сравнение аминокислотной последовательности в рибосомальных белках и нуклеотидной последовательности в рибосомальных РНК (как одних из наиболее консервативных) подтверждает классификацию всех основных групп живых организмов.

В настоящее время проведена гибридизация цепей нуклеотидов ДНК человека и шимпанзе. Для этого были разделены двойные цепи ДНК человека и шимпанзе, и затем одиночные цепи ДНК человека соединили с цепями нуклеотидов шимпанзе. Между комплементарными нуклеотидами восстановились химические связи, и оказалось, что ДНК человека и шимпанзе сходны на 91 — 92% (рис. 356).



Рис. 356. Метод гибридизации ДНК.

В составной ДНК человека и шимпанзе все химические связи восстановились, кроме тех мест, где нуклеотиды не комплементарны.

Кроме того, *универсальность генетического кода* и *единство аминокислотного состава белков* свидетельствуют о происхождении всех живых организмов Земли от единого предка.

Интересные факты приводит и *биогеография*, наука о распространении растительного и животного мира. Поверхность Земли разделена на шесть биогеографических областей: 1) Палеоарктическую (Европа, Северная Африка, Северная и Средняя Азия, Япония); 2) Неоарктическую (Северная Америка); 3) Эфиопскую (Африка к югу от Сахары); 4) Индо-малайскую (Южная Азия и Малайский архипелаг); 5) Неотропическую (Центральная и Южная Америка); 6) Австралийскую.

Фауна и флора Палеоарктической и Неоарктической областей сходны, хотя и между ними находится Берингов пролив. Сходство объясняется тем, что в недалеком прошлом существовал сухопутный мост — Берингов перешеек. Эти две области объединены Голарктическую область.

Различия в растительном и животном мире между Неоарктической и Неотропической областями объясняются тем, что Панамский перешеек появился недавно. Только немногие виды сумели проникнуть в Северную Америку (броненосец, опоссум) и из Северной Америки в Южную.

Австралия отделилась от остальных материков более 100 млн. лет назад, тогда еще не было плацентарных животных, и изоляция сохранила примитивных яйцекладущих и сумчатых млекопитающих.

Фауны и флоры различных областей отличаются потому, что виды сформировались в определенном центре происхождения и расселялись до тех пор, пока не встречали какой-то естественной преграды.

Глава 43. Возникновение и развитие жизни на Земле

43.1. Теории возникновения жизни на Земле

Как возникла жизнь на Земле? Все теории возникновения жизни вообще и в частности на Земле можно разделить на две группы: одни утверждают, что живые организмы созданы высшей силой, другие — что жизнь появилась естественным путем.

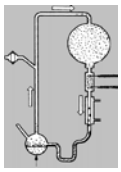
- ▣ Креационисты верят в то, что жизнь создана высшей силой, Творцом;
- ▣ Сторонники теории самозарождения (витализма) утверждали, что возможно самозарождение живых организмов;
- ▣ Теория панспермии предполагает, что жизнь на Землю попала из космоса, споры микроорганизмов распространяются в космическом пространстве и могли попасть на древнюю Землю.
- ▣ Теория биохимической эволюции показывает возможный путь зарождения жизни на Земле естественным путем, когда химическая эволюция создает предпосылки для появления живых организмов при наличии определенных условий.

Теория самозарождения.

Эта теория была господствующей в средние века. Даже философы древней Греции (Аристотель и другие) утверждали, что лягушки родятся из ила, черви и насекомые — заводятся сами собой в почве. Ученые того времени предлагали рецепты, с помощью которых можно было получить животных или даже маленьких человечков. Алхимик Ван Гельмонт (17 век) предлагал простой рецепт зарождения мышей: "Положи в горшок зерна, заткни его грязной рубашкой и жди". Через двадцать один день из испарений зерна и грязной рубашки зародятся мыши.

Парацельс написал рецепт, с помощью которого можно было изготовить маленького человечка — гомункулуса. Зарождение происходит с помощью vis vitalis — жизненной силы, которая заселяет питательные вещества.

1665 год. Франческо Реди (врач) доказал что мухи не могут зарождаться на мясе, как считали ранее. Он провел опыт с сосудами, в которые положил мясо, рыбу, змею. Часть сосудов он оставил открытыми, часть за-



крыл кисеей (марлей). В открытых сосудах мухи отложили яички и там появились личинки мух, в закрытых сосудах личинок не было.

Антони Ван Левенгук открыл мир микроорганизмов. Стоило положить клочок сена в воду, как уже через несколько дней в настое было огромное количество инфузорий и еще более мелких существ. Они появились из неживого, утверждали некоторые ученые, другие считали, что живое появляется только от живого.

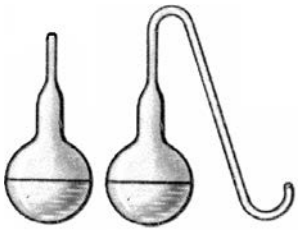


Рис 357. Колба Спалланцани и Тереховского (слева) и колба Пастера (справа).

Итальянец Спалланцани и русский ученый Тереховский пытались доказать, что "у микробов есть родители", для чего они длительное время кипятили различные настои и затем запаивали стеклянные колбы (рис. 357). При этом микробы не появлялись, но сторонники теории самозарождения считали, что длительное кипячение убивает жизненную силу, которая вновь может попасть в сосуд только с воздухом.

Парижская Академия наук назначила премию за решение этого вопроса, и в 1862 году Луи Пастер сумел доказать, что самозарождения микроорганизмов не происходит. Для этого он использовал колбу с длинным изогнутым горлом и кипятил настои при температуре 120 градусов. При этом погибали микробы и их споры, при остывании воздух проходил в колбу, а вместе с ним и микроорганизмы, но они оседали на стенках изогнутого горла колбы и в настой не попадали.

Так было окончательно доказано, что самозарождение живых организмов невозможно, все живое происходит от живого. Но в этом случае как же появились живые организмы на Земле? Или они созданы "высшей силой" или занесены из космического пространства.

Теория панспермии.

Согласно этой теории живые организмы попали на Землю из космоса. В самом деле, космическое тело, попав в мировой океан, могло занести споры микроорганизмов на нашу планету. Есть ряд сообщений о том, что в метеоритах найдены примитивные формы жизни, но эти сообщения на сегодняшний день не кажутся ученым убедительными. И, самое главное, эта гипотеза не дает ответ на главный вопрос — как же все таки из неживого появилось живое.

Теория биохимической эволюции.

Для ответа на этот вопрос очень продуктивной оказалась гипотеза советского академика А.И.Опарина. Возраст Земли составляет 5 — 7 млрд. лет. Все планеты проходят стадию раскаленного тела, температура на поверхности Земли в это время была более 4000ºС. Когда температура снизилась и стала меньше 100ºС, вода, находившаяся в первичной атмосфере Земли образовала мировой океан. В первичной атмосфере не было кислорода, атмосфера была "восстановительной". В ней были пары воды, аммиак, сероводород, метан, двуокись углерода, водород.

В 1924 году А.И.Опарин предположил, что появлению живых организмов предшествует *абиогенное* образование в атмосфере и океане органических соединений за счет энергии мощных грозовых разрядов, жесткого ультрафиолетового и радиоактивного излучения.

Накопление органических веществ в первичном океане стало предпосылкой для появления пробионтов — первых живых организмов Земли. Решающую роль в образовании пробионтов А.И.Опарин отводил белкам, которые гидратируются, сливаются в капли и образуют *коацерваты* — коллоидные сгустки органических веществ. Коацерваты способны накапливать различные соединения, в том числе и катализаторы, между ними происходил естественный отбор, наиболее устойчивые сохранялись. В 1953 году американский ученый С.Миллер смоделировал условия первобытной Земли, поместив в газовую камеру газы первичной атмосферы и за счет энергии электрических разрядов в эксперименте осуществил абиогенный синтез некоторых аминокислот, азотистых основания, сахара рибозы, мочевины, молочной кислоты за счет энергии электрических разрядов (рис. 358).

- Отечественные ученые А.Г.Пасынский и Т.Е.Павловская получили сходные результаты с помощью энергии ультрафиолетовых лучей. Таким образом экспериментально было доказан абиогенный синтез всех важнейших биологических мономеров: аминокислот, азотистых оснований, сахаров, жирных кислот который происходил на первом этапе зарождения жизни на Земле.
- Вторым этапом был синтез биополимеров. Американские ученые С.Фокс и К.Дозе доказали возможность образования полипептидов в условиях древней Земли. Экспериментально были получены рибонуклеотиды и олигорибонуклеотиды.
- На третьем этапе происходит образование коацерватов, молекулы органических веществ гидратируются

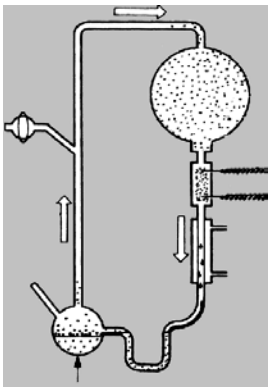


Рис. 358. Установка Стенли Миллера, с помощью которой был осуществлен абиогенный синтез органических веществ.

1 — газовая камера; 2 — водяное охлаждение; 3 — отстойник; 4 — кипящая вода.

взаимодействуя с молекулами воды, слипаются вместе, захватывают различные вещества, в них образуются катализаторы, придающие им определенную устойчивость. Происходит "естественный отбор" на уровне коацерватов. Но это еще не живые организмы, отсутствует важнейшее свойство, характерное для живых организмов — воспроизведение себе подобных.

- Американский биохимик Т.Чек открывает рибозимы — молекулы РНК, обладающие каталитической активностью. Была доказана возможность спонтанного образования на матричных РНК РНК-копий. На четвертом этапе впервые появляется возможность для эволюции на уровне молекул, те молекулы РНК, которые придают устойчивость коацерватам и способны к самокопированию — размножаются, за счет мутационного процесса происходит их изменение и естественный отбор сохраняет наиболее удачные полирибонуклеотиды.
- На следующих этапах происходит взаимодействие РНК с определенными аминокислотами, появляются РНК, кодирующие полезные для себя полипептиды, так появился белковый синтез, контролируемый РНК. За счет соединения РНК, кодирующих различные полипептиды, происходит образование крупных РНК, состоящих из нескольких генов.
- В дальнейшем преимущества получают ДНК: их двухцепочечное строение обеспечивает более точную репликацию и репарацию.
- Появляются коацерваты, имеющие наружную мембрану и способные к саморегуляции и самовоспроизведению. Это привело к появлению первых клеток, к появлению пробионтов.

43.2. Эволюция пробионтов. Теория симбиогенеза

Первые организмы, появившиеся 3,0 — 3,5 млрд. лет назад, жили в бескислородных условиях, были анаэробными гетеротрофами. Они использовали органические вещества абиогенного происхождения в качестве питательных веществ, энергию получали за счет бескислородного окисления и брожения. До настоящего времени сохранился анаэробный путь использования глюкозы — гликолиз, завершающийся образованием молочной кислоты и образованием на моль глюкозы двух моль АТФ.

Замечательным событием в эволюции живого стало появление процесса фотосинтеза, когда для синтеза органических веществ стала использоваться энергия солнечной света. Бактериальный фотосинтез на первых этапах сопровождался расщеплением органических веществ (*фотогетеротрофы*, используют в качестве источника углерода органические вещества) или сероводорода (первые *фотоавтотрофы*, используют углекислый газ как источник углерода и H_2S — как источник водорода).

$$6CO_2 + 6H_2S + Q \text{ света} = C_6H_{12}O_6 + 6S_2$$

Появление автотрофного питания (фотоавтотрофного и хемоавтотрофного) привело к образованию органического вещества из неорганического. Исчезает зависимость от органического вещества абиогенного происхождения.

Позже, у *синезеленых*, появляется фотосистема, способная расщеплять воду и использовать ее молекулы в качестве доноров водорода. Начинается фотолиз воды, при котором происходит выделение кислорода. Фотосинтез синезеленых сопровождается накоплением кислорода в атмосфере и образованием озонового экрана. Кислород в атмосфере остановил процесс абиогенного синтеза органических соединений, но привел к появлению энергетически более выгодного процесса — дыхания. Появляются *аэробные бактерии*, у которых продукты гликолиза подвергаются дальнейшему окислению с помощью кислорода до углекислого газа и воды. И если при гликолизе образуется 2 моль АТФ на моль глюкозы, то при дальнейшем окислении продуктов гликолиза образуется еще 36 моль АТФ.

Симбиоз большой анаэробной клетки (вероятно, относящейся к архебактериям и сохранившей ферменты гликолитического окисления) с аэробными бактериями оказался взаимовыгодным, причем бактерии со временем утратили самостоятельность и превратились в митохондрии (рис. 359).

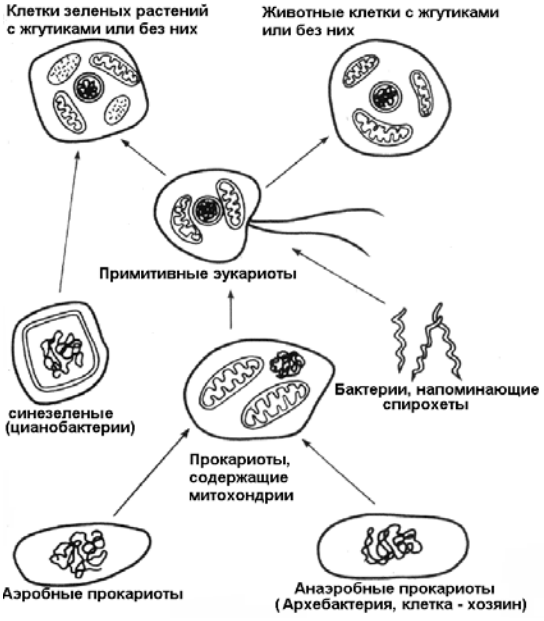


Рис. 359. Гипотетическая схема симбиотического происхождения эукариотической клетки.

Потеря самостоятельности связана с утратой части генов, которые перешли в хромосомный аппарат клетки-хозяина. Но все же митохондрии сохранили собственный белоксинтезирующий аппарат и способность к размножению.

Важным этапом в эволюции клетки стало обособление ядра, отделение генетического аппарата клетки от реакций обмена веществ.

Различные способы гетеротрофного питания привели к формированию царства Грибов и царства Животных.

Симбиоз с цианобактериями привел к появлению хлоропластов. Хлоропласты так же утратили часть генов и являются полуавтономными органоидами, способными к самовоспроизведению. Их появление привело к развитию по пути с автотрофным типом обмена веществ и обособлению части организмов в царство Растений.

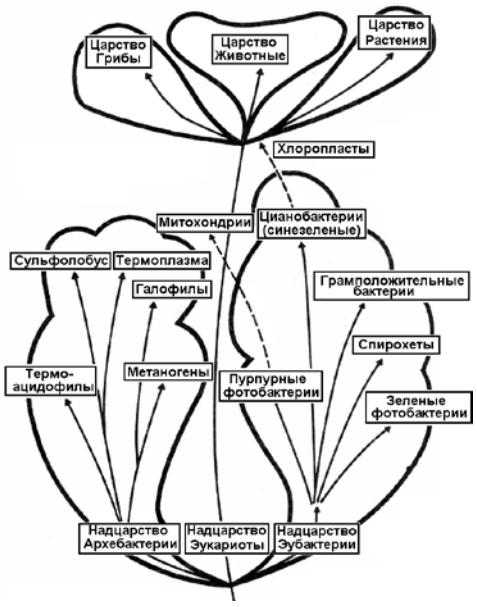


Рис. 360. Схема образования основных групп живых организмов.

В пользу симбиотического происхождения митохондрий и хлоропластов говорят многие факты. Во-первых, их генетический материал представлен одной



кольцевой молекулой ДНК (как и у прокариот), во-вторых, их рибосомы по массе, по строению рРНК и рибосомальных белков близки к таковым у аэробных бактерий и синезеленых. В-третьих, они размножаются как прокариоты и наконец, механизмы белкового синтеза в митохондриях и бактериях чувствительны к одним антибиотикам (стрептомицину), а циклогексимид блокирует синтез белка в цитоплазме. Кроме того, известен один вид амеб, которые не имеют митохондрий и живут в симбиозе с аэробными бактериями, а в клетках некоторых растений обнаружены цианобактерии (синезеленые), сходные по строению с хлоропластами.

Дальнейшая эволюция привела к обособлению и сохранению трех надцарств: архебактерий, эубактерий и эукариот (рис. 360).

43.3. Развитие жизни на Земле

Живые организмы появились на Земле около 3,5 млрд. лет назад. Начиная с этого времени историю развития жизни делят на эры и периоды. За 3,5 млрд. лет на Земле образовалось около 2 млн. видов живых организмов, которые делят на три надцарства — архебактерии, эубактерии, эукариоты.

Архейская эра.

Архей — древнейшая жизнь. Продолжалась около 900 млн. лет, от 3500 до 2600 млн. лет. Остатков органической жизни немного. Горные породы архея содержат много графита, считается, что графит образовался из остатков живых организмов. Обнаружены *строматолиты* — конусообразные известковые образования биогенного происхождения. Бактериальное происхождение имеют многие запасы серы, железа, меди, никеля, кобальта. Живые организмы архея были представлены сначала анаэробными прокариотами, позже появляются синезеленые. Фотосинтез синезеленых — важнейший ароморфоз архейской эры. Благодаря их жизнедеятельности атмосфера обогащается кислородом.

Протерозойская эра.

Протерозой — эра первичной жизни. Продолжительность от 2600 млн. лет до 570 млн. лет, то есть около 2 млрд. лет. Поверхность планеты представляла собой голую пустыню, жизнь развивалась, в основном, в морях. Для этой самой продолжительной эры характерно образование крупнейших залежей железных руд, образованных за счет деятельности бактерий. В протерозойскую эру произошли основополагающие ароморфозы:

- около 1500 млн. лет назад появляются первые эукариоты, господство прокариот сменяется расцветом эукариотических организмов;
- появились многоклеточные организмы — созданы предпосылки для специализации клеток, увеличения размеров и усложнения организмов;
- возникло половое размножение (комбинативная изменчивость), при котором слияние генетического материала разных особей поставляло материал для естественного отбора;
- важнейшим ароморфозом стало образование двусторонней симметрии у активно передвигающихся организмов.

В эту эру образуются все отделы водорослей, слоевище у многих становится пластинчатым. Для животных того времени характерно отсутствие скелетных образований, конец протерозоя иногда называют *"веком медуз"*. Появляются кольчатые черви, от них произошли моллюски и членистоногие. Количество кислорода в атмосфере достигло 1% от современного уровня.

Палеозойская эра.

Палеозой — эра древней жизни, продолжительность которой от 570 до 230 млн. лет. В эту эру в растительном и животном мире происходят значительные ароморфозы, связанные как с жизнью в воде, так и с освоением суши. Подразделяется на шесть периодов: *кембрий*, *ордовик*, *силурий*, *девон*, *карбон*, *пермь*.

Растения кембрия и ордовика населяют моря, представлены всеми отделами водорослей. В силурийском периоде (440 млн. лет назад) в зоне приливов и отливов от зеленых растений появляются первые наземные высшие растения — *псилофиты* (голые растения) (рис. 361). Появление покровных, механических, проводящих тканей были теми ароморфозами, которые помогли выйти растениям в воздушную среду. У псилофитов еще отсутствуют корни, воду и минеральные соли они поглощают с помощью ризоидов. Чешуйки на стебле псилофитов увеличивали поверхность фотосинтеза.

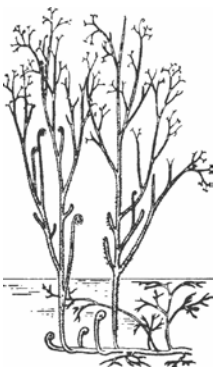


Рис. 361. Псилофиты, первые наземные высшие растения.

В девоне появляются папоротникообразные — травянистые и древовидные хвощи, плауны, папоротники. Появление корней и листьев обеспечивало достаточное воздушное и минеральное питание разнообразным папоротникообразным. Размножаются папоротникообразные одноклеточными спорами, во влажных местах из них развиваются заростки, формирующие половые клетки. Для оплодотворения нужна вода, из зиготы развивается взрослое растение.

В карбоне устанавливается теплый и влажный тропический климат. Папоротникообразные достигают гигантских размеров — до 40 м в высоту. Каменноугольные леса впоследствии привели к образованию огромных залежей каменного угля. Вместе с тем в



карбоне происходят два важнейших ароморфоза, в результате которых появились высшие семенные растения: во-первых, появляется опыление с помощью ветра, когда пыльца с мужскими половыми клетками по воздуху попадает на органы растений, содержащие женские половые клетки, вода для оплодотворения больше не нужна; во-вторых, после оплодотворения образуются семена. Такими растениями были *семенные папоротники*.

Семенные папоротники дали начало развитию голосеменных растений. В пермском периоде климат стал засушливым и более холодным. Тропические леса остаются у экватора, на остальной территории распространены семенные.



2. Скелет парного плавника
ерой рыбы и стегоцефала:
мент, гомологичный плечевой
– элемент, гомологичный луче-
3 — элемент, гомологичный
ости; 4, 5, 6 — кости запястья;
и пальцев.

отных кембрийского периода характерно разнообразие трилобитов — древнейших членистоногих, появляются животные с минерализованным скелетом.

кском периоде появляются первые хордовые животные, имеющие внутренний скелет, отдаленными которых являются ланцетники и круглоротые — миноги и миксины.

йских морях появляются иглокожие и бесчелюстные панцирные "рыбы", которые только внешне астоящих рыб и не имели челюстей. Захват и удержание крупной добычи с помощью такого рта ен. На сушу выходят первые членистоногие — скорпионы и пауки.

на суше появились насекомые, в морях уже плавали настоящие рыбы — хрящевые (акулы) и рыскелетом. В результате мутаций и отбора третья пара жаберных дуг у них превратилась в челюю которых можно было питаться крупной добычей.

Наиболее интересными среди костистых рыб были двоякодышащие и пресноводные кистеперые, которые имели наряду с жабрами легкие. Теплая вода и обилие растительности пресных водоемов служили предпосылками для развития дополнительных органов дыхания, глоточные карманы двоякодышащих и кистеперых постепенно превращаются в легкие. Пресноводные кистеперые рыбы к тому же имели мощные парные конечности (рис. 362) и были лучше приспособлены к жизни в прибрежном мелководье, от них и произошли стегоцефалы (панцирноголовые земноводные) (рис. 363).



Рис. 363. Стегоцефалы.

В карбоне на суше появляются крылатые насекомые, некоторые стрекозы в размахе крыльев имели до 70 см. Обилие членистоногих на суше вызвало появление большого количества различных форм древних земноводных (до 6 м в длину).

Дальнейшее освоение суши привело к появлению пресмыкающихся и сопровождалось рядом ароморфозов: увеличивалась поверхность легких, сухая чешуйчатая кожа защищала от испарения, внутреннее оплодотворение и откладывание крупных яиц позволило эмбрионам развиваться на суше.

В пермском периоде изменение климата сопровождалось исчезновением стегоцефалов и расселением пресмыкающихся.

Мезозойская эра.

Мезозой — эра средней жизни, началась 230, закончилась 67 млн. лет назад. Делится на три периода: триас, юра и мел. Растительность первых двух периодов мезозойской эры была представлена голосеменными и папоротникообразными, причем продолжалось вымирание древовидных папоротникообразных. В начале мелового периода (130 млн. лет назад) появляются первые покрытосеменные. Появление цветка и плода — крупные ароморфозы, которые привели к появлению покрытосеменных. С помощью цветка облегчался процесс опыления, лучше сохранялись семязачатки, расположенные внутри завязи пестика. Стенки околоплодника защищали семена и способствовали их распространению.

В животном мире мезозойской эры наибольшего распространения достигают насекомые и пресмыкающиеся. В триасе пресмыкающиеся вторично возвращаются в воду, на мелководье обитают плезиозавры, далеко от берега охотятся ихтиозавры, напоминающие современных дельфинов. Появляются первые яйцекладущие млекопитающие, в отличие от пресмыкающихся высокая интенсивность обмена веществ позволяет им поддерживать постоянную температуру тела.



Рис. 364. Археоптерикс.

В юрском периоде некоторые растительноядные пресмыкающиеся достигают гигантских размеров, появляются и очень крупные хищные динозавры — тиранозавры, длина тела которых достигала 12 метров. Некоторые пресмыкающиеся осваивают воздушное пространство — появляются летающие ящеры (птерозавры). В этом же периоде появляются и первоптицы, археоптерикс (размером с голубя) сохраняет многие признаки пресмыкаю-



щихся — его челюсти имеют зубы, из крыла выступают три пальца, хвост состоит из большого числа позвонков (рис. 364).

В начале мелового периода сохраняется господство пресмыкающихся на суше, в воде и в воздухе, некоторые растительноядные пресмыкающиеся достигают массы 50 т. Появляются сумчатые и плацентарные млекопитающие, продолжается параллельная эволюция цветковых растений и насекомых опылителей. В конце мелового периода климат становится холодным, засушливым. Сокращается площадь, занятая растительностью, вымирают гигантские растительноядные, затем и хищные динозавры. В конце мезозойской эры некоторые млекопитающие из отряда насекомоядных стали вести древесный образ жизни, от них в начале кайнозойской эры появились предковые формы приматов.

Кайнозойская эра. *Кайнозой* — эра новой жизни. Продолжается 67 млн. лет и делится на два неравных по времени периода — третичный (палеоген и неоген) и четвертичный (антропоген). В первой половине третичного периода (в палеогене) на большей части Земли вновь установился теплый тропический климат, во второй половине (неогене) тропические леса заменяются степями, распространяются однодольные растения. В четвертичном периоде, который продолжается около 1,5 млн. лет в ледниковый период Евразия и Северная Америка четыре раза подвергались оледенениям.

В результате остепнения, происходившего во второй половине третичного периода, часть приматов вынуждена была спуститься на землю и приспосабливаться к жизни на открытых пространствах. Это были предковые формы людей — *гоминиды*, прямоходящие приматы. Другая часть осталась жить в тропических лесах и стала предками человекообразных обезьян — *понгид*. В конце третичного периода от гоминид появляются обезьянолюди, *питекантропы*.

В четвертичном периоде холодный климат привел к уменьшению уровня мирового океана на 60 — 90 м, образовывались и спускались к югу ледники, толщина льда которых достигала десятков метров, вода испарялась, а таять не успевала. Образовались сухопутные мосты между Азией и Северной Америкой, между Европой и Британскими островами. По этим сухопутным мостам происходили миграции животных с континента на континент. Около 40 тыс. лет назад по Берингийскому мосту древние люди ушли из Азии в Северную Америку. В результате похолодания и появления человека, охотившегося на животных, исчезают многие крупные звери: саблезубые тигры, мамонты, шерстистые носороги. Рядом со стоянками древних людей обнаруживаются останки многих десятков мамонтов и других крупных животных. В связи с истреблением крупных животных 10 — 12 тыс. лет назад человек вынужден был от собирательства и охоты перейти к земледелию и скотоводству.

Глава 44. Происхождение человека

44.1. Доказательства происхождения человека от животных

Впервые гипотеза происхождения человека от обезьян была высказана Ж.Б.Ламарком, но не была принята. Ч.Дарвин в книгах «Происхождение человека и половой отбор», «О выражении эмоций у человека и животных» на большом фактическом материале доказал, что человек принципиально не отличается от других видов позвоночных животных и имеет с человекообразными обезьянами общих предков. Появление и развитие человечества под влиянием тех же движущих сил эволюции и ведущую роль играет естественный отбор. Ч.Дарвин указал и на роль социальных факторов, позднее эта проблема была раскрыта Ф.Энгельсом в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека».

Сравнительная анатомия, физиология, эмбриология, биохимия, палеонтология и другие науки позволяют определить систематическое положение и происхождение человека.

Систематическое положение человека следующее: тип Хордовые, подтип Позвоночные, класс Млекопитающие, подкласс Плацентарные, отряд Приматы, семейство Гоминиды (прямоходящие приматы, люди), род Homo (человек) с единственным видом Homo sapiens (человек разумный).

Человек относится к *типу Хордовые*, так как в эмбриогенезе закладывается хорда и есть жаберные щели в области глотки; нервная система — в виде трубки, на спинной стороне.

Человек относится к *подтипу Позвоночные* (Черепные), так как хорда заменяется позвоночником, сочлененным с черепом, имеются две пары конечностей, головной мозг состоит из 5 отелов, сердце развивается на брюшной стороне тела.

Человек относится к *классу Млекопитающие* по следующим признакам, характерным для млекопитающих:

- живорождение и вскармливание молоком, наличие молочных желез;
- наличие волосяного покрова, теплокровность, обилие потовых желез для регуляции теплоотдачи;
- разделение полости тела на брюшную и грудную полости диафрагмой;
- четырехкамерное сердце, левая дуга аорты, безъядерные эритроциты;



- альвеолярные легкие;
- в скелете все кости, характерные для млекопитающих, 7 шейных позвонков; три слуховые косточки; два мыщелка затылочной кости;
- наличие молочных и постоянных зубов трех видов;
- наличие рудиментарных органов (аппендикс, третье веко, дарвинов бугорок на ушной раковине, сильно развитые ушные мышцы).
- проявление атавистических признаков (рождение ребенка с хвостом, сильный волосяной покров на теле, дополнительные соски) (рис. 365).

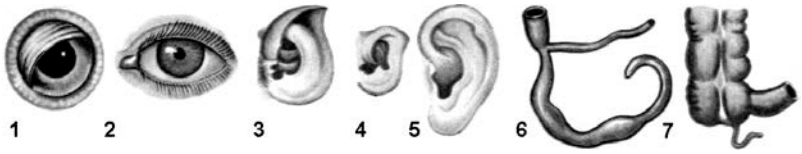


Рис. 365. Рудименты человека:

1, 2 — третье веко у птицы и человека; 3, 4, 5 — ушная раковина обезьяны, шестимесячного эмбриона человека; дарвинов бугорок у взрослого человека; 6, 7 — слепая кишка и аппендикс у копытного и человека.

Человек имеет все признаки *подкласса Плацентарные* — имеет матку и питание плода осуществляется через плаценту.

Человек имеет все характерные признаки *отряда Приматы*, а с группой высших узконосых обезьян — семейством *Понгид*, или Человекообразных обезьян его сближают следующие признаки:

- одна пара молочных желез;
- ногти и папиллярный рисунок на пальцах и ладонях;
- противопоставленный большой палец на руках;
- менструальный цикл и беременность длительностью около 9 месяцев;
- антигены системы АВО человека и человекообразных обезьян сходны, группы крови А и В — у всех человекообразных обезьян, О — лишь у шимпанзе;
- сходство в количестве и строении хромосом: у человека — 23, у человекообразных обезьян — 24 пары хромосом; доказано, что гены недостающей обезьяньей пары локализованы на 2-й паре хромосом человека.
- гомология ДНК человека и шимпанзе составляет 91-92%, человека и гиббона — 76%. Отсюда — сходство между строением генов и строением белков. Например, цитохром С, отвечающий за транспорт электронов в митохондриях состоит примерно из 100 аминокислот. Отличия между цитохромомами С человека и обезьяны — 1 аминокислота, человека и лошади — 12 аминокислот;
- редукция хвостового отдела позвоночника;
- человек имеет общих с понгидами паразитов (например, головная вошь), общие болезни (грипп, оспа, холера и др.).

Человек отличается от остальных приматов *прямохождением* и всеми особенностями внутреннего строения, связанными с таким способом передвижения.

В связи с речью произошли изменения в гортани, способствующие произнесению членораздельных звуков, появился подбородочный выступ.

Использование огня, тепловая обработка пищи изменили нагрузку на жевательный аппарат и пищеварительную систему, в результате стал более изящным лицевой отдел черепа, уменьшились зубы, исчезли гребни на черепе, стал более коротким кишечник.

Трудовая деятельность вызвала изменение строения руки. Развитие коры головного мозга и появление речи привели к увеличению мозгового отдела черепа. Объем мозга человека около 1400 см^3 (у гориллы до 650 см^3), площадь коры в 3,5 раза больше, чем у понгид, что привело, в конце концов, к качественному отличию человека от остального животного мира.

44.2. Антропогенез

В конце мезозойской эры, около 70 млн. лет назад некоторые насекомоядные млекопитающие перешли к жизни на деревьях, от них в начале кайнозойской эры произошли *приматы*. Жизнь на деревьях привела к появ-



лению конечностей хватательного типа с длинными пальцами и развитию бинокулярного цветного зрения. Наиболее похожи на древних приматов современные тупайи (рис. 366).



Рис. 366. Современные низшие приматы — тупайи.

Около 30 млн. лет назад высшие приматы были представлены *парапитеками*, которые через *проплиопитеков* дали современных *гиббона* и *орангутана* (рис. 367). Вторая веточка, идущая от парапитеков — *дриопитеки* или древесные обезьяны, около 14 млн. лет назад разделилась, у истоков расхождения путей эволюции понгид и гоминид находится рамапитек, возраст которого около 14 млн. лет.

Одни остались жить в лесу и дали *горилл* и *шимпанзе*, другие стали приспосабливаться к жизни на открытых пространствах и дали различные группы *гоминид* (прямоходящих приматов).

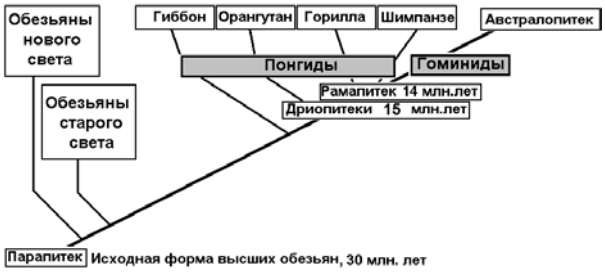


Рис. 367. Возможная схема филогенеза человекообразных форм

К тому же изменение климата во второй половине третичного периода привело к исчезновению лесов на больших территориях. Прямохождение привело к появлению ряда *антропоморфозов* (морфофизиологических преобразований), среди гоминид выживали представители:

- имеющие сводчатую стопу;
- более массивные нижние конечности по сравнению с верхними;
- расширенные кости таза;
- S-образный позвоночник;
- грудную клетка, расширенную в стороны;
- имеющие большую массу и рост.

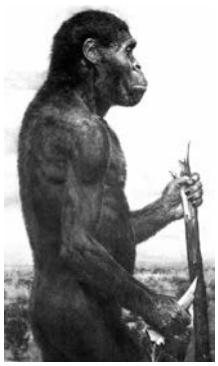


Рис. 368. Австралопитек

От прямоходящих приматов около 5 млн. лет назад появились *австралопитеки* (рис. 368), останки которых найдены в восточной и южной Африке. Их рост составлял около 120-130 см, вес — около 50 кг, объем мозга около 600 см^3. Их тазобедренные кости, по сравнению с аналогичными костями шимпанзе и человека, имели промежуточное строение, изменилась рука, противопоставленный большой палец обеспечивал прочный захват предметов.

Около 3-2 млн. лет назад среди австралопитеков появился *человек умелый*, который уже умел изготавливать примитивные каменные орудия труда из грубо обработанной речной гальки. Объем мозга человека умелого приближался к 800 см^3.

В процессе становления человечества различают три периода: древнейшие люди *(архантропы)*, древние люди *(палеоантропы)*, новые люди *(неоантропы)*.

Архантропы жили 2млн — 200 тыс. лет назад. Открытие древнейших людей произошло в 1891 году, когда голландский врач Дюбуа на острове Ява нашел останки существа, рост которого был, вероятно, около 170 см, масса тела — около 70 кг, объем мозга 900-1100 см^3, покатый лоб, над глазницами сплошной, сильно выдающийся вперед надглазничный валик. Позднее были найдены и примитивные



Рис. 369. Питекантроп.



каменные орудия труда. Это существо было названо *питекантропом* — обезьяночеловеком (рис. 369).

На территории Китая, близ Пекина в 1927 были найдены останки *синантропа*, китайского человека, более развитого, чем яванский питекантроп, объем его мозга составлял 850-1220 см^3. В пещере был мощный слой золы (до 6 м), орудия из камней, костей, рогов животных.

Костные останки существ, сходных с питекантропом и синантропом, были найдены на территории Германии (гейдельбергский человек), в Алжире (атлантроп), Венгрии, Чехии и в других странах. Всех их объединяют в вид *Человек прямоходящий* (Homo erectus).



Рис. 370. Неандерталец.

Первые палеоантропы, древние люди, были найдены в 1856 году на территории Германии в долине реки Неандерталь и были названы *неандертальцами* (рис. 370). Останки неандертальцев позднее были обнаружены более чем в 400 местах в Европе, Азии, Африке. Жили они в ледниковую эпоху, во время последнего наступления ледников 250 — 35 тыс. лет назад в пещерах, группами по 50-100 человек. Средний рост 155-165 см, объем мозга составлял 1400-1450 см^3, но лобные доли были слабо развиты. Подбородочный выступ отсутствовал, речь, вероятно, была зачаточной. Различают ранних неандертальцев, которые произошли от одной из популяций человека прямоходящего

и поздних (классических) неандертальцев. Одевались они в шкуры, умели добывать и поддерживать огонь, изготавливали более сложные кремниевые и костяные орудия. Охотились даже на таких крупных зверей, как мамонты, шерстистые носороги.

Людей этого типа относят к виду *человек неандертальский*. Многие антропологи считают, что около 50 тыс. лет назад от одной из групп неандертальцев появился человек современного типа.

Неоантропы. Впервые останки древнего человека современного типа были обнаружены в 1868 в пещере Кро-Маньон во Франции. Кроманьонцы были выше неандертальцев, их рост достигал 180 см, объем мозга до 1600 см^3, череп не отличался от черепа современного человека, высокий лоб, подбородок на нижней челюсти свидетельствуют о хорошо развитом *логическом мышлении* и *речи*. Впоследствии сходные ископаемые формы людей были найдены во многих странах Европы, Азии, Африки. Последние данные говорят о том, что человек современного типа появился 100-200 тыс. лет назад.

Кроманьонцы внешне не отличаются от современных людей. В их пещерах найдены наконечники стрел, копий, гарпунов, изделия из рога, кости и камня. Как и неандертальцы, они были искусными охотниками, исчезновение многих животных произошло по их вине. Уменьшение диких животных способствовало переходу от охотничьего сообщества к сельскохозяйственному.

С появлением человека современного типа биологические факторы эволюции утрачивают свое ведущее значение. Снимается ведущая роль естественного отбора, жизнь в обществе обеспечивает воспитание и передачу накопленного опыта, защиту от животных и непогоды, обеспеченность пищей. На первое место выходят социальные факторы — *общественный образ жизни, трудовая деятельность, речь, мышление*. Если раньше выживали преимущественно самые сильные, то в условиях коллективной жизни важным фактором эволюции становится *альтруизм,* забота о ближнем. Преимущества получали те племена, в которых сохраняются люди старшего поколения, хранящие опыт изготовления орудий, охоты и воспитания.

Только жизнь в обществе, особенно на ранних стадиях, приводит к развитию речи, трудовых навыков и сознания. Известны случаи воспитания детей животными (например, в волчьей стае), эти дети резко отличались своими умственными способностями и поведением.

44.3. Человеческие расы, их происхождение и единство

Прародиной человечества, местом, где протекали самые ранние стадии антропогенеза, Ч.Дарвин назвал Африку. Именно там обитают обезьяны, ближе всего стоящие к человеку. Современные антропологи указывают более точное место — Восточную Африку, где местность и климат наиболее благоприятен для существования гоминид. К тому же в некоторых местах Восточной Африки близко к поверхности подходят залежи урановых руд, которые индуцировали различные мутации у австралопитековых.

Расселение популяций неоантропов в Европу, Азию и Австралию, по Берингийскому мосту на Американский континент, их дальнейшая изоляция, привели к морфологическим адаптациям, приспособлениям к различ-



ным климатическим условиям. Сформировались большие и малые человеческие расы — систематические подразделения внутри вида Homo sapiens, к которому относится все население Земли.

Различают три большие расы: *евразийскую* — европеоидную, *экваториальную* — австрало-негроидную, и *азиатско-американскую* — монголоидную. Внутри каждой расы выделяют малые расы и расовые группы. Все расы относятся к одному виду, об этом свидетельствует плодовитость межрасовых браков. Кроме того, все расы равноценны в биологическом и психологическом отношениях.

В каждой расе есть люди, считающие свою расу особенной, высшей. Расисты утверждают, что различные расы имеют *различное происхождение*, биологически неравноценны, что есть «высшие» и «низшие» расы. Экономическая и культурная отсталость некоторых народов они объясняют расовой неравноценностью, а не общественно-экономическими факторами. Никаких научных доказательств в пользу расовой неравноценности нет. Морфологические особенности рас — результат адаптаций к конкретным условиям жизни.

Темная кожа негроидной расы за счет *пигмента меланина* предохраняет организм от избытка ультрафиолетовых лучей и *избыточного образования витамина D*. Противорахитный витамин D образуется в коже под действием ультрафиолетовых лучей и необходим для поддержания баланса кальция в организме. Если слишком много витамина D, кальция в костях больше нормы, они становятся хрупкими. У европейцев, живущих в широтах с меньшим количеством солнечной радиации, кожа светлее, в ней меньше меланина, соответственно образуется достаточное количество витамина D.

Курчавые волосы негроидной расы защищают голову от перегрева, широкий и плоский нос увеличивают теплоотдачу. Выступающий узкий нос европеоидов способствует согреванию холодного воздуха и защищает от переохлаждения гортань и дыхательные пути. Эпикантус (складка в углу глаза у монголоидов) — адаптация к холодному, с частыми пылевыми бурями климату Центральной Азии, желтоватая кожа — к определенному режиму солнечной радиации.

В наше время происходит размывание границ между нациями или народами вследствие постоянного увеличения числа межнациональных браков. Дальнейшая эволюция общества будет направлена на создание равных возможностей для максимального раскрытия способностей каждой человеческой личности.

Глава 45. Основы экологии

45.1. Предмет и задачи экологии

Отдельные разделы биологической науки изучают живые организмы на различных уровнях: на молекулярном, на органоидном и клеточном, тканевом, изучаются органы и системы органов, строение и функции целого организма. *Экология* изучает взаимоотношения отдельных организмов со средой обитания: внутривидовые, межвидовые взаимоотношения, влияние факторов неживой природы, изучает жизнь на уровнях, более сложных, чем организм: *популяционно-видовом, биогеоценотическом и биосферном*. Термин экология был предложен в 1866 г. немецким ученым Геккелем (от греческого Oikos дом, жилище, logos — наука).

Отсюда и задачи экологии:

- важнейшая задача экологии — изучение влияния на организм различных факторов среды — света, температуры, влажности и других факторов среды;
- изучаются взаимоотношения между организмами в популяции, динамика численности, характер изменения полового и возрастного состава, прогнозируется будущее популяции и вида в целом;
- на уровне биогеоценозов изучаются трофические уровни природных сообществ, круговорот веществ и движение энергии, механизмы саморегуляции, законы, по которым происходит развитие и смена сообществ;
- на биосферном уровне экологи изучают распространение жизни в различных геологических оболочках Земли, влияние живых организмов на неживую природу, функции живого вещества и эволюцию биосферы;
- наибольшее практическое значение имеет особый раздел экологии — изучение влияния человека на окружающую среду, на неживую природу и живые организмы. Экология является теоретической базой охраны природы: сохранения атмосферы, почвы, гидросферы, растительного и животного мира. Экологический контроль за предприятиями, водой, атмосферой помогает сохранить здоровье людей и окружающую нас природу, экологическая стратегия при строительстве как промышленных, так и бытовых объектов помогают создать наиболее благоприятные условия для жизни людей.

45.2. Экологические факторы

На организм воздействует комплекс элементов окружающей среды обитания, ее отдельные элементы, оказывающие прямое или косвенное воздействие на организм и называются *экологическими факторами*.

Все экологические факторы делят на три большие группы: *абиотические*, *биотические* и *антропогенные*.

Абиотические факторы — факторы неживой природы: свет, температура, влажность, давление и другие.

Под *биотическими факторами* понимают влияние живых организмовна другие организмы. Это и внутривидовые взаимоотношения, и межвидовые — наличие пищи, хищники, паразиты, конкуренты, растения, создающие определенную среду обитания.

Антропогенные факторы — результат прямого воздействия человека на организмы (вырубка лесов, охота) или его косвенного влияния (загрязнение атмосферы губительно сказывается на многих растениях).

Для характеристики действия отдельного экологического фактора на организм удобно использовать график, на котором на горизонтальной оси показано изменение интенсивности фактора, а на вертикальной — степень благоприятствования фактора, которая в данном случае измеряется количеством особей (рис. 371). Видно, что максимальное количество особей предпочитает оптимальную интенсивность фактора, при уменьшении или увеличении его интенсивности особи сначала находятся в зоне нормальной жизнедеятельности, затем в зоне угнетения, и, наконец, при достижении нижнего и верхнего пределов выносливости наступает их гибель.

Но на организм действует комплекс факторов, причем, если интенсивность даже одного фактора выходит за пределы выносливости, организм погибает. Такой фактор, значение которого выходит за пределы выносливости Юстус Либих (химик, 1840 г.) назвал *лимитирующим*, или *ограничивающим* фактором. Для наглядности этот фактор часто сравнивают с самой короткой дощечкой в бочке: именно она определяет уровень, до которого можно наполнить бочку водой (рис. 372).



Рис. 371. Схема действия экологического фактора.



Рис. 372. Бочка Юстуса Либиха

Живые организмы способны переносить определенные изменения интенсивности каждого абиотического фактора. Причем одни организмы способны переносить изменения факторов в широких пределах и называются *эврибионтными* (от греч. eurus — широкий), другие выдерживают колебания интенсивности в очень небольших пределах и называются *стенобионтными* (от греч. stenos — узкий).

Оптимум и пределы выносливости к одному фактору зависят от интенсивности других факторов, например, сытое животное легче переносит низкие температуры, или при неизменной низкой температуре изменение влажности воздуха изменяет интенсивность теплоотдачи с поверхности кожи.

45.3. Абиотические факторы среды

Свет. Основной абиотический фактор, поставляющий энергию для жизнедеятельности фотоавтотрофных организмов и обеспечивающий синтез основной части органического вещества на Земле, поддерживающий определенную температуру на поверхности Земли. Для живых организмов наиболее важен свет ультрафиолетовой части спектра, видимый свет и инфракрасное излучение.

Жесткий ультрафиолет с длиной волны менее 290 нм губителен для живых клеток, до поверхности Земли не доходит, так как отражается озоновым экраном. Мягкий ультрафиолет с длиной волны от 290 до 380 нм несет много энергии и вызывает образование витамина D в коже человека, он же воспринимается органами зрения многих насекомых. Видимый свет с длиной волны от 380 до 750 нм используется для фотосинтеза фототрофными организмами (растениями, фотосинтезирующими бактериями, сине-зелеными) и животными для ориентации. Инфракрасная часть солнечного спектра (тепловые лучи) с длиной волны более 750 нм вызывает нагревание предметов, особенно важна эта часть спектра для животных с непостоянной температурой тела — *пойкилотермных*. Количество энергии, которое несет свет обратно пропорционально длине волны, то есть меньше всего энергии несут инфракрасные лучи (рис. 373).

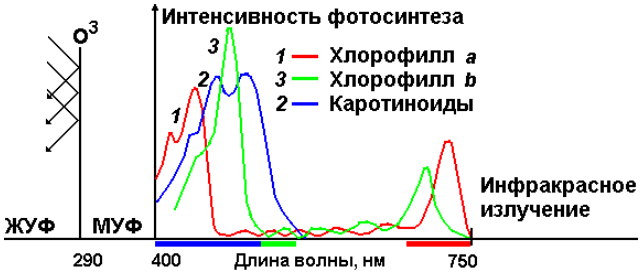


Рис. 373. Спектры поглощения у различных фотосинтетических пигментов. ЖУФ — жесткий ультрафиолет, МУФ — мягкий ультрафиолет)

Растения для фотосинтеза используют, в основном, синие и красные лучи. По отношению к свету их принято делить на *светолюбивые* (растения степей), *теневыносливые* (большинство лесообразующих пород) и *теневые* (мхи, папоротники).

Продолжительность светового дня является важным регулирующим фактором в жизни живых организмов. *Сезонные и суточные изменения физиологической активности живых организмов в ответ на изменение продолжительности дня и ночи называют фотопериодизмом.*

Длина светового дня, в отличие от других абиотических факторов, для каждой местности изменяется строго закономерно (известно, что самый короткий день 22 декабря, а самый длинный — 22 июня, известна продолжительность любого дня года). В результате естественного отбора выживали организмы, чьи физиологические функции регулировались продолжительностью светового дня. Если продолжительность светового дня искусственно поддерживать более 15 часов, наши листопадные деревья становятся вечнозелеными, а если весной с помощью ширмы устроить им осенний день (меньше 12 часов), их рост прекращается, они сбрасывают листву, и у них наступает состояние зимнего покоя.

Приспособленность к сезонному изменению продолжительности светового дня привела к появлению *длиннодневных* и *короткодневных* растений (рис. 374). Длиннодневные зацветают в начале лета, до осени успевают созреть плоды и семена (наши злаки — рожь, пшеница, овес), короткодневные (астры, георгины, хризантемы) — растения южного происхождения, где продолжительность светового дня около 12 часов, поэтому они у нас зацветают при коротком дне осенью.



Рис. 374. Цветение и рост растений в зависимости от продолжительности дня и ночи.

У животных во второй половине лета и осенью происходит накопление жировых запасов, осенняя линька, кочующие и перелетные начинают свои сезонные миграции. Осенью у насекомых формируются зимующие стадии, например, бабочка-капустница зимует на стадии куколки, и если гусениц весной содержать при длине дня короче 14 часов, то к середине лета сформируется зимующая куколка, которая будет находиться в состоянии покоя несколько теплых месяцев.

Температура. Важнейший и часто ограничивающий для многих организмов абиотический фактор. Жизнедеятельность большинства организмов ограничена температурным интервалом от 0 до 40ºС, но некоторые организмы живут в горячих гейзерах, температура воды в которых достигает 70ºС, многие способны переносить отрицательные температуры в неактивном состоянии. Для того, чтобы переносить неблагоприятные температуры, у растений и животных выработались различные приспособления:

- Теплокровность птиц и млекопитающих снимает влияние небольших колебаний температуры, такие животные, способные поддерживать температуру на определенном уровне получили название гомойотермные. Животные, не способные поддерживать постоянную температуру тела, называются пойкилотермными.
- Зимняя спячка у грызунов, летучих мышей. При этом резко замедляется интенсивность обмена веществ, уменьшается частота дыхательных движений и частота сердечных сокращений, понижается температура тела.
- Зимний сон. Осенью животные накапливают большое количество жировых запасов и засыпают на несколько месяцев. При этом не происходит глубокого изменения обмена веществ, животное можно разбудить, например, можно разбудить медведя в берлоге. Такое состояние помогает перенести отсутствие пищи в зимнее время.
- Анабиоз. Временное состояние организма, при котором все жизненные процессы замедлены до минимума, отсутствуют все видимые признаки жизни.

- Состояние зимнего покоя. Наблюдается у многолетних растений, направлено на перенесение низких температур. Растения накапливают различные «антифризы», чтобы в цитоплазме клеток не образовались кристаллики льда и не разрушили клеточные структуры.
- Состояние летнего покоя. Характерно для многих раннецветущих растений (тюльпаны), для свежесобранных семян, клубней, луковиц. Наблюдается и у пустынных животных во время жаркого и сухого периода (у некоторых грызунов, черепах).

Важным экологическим фактором является и *влажность*. Живые организмы приспособились к сезонному изменению влажности, к жизни в зонах с различным содержанием воды в почве и воздухе. Растения засушливых зон, *ксерофиты*, имеют мелкие жесткие листья с хорошо развитой кутикулой, длинные корни, высокое осмотическое давление в клетках. *Суккуленты* (кактусы, агавы) имеют сильно развитую водозапасающую ткань, листья редуцированы в колючки и фотосинтез идет за счет стебля, корневая система расположена у поверхности и позволяет во влажные периоды запасти большое количество воды. *Эфемеры* — однолетние растения, успевают за короткий влажный период отцвести и образовать плоды и семена. *Эфемероиды* — многолетние растения, цветение которых происходит ранней весной, а летом надземные побеги полностью отмирают, засушливый период переносят под землей в виде луковиц, клубней, корневищ. *Гигрофиты*, напротив, приспособились к избыточной влажности и произрастают около водоемов, у них крупные листья с большим количеством устьиц слабо развитой кутикулой, слабая корневая система.

Животные также приспособились к жизни в условиях с различной влажностью. Для сохранения влаги в организме в условиях ее дефицита многие животные ведут ночной образ жизни, имеют плотные покровы и пониженное потоотделение. Некоторым животным достаточно воды, которая содержится в пище (кенгуровая крыса), некоторые могут долгое время обходиться без воды, используя метаболическую воду (верблюд около недели может не пить, используя воду, образующуюся при окислении запасов жира в горбах). Многие животные степей и пустынь могут переносить недостаток воды и высокую температуру, впадая в состояние летней спячки.

45.4. Биотические факторы среды

Под биотическими факторами понимают многообразные связи организма с другими организмами. Такие связи могут быть внутривидовыми и межвидовыми. Внутривидовые взаимоотношения многообразны и, в конечном счете, направлены на сохранение популяции. Сюда относятся взаимоотношения между особями различных полов, конкуренция за жизненные ресурсы, различные формы поведения.

Различают несколько форм межвидовых взаимодействий, они могут быть безразличными (00), полезными (+) или вредными (-) для партнеров.

Таблица 11.

Классификация биотических взаимодействий:

Тип взаимодействия	Виды		Общий характер взаимодействия
	1	2	
1. Нейтрализм	0	0	Ни одна популяция напрямую не влияет на другую (синицы и мыши в лесу).
2. Аменсализм	–	0	Вид 2 подавляет вид 1, сам не испытывает отрицательного воздействия (дерево и трава под ним).
3. Комменсализм	+	0	Комменсал (вид 1) получает пользу от другого вида, которому это объединение безразлично (рыба-прилипала и акула).
4. Конкуренция	–	–	Успех одного означает неуспех другого (волки и лисы, конкуренция за пищу). Часто приводит к вытеснению одного вида другим.
5. Паразитизм	+	–	Вид 1 паразитирует на другом, ослабляя его.
5. Хищничество	+	–	Хищники (вид 1) питаются за счет своих жертв.
7. Протокооперация	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов, но не обязательно (актиния и рак-отшельник).
8. Мутуализм	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов и обязательно (термиты и жгутиковые простейшие).

Под *симбиозом* в данном случае понимается *совместная жизнь* (от греч. symbiosis — совместная жизнь), которая для партнеров может быть как полезна, так и вредна. Часто под симбиозом понимают взаимовыгодное сожительство организмов, например, микориза некоторых грибов с корнями растений, симбиоз клубеньковых бактерий с корнями бобовых растений.

45.5. Популяция: структура и регуляция численности. Экологическая ниша

Среды жизни. Первые живые организмы появились в воде, и *вода* является самой первой средой жизни. Затем стала осваиваться суша, и появились *наземные* организмы. Стала осваиваться и воздушная среда, появились организмы, приспособленные к жизни в *наземно-воздушной среде*. Образование *почвы* привело к приспособлению к жизни в ней, сформировалась еще одна среда обитания для многих живых организмов. Совместная жизнь организмов привела к тому, что сами *организмы* стали средой обитания для многих видов других организмов, одних мы называем хозяевами, других — сожителями.

Экологическая ниша. Каждый вид существует в форме популяций. Популяция может существовать при определенных значениях абиотических факторов, и приспособлена к совместной жизни с другими видами, то есть на нее действуют и биотические факторы среды, таким образом, она занимает в природном сообществе определенную *экологическую нишу*. Экологическая ниша определяется всем комплексом факторов среды, необходимых для существования популяции, вида. Например, у лесных мышей в лесу — одна экологическая ниша, у синиц — другая, дождевые черви, живущие в почве леса, занимают третью экологическую нишу.

Структура популяций. Популяция любых организмов, существуя не только в пространстве, но и во времени, имеет определенную структуру: *половой состав, возрастной состав, численность*. Экологи, изучая природное сообщество, определяют территорию, которую занимает популяция, подсчитывают *численность популяции* — общее количество особей на данной территории или в данном объеме. Изучается соотношение полов в популяции, соотношение молодых организмов, особей среднего возраста и старых. Все эти характеристики помогают оценить состояние популяции, прогнозировать ее будущее.

Для характеристики численности популяции удобно использовать такое понятие, как *плотность популяции* — число особей, которое приходится на единицу площади или объема. Для нормального существования ряски или хлореллы достаточно площади, равной их размерам, а слону требуется площадь, определяемая десятками квадратных километров.

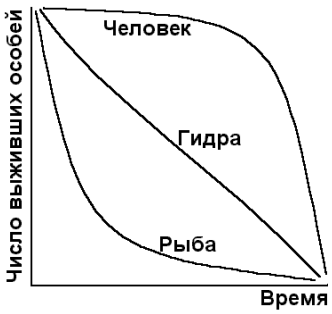


Рис. 375. Различные типы кривых выживания.

Численность популяции зависит от баланса рождаемости и смертности, которые, в свою очередь, зависят от абиотических и биотических факторов (рис. 375). При благоприятных климатических условиях и достаточном количестве пищи численность возрастает, при неблагоприятных — уменьшается. Смертность у организмов различна в разные периоды жизни, различают три основных типа смертности: смертность, одинаковая во всех возрастах (гидры), повышенная гибель на ранних стадиях развития (рыбы), повышенная гибель старых особей
(человек). Если рождаемость превышает смертность — популяция растущая, если наоборот — популяция становится сокращающейся. Численность популяции непостоянна, происходят *колебания численности* около какого-то среднего значения. Но возможно и резкое увеличение численности, например, численность мышевидных грызунов иногда увеличивается в 300-500 раз.

Однако популяция — система саморегулирующаяся, существуют верхние и нижние пределы плотности, за которые она выходить не может. Дальнейшее понижение численности грозит вымиранием, при повышении численности выше верхнего предела иссякнет кормовая база, увеличится смертность и произойдет резкое уменьшение численности.

Факторы, регулирующие численность популяции принято делить на две большие группы:

- не зависящие от плотности популяции;
- зависящие от плотности популяции.

Абиотические факторы не зависят от плотности популяции, а биотические — конкуренция, хищничество, паразитизм обычно зависят от плотности. Кроме того, при повышенной плотности, при перенаселении, происходит уменьшение рождаемости, например, у большой синицы в случае плотности одной пары на гектар в выводке около 14 птенцов, если плотность 18 пар — в выводке не бывает свыше 8 птенцов. У мышевидных грызунов при перенаселении, из-за стрессов, происходит гибель эмбрионов, что так же приводит к уменьшению рождаемости.

45.6. Рациональное использование видов

По вине человека происходит сокращение численности популяций многих видов, происходит и полное исчезновение видов. Одними из первых были уничтожены такие крупные животные, как мамонты, дикие туры. *Тарпан, стеллерова корова, нелетающий голубь дронт, бескрылая гагарка, странствующий голубь* и еще около

200 видов птиц и млекопитающих исчезли с лица Земли к 1900 году. И в настоящее время численность многих видов животных сокращается, сокращается численность и многих видов высших растений. Особую тревогу вызывает уничтожение тропических лесов, площадь которых сократилась на 40%, а тропический лес, «легкие планеты», является основным поставщиком кислорода в атмосферу. Исчезновение видов приводит к *обеднению генофонда* нашей планеты, а многие исчезнувшие и исчезающие виды могли бы быть полезными для будущего человечества.

Для сохранения редких и исчезающих видов их заносят в «Красные книги», содержащие списки и характеристики видов, которым угрожает исчезновение. Виды, занесенные в «Красную книгу» взяты под особую охрану. Первая «Красная книга МСОП» была издана в 1966 году Международным союзом по охране природы и природных ресурсов. В 1985 и 1988 годах были изданы «Красные книги РСФСР» (животные, затем растения), изданы «Красные книги» для многих республик и областей.

В *национальных парках* определены территории, открытые и закрытые для посетителей. На закрытых территориях находятся охраняемые ландшафты, зоны полного покоя животных, участки с редкими растениями.

Для сохранения редких видов, обитающих в небольшом количестве на ограниченных территориях, создаются *заповедники* — охраняемые территории, на которых полностью запрещена любая хозяйственная деятельность человека и все формы отдыха населения.

В государственных *заказниках* под охраной находятся определенные виды растений (в ботанических заказниках) или животных (в охотничьих). Землепользование здесь разрешено при условии выполнения установленных правил и норм.

Кроме того, охрану редких растений в зонах отдыха осуществляют, *запрещая сбор* отдельных лекарственных или красивоцветущих растений. Для сохранения численности популяций, достаточной для самовоспроизведения, *устанавливаются сроки и правила охоты и рыбной ловли*, с помощью лицензий контролируется количество отстреливаемых животных.

Для сохранения редких видов животных их разводят в специальных центрах размножения (Окский журавлиный питомник, Приокско-Террасный зубровый питомник). Для поддержания численности промысловоценных видов рыб на многочисленных рыбозаводах разводят мальков ценных пород рыб, которых затем выпускают в реки и озера.

Проводится *контроль за загрязнением* промышленными предприятиями атмосферы, почвы, воды. Различные химические вещества, попадая в воздух, почву и воду в количестве, большем, чем *ПДК (предельно допустимые концентрации)*, вызывают отравления и различные заболевания растений, животных и человека. Ухудшение экологической обстановки напрямую влияет на состояние здоровья людей, увеличивается число больных, страдающих аллергией, бронхиальной астмой, раком. Установка пылеулавливающего и газоочистного оборудования, биологическая очистка промышленных вод в прудах-отстойниках помогают сохранить определенный уровень чистоты воды и воздуха, но кардинально эту проблему может решить только внедрение *безотходных технологий с замкнутыми циклами воды и воздуха.*

45.7. Экосистемы. Характеристика экосистемы

Живые организмы в природе объединены в сообщества, приспособленные к определенным условиям существования. Такое сообщество взаимосвязанных живых организмов, называют *биоценозом*, а совокупность всех абиотических факторов, определяющих условия их существования называют *биотопом* или *геоценозом*. Биоценоз и геоценоз образуют *биогеоценоз*. Термин биогеоценоз в 1942 г. был предложен академиком В.Н.Сукачевым, под *биогеоценозом понимают устойчивую, саморегулирующуюся систему, образованную живыми организмами, приспособленными к совместной жизни на определенной территории с более или менее однородными условиями существования*.

Одновременно английским ботаником А.Тенсли был предложен термин *экосистема.* Под экосистемой он понимал и каплю воды с микроорганизмами, в ней обитающими, и аквариум, и природный водоем и планету Земля. Многие ученые ставят знак равенства между понятиями биогеоценоз и экосистема. Но многие не считают эти термины синонимами, понимая под биогеоценозом конкретное природное сообщество, а экосистема — понятие более размытое, «безразмерное». То есть любой биогеоценоз является экосистемой, но не всякая экосистема может считаться биогеоценозом.

Для существования любого биогеоценоза необходима *энергия*. Источником энергии для большинства биогеоценозов является *солнечный свет*, энергия которого используется фототрофными организмами для образования органических молекул. Некоторые экологические системы существуют в полной темноте (морское дно, куда не доходит солнечные свет, пещеры). Источником энергии для их существования будет попадающее в эту экосистему *органическое вещество* погибших или живых организмов. Кроме того, некоторые экосистемы су-

ществуют за счет хемотрофных организмов, способных образовывать органическое вещество, используя *энергию окисления неорганических соединений*.

Основу биоценоза составляют *автотрофные организмы — продуценты (образователи)* органического вещества (фототрофные или хемотрофные). Сообщество растений называют *фитоценозом*, животных — *зооценозом*. В процессе фотосинтеза происходит образование органического вещества, за счет которого питаются гетеротрофы. *Гетеротрофные организмы* делятся на две группы: *консументы — потребители* и *редуценты* — разрушители органического вещества. Консументы 1-го порядка — растительноядные, консументы 2-го порядка — плотоядные животные. *Редуценты* потребляют неживое органическое вещество, разлагая его до углекислого газа и минеральных веществ. Мелкие консументы, питающиеся неживыми органическими веществами — дождевые черви, жуки-мертвоеды, навозники и др., относятся к редуцентам.

Живые организмы биоценоза связаны в *цепи питания*. Простой пример пищевой цепи: растительность — насекомое, питающееся растительностью — хищное насекомое — насекомоядная птица — хищная птица. Но растительноядное насекомое питается на нескольких видах растений, хищное насекомое — многими видами насекомых, насекомоядная и хищная птицы — многими видами животных. Таким образом, цепи питания образуют пищевые сети, *сети питания*.

В любом биогеоценозе происходит *круговорот веществ* и осуществляется *однонаправленный поток энергии*. Продуценты извлекают из атмосферы углекислый газ, из почвы — воду и минеральные соли, и, используя энергию солнечного света, образуют органическое вещество. В дубраве, например, около 1% солнечной энергии преобразуется в химические связи образованного органического вещества. Затем химические элементы, входящие в состав органических молекул, движутся по цепям питания. В конце концов, при окислении органических веществ углекислый газ возвращается в атмосферу, непереваренные остатки пищи и погибшие организмы разлагаются с помощью редуцентов, которые завершают круговорот химических элементов (рис. 376).

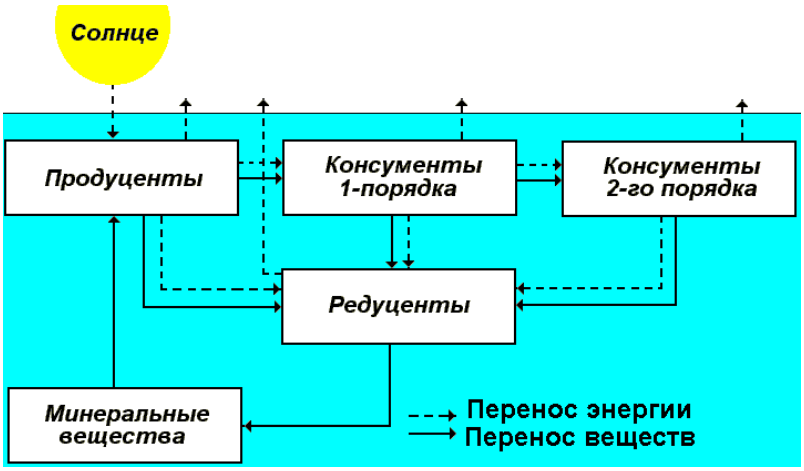


Рис. 376. Упрощенная схема переноса веществ (сплошная линия) и энергии (пунктирная линия) в процессе биологического круговорота.

Солнечная энергия переходит в энергию химических связей образованного органического вещества растений, но при дыхании растений около 50% органического вещества окисляется, остальные 50% — прирост биомассы. Например, ежегодный прирост биомассы в дубраве составляет около 10 т/га, около 6 т — прирост надземных органов, 4 т приходится на прирост подземных органов.

Когда растительность поедается консументами, происходит окисление органического вещества растений и выделение энергии, часть которой выделяется в форме тепла, другая часть, от 5 до 20% запасается в образованном органическом веществе консументов 1-го порядка. На прирост биомассы консументов 2-го порядка пойдет также около 5 — 20% от съеденной пищи. Если для простоты взять на прирост биомассы 10% от съеденной пищи, то дельфин массой 50 кг съел 500 кг рыбы, которой понадобилось 5000 кг зоопланктона, а в основании этой экологической пирамиды будут находиться съеденные зоопланктоном 50000 кг фитопланктона. Это *правило экологической пирамиды* — биомасса каждого последующего уровня в пищевой цепи прогрессивно уменьшается — верно для большинства экосистем. Различают *пирамиду чисел*, когда сравнивается число осо-



Рис. 377. Упрощенная экологическая пирамида биомассы.

бей на каждом пищевом уровне, *пирамиду биомассы* — если сравнивается биомасса каждого уровня, *пирамиду энергии* — при сравнении количества энергии в пище каждого уровня (рис. 377).

Но, в конце — концов, происходит окисление всех образованных органических молекул, и вся энергия рассеивается в форме тепла. Так осуществляется однонаправленный поток энергии.

Для любого биогеоценоза характерна *саморегуляция*. Численность популяций любого вида в биогеоценозе подвергается изменениям, но эти изменения обычно закономерны и связаны или с сезонными изменениями абиотических факторов, или вызываются биотическими факторами. Если численность какого-либо вида начинает возрастать, возрастает численность хищников и паразитов, питающихся за его счет, а снижение численности приведет к снижению численности популяций тех видов, для которых он является основным пищевым ресурсом. Таким образом, численность популяций каждого вида за счет саморегуляции поддерживается на оптимальном для данных условий уровне. Причем, чем больше видов входит в состав биогеоценоза, тем сложнее сети питания, тем он устойчивее. Выпадение одного звена в такой экосистеме обычно не приводит к её гибели.

С другой стороны, введение в экосистему нового вида может привести к серьезным ее изменениям, особенно если у иммигранта не будет естественных врагов. Например, кролики, которые были завезены в Австралию, так размножились, что лишили корма овец и принесли фермерским хозяйствам огромные убытки. Отсутствие естественных врагов у колорадского жука снижает урожаи картофеля в Евразии. Массовое размножение завезенной из Америки в качестве живой изгороди опунции в Австралии резко повлияло на качество пастбищ, недаром австралийцы установили памятник кактусовой моли, с помощью гусениц которой удалось избавиться от нежелательного иммигранта.

45.8. Смена биогеоценозов. Искусственные биогеоценозы

Несмотря на то, что биогеоценозы являются устойчивыми и саморегулирующимися системами, происходит постепенная смена менее устойчивых биогеоценозов на более устойчивые. Такую закономерную смену биогеоценозов называют *сукцессией*. Например, после пожара или вырубки елового леса происходит его самовосстановление через ряд менее устойчивых экосистем: сначала развивается сообщество светолюбивых травянистых растений, затем подрастают светолюбивые древесные породы, под их защитой появляются всходы ели и примерно через сто лет ели вытесняют светолюбивые породы деревьев. В результате сукцессий формируются *климаксные* растительные сообщества, сообщества растений, наиболее приспособленных для совместного произрастания в конкретных климатических зонах. С севера на юг формируются *фитоценозы* тундры, затем тайги с преобладанием хвойных пород, далее — смешанные и широколиственные леса; в условиях недостатка влаги доминируют степные сообщества растений; в наиболее благоприятных климатических зонах образуются субтропические и тропические растительные сообщества.

Искусственные биогеоценозы появились в результате хозяйственной деятельности человека. Сады, парки, посевы сельскохозяйственных растений называются *агроценозами*. Источником энергии для их существования является не только солнечный свет, но энергия вносимых органических удобрений, энергия трудовой деятельности человека, энергия сжигаемого горючего.

Существенным отличием агроценозов является то, что в агроценозах ослаблено действие естественного отбора, направляющим фактором является искусственный отбор, отбор в пользу наиболее продуктивных сортов растений.

Биоценоз отличается меньшим разнообразием видов, часто возделывается одна культура растений (монокультура) — пшеница, рожь, кукуруза. Саморегуляция, обеспечивающая устойчивость естественных биогеоценозов, в агроценозах проявляется очень слабо, так как видовое разнообразие консументов невелико, хищников и паразитов недостаточно для ограничения роста численности растительноядных животных. Поэтому человеку приходится самому регулировать численность многих консументов в агроценозе.

Круговорот веществ в искусственных биогеоценозах неполный, большая часть произведенного органического вещества забирается человеком. В результате происходит обеднение почвы, для того, чтобы восстановить ее плодородие, необходимо вносить удобрения.

Для получения необходимых продуктов питания созданы высокопродуктивные сорта растений, но они требуют высокой культуры земледелия. Без вмешательства человека агроценозы зерновых и овощных культур существуют не более года, плодовых культур — 20 — 30 лет. Необходима правильная и своевременная обработки

почвы — весенняя и осенняя вспашка, рыхление, дополнительный полив. Внесение удобрений должно быть дробным — в разные периоды вегетации растению требуются различные удобрения, вносить которые нужно строго по норме. Севооборот, использование лучших предшественников помогают в борьбе с сорняками и вредителями. Использование бобовых растений приводит к обогащению почвы азотом. Кроме того, создаются новые сорта, устойчивые к заболеваниям и приспособленные к различным климатическим зонам. Ведется большая работа по созданию новых препаратов для борьбы с насекомыми-вредителями (инсектициды), с грибами-паразитами (фунгициды), с сорняками (гербициды).

45.9. Биосфера и ее границы

Термин "биосфера" (от греч. bios — жизнь, sphaira — пленка) был предложен австралийским ученым Э.Зюссом (1831 — 1914), который понимал под биосферой совокупность живых организмов Земли. Учение о биосфере разработано российским ученым, академиком В.И.Вернадским (1863 — 1945). В.И.Вернадский распространил понятие биосферы не только на живые организмы, но и на геологические оболочки, заселенные ими.

В 1926 году вышла его книга "Биосфера", в которой он показал, что деятельность живых организмов изменяет геологические оболочки Земли и создает биосферу.

Биосфера — открытая система, источником энергии для ее существования является солнечный свет. Используя эту энергию, живые организмы извлекают из неживой природы различные химические элементы и вовлекают их в круговорот веществ.



В.И.Вернадский.
(1863 —1945)

В.И.Вернадский, подчеркивая роль живого вещества, писал: "Жизнь захватывает значительную часть атомов, составляющих материю земной поверхности. Под ее влиянием эти атомы находятся в непрерывном интенсивном движении. Из них все время создаются миллионы разнообразнейших соединений. И этот процесс длится без перерыва десятки миллионов лет. На земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом".

Энергия солнечного света в процессе фотосинтеза преобразуется в энергию химических связей образованного органического вещества растений, которое во время дыхания частично используется самими растениями. Другая часть образованной органики является строительным материалом и источником энергии для многочисленных гетеротрофов. При разрушении неживой органики остатки энергии теряются в виде теплового излучения. Таким образом, для существования биосферы необходим постоянный приток энергии солнечного света, который обеспечивает все жизненные функции биосферы и в конечном итоге рассеивается в виде тепла.

Биосфера представляет собой сложную систему, включающую компоненты неживой и живой природы. К неживой природе относятся верхняя часть литосферы, гидросфера, нижняя часть атмосферы. Эти геологические оболочки связаны круговоротом веществ и потоками энергии, которые протекают в различных биогеоценозах. Биогеоценоз является элементарной структурной единицей биосферы, а сама биосфера представляет собой глобальную экологическую систему — *экосферу*.

Все вещества биосферы подразделяются на четыре группы:

- *живое вещество* — совокупность живых организмов Земли;
- *косное* вещество — вещество неживой природы (песок, глина, гранит, базальт);
- *биокосное вещество* — результат взаимодействия живых организмов с неживой природой (вода, почва, ил);
- *биогенное вещество* — вещества, создаваемые в результате жизнедеятельности организмов (осадочные породы, каменный уголь, нефть).

В неживой природе биосферы (косное вещество биосферы) В.И.Вернадский различал три геологические оболочки: литосферу, тропосферу и гидросферу, которые в результате воздействия живых организмов стали биокосным веществом.

Литосфера, "каменная оболочка" Земли, представляет собой верхнюю часть земной коры, измененной в результате физического, химического и биологического воздействия, чаще ее называют просто почвой. Состоит из осадочных пород, ниже которых находятся гранитный и базальтовые слои. Нижняя граница жизни в литосфере проходит на уровне 4—7 км, ниже проникновение жизни ограничено воздействием высоких температур, отсутствием воды. Наиболее заселены поверхность Земли и верхний слой почвы.

Биомасса различных участков поверхности Земли зависит от климатических условий — температуры, количества выпадаемых осадков. Суровые климатические условия тундры — низкие температуры, вечная мерзлота, короткое холодное лето сформировали своеобразные растительные сообщества с небольшой биомассой.

Растительность тундры представлена лишайниками, мхами, стелющимися карликовыми формами деревьев, травянистой растительностью, выдерживающей такие экстремальные условия. Биомасса тайги, затем смешанных и широколиственных лесов постепенно увеличивается. Зона степей сменяется субтропической и тропической растительностью, где условия для жизни наиболее благоприятны, биомасса максимальна.

В верхнем слое почвы наиболее благоприятный водный, температурный, газовый режим для жизнедеятельности. Растительный покров обеспечивает органическим веществом всех обитателей почвы — животных (позвоночных и беспозвоночных), грибы и огромное количество бактерий. Бактерии и грибы — редуценты, они играют значительную роль в круговороте веществ биосферы, *минерализуя* органические вещества. "Великие могильщики природы" — так назвал бактерии Л.Пастер.

Гидросфера "водная оболочка" образована Мировым океаном, который занимает около 71% поверхности земного шара, и водоемами суши — реками, озерами — около 5%. Много воды находится в подземных водах и ледниках. В связи с высокой плотностью воды, живые организмы могут нормально существовать не только на дне, но и в толще воды, и на ее поверхности. Поэтому гидросфера заселена по всей толщине, живые организмы представлены *бентосом*, *планктоном* и *нектоном*.

- *Бентосные организмы* (от греч. benthos — глубина) ведут придонный образ жизни, живут на грунте и в грунте. Фитобентос образован различными растениями — зелеными, бурыми, красными водорослями, которые произрастают на различных глубинах: на небольшой глубине зеленые, затем бурые, глубже — красные водоросли которые встречаются на глубине до 200 м. Зообентос представлен животными — моллюсками, червями, членистоногими и др. Многие приспособились к жизни даже на глубине более 11 км.
- *Планктонные организмы* (от греч. planktos — блуждающий) — обитатели толщи воды, они не способны самостоятельно передвигаться на большие расстояния, представлены фитопланктоном и зоопланктоном. К фитопланктону относятся одноклеточные водоросли, цианобактерии, которые находятся в морских водоемах до глубины 100 м и являются основным продуцентом органических веществ — у них необычайно высокая скорость размножения. Зоопланктон — это морские простейшие, кишечнополостные, мелкие ракообразные. Для этих организмов характерны вертикальные суточные миграции, они являются основной пищевой базой для крупных животных — рыб, усатых китов.
- *Нектонные организмы* (от греч. nektos — плавающий) — обитатели водной среды, способные активно передвигаться в толще воды, преодолевая большие расстояния. Это рыбы, кальмары, китообразные, ластоногие и другие животные.

Атмосфера подразделяется на *тропосферу*, нижнюю часть атмосферы, высота которой доходит до 20 км, выше находится *стратосфера* (до 100 км), еще выше *ионосфера*. Заселена только тропосфера, верхняя граница жизни проходит на высоте около 20 км, куда восходящие потоки воздуха заносят споры микроорганизмов. В атмосфере, на высоте 15-35 км свободный кислород (O_2) превращается в озон (O_3), который отражает жесткий ультрафиолет (свет с длиной волны менее 290 нм), вызывающий мутации в клетках живых организмов.

Круговорот химических элементов рассмотрим на примере круговорота важнейших биогенных элементов — углерода и азота.

Углерод входит в состав всех органических веществ любых живых организмов. Он извлекается из атмосферы во время фотосинтеза, из углекислого газа и воды образуются углеводы, при этом выделяется кислород. Затем углерод в составе органических молекул мигрирует по цепям питания. При окислении органических веществ углерод в форме углекислого газа вновь возвращается в атмосферу (рис. 378).

Азот входит в состав белков, это один из четырех элементов первой группы. Несмотря на то, что растения буквально купаются в азоте (азота в атмосфере около 80%), атмосферный азот они не могут использовать. Фиксация атмосферного азота осуществляется некоторыми свободноживущими бактериями, клубеньковыми бактериями и цианобактериями. После их гибели соединения азота используются продуцентами, затем консументами. Часть азота фиксируется из атмосферы в виде оксидов во время грозовых разрядов (рис. 379).

При разложении органических веществ аммонифицирующие бактерии образуют аммиак (NH_3). Нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак до нитритов и нитратов. Растения способны усваивать нитраты, используя азот для синтеза белков. Возвращают азот в атмосферу денитрифицирующие бактерии, которые в процессе гниения остатков растений и животных превращают нитраты в свободный азот.

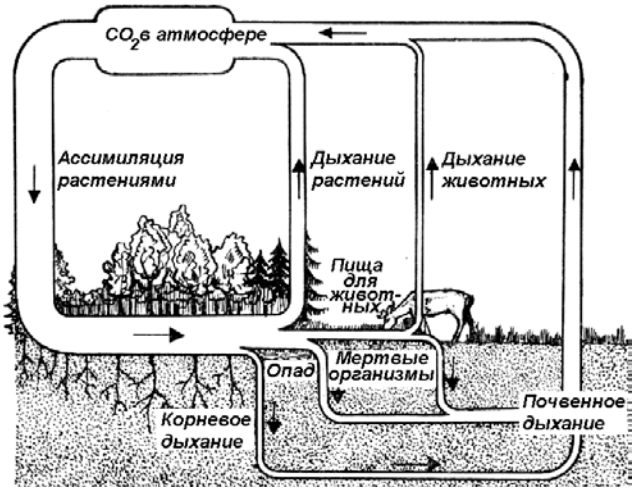


Рис. 378. Круговорот углерода.

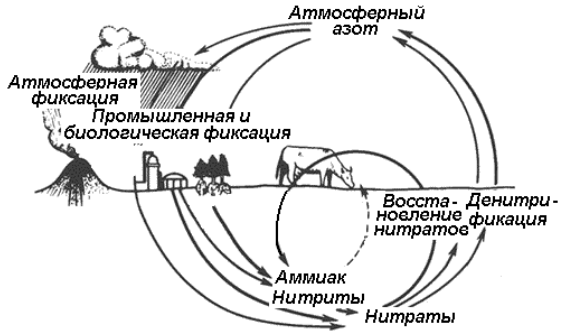


Рис. 379. Круговорот азота.

45.10. Живое вещество и его функции

Биомасса биосферы составляет примерно 0,1% от массы земной коры, причем около 99% процентов биомассы приходится на долю растений, на долю консументов и редуцентов — около 1%. На континентах преобладают растения (99,2%), в океане — животные (93,7%)

Биомасса суши гораздо больше биомассы мирового океана, она составляет почти 99,9%. Это объясняется большей массой продуцентов на поверхности Земли, где использование солнечной энергии для фотосинтеза достигает 0,1%, а в океане — только 0,04%.

Различают пять основных функций живого вещества:

- *Энергетическая функция*, связанная с превращением солнечной энергии в энергию химических связей образованного органического вещества. Процесс фотосинтеза обеспечивает энергией все жизненные процессы на Земле.
- *Газовая функция.* Фотосинтез, дыхание, деятельность азотфиксирующих и денитрифицирующих бактерий создали атмосферу Земли, содержащую 21% кислорода, 0,03% углекислого газа, около 80% азота. Метан, сероводород — эти газы также биогенного происхождения.
- *Концентрационная функция* живого вещества проявляется в захвате и накоплении биогенных химических элементов (элементов первой, второй группы, микроэлементов) — углерода, кислорода, водорода, азота, калия, натрия и др.
- *Окислительно-восстановительная функция* связана с химическими превращениями веществ. Эти реакции лежат в основе метаболизма, в основе реакций пластического и энергетического обменов.
- *Деструкционная функция* заключается в минерализации отмерших организмов и возвращении химических элементов в неживую природу, результатом является образование биогенного и биокосного веществ биосферы.

45.11. Человек и биосфера.

Появление человечества (около 40 тыс. лет назад) привело к появлению еще одного фактора, антропогенного. Каменный век (палеолит), продолжавшийся около 30 тыс. лет проходил в период последнего оледенения

третичного периода, основой существования человека была охота. 10 — 12 тыс. лет назад наступило резкое потепление климата, были уничтожены или вымерли крупные животные. Наряду с собирательством и охотой все большее значение приобретает одомашнивание животных, на освободившихся от ледника территориях развивается земледелие. Уже на ранних этапах своего развития человек оказывал серьезное воздействие на окружающую его природу — по его вине исчезли многие виды животных, на больших территориях были вырублены леса, появились пустыни.

В настоящее время в связи с развитием промышленности, автотранспорта, ростом населения антропогенное влияние на биосферу стало направляющей силой в эволюции биосферы. Происходит изменение атмосферы — за последние 100 лет концентрация углекислоты повысилась на 12%, что приводит к усилению парникового эффекта; при сжигании угля и нефтепродуктов в атмосферу попадают двуокись серы и окислы азота, которые выпадают на землю в виде кислотных дождей и губительно действуют на растительность и другие живые организмы. В атмосферу попадают вещества, разрушающие озоновый экран, являющиеся канцерогенами или сильными мутагенами. Особенно опасны радиоактивные загрязнения, которые происходят при авариях АЭС, испытании ядерного оружия.

Население Земли в настоящее время составляет свыше 6 млрд человек, к 2020 году превысит 7 млрд, а количество производимого белка достаточно только удовлетворения потребностей половины мирового населения. Расширение пахотных земель сопровождается вырубкой лесов, интенсивно вырубаются и тропические леса — основные поставщики кислорода в атмосферу.

Растительный и животный мир Земли, плодородие почвы относятся к *возобновляемым ресурсам* с точки зрения человека. Большая часть природных экосистем используется для хозяйственных нужд, но это использование часто приводит к серьезным нарушениям в биогеоценозах. Применение различных ядохимикатов для борьбы с вредителями сельского хозяйства приводят к загрязнению окружающей среды, многие из них не разлагаются длительное время и обладают способностью накапливаться в живом организме и вызывать различные нарушения в обмене веществ, сказываются на воспроизведении.

Неправильная агротехника при обработке земель приводит к их эрозии, засолению и выведению из хозяйственной деятельности.

Использование огромного количества газа, нефти, угля, которые относятся к *невозобновляемым ресурсам*, приведет к их исчерпанию в обозримом будущем и человечеству придется искать другие источники энергии. Причем несовершенная технология приводит к образованию большого количества отходов, к серьезному загрязнению атмосферы, почвы, воды.

Развитие промышленности — закономерный процесс, который нельзя остановить, экологические проблемы необходимо решать. В.И.Вер-надский назвал человечество *ноосферой*, сферой разума. Для сохранения биосферы необходимы согласованные усилия всех стран, развитие человечества не должно сопровождаться разрушением природы. Усиливается экологический контроль за деятельностью предприятий, создаются очистные сооружения и малоотходные предприятия. Разрабатываются законы и правила природопользования, создаются заповедники, заказники, позволяющие сохранить растительный и животный мир Земли. В сельском хозяйстве применяются научно обоснованные методы землепользования, использования ядохимикатов и удобрений.

Проблема рационального и разумного использования природных ресурсов на основе экологических законов является одной из важнейших задач человечества.

Основные вопросы для повторения

Химический состав клетки

1. Перечислите элементы первой и второй группы.
2. Какие органические вещества входят в состав клетки? Их % соотношение.
3. Перечислите функции, которые выполняет вода в клетке.
4. Запишите пример буферной системы.
5. Напишите общую формулу аминокислоты.
6. Напишите структурную формулу дипептида.
7. Как называется связь между двумя аминокислотами?

8. Напишите определение белков.
9. Чем представлена первичная структура белков?
10. Чем представлена вторичная структура белка?
11. Какими связями удерживается третичная структура белков?
12. Какие белки называются полноценными?
13. Сколько энергии выделяется при расщеплении 1 г белков, углеводов, липидов?
14. Перечислите функции белков.
15. На какие группы делятся углеводы?
16. Напишите формулы важнейших пентоз.
17. Какие вещества относятся к полисахаридам?
18. Что является мономером гликогена, клетчатки?
19. Какие функции выполняют углеводы?
20. Что представляют из себя жиры?
21. Какие липиды входят в состав мембран?
22. Перечислите жирорастворимые витамины.
23. Перечислите функции жиров.
24. Из остатков каких веществ состоит нуклеотид ДНК?
25. Какие азотистые основания входят в состав нуклеотидов ДНК? РНК?
26. Как нуклеотиды ДНК соединены в одну цепь?
27. Как две цепи нуклеотидов соединены в молекулу ДНК?
28. Что такое «принцип комплементарности»?
29. Запишите структурную формулу нуклеотида РНК.
30. Запишите структурную формулу АТФ.

Строение клетки

1. Когда и кем были созданы основные положения клеточной теории?
2. Из каких слоев состоит оболочка животной клетки? Растительной клетки?
3. Перечислите функции клеточной оболочки.
4. Виды транспорта веществ через клеточную оболочку.
5. Что такое фагоцитоз? Пиноцитоз?
6. В каком участке клетки образуются рибосомы? Их функции?
7. Какие виды эндоплазматической сети вам известны? Их функции?
8. Какие функции выполняет комплекс Гольджи?
9. Какие функции выполняют лизосомы? Где они образуются?
10. Какие органоиды клетки называют органоидами дыхания?
11. Как происходят взаимопревращения пластид?
12. Как называется внутренняя среда митохондрий? Пластид?
13. Чем образованы центриоли клеточного центра?
14. Перечислите органоиды движения клетки.
15. В каких клеточных органоидах имеется ДНК?
16. Какие клеточные органоиды способны к самоудвоению?
17. В какой форме находится генетический материал у эукариотической клетки?
18. Напишите названия двумембранных органоидов клетки.
19. Напишите названия одномембранных органоидов клетки.
20. Напишите названия немембранных органоидов клетки.

Обмен веществ

1. Что такое ассимиляция?
2. Что такое диссимиляция?
3. Какие организмы называются автотрофами?
4. На какие группы делятся автотрофы?
5. Какие организмы называются гетеротрофами?
6. Какие три этапа энергетического обмена вам известны?
7. Продукты гидролиза белков, жиров, углеводов, нуклеиновых кислот на подготовительном этапе?
8. Что происходит с энергией, выделяющейся на подготовительном этапе энергообмена?
9. Где расположены ферменты бескислородного этапа энергообмена?

10. Какие продукты и сколько энергии образуется при гликолизе?
11. Как называется цикл реакций, связанных с дегидрированием и декарбоксилированием и протекающих в матриксе митохондрий?
12. Сколько моль АТФ образуется при дегидрировании и декарбоксилировании моль ПВК в цикле Кребса?
13. Сколько атомов водорода транспортируется на дыхательную цепь при дегидрировании 2 моль ПВК?
14. Какие ферменты перекачивают протоны в протонный резервуар митохондрий?
15. Напишите общую формулу энергетического обмена.
16. Что может быть закодировано на ДНК?
17. Триплетность генетического кода, что это значит?
18. Однозначность генетического кода, что это значит?
19. Сколько триплетов кодируют 20 видов аминокислот?
20. Вырожденность генетического кода, что это значит?
21. Универсальность генетического кода, что это значит?
22. Неперекрываемость генетического кода, что это значит?
23. Что такое транскрипция?
24. Что необходимо для транскрипции?
25. Участок ДНК 300 000 нуклеотидов. Сколько нуклеотидов нужно для репликации? Транскрипции?
26. В каком направлении движется РНК-полимераза по кодогенной цепи?
27. иРНК вместе с терминальным триплетом состоит из 156 нуклеотидов. Сколько аминокислот закодировано на этой иРНК?
28. Что такое трансляция?
29. Что необходимо для трансляции?
30. Сколько нуклеотидов в ФЦР рибосомы?
31. В какой участок ФЦР поступает тРНК с новой аминокислотой?
32. Напишите общую формулу фотосинтеза.
33. Где происходят световые реакции фотосинтеза?
34. Что происходит в световую фазу фотосинтеза?
35. Где находятся протонные резервуары в хлоропласте?
36. Где происходят темновые реакции фотосинтеза?
37. Что происходит в темновую фазу фотосинтеза?
38. Какая (какие) фотосистема (фотосистемы) у фотосинтезирующих серобактерий?
39. Какая (какие) фотосистема (фотосистемы) у цианобактерий (сине-зеленых)?
40. Кто открыл процесс хемосинтеза?

Размножение и развитие

1. Напишите определение митоза.
2. Какой набор хромосом характерен для соматических и половых клеток цветковых растений и животных?
3. Сколько хромосом и ДНК в различные периоды интерфазы?
4. Как называются парные, одинаковые хромосомы соматической клетки?
5. Как называется первичная перетяжка и концы хромосомы?
6. Сколько хромосом и ДНК в клетке перед митозом и в конце митоза?
7. Сколько ДНК и хромосом в профазу, метафазу и анафазу митоза?
8. Напишите определение мейоза.
9. Как называются первое и второе деления мейоза?
10. Какие процессы происходят в клетке в профазу 1 мейоза?
11. Сколько хромосом и ДНК перед мейозом, после первого и второго деления?
12. Какой набор хромосом и ДНК в метафазу 1 и анафазу 1 мейоза?
13. Что характерно для интерфазы между первым и вторым делениями мейоза?
14. Какой набор хромосом и ДНК в метафазу 2 и анафазу 2 мейоза?
15. Когда в мейозе происходит перекомбинация генетического материала?
16. Перечислите фазы мейоза, во время которых хромосомы – двухроматидные.
17. Что характерно для бесполого размножения?
18. Какой набор хромосом имеют споры?
19. Перечислите типы яйцеклеток животных.
20. Как называются оболочки яйцеклеток млекопитающих?

21. Каков набор хромосом гаметогониев? Гаметоцитов 1-го порядка? Гаметоцитов 2-порядка?
22. Что образуется после сперматогенеза из одного сперматоцита?
23. Что образуется после овогенеза из 1 овоцита?
24. Чем представлены мужской и женский гаметофиты цветковых растений?
25. Что образуется из интегументов и центральной клетки зародышевого мешка?
26. Из чего образуется околоплодник?
27. Из каких периодов складывается онтогенез животных?
28. Из каких периодов складывается эмбриогенез животных?
29. Что образуется в результате дробления зиготы?
30. Как называется двухслойный зародыш ланцетника?
31. Что образуется из эктодермы, энтодермы и мезодермы нейрулы?
32. Из каких зародышевых листков образуется позвоночник, эпидермис и легкие?
33. Напишите примеры животных с прямым и непрямым постэмбриональным развитием.
34. Кто из ученых окончательно доказал невозможность самозарождения жизни?
35. Что происходило на 1 этапе биохимической эволюции (по Опарину)?
36. Чем характеризуется второй этап возникновения жизни на Земле по Опарину?
37. Что произошло на третьем этапе возникновения жизни на Земле по Опарину?
38. Кем были первичные организмы по типу питания?
39. У каких организмов впервые появилась вторая фотосистема?
40. Кто является предком а) митохондрий, б) хлоропластов согласно теории симбиогенеза?

Основы генетики

1. Что изучает генетика?
2. Что влияет на формирование фенотипа?
3. Какой метод использовал Г. Мендель, изучая закономерности наследования признаков у гороха?
4. В каком соотношении происходит расщепление по фенотипу при скрещивании Аа х Аа при полном и при неполном доминировании?
5. Сформулируйте первый закон Г. Менделя.
6. Сформулируйте второй закон Г. Менделя.
7. Сформулируйте третий закон Г. Менделя.
8. Что такое анализирующее скрещивание?
9. Сколько аллелей по окраске глаз известно у дрозофилы?
10. Какое расщепление по фенотипу и генотипу наблюдается при неполном доминировании?
11. Какие гены называются аллельными?
12. Какие типы аллельного взаимодействия генов вам известны?
13. Сколько и в каком соотношении образуется различных фенотипов при скрещивании дигетерозигот?
14. Сколько различных генотипов образуется при скрещивании дигетерозигот?
15. Как называются организмы с генотипами AaBb; AaBB?
16. Сформулируйте закон Моргана.
17. Когда выполняются законы Г. Менделя?
18. Когда выполняется закон Моргана?
19. Какое расстояние между генами окраски тела и формы крыльев у дрозофилы?
20. Сколько % кроссоверных и некроссоверных гамет образуется у дигетерозиготной самки дрозофилы с серым телом и нормальными крыльями?
21. Сколько групп сцепления у дрозофилы?
22. У каких организмов женский пол гетерогаметен?
23. У каких организмов женский пол гомогаметен?
24. Запишите генотипы мужчины и женщины?
25. Какие заболевания наследуются по Х-сцепленному рецессивному типу?
26. Запишите все гаметы, которые образуются у AaBbCc, если гены А, В, С находятся в разных группах сцепления.
27. Сколько пар гомологичных хромосом у самца дрозофилы? У самки?
28. Какие половые хромосомы у курицы?
29. Приведите два примера наследования признаков по аутосомно-доминантному типу.
30. Когда определяется пол организма у человека, дрозофилы?
31. Методы изучения генетики человека?

32. Как называются близнецы, которые образовались из одной яйцеклетки?
33. С помощью каких методов изучается генетика человека?
34. Приведите 5 примеров доминантных признаков у человека.
35. Чем монозиготные близнецы отличаются от дизиготных?
36. Какой набор хромосом у больного с синдромом Дауна?
37. Какой набор хромосом у больного с синдромом Клайнфельтера?
38. Какой набор хромосом у больной с синдромом Шерешевского – Тернера?
39. Напишите определение нормы реакции.
40. Какая изменчивость называется модификационной, определенной?
41. Каковы статистические закономерности модификационной изменчивости?
42. Запишите формулу определения средней величины признака.
43. Запишите виды генных и хромосомных мутаций.
44. Приведите примеры геномных мутаций.
45. Какие мутации называются соматическими?
46. Сформулируйте закон гомологических рядов наследственной изменчивости.
47. С какими органоидами связана цитоплазматическая наследственность?
48. Сформулируйте закон Харди-Вайнберга.
49. Что характерно для идеальной популяции?
50. Когда организмы находятся под контролем стабилизирующей формы естественного отбора? Движущей формы естественного отбора?

Основы селекции

1. Что такое селекция?
2. Что такое порода, сорт, штамм?
3. Запишите названия основных центров происхождения культурных растений, открытых Н.И.Вавиловым.
4. Для каких растений эффективен массовый, а для каких — индивидуальный отбор?
5. Приведите по три примера самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся растений.
6. Что такое "чистая линия"?
7. Как совместить свойства двух самоопыляющихся сортов?
8. Что такое инбридинг?
9. Как получить эффект гетерозиса?
10. Какое явление получило название полиплоидии?
11. Какой аллополиплоид был получен Г.Д.Карпеченко?
12. Какие основные методы селекции использовал И.В.Мичурин?
13. Какие мутагены наиболее эффективны для искусственного мутагенеза?
14. Особенности селекции животных по сравнению с селекцией растений.
15. Что такое, аутбридинг?
16. Для чего проводят отбор по экстерьеру?
17. Для чего проводят межпородное скрещивание?
18. Приведите примеры использования эффекта гетерозиса в животноводстве.
19. Как оценить качества производителя-самца, которые у него не проявляются (яйценоскость у петухов, жирномолочность у быков)?
20. Приведите примеры отдаленной гибридизации у животных.
21. Что такое биотехнология?
22. Перечислите основные методы генной инженерии.
23. Перечислите основные методы хромосомной инженерии.
24. Перечислите основные методы клеточной инженерии.
25. На чем основан метод клонирования животных?

Эволюционное учение

1. Кто из ученых реформировал ботанический язык - ввел около 1000 ботанических терминов, описал 1200 новых родов и 8000 новых видов?
2. Кто из ученых считал, что благоприобретенные признаки передаются по наследству?
3. Кто из ученых предложил теорию градации, разделил животный мир на 14 классов и расположил их на 6 ступенях?
4. Кто из ученых считал, что всем организмам присуще стремление к прогрессу?

5. Кто из ученых, сравнив найденные в Южной Америке ископаемые останки вымерших животных с современными, предположил их родство?
6. Какой фактор Ч. Дарвин считал главным в создании человеком сортов растений и пород домашних животных?
7. Какой фактор Ч. Дарвин считал главным, направляющим фактором, который приводит к приспособленности организмов к среде?
8. Что по Ч. Дарвину лежит в основе естественного отбора?
9. Что является единицей эволюции по Ламарку? По Дарвину?
10. Какой критерий можно считать главным, основным видовым критерием?
11. Между гемоглобином шимпанзе и человека в последовательности аминокислот отличий нет, а гемоглобин человека и лошади имеет 42 отличия. Какой это критерий?
12. Какой вид изменчивости по Ч. Дарвину называется определенной?
13. Какой вид изменчивости без изменения генотипа приспосабливает организмы к среде обитания?
14. Какие виды изменчивости дают материал для эволюции, т.к. связаны с изменением генотипа или перекомбинацией генов?
15. Какой вид изменчивости дает материал для эволюции, т.к. изменения одного гена влияет на проявление многих признаков?
16. Какой вид изменчивости у листьев, сорванных с одного дерева?
17. Какой вид изменчивости у брата и сестры?
18. Какая форма изменчивости не должна использоваться селекционерами для создания нового сорта или породы?
19. Какой вид изменчивости поставляет материал для искусственного отбора, т.к. приводит к изменению генов, хромосом, хромосомного набора?
20. Какой вид изменчивости поставляет материал для искусственного отбора, когда человек для скрещивания подбирает особей с нужными ему признаками?
21. Кто разработал учение о стабилизирующей форме естественного отбора?
22. Кто разработал учение о движущей форме естественного отбора?
23. Какой фактор эволюции привел к образованию на Галапагосских островах различных видов вьюрков; сохранил яйцекладущих и сумчатых млекопитающих в Австралии?
24. После наводнения резко упала численность грызунов, что впоследствии скажется на генофонде популяции. Какой это фактор эволюции?
25. Как называется процесс расхождения признаков при образовании новых видов?
26. Чем заканчивается микроэволюционный процесс?
27. Что является единицей эволюции?
28. Один вид традесканции сформировался на скалистых склонах, другой — в тенистом лесу. Какой способ видообразования привел к образованию этих видов?
29. Какая форма отбора сохраняет виды неизменными при неизменных условиях?
30. Какая форма приводит к образованию новых видов, когда происходит изменение условий существования?
31. Представления какого ученого не могут объяснить появление защитных окрасок у насекомых, раковин у моллюсков?
32. Что по Ж. Б. Ламарку привело к приспособленности организмов?
33. Что по Ч. Дарвину привело к приспособленности организмов?
34. Приведите примеры аллопатрического видообразования.
35. Приведите примеры симпатрического видообразования.

Возникновение и развитие жизни на Земле

1. Каков возраст Земли?
2. Какие организмы появились в архейскую эру?
3. Какие организмы при фотосинтезе впервые стали выделять кислород в атмосферу?
4. Важнейшие ароморфозы архейской эры?
5. Растительный мир протерозоя?
6. Животный мир протерозоя?
7. Временные границы палеозойской эры?
8. Периоды палеозойской эры?
9. Временные границы мезозойской эры?

10. Периоды мезозойской эры?
11. Временные границы кайнозойской эры?
12. Периоды кайнозойской эры?
13. В какую эру и период появились псилофиты?
14. От какой группы водорослей произошли псилофиты?
15. Какие ароморфозы привели к появлению псилофитов?
16. В какую эру и период появились семенные папоротники?
17. Какие ароморфозы привели к появлению семенных папоротников?
18. В какую эру и период появились цветковые?
19. Какие ароморфозы привели к появлению цветковых?
20. В какую эру и период появились первые насекомые?
21. В какую эру и период появились крылатые насекомые?
22. В какую эру и период появились бесчелюстные "рыбы"?
23. В какую эру и период появились настоящие рыбы?
24. В какую эру и период появились стегоцефалы?
25. В какую эру и период появились первые пресмыкающиеся?
26. В какую эру и период появились яйцекладущие млекопитающие?
27. В какую эру и период появились сумчатые и плацентарные млекопитающие?
28. В какую эру и период появились первые птицы?
29. Какую эру можно назвать эрой млекопитающих и покрытосеменных?
30. В какую эру и период появился человек?
31. Какую эру можно назвать эрой медуз?
32. Какую эру можно назвать эрой папоротникообразных и земноводных?
33. Какую эру можно назвать эрой пресмыкающихся?
34. Какую эру можно назвать эрой цветковых и млекопитающих?
35. Какой климат в начале и в конце третичного периода?
36. Какой климат в четвертичном периоде?
37. Какие организмы относятся к империи Доклеточные?
38. Какие организмы относятся к надцарству Прокариот?
39. Какие организмы относятся к надцарству Эукариот?
40. Какие организмы способны фиксировать атмосферный азот?

Происхождение человека

1. Какой ученый-метафизик поместил человека вместе с полуобезьянами и обезьянами в группу приматов? Кто предположил, кто доказал, что человек произошел от гоминид?
2. Приведите пять признаков млекопитающих, характерных для человека.
3. По каким признакам человека относят к отряду приматов?
4. Приведите примеры эмбриологических доказательств животного происхождения человека.
5. Определение атавизмов и примеры атавизмов у человека.
6. Определение рудиментов и примеры рудиментов у человека.
7. Какие обезьяны относятся к понгидам (человекообразным обезьянам)?
8. Какой объем мозга характерен для понгид? Сколько хромосом у понгид?
9. Как называются морфологические и физиологические преобразования на пути эволюции человека?
10. Перечислите антропоморфозы, появившиеся в антропогенезе в результате использования огня.
11. Перечислите антропоморфозы, появившиеся в антропогенезе в результате прямохождения?
12. Какие биологические факторы эволюции привели к появлению человека от обезьян?
13. Какие социальные факторы привели к появлению человека?
14. Ближайший предок дриопитеков?
15. Ближайший предок орангутана и гиббона?
16. Ближайший предок горилл и шимпанзе?
17. Ближайший предок австралопитеков?
18. Ближайший предок архантропов?
19. Кто относится к архантропам?
20. Кто относится к палеоантропам?

Основы экологии

1. Экология (определение)?
2. Экологические факторы (определение)? Группы экологических факторов.
3. Ограничивающий фактор.
4. Свет с какой длиной волны несет больше энергии?
5. Приведите примеры пойкилотермных и гомойотермных животных.
6. Что такое фотопериодизм?
7. Приведите примеры длиннодневных растений. Когда они зацветают?
8. Приведите примеры короткодневных растений. Когда они зацветают?
9. Что такое биогеоценоз?
10. Что такое биоценоз? Геоценоз?
11. Автотрофы? На какие группы они делятся?
12. Гетеротрофы? На какие группы они делятся?
13. Продуценты, консументы, редуценты (определения)?
14. Сформулируйте правило экологической пирамиды биомассы.
15. Приведите пример цепи питания.
16. Основные этапы круговорота веществ.
17. Основные этапы движения энергии в экосистемах.
18. Сукцессия (определение)?
19. Климаксное сообщество (определение)?
20. Агроценоз (определение)?
21. Биосфера (определение)?
22. Перечислите геосферы Земли.
23. Как называются организмы, пассивно и активно передвигающиеся в толще воды? Обитающие на дне водоемов?
24. Перечислите функции биомассы.
25. Ученый, создавший учение о биосфере.

Список рекомендуемой литературы

1. Акимушкин И Т. "Мир животных", Москва "Мысль" 1995;
2. Андреева И.И., Родман Л.С. Ботаника. — М.: Колос, 1999;
3. "Биология для поступающих в вузы" под редакцией академика РАМН, профессора В. Н. Ярыгина. Москва "Высшая школа" 1995;
4. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г, Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Ботаника: морфология и анатомия растений. — М.: Просвещение, 1988;
5. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. "Биология" в трех томах. Москва, "Мир" 1996;
6. Гуляев Г.В. Генетика. — М.: Колос, 1984;
7. Жизнь растений. В 6-ти. т. — М.: Просвещение, 1974, т.1; 1976, т.2; 1977, т.3; 1978, т.4; 1980, т.5 ч..1; 1981, т.5 ч.2; 1982, т.6;
8. Константинов В.М., Наумов С.П., Шаталова С.П. "Зоология позвоночных", Москва "Академия", 2000;
9. Кузнецов Б. А. Чернов А. З. "Курс зоологии". Москва, "Высшая школа" 1978;
10. Левушкин С. И., Шилов И. А. "Общая зоология". Москва "Высшая школа" 1994;
11. Лобашев М.Е., Ватти К.В., Тихомирова М.М. Генетика с основами селекции. — М.: Просвещение, 1979;
12. Мамонтов С. Г., Захаров В. Б., Козлова Т. А. "Основы биологии". Москва "Просвещение" 1992;
13. Медников Б. М. "Биология: формы и уровни жизни". Москва "Просвещение" 1994;
14. "Пособие по биология для поступающих в вузы" под редакцией Лемезы. Минск "Университетское";
15. Приходченко Н.Н., Шкурат Т.П. Основы генетики человека. — Ростов н/Д, "Феникс", 1997;
16. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. В 2 т. Пер. с англ. — М.: Мир, 1990;

17. Ромер А., Парсонс Т. "Анатомия позвоночных" в двух томах. Москва "Мир" 1992;
18. Хадорн Э., Венер Р. "Общая зоология". Издательство "Мир" 1989;
19. Хржановский В.Г. Курс общей ботаники. В 2 ч. — М.: Высшая школа, 1982;
20. Шарова И. Х. Зоология беспозвоночных. Москва, "Владос", 1999;
21. Эккерт Р., Рэнделл Д., Огастин Дж. Физиология животных". Москва, "Мир" 1992;
22. Яковлев Г.П., Аверьянов Л.В. Ботаника для учителя. В 2 ч. — М.: Просвещение, 1996, ч.1; 1997, ч.2;
23. Яхонтов А. А. "Зоология для учителя". Москва, "Просвещение" 1985;