Г.Л.Билич, В.А.Крыжановский

БИОЛОГИЯ

ДЛЯ ПОСТУПАЮЩИХ В ВУЗЫ

3-е издание,
исправленное и дополненное

Москва
ОНИКС

УДК 57(075.3)
ББК 28я729
Б61

Все права защищены. Перепечатка отдельных частей или произведения в целом без письменного разрешения владельцев прав запрещена.

Рецензенты: академик Международной академии высшей школы и Международной академии наук, доктор медицинских наук, профессор **Д.Б. Никитюк;** доктор биологических наук **Л.Р. Сапожникова**

Авторы: **Билич Габриэль Лазаревич,** академик Российской академии естественных наук, вице-президент Национальной академии ювенологии, академик Международной академии наук, доктор медицинских наук, профессор, директор Северо-Западного филиала Восточно-Европейского института психоанализа. Автор 323 опубликованных научных работ, в т.ч. 11 учебников, 14 учебных пособий, 8 монографий, 3-томного руководства «Биология. Полный курс», 2-томного «Универсальный атлас. Биология», русско-латинского атласа «Анатомия человека», руководства «Биология для поступающих в вузы. Интенсивный курс». **Крыжановский Валерий Анатольевич,** кандидат биологических наук, преподает в Московской медицинской академии им. И.М. Сеченова, автор 55 опубликованных научных работ, 3-томного руководства «Биология. Полный курс», 2-томного «Универсальный атлас. Биология», русско-латинского атласа «Анатомия человека», руководства «Биология для поступающих в вузы. Интенсивный курс» и двух учебных пособий.

Билич Г.Л., Крыжановский В.А.

Б61 Биология для поступающих в вузы / Г.Л. Билич, В.А. Крыжановский. — 3-е изд., испр. и доп. — М.: Издательство Оникс, 2008. — 1088 с.: ил.

ISBN 978-5-488-01754-2

В руководстве представлены современные данные о строении, функциях и развитии живых организмов, их многообразии, распространении на Земле, взаимоотношениях между собой и с внешней средой. Рассмотрены проблемы общей биологии (строение и функция эукариотических и прокариотических клеток, вирусов, тканей, генетика, эволюция, экология); функциональной анатомии человека; морфологии и систематики растений, а также грибов, лишайников и слизевиков; зоологии беспозвоночных и позвоночных животных.

Впервые обсуждаются вопросы единого государственного экзамена (ЕГЭ) и даются рекомендации по подготовке к нему.

Книга предназначена для учащихся школ и абитуриентов, поступающих в вузы по направлениям и специальностям в области медицины, биологии, экологии, ветеринарии, агрономии, зоотехники, педагогики, а также для школьных учителей. Ее с успехом могут использовать и студенты.

УДК 57(075.3)
ББК 28я729

ISBN 978-5-488-01754-2

© Билич Г.Л., Крыжановский В.А., 2008
© ООО «Издательство Оникс», 2008

ВВЕДЕНИЕ

Школьная программа и, соответственно, школьные учебники отстают от стремительно развивающейся биологии. Однако требования к абитуриентам неуклонно растут, и ученик, особенно пытливый и талантливый, нуждается в дополнительной литературе, которая соответствовала бы современному состоянию науки.

Биология – один из основных общеобразовательных предметов, который абитуриенты России сдают на вступительных экзаменах в вузы медицинского, биологического, сельскохозяйственного, ветеринарного, спортивного, педагогического профилей. Прием в вузы России осуществляется на конкурсной основе по результатам вступительных испытаний. Закон Российской Федерации «Об образовании» гарантирует равные права всех граждан на образование. Для реального осуществления этих прав все абитуриенты должны иметь адекватные учебные пособия. Однако требования к абитуриентам стремительно возрастают, а положение о том, что вступительные испытания при приеме на первый курс проводятся на основе примерных программ, разработанных Минобразования, да и сами эти программы дают возможность очень широкого варьирования требований и вопросов – от самых примитивных до самых сложных, последнее встречается чаще всего. И это хорошо, т. к. позволяет отобрать наиболее подготовленных абитуриентов. Но именно это предъявляет все более высокие требования к качеству пособий для поступающих: соответствие утвержденным программам на основе обязательного минимума содержания среднего (полного) общего образования; современный подход; использование последних достижений науки, краткость изложения; полный охват материала при минимальном объеме; доступность.

Сегодня положение российских абитуриентов существенно изменилось в связи с введением единого госэкзамена (ЕГЭ). И это повышает требования к пособию для поступающих. Оно должно быть приемлемым для тех, кто сдает ЕГЭ и для тех, кто сдает вступительные экзамены. Пока такая литература отсутствует. Авторы имеют многолетний успешный опыт подготовки абитуриентов, в связи с этим пытались создать пособие по биологии для всех поступающих в вузы (на основе ЕГЭ и на основе конкурсных вступительных экзаменов), которое было бы востребовано большинством абитуриентов и соответствовало бы самым высоким требованиям, предъявляемым на вступительных экзаменах в ведущие российские и зарубежные вузы. Концепция пособия – комплексное изучение структуры и функции на различных иерархических уровнях живого. Для облегчения усвоения материала приведены 46 высокоинформативных таблиц, 400 рисунков и схем.

Авторы

СВОЙСТВА ЖИВОГО

Биология (*греч.* bios – жизнь, logos – наука) – это наука, которая изучает живые организмы на всех иерархических уровнях. Живые организмы характеризуются рядом особенностей, каждая из которых является принципиальной и необходимой для жизни. Основными из них являются следующие.

Обмен веществ (метаболизм) представляет собой совокупность последовательных химических процессов поступления веществ в организм, их превращения, использования, накопления и удаление продуктов распада. Метаболизм включает два непрерывно протекающих процесса: анаболизм и катаболизм.

Анаболизм (греч. anabole – подъем) – это комплекс биохимических процессов поступления веществ в клетку и их усвоения. При этом из поступивших веществ создаются необходимые клетке соединения, которые специфичны и для данного вида, и для конкретной особи (белки, полисахариды, жиры, нуклеиновые кислоты). С анаболизмом связана *ассимиляция* (лат. assimilatio – уподобление, отождествление), включающая внеклеточные процессы отложения запасных веществ. Все это осуществляется в результате *питания*, которое может быть автотрофным или гетеротрофным. При *автотрофном* питании организм синтезирует органические вещества из неорганических, при этом энергия запасается в виде химических связей. Известны два типа автотрофного питания: фотосинтез и хемосинтез. При фотосинтезе органические соединения образуются за счет энергии света, при хемосинтезе – за счет энергии химических реакций неорганических веществ. Наиболее широко распространен фотосинтез – к нему способны все растения и некоторые прокариоты. При *гетеротрофном* питании организм получает уже готовые органические соединения. Однако в первоначальном виде они обычно не используются, а расщепляются до мономеров, из которых затем синтезируются специфические для организма вещества.

Катаболизм (греч. catabole – сбрасывание вниз, разрушение) – это биохимические процессы, которые осуществляют распад энергонасыщенных соединений, полученных ранее путем питания. В результате катаболизма выделяется энергия, которая запасается в молекулах АТР и затем используется для жизнедеятельности клетки.

Катаболизм охватывает энергетические процессы, связанные с расщеплением ранее накопленных веществ и происходящие на уровне отдельной клетки. Совокупность процессов распада, проходящих на уровне всего организма, называется *диссимиляцией*.

Не следует путать метаболизм, происходящий в живых системах, с обменом в неживой природе. В ходе органического метаболизма

происходят глубокие химические преобразования вовлекаемых соединений. Например, сложные органические вещества, поступившие в клетку, расщепляются до углекислого газа и воды. В неживой природе обычно такого не происходит. Например, кристаллы, вырастающие в насыщенном растворе соли, образуются путем ассоциации ранее диссоциированных ионов; вода, которая испаряется с поверхности озера или моря, затем конденсируется в пар и выпадает дождем в другом месте, имеет неизмененное химическое строение.

Выделение, или экскреция, представляет собой удаление из организма продуктов обмена веществ. Отходы (шлаки) образуются в результате расщепления любого пищевого субстрата. Для организма они оказываются ненужными или даже вредными, поэтому подлежат удалению. Иногда удаление вредных веществ затруднено. Например, растения не всегда могут удалять вещества, поэтому они откладываются внутри организма, но в безопасной форме (различного рода вместилища).

Подвижность является неотъемлемым свойством живого. Подвижность животных хорошо заметна, у других организмов движение выражено в меньшей степени, но имеется всегда. Растения постоянно растут, изменяется положение листьев в зависимости от освещения, по той же причине меняется изгиб побега. Внутри клетки постоянно происходит движение цитоплазмы и веществ в ней. Молекулы, входящие в состав клеточных мембран, обладают высокой подвижностью.

Раздражимость – это свойство живых организмов или отдельных клеток реагировать на изменение среды (внешней и внутренней). Это свойство позволяет организму оптимально перестраивать свою жизнедеятельность в соответствии с возникшими условиями. Клетка способна воспринимать различные физические и химические сигналы, переводя их в электрический импульс. Интенсивность действия воспринимаемого клеткой сигнала называется порогом.

Размножение – это воспроизведение себе подобных организмов, что обеспечивает непрерывность и преемственность жизни в ее видовой специфичности. Известны два основных типа размножения: половое и бесполое. В *половом* размножении участвуют два партнера разного пола, при этом происходит слияние двух половых клеток (гамет) с гаплоидным набором хромосом – оплодотворение, с образованием диплоидной зиготы. *Бесполое* размножение происходит с участием одного родительского организма.

Рост – это увеличение массы и объема организма за счет веществ, поступивших в процессе питания. Рост организмов отличается от роста кристаллов или иных неорганических объектов тем, что у них процессы идут внутри организма посредством построения новых клеточных и внеклеточных структур.

Развитие представляет собой направленный необратимый процесс качественных изменений организма. При этом может происходить как его усложнение, так и упрощение. Например, у родившегося детеныша млекопитающего по мере развития происходит усложнение большинства систем организма. Но после определенного периода начинается обратный процесс, например, постепенно уменьшается количество лимфоидной ткани иммунной системы, ослабляется половая функция и др. Известны случаи неотении – размножения личиночных форм (например, у личинки амбистомы – аксолотля).

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

Осуществление биологических функций возможно на разных иерархических уровнях. Рассмотрим их по мере увеличения сложности организации.

Молекулярный (молекулярно-генетический) уровень является начальным. Его изучает молекулярная биология. Существуют четыре класса соединений, которые выполняют основные биологические функции, поэтому их называют биологическими молекулами. Это белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды и липиды. Они обязательно присутствуют в любой клетке. Исключением являются неклеточные организмы – вирусы, которые состоят лишь из белков и нуклеиновой кислоты. Каждый из этих классов веществ выполняет специфические функции и не может быть заменен другим соединением. Например, нуклеиновые кислоты осуществляют хранение и реализацию наследственной информации. Белки управляют всеми биохимическими реакциями в клетке. Липиды формируют основу биологических мембран и т. д. Несмотря на разнообразие организмов, общий план строения главных биомолекул у них удивительно близок. Все белки образованы из 20 различных аминокислот, нуклеиновые кислоты состоят из нуклеотидов, одинаковых для всех организмов.

Более низкий уровень организации живого невозможен, поскольку рассматриваемые структуры будут одинаковыми как в живой материи, так и в неживой. Неорганические вещества, химические элементы и образующие их элементарные частицы, которые входят в состав организмов, ничем не отличаются от таковых в неживой природе. Например, электроны, протоны не имеют никаких особенностей. Вода в организмах химически идентична воде Мирового океана или водяного пара атмосферы.

Субклеточный уровень более высокий. Он охватывает процессы, происходящие в живой клетке. Биомолекулы могут самостоятельно выполнять свои функции (например, белки-ферменты) или ассоциироваться в субклеточные структуры – органеллы (мембранные и немембранные) и участвовать в их деятельности.

Клеточный уровень представляет собой самостоятельную живую систему – клетку. Каждой клетке присущи все свойства живого (обмен веществ, раздражимость, выделение и др.). Для одноклеточных форм жизни клеточный уровень организации тождествен организменному. У многоклеточных организмов тело состоит из множества клеток, поэтому у них между клеточным и организменным уровнями имеется несколько промежуточных уровней.

Тканевый уровень рассматривает клеточные ансамбли – ткани, которые имеются у большинства многоклеточных организмов. Колониальные одноклеточные и нитчатые организмы не могут считаться истинно многоклеточными, поскольку состоят из одинаковых клеток. Настоящие ткани имеются у организмов, чье тело образовано несколькими слоями клеток, ориентированных трехмерно. В этих случаях клетки специализируются для выполнения определенных функций, достигая при этом гораздо более высокой эффективности по сравнению с одноклеточными формами. Однако при этом клетки становятся зависимыми от деятельности других клеток. В частности, мышечные клетки способны эффективно сокращаться, но питательные вещества им должны доставлять другие ткани, например, кровь.

Органный уровень охватывает различные органы, которые образуются из тканей. Несмотря на то что каждый орган состоит из нескольких тканей, обычно только одна из них является рабочей, тогда как остальные выполняют вспомогательную функцию. Например, в сердце рабочей тканью является мышечная, соединительная ткань образует строму, а кровь снабжает кардиомиоциты необходимыми веществами и удаляет продукты жизнедеятельности, эпителиальная ткань (эндотелий) выстилает изнутри камеры сердца, нервная – передает органу импульсы от нервных центров.

Системный уровень рассматривает системы органов, которые образуют органы, выполняющие сообща какую-то большую функцию. При этом происхождение, строение и частные функции органов системы могут быть различными. Например, зубы, язык, желудок и печень входят в состав пищеварительной системы, но строение и функции этих органов разные. Однако все они, а также другие органы пищеварительной системы обеспечивают поступление в организм нужных веществ и удаление из него шлаков.

Совокупность систем образует многоклеточный *организм*.

Популяционный уровень, так же как и все последующие, является надорганизменным, поскольку охватывает не одну особь, а группу. Только популяция способна обеспечить размножение особей и преемственность видовых особенностей.

Видовой уровень охватывает все популяции того или иного вида, которые заселяют всю территорию ареала.

Биоценотический уровень рассматривает взаимоотношения между организмами, которые обитают на одной территории.

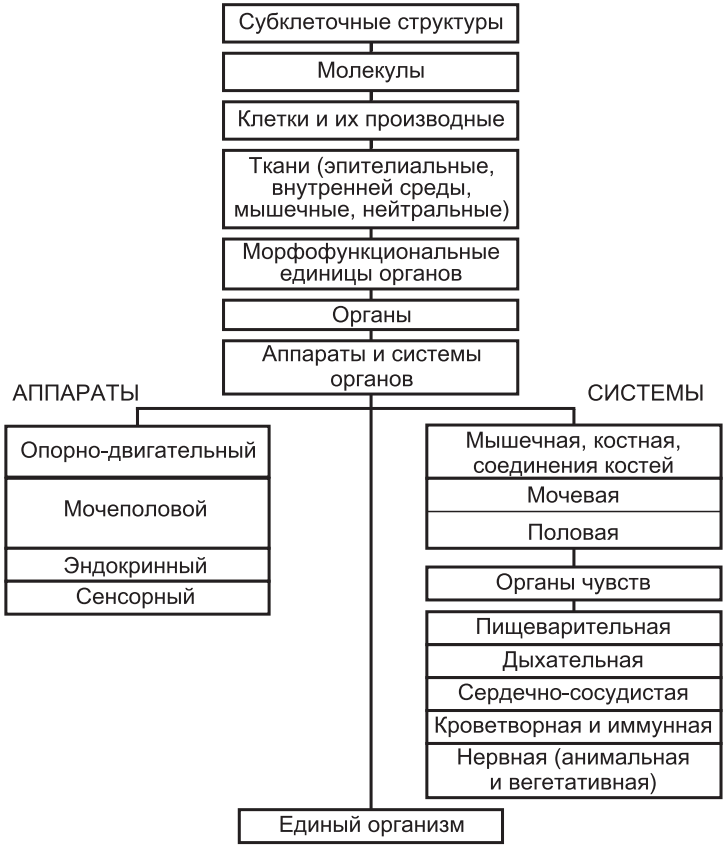
Биосферный уровень является самым крупным. Он включает в себя совокупность отношений между всеми организмами, обитающими на Земле. Биоценозы отличаются друг от друга, например, сообщество пустыни не похоже на лесной биоценоз. Однако любой биоценоз постепенно переходит в другой, поэтому сообщества неминуемо подвергаются взаимному воздействию.

КЛЕТКА

Организм целостен, но организован, как и многие сложные системы, по иерархическому принципу (табл. 1). Изучение каждого из уровней организации живого требует своих подходов

Таблица 1

Иерархические уровни строения организма



и методов. ***Первые уровни организации живого – молекулярный, субклеточный и клеточный – изучает ветвь биологических наук, именуемая цитологией.***

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ

Развитие цитологии связано с созданием и усовершенствованием оптических устройств, позволяющих рассмотреть и изучить клетки. В 1609 – 1610 гг. **Галилео Галилей** сконструировал первый микроскоп, однако лишь в 1624 г. он его усовершенствовал так, что им можно было пользоваться. Этот микроскоп увеличивал в 35 – 40 раз. Через год **И. Фабер** дал прибору название «микроскоп». В 1665 г. **Роберт Гук** впервые увидел в пробке ячейки, которым дал название «cell» – «клетка». Благодаря усовершенствованию микроскопа **Антоном ван Левенгуком** появилась возможность изучать клетки и детальное строение органов и тканей. В 1696 г. была опубликована его книга «Тайны природы, открытые с помощью совершеннейших микроскопов». Левенгук впервые рассмотрел и описал эритроциты, сперматозоиды, открыл дотоле неведомый и таинственный мир микроорганизмов, которые он назвал инфузориями. Левенгук по праву считается основоположником научной микроскопии. Ян Пуркинье впервые употребил термин «протоплазма». **Р. Браун** описал ядро как постоянную структуру и предложил термин «nucleus» – «ядро». В 1838 г. **М. Шлейден** создал теорию цитогенеза (клеткообразования). Его основная заслуга – постановка вопроса о возникновении клеток в организме. Основываясь на работах Шлейдена, **Теодор Шванн** создал клеточную теорию. В 1839 г. была опубликована его бессмертная книга «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений».

Основными исходными положениями **клеточной теории** были следующие: 1) *все ткани состоят из клеток;* 2) *клетки растений и животных имеют общие принципы строения, так как возникают одинаковыми путями;* 3) *каждая отдельная клетка самостоятельна, а деятельность организма представляет собой сумму жизнедеятельности отдельных клеток.*

Большое влияние на дальнейшее развитие клеточной теории оказал **Рудольф Вирхов**. Он не только свел воедино все многочисленные разрозненные факты, но и убедительно показал, что клетка является постоянной структурой и возникает только путем размножения себе подобных – «каждая клетка из клетки» («omnia cellula e cellulae»).

Клетка является элементарной единицей всего живого, потому что ей присущи все свойства живых организмов: высокоупорядоченное строение, получение энергии извне и ее использование

Таблица 2

Система живой природы

Надцарства	Царства		Отделы, типы	Классы
Неклеточные	Вирусы			
Прокариоты			Бактерии	
			Сине-зеленые водоросли	
Эукариоты	Растения	Низшие растения (водоросли)	Пирофитовые водоросли	
			Золотистые водоросли	Хризоподовые, хризомонадовые, хризокапсовые, хризосферовые, хризотриховые
			Диатомовые водоросли	Центрические диатомеи, пеннатные диатомеи
			Бурые водоросли	Фэозооспоровые, циклоспоровые
			Красные водоросли	Бангиевые, флоридеевые
			Желто-зеленые водоросли	Ксантоподовые, ксантомонадовые, ксантокапсовые, ксантококковые, ксантотриховые, ксантосифоновые
			Зеленые водоросли	Вольвоксовые, протококковые, улотриксовые, сифоновые, конъюгаты (сцеплянки)
			Харовые водоросли	Харовые
		Высшие растения	Мохообразные	Печеночники, листостебельные
			Папоротникообразные	Папоротниковидные, плауновидные, хвощевидные (членистые)
			Голосеменные	Саговниковые, гнетовые, гинкговые, хвойные
			Покрытосеменные	Двудольные, однодольные
	Слизевики			
	Грибы		Аскомикота	
			Базидиомикота	
			Несовершенные грибы (сборная группа)	
	Животные	Простейшие	Саркомастигофоры	Саркодовые, жгутиковые
			Споровики	Грегарины, кокцидиеобразные

			Книдоспоридии	
			Микроспоридии	
			Инфузории	Ресничные инфузории, сосущие инфузории
		Фагоцителлозои	Пластинчатые	
		Паразои	Губки	Известковые губки, стеклянные губки, обыкновенные губки
		Эуметазои	Кишечнополостные	Гидрозои, сцифоидные медузы, коралловые полипы
			Гребневики	Гребневики
			Плоские черви	Ресничные черви (турбеллярии), сосальщики, моногенеи, ленточные черви, цестодообразные
			Немертины	Немертины
			Круглые черви	Брюхоресничные черви, нематоды, киноринхи, волосатики, коловратки
			Скребни	Скребни
			Кольчатые черви	Многощетинковые, малощетинковые, пиявки
			Членистоногие	Ракообразные, многоножки, насекомые, мечехвосты, паукообразные
			Моллюски	Панцирные (хитоны), беспанцирные, моноплакофоры, брюхоногие, двустворчатые, лопатоногие, головоногие
			Онихофоры	Первичнотрахейные
			Щупальцевые	Мшанки, плеченогие, форониды
			Иглокожие	Морские звезды, морские ежи, голотурии, офиуры, морские лилии
			Полухордовые	Кишечнодышащие, крыложаберные
			Погонофоры	Погонофоры
			Щетинкочелюстные	Щетинкочелюстные
			Хордовые	Аппендикулярии, асцидии, сальпы, головохордовые (ланцетник), круглоротые, хрящевые рыбы, костные рыбы, земноводные, рептилии, птицы, млекопитающие

для выполнения работы и поддержания упорядоченности (преодоление энтропии), обмен веществ, активная реакция на раздражения, рост, развитие, размножение, удвоение и передача биологической информации потомкам, регенерация, адаптация к окружающей среде.

Клеточная теория в современной интерпретации включает следующие главные положения: 1) *клетка является универсальной элементарной единицей живого;* 2) *клетки всех организмов принципиально сходны по своему строению, функции и химическому составу;* 3) *клетки размножаются только путем деления исходной клетки;* 4) *клетки хранят, перерабатывают и реализуют генетическую информацию;* 5) *многоклеточные организмы являются сложными клеточными ансамблями, образующими целостные системы;* 6) *именно благодаря деятельности клеток в сложных организмах осуществляются рост, развитие, обмен веществ и энергии.*

Современная систематика живых организмов представлена в табл. 2.

ПРОКАРИОТИЧЕСКИЕ И ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ

В настоящее время различают **прокариотические** и **эукариотические организмы**. К первым принадлежат сине-зеленые водоросли, актиномицеты, бактерии, спирохеты, микоплазмы, риккетсии и хламидии, ко вторым – большинство водорослей, грибы и лишайники, растения и животные. В отличие от прокариотической, эукариотическая клетка имеет ядро, ограниченное оболочкой из двух мембран, и большое количество мембранных органелл (табл. 3).

Химическая организация клетки. Из всех элементов периодической системы Д.И. Менделеева в организме человека обнаружено 86 постоянно присутствующих, из них 25 необходимы для нормальной жизнедеятельности, 18 из которых абсолютно, а 7 полезны. Профессор В.Р. Вильямс назвал их элементами жизни.

В состав веществ, участвующих в реакциях, связанных с жизнедеятельностью клетки, входят почти все известные химические элементы, причем на долю четырех из них приходится около 98% массы клетки. Это *кислород* (65 – 75%), *углерод* (15 – 18%), *водород* (8 – 10%) и *азот* (1,5 – 3,0%). Остальные элементы подразделяются на две группы: *макроэлементы* (около 1,9%) и *микроэлементы* (около 0,1%). К **макроэлементам** относятся *сера, фосфор, хлор, калий, натрий, магний, кальций* и *железо*, к **микроэлементам** –

Таблица 3

Характерные признаки прокариотических и эукариотических клеток

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Клеточная организация	В основном одноклеточные организмы	В основном многоклеточные организмы с выраженной дифференцировкой клеток и тканей
Размеры клеток	1 – 10 мкм	10 – 100 мкм
Энергетический обмен	Аэробный или анаэробный	Аэробный
Органеллы	Отсутствуют или весьма малочисленные	Многочисленные
Синтез РНК и белка	В цитоплазме	Разделен: синтез и процессинг РНК – в ядре, синтез белка – в цитоплазме
Плазматическая мембрана	Имеется	Имеется
Ядерная оболочка	Отсутствует	Имеется
Хромосомы	Одиночные оголенные структуры, состоящие только из ДНК кольцевой формы	Несколько структур, состоящих из ДНК и белка
Митохондрии	Отсутствуют	Имеются
Цитоплазматическая сеть	Отсутствует	Имеется
Аппарат Гольджи	Отсутствует	Имеется
Рибосомы	Имеются – 70 S	Имеются – 80 S (в цитоплазме), 70 S (в органеллах)
Клеточная стойка	Имеется, состоит из аминосахаров и мурамовой кислоты	Отсутствует у животных клеток, у растительных клеток состоит главным образом из целлюлозы
Капсула	Если имеется, то состоит из мукополисахаридов	Отсутствует
Вакуоли	Отсутствуют	Имеются (особенно у растительных клеток)
Лизосомы	Отсутствуют	Имеются
Фотосинтетический аппарат	Мембраны с хлорофиллом и фикоцианином у сине-зеленых водорослей и с бактериохлорофиллом у некоторых бактерий	Хлоропласты, содержащие хлорофиллы А и В, собранные в стопки (у растений)
Жгутики	Имеются у некоторых видов, но лишены структуры (9 + 2)	Имеются у некоторых видов и обладают структурой (9 + 2)
Ядрышко	Отсутствует	Имеется
Цитоскелет	Отсутствует	Имеется
Амебоидное движение	Отсутствует	Имеется
Ток цитоплазмы	Отсутствует	Самостоятельный
Эндоцитоз, экзоцитоз	Отсутствуют	Имеются
Внутриклеточное пищеварение	Отсутствует	Имеется
Деление клеток	Бинарное	Митоз (у половых клеток – мейоз)

цинк, медь, йод, фтор, марганец, селен, кобальт, молибден, стронций, никель, хром, ванадий и др. Несмотря на очень малое содержание, микроэлементы играют важную роль. Они влияют на обмен веществ. Без них невозможна нормальная жизнедеятельность каждой клетки в отдельности и организма как целого.

Клетка состоит из неорганических и органических веществ. Среди неорганических преобладает *вода*, ее относительное количество составляет от 70 до 80%. Вода – универсальный растворитель, в ней происходят все биохимические реакции в клетке, при участии воды осуществляется ее теплорегуляция. Вещества, растворяющиеся в воде (соли, основания, кислоты, белки, углеводы, спирты и др.), называются *гидрофильными*. *Гидрофобные* вещества (жиры и жироподобные) не растворяются в воде. Есть органические вещества с вытянутыми молекулами, у которых один конец гидрофилен, а другой гидрофобен; их называют *амфипатическими*. Примером амфипатических веществ могут служить фосфолипиды, участвующие в образовании биологических мембран.

Неорганические вещества (соли, кислоты, основания, положительные и отрицательные ионы) составляют от 1,0 до 1,5% массы клетки. Среди органических веществ преобладают белки (10 – 20%), жиры, или липиды (1 – 5%), углеводы (0,2 – 2,0%), нуклеиновые кислоты (1 – 2%). Содержание низкомолекулярных веществ в клетке не превышает 0,5%.

Молекула **белка** является полимером, который состоит из большого количества повторяющихся единиц (мономеров). Мономеры белка – аминокислоты (их 20) одновременно обладают двумя активными атомными группами: аминогруппой (она сообщает молекуле аминокислоты свойства основания) и карбоксильной группой (она сообщает молекуле свойства кислоты) (рис. 1). Аминокислоты соединены между собой пептидными связями, образуя полипептидную цепь (первичную структуру белка) (рис. 2). Она закручивается в спираль, представляющую, в свою очередь, вторичную структуру белка. Благодаря определенной пространственной ориентации полипептидной цепи возникает третичная структура белка, которая определяет специфичность и биологическую активность молекулы белка. Несколько третичных структур, объединяясь между собой, образуют четвертичную структуру.

Белки выполняют важнейшие функции. Ферменты – биологические катализаторы, увеличивающие скорость химических

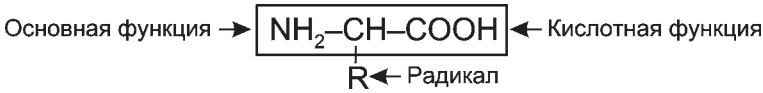


Рис. 1. *Общая схема аминокислоты:*
R – радикал, по которому аминокислоты различаются между собой; в рамке – общая часть для всех аминокислот

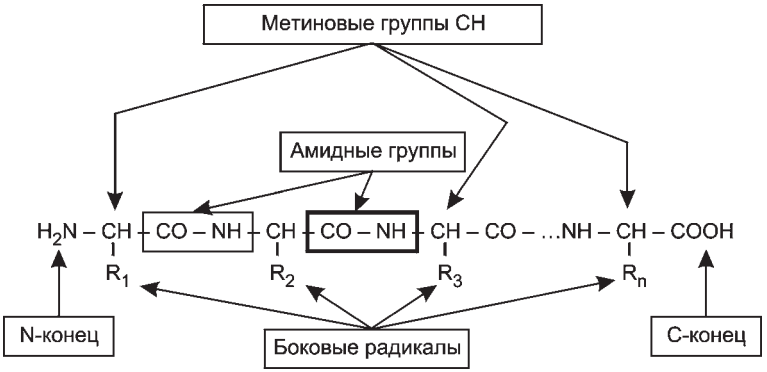


Рис. 2. *Фрагмент полипептида*

реакций в клетке в сотни тысяч – миллионы раз, являются белками. Белки, входя в состав всех клеточных структур, выполняют пластическую (строительную) функцию. Они образуют клеточный скелет. Движения клеток также осуществляют специальные белки (актин, миозин, динеин). Белки обеспечивают транспорт веществ в клетку, из клетки и внутри клетки. Антитела, которые наряду с регуляторными выполняют и защитные функции, также являются белками. И наконец, белки являются одним из источников энергии.

Углеводы подразделяются на моносахариды и полисахариды. Полисахариды, подобно белкам, построены из мономеров – моносахаридов. Среди моносахаридов в клетке наиболее важны глюкоза (содержит шесть атомов углерода) и пентоза (пять атомов углерода). Пентозы входят в состав нуклеиновых кислот. Моносахариды хорошо растворяются в воде, полисахариды – плохо. В животных клетках полисахариды представлены гликогеном, в растительных – в основном растворимым крахмалом и нерастворимыми целлюлозой, гемицеллюлозой, пектином и др. Углеводы являются источником энергии. Сложные углеводы, соединенные с белками (гликопротеины) и (или) жирами (гликолипиды), участвуют в образовании клеточных поверхностей и взаимодействиях клеток.

К **липидам** относятся жиры и жироподобные вещества. Молекулы жиров построены из глицерина и жирных кислот (рис. 3). К жироподобным веществам относятся холестерин, некоторые гормоны, лецитин. Липиды, являющиеся основным компонентом клеточных мембран, выполняют тем самым строительную функцию. Они являются важнейшим источником энергии. Так, если при полном окислении 1 г белка или углеводов освобождается 17,6 кДж энергии, то при полном окислении 1 г жира – 38,9 кДж.

Нуклеиновые кислоты являются полимерными молекулами, образованными мономерами – нуклеотидами, каждый из которых

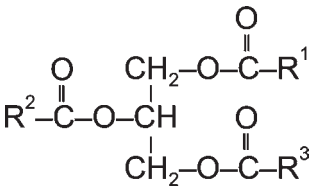


Рис. 3. *Общая формула триацилглицерина (жира или масла), где R^1, R^2, R^3 – остатки жирных кислот*

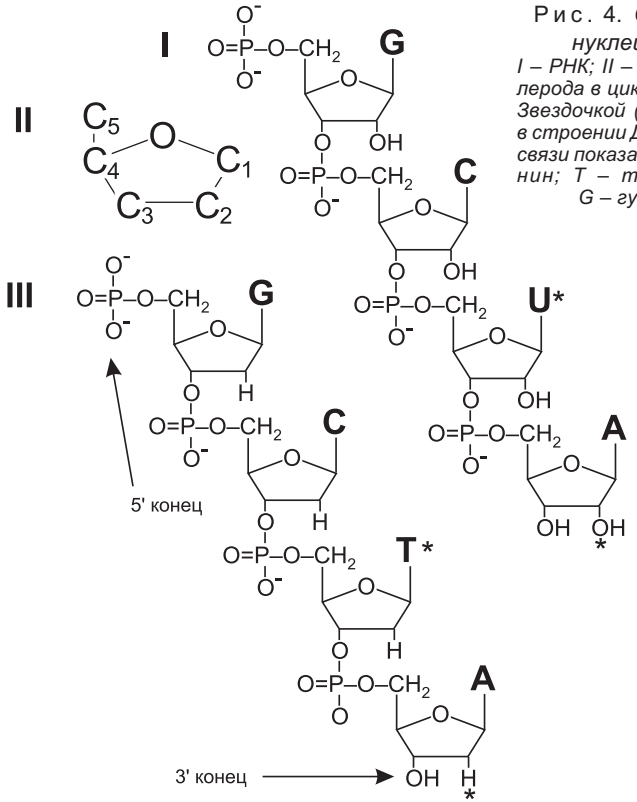


Рис. 4. *Строение молекул нуклеиновых кислот: I – РНК; II – нумерация атомов углерода в цикле пентозы; III – ДНК. Звездочкой (*) отмечены различия в строении ДНК и РНК. Валентные связи показаны упрощенно: А – аденин; Т – тимин; С – цитозин; G – гуанин; U – урацил*

состоит из пуринового или пиримидинового основания, сахара пентозы и остатка фосфорной кислоты. Во всех клетках существует два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК), которые отличаются по составу оснований и сахаров (рис. 4, табл. 4).

Молекула **РНК** образована одной полинуклеотидной цепью (рис. 5).

Молекула **ДНК** состоит из двух разнонаправленных полинуклеотидных цепей, закрученных одна вокруг другой в виде двойной спирали. Каждый нуклеотид состоит из азотистого основания,

Таблица 4

Состав нуклеиновых кислот

Кислота	Сахар	Азотистые основания	
		пуриновые	пиримидиновые
РНК	Рибоза	Аденин (A)	Цитозин (C)
		Гуанин (G)	Урацил (U)
ДНК	Дезоксирибоза	Аденин (A)	Цитозин (C)
		Гуанин (G)	Тимин (T)

сахара и остатка фосфорной кислоты. При этом основания расположены внутри двойной спирали, а сахаро-фосфатный скелет – снаружи. Азотистые основания обеих цепей соединены между собой комплементарно водородными связями, при этом **аденин соединяется только с тимином, а цитозин с гуанином**. В зависимости от номера атома по отношению к связи с основанием концы цепи обозначают как 5′ и 3′ (см. рис. 4 и 5).

Все биохимические реакции в клетке строго структурированы и осуществляются при участии высокоспецифических биокатализаторов – **ферментов**, или **энзимов** (*греч.* en – в, zyme – брожение, закваска), – белков, которые, соединяясь с биологическими молекулами – субстратами, снижают энергию активации, необходимую для осуществления той или иной реакции (энергия активации – это минимальное количество энергии, необходимое молекуле для вступления в химическую реакцию). Ферменты ускоряют реакцию на 10 порядков (в 10^{10} раз).

Названия всех ферментов складываются из двух частей. Первая содержит указание либо на субстрат, либо на действие, либо на то и другое. Вторая часть – окончание, оно всегда представлено буквами «аза». Так, название фермента «сукцинатдегидрогеназа» означает, что он воздействует на соединения янтарной кислоты («сукцинат-»), отнимая от них водород («-дегидроген-»).

По общему типу воздействия ферменты подразделяются на шесть классов. *Оксиредуктазы* катализируют окислительно-восстановительные реакции, *трансферазы* участвуют в переносе

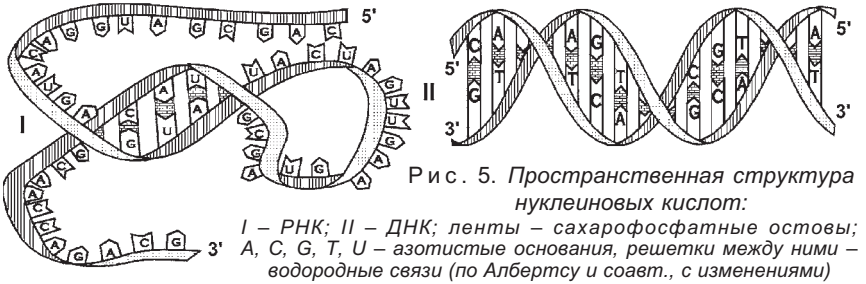


Рис. 5. *Пространственная структура нуклеиновых кислот:*
I – РНК; II – ДНК; ленты – сахарофосфатные остовы; A, C, G, T, U – азотистые основания, решетки между ними – водородные связи (по Албертсу и соавт., с изменениями)

функциональных групп, *гидролазы* обеспечивают реакции гидролиза, *лиазы* – присоединение групп по двойным связям, *изомеразы* осуществляют перевод соединений в другую изомерную форму, а *лигазы* (не путать с лиазами!) связывают молекулярные группировки в цепи.

Основа любого фермента – белок. Вместе с тем есть ферменты, которые не обладают каталитической активностью, пока к белковой основе (*апоферменту*) не присоединится более простая по строению небелковая группировка – *кофермент*. Иногда коферменты имеют собственные названия, иногда их обозначают буквами. Нередко в состав коферментов входят вещества, называемые витаминами. Многие витамины не синтезируются в организме и должны поэтому поступать с пищей. При их недостатке возникают заболевания (авитаминозы), симптомы которых, по сути дела, это проявления недостаточной активности соответствующих ферментов.

Некоторые коферменты играют ключевую роль во многих важнейших биохимических реакциях. В качестве примера можно привести кофермент А (КоА), который обеспечивает перенос группировок уксусной кислоты. Кофермент никотинамидадениндинуклеотид (сокращенно – NAD) обеспечивает перенос ионов водорода в окислительно-восстановительных реакциях; таковы же и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (NADP), флавинадениндинуклеотид (FAD) и ряд других. Кстати, никотинамид – один из витаминов.

СТРОЕНИЕ ЖИВОТНОЙ КЛЕТКИ

Клетка является основной структурной и функциональной единицей живых организмов, осуществляющей рост, развитие, обмен веществ и энергии, хранящей, перерабатывающей и реализующей генетическую информацию. Клетка представляет собой сложную систему биополимеров, отделенную от внешней среды плазматической мембраной (цитолеммой) и состоящую из ядра и цитоплазмы, в которой располагаются органеллы и включения.

Размеры клеток человека варьируют от нескольких микрометров (например, малые лимфоциты – около 7) до 200 мкм (яйцеклетка). Напомним, что один микрометр (мкм) = 10^{-6} м; 1 нанометр (нм) = 10^{-9} м; 1 ангстрем (Å) = 10^{-10} м. Форма клеток разнообразна. Они могут быть шаровидными, овоидными, веретенообразными, плоскими, кубическими, призматическими, полигональными, пирамидальными, звездчатыми, чешуйчатыми, отростчатыми, амебовидными и др.

Основными функциональными структурами клетки являются ее *поверхностный комплекс*, *цитоплазма* и *ядро*.

Поверхностный комплекс включает в себя *гликокаликс*, *плазматическую мембрану* (*цитолемму*) и *кортикальный слой цитоплазмы*. Нетрудно видеть, что резкого отграничения поверхностного комплекса от цитоплазмы нет.

В **цитоплазме** выделяют *гиалоплазму* (*матрикс*, *цитозоль*), *органеллы* и *включения*.

Основными структурными компонентами **ядра** являются *кариолемма* (*кариотека*), *нуклеоплазма* и *хромосомы*; петли некоторых хромосом могут переплетаться, и в этой области образуется *ядрышко*. Нередко к структурным элементам ядра относят хроматин. Однако, по определению, хроматин – это вещество хромосом.

Цитолемма, кариолемма и часть органелл образованы *биологическими мембранами*.

Основные структуры, образующие клетку, перечислены в табл. 5 и представлены на рис. 6.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ

Наиболее полно строение биологических мембран отражает жидкостно-мозаичная модель, первоначальный вариант которой был предложен в 1972 г. Г. Николсоном и С. Сингером. Мембрана состоит из двух слоев амфипатических молекул липидов (билипидный слой, или бислой). Каждая такая молекула имеет две части – головку и хвост. Гидрофобные хвосты обращены друг к другу. Головки, напротив, гидрофильны и направлены кнаружи и внутрь клетки. В билипидный слой погружены молекулы белка (рис. 7). Молекулы липидов способны быстро диффундировать в боковом направлении в пределах одного монослоя и крайне редко переходят из одного монослоя в другой.

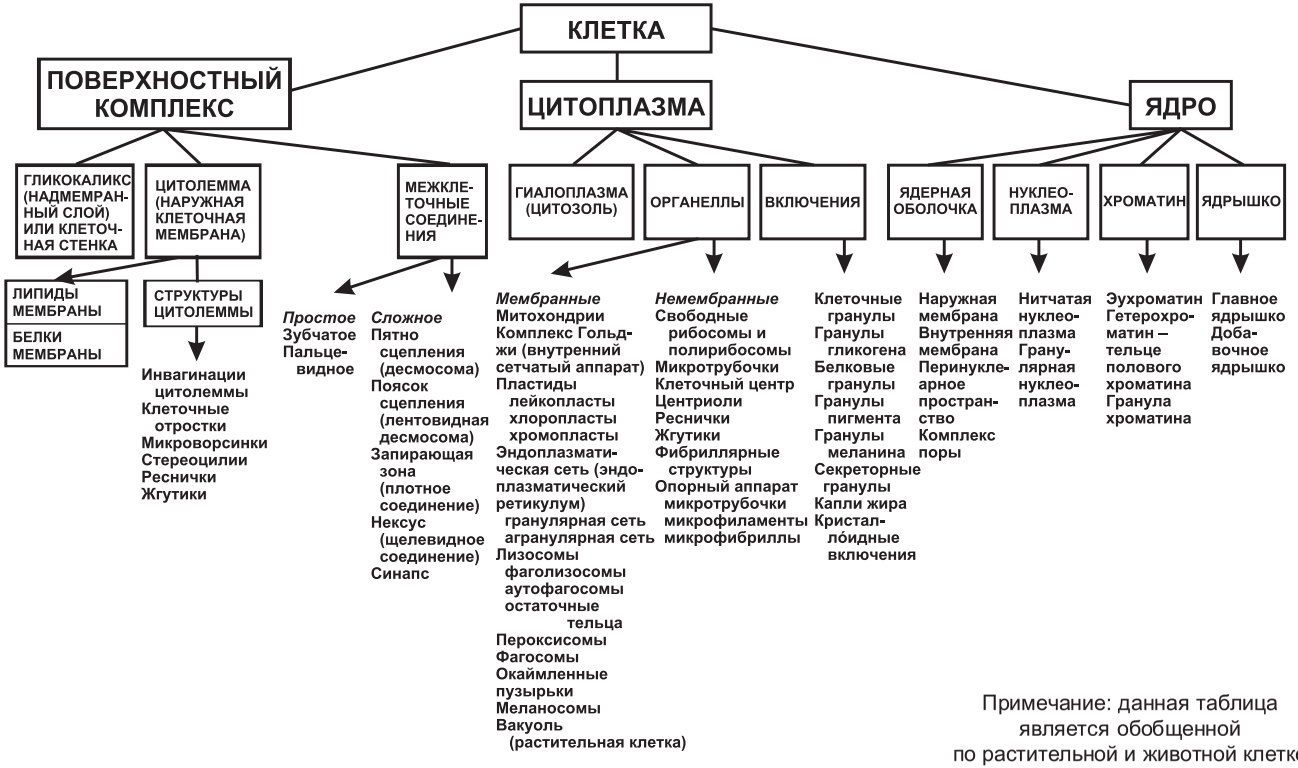
Билипидный слой ведет себя как жидкость, обладающая значительным поверхностным натяжением. Вследствие этого он образует замкнутые полости, которые не спадаются.

Некоторые белки проходят через всю толщу мембраны, так что один конец молекулы обращен в пространство по одну сторону мембраны, другой – по другую. Их называют *интегральными* (*трансмембранными*). Другие белки расположены так, что в околомембранное пространство обращен лишь один конец молекулы, второй же конец лежит во внутреннем или в наружном монослое мембраны. Такие белки называют *внутренними* или, соответственно, *внешними* (иногда те и другие называют полуинтегральными). Некоторые белки (обычно переносимые через мембрану и временно находящиеся в ней) могут лежать между фосфолипидными слоями.

Концы белковых молекул, обращенные в околомембранное пространство, могут связываться с различными веществами, находящимися в этом пространстве. Поэтому интегральные белки играют

Таблица 5

Структурные компоненты клетки



Примечание: данная таблица является обобщенной по растительной и животной клетке

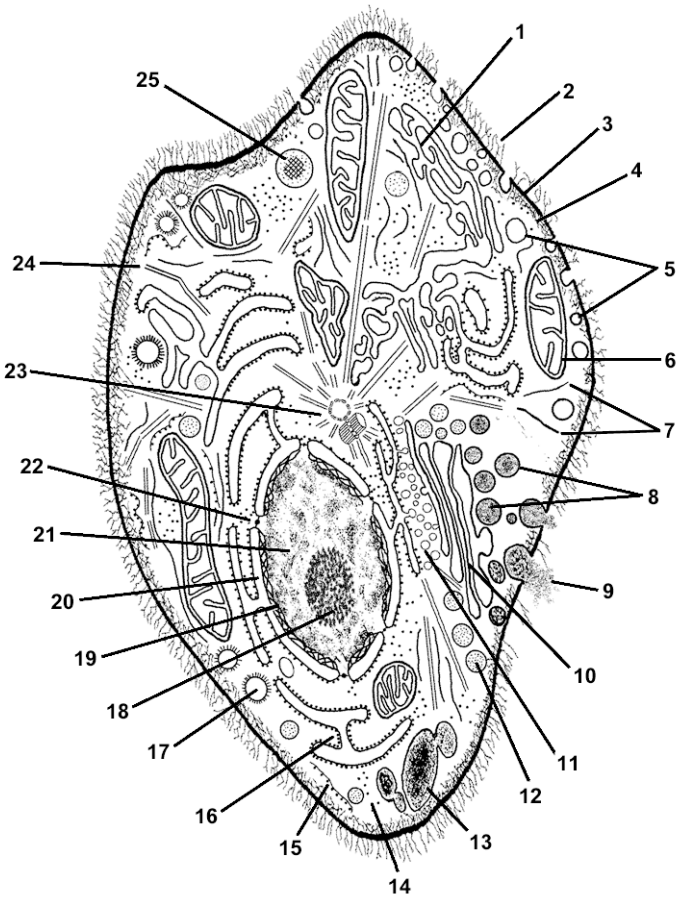


Рис. 6. *Основные структуры животной клетки:*
1 – агранулярная (гладкая) эндоплазматическая сеть; 2 – гликокаликс; 3 – цитолемма; 4 – кортикальный слой цитоплазмы; 2+3+4 = поверхностный комплекс клетки; 5 – пиноцитозные пузырьки; 6 – митохондрия; 7 – промежуточные филаменты; 8 – секреторные гранулы; 9 – выделение секрета; 10 – комплекс Гольджи; 11 – транспортные пузырьки; 12 – лизосомы; 13 – фагосома; 14 – свободные рибосомы; 15 – полирибосома; 16 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 17 – окаймленный пузырек; 18 – ядрышко; 19 – ядерная ламина; 20 – перинуклеарное пространство, ограниченное наружной и внутренней мембранами кариотеки; 21 – хроматин; 22 – поровый комплекс; 23 – клеточный центр; 24 – микротрубочка; 25 – пероксисома

большую роль в организации трансмембранных процессов. С полуинтегральными белками всегда связаны молекулы, осуществляющие восприятие сигналов из среды (молекулярные *рецепторы*) или передачу сигналов от мембраны в среду. Многие белки обладают ферментативными свойствами.

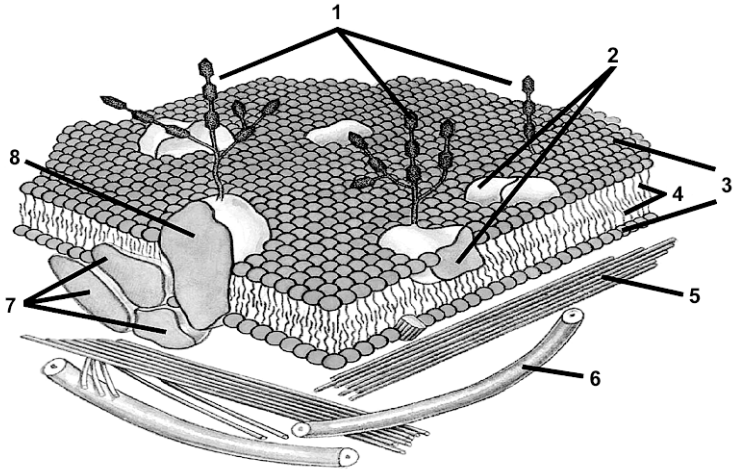


Рис. 7. *Поверхностный комплекс:*
1 – гликопротеины; 2 – периферические белки; 3 – гидрофильные головки фосфолипидов; 4 – гидрофобные хвосты фосфолипидов; 5 – микрофиламенты; 6 – микротрубочки; 7 – субмембранные белки; 8 – трансмембранный (интегральный) белок (по Хэму и Кормаку, с изменениями)

Бислой асимметричен: в каждом монослое располагаются различные липиды, гликолипиды обнаруживаются только в наружном монослое так, что их углеводные цепи направлены кнаружи. Молекулы холестерина в мембранах эукариот лежат во внутренней, обращенной к цитоплазме половине мембраны. Цитохромы располагаются в наружном монослое, а АТР-синтетазы – на внутренней стороне мембраны.

Подобно липидам, белки также способны к латеральной диффузии, однако скорость ее меньше, чем у липидных молекул. Переход из одного монослоя в другой практически невозможен.

Концентрация веществ, в частности ионов, по обе стороны мембраны не одинакова. Поэтому каждая сторона несет свой электрический заряд. Различия в концентрации ионов создают соответственно и разность электрических потенциалов.

Поверхностный комплекс (см. рис. 7) обеспечивает взаимодействие клетки с окружающей ее средой. В связи с этим он выполняет следующие основные функции: разграничительную (барьерную), транспортную, рецепторную (восприятие сигналов из внешней для клетки среды), а также функцию передачи информации, воспринятой рецепторами, глубоким структурам цитоплазмы.

Основой поверхностного комплекса является биологическая мембрана, называемая **наружной клеточной мембраной** (иначе – **цитолеммой)**. Ее толщина около 10 нм, так что в световом микроскопе она неразличима. О строении и роли биологических

мембран как таковых сказано ранее, цитолемма же обеспечивает, в первую очередь, разграничительную функцию по отношению к внешней для клетки среде. Естественно, она выполняет при этом и другие функции: транспортную и рецепторную (восприятия сигналов из внешней для клетки среды). Цитолемма, таким образом, обеспечивает поверхностные свойства клетки.

Белки осуществляют большую часть мембранных функций: многие из них являются рецепторами, другие – ферментами, третьи – переносчиками. Подобно липидам, белки также способны к латеральной диффузии, однако скорость ее меньшая, чем у липидных молекул. Переход молекул белка из одного монослоя в другой практически невозможен. Так как в каждом монослое содержатся свои белки, бислой асимметричен. Несколько белковых молекул могут образовать канал, через который проходят определенные ионы или молекулы.

Одной из важнейших функций плазматической мембраны является ***транспорт***. Напомним, что обращенные друг к другу «хвосты» липидов образуют гидрофобный слой, препятствующий проникновению полярных водорастворимых молекул. Как правило, внутренняя цитоплазматическая поверхность цитолеммы несет отрицательный заряд, что облегчает проникновение в клетку положительно заряженных ионов.

Малые (18 Да) незаряженные молекулы воды быстро диффундируют через мембраны, также быстро диффундируют малые полярные молекулы (например, мочевина, CO_2, глицерол), гидрофобные молекулы (O_2, N_2, бензол), крупные незаряженные полярные молекулы вообще не способны диффундировать (глюкоза, сахароза). В то же время через цитолемму указанные вещества диффундируют легко благодаря наличию в ней мембранных транспортных белков, специфических для каждого химического соединения.

Различают два типа транспорта: *пассивный* и *активный*. Первый не требует затрат энергии, второй – энергозависимый (рис. 8). **Пассивный транспорт** незаряженных молекул осуществляется по градиенту концентрации, транспорт заряженных молекул зависит от градиента концентрации H^+ и трансмембранной разности потенциалов, которые объединяются в *трансмембранный градиент* H^+, или *электрохимический протонный градиент*. Как правило, внутренняя цитоплазматическая поверхность мембраны несет отрицательный заряд, что облегчает проникновение в клетку положительно заряженных ионов.

Диффузия (*лат*. diffusio – распространение, растекание) – это переход ионов или молекул, вызванный их броуновским движением через мембраны из зоны, где эти вещества находятся в более высокой концентрации, в зону с более низкой концентрацией до тех

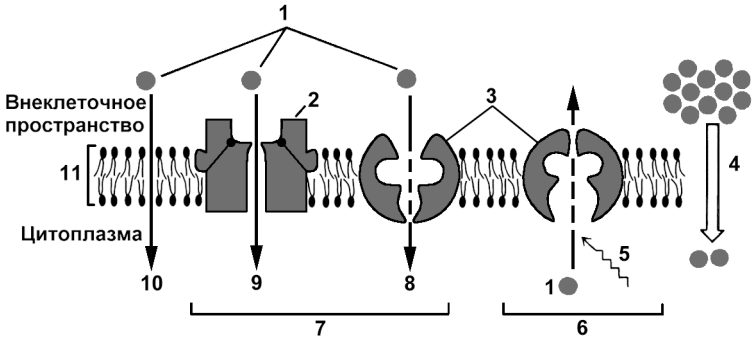


Рис. 8. *Схема пассивного транспорта по электрохимическому градиенту и активного транспорта против электрохимического градиента:*
1 – транспортируемая молекула; 2 – каналообразующий белок; 3 – белок-переносчик; 4 – электрохимический градиент; 5 – энергия; 6 – активный транспорт; 7 – пассивный транспорт (облегченная диффузия); 8 – диффузия, опосредуемая белком-переносчиком; 9 – диффузия через канал; 10 – простая диффузия; 11 – липидный бислой (по Албертсу и соавт.)

пор, пока концентрации по обе стороны мембраны выравняются. Диффузия может быть *нейтральной* (незаряженные вещества проходят между липидными молекулами или через белок, формирующий канал) или *облегченной* (специфические белки-переносчики связывают вещество и переносят его через мембрану). Облегченная диффузия протекает быстрее, чем нейтральная.

Вода поступает в клетку путем ***осмоса*** (*греч.* osmos – толчок, давление). В настоящее время математически доказывается наличие в цитолемме мельчайших вре́менных пор, возникающих по мере необходимости.

Активный транспорт осуществляют белки-переносчики, при этом расходуется энергия, получаемая вследствие гидролиза АТР или протонного потенциала. Активный транспорт происходит против градиента концентрации.

В транспортных процессах прокариотической клетки основную роль играет электрохимический протонный градиент, при этом перенос идет против градиента концентрации веществ. На цитолемме эукариотических клеток с помощью натриево-калиевого насоса поддерживается мембранный потенциал. Этот насос, функционирующий как антипорт, накачивающий против градиентов концентрации K^+ в клетку, а Na^+ во внеклеточную среду, является ферментом АТР-азой. При этом в АТР-азе происходят конформационные изменения, в результате которых Na^+ переносится через мембрану и выводится во внеклеточную среду, а K^+ переносится внутрь клетки.

АТР-аза осуществляет также активный транспорт аминокислот и сахаров. Аналогичный механизм присутствует в цитолемме

аэробных бактерий. Однако у них фермент вместо гидролиза АТР осуществляет его синтез из ADP и фосфата, используя протонный градиент. Таким же образом функционирует бактериородопсин. Иными словами, один и тот же фермент осуществляет и синтез и гидролиз АТР.

В связи с наличием суммарного отрицательного заряда в цитоплазме прокариотической клетки ряд незаряженных молекул переносится по принципу симпорта с H^+, источником энергии является трансмембранный электрохимический градиент H^+ (например, глицин, галактоза, глюкоза), отрицательно заряженные вещества переносятся по принципу симпорта также с H^+ за счет градиента концентрации H^+, транспорт Na^+ осуществляется по принципу антипорта с H^+, который переносится в клетку также за счет градиента концентрации H^+; механизм аналогичен Na^+ K^+ насосу эукариот. Положительно заряженные вещества поступают в клетку по принципу унипорта за счет трансмембранной разности электрических потенциалов.

Внешняя поверхность цитолеммы покрыта **гликокаликсом**. Толщина его различна и колеблется даже в разных участках поверхности одной клетки от 7,5 до 200 нм. Гликокаликс представляет собой совокупность молекул, связанных с белками мембраны. По составу эти молекулы могут представлять собой цепочки полисахаридов, гликолипидов и гликопротеинов.

Многие из молекул гликокаликса функционируют в качестве специфических молекулярных рецепторов. Концевой свободный отдел рецептора обладает уникальной пространственной конфигурацией. Поэтому с ним могут объединяться только те молекулы, находящиеся вне клетки, которые обладают также уникальной конфигурацией, но зеркально симметричной по отношению к рецептору. Именно благодаря существованию специфических рецепторов на поверхности клетки могут закрепляться так называемые сигнальные молекулы, в частности молекулы гормонов.

Чем больше конкретных специфических рецепторов находится в гликокаликсе, тем активнее клетка реагирует на соответствующие сигнальные вещества. Если в гликокаликсе нет молекул, специфически связывающихся с внешними веществами, клетка на последние не реагирует. Таким образом, *гликокаликс, наряду с самой цитолеммой, обеспечивает и барьерную функцию поверхностного комплекса*.

К глубокой поверхности цитолеммы примыкают поверхностные структуры цитоплазмы. Они связываются с белками цитолеммы и осуществляют передачу информации глубинным структурам, запуская сложные цепи биохимических реакций. Они же, изменяя свое взаимоположение, меняют конфигурацию цитолеммы.

Межклеточные соединения. При контакте клеток друг с другом их цитолеммы вступают во взаимодействия. При этом образуются особые объединяющие структуры – *межклеточные соединения* (рис. 9). Они формируются при образовании многоклеточного организма во время эмбрионального развития и при образовании тканей. Межклеточные соединения подразделяются на простые и сложные. В ***простых соединениях*** цитолеммы соседних клеток формируют выросты наподобие зубцов, так что зубец одной клетки внедряется между двумя зубцами другой (*зубчатое соединение*) или переплетающихся между собой интердигитаций (*пальцевидное соединение*). Между цитолеммами соседних клеток всегда сохраняется межклеточная щель шириной 15 – 20 нм.

Сложные соединения, в свою очередь, подразделяются на адгезионные, замыкающие и проводящие. К адгезионным соединениям относятся *десмосома, полудесмосома и поясок сцепления* (*лентовидная десмосома*). **Десмосома** состоит из двух электроноплотных половин, принадлежащих цитолеммам соседних клеток, разделенных межклеточным пространством размером около 25 нм, заполненным тонкофибриллярным веществом гликопротеинной природы. К обращенным к цитоплазме сторонам обеих пластинок десмосомы прикрепляются кератиновые тонофиламенты, напоминающие по форме головные шпильки. Помимо этого, через межклеточное пространство проходят межклеточные волокна, соединяющие обе пластинки.

Полудесмосома, образованная лишь одной пластинкой с входящими в нее тонофиламентами, прикрепляет клетку к базальной мембране. **Поясок сцепления,** или **лентовидная десмосома**, представляет собой «ленту», которая огибает всю поверхность клетки вблизи ее апикального отдела. Ширина межклеточного пространства, заполненного волокнистым веществом, не превышает 15 – 20 нм. Цитоплазматическая поверхность «ленты» уплотнена и укреплена сократительным пучком актиновых филаментов.

Плотные соединения, или ***запирающие зоны,*** проходят через апикальные поверхности клеток в виде поясков шириной 0,5 – 0,6 мкм. В плотных контактах между цитолеммами соседних клеток практически нет межклеточного пространства и гликокаликса. Белковые молекулы обеих мембран контактируют между собой, поэтому через плотные контакты молекулы не проходят. На цитолемме одной клетки имеется сеть гребешков, образованных цепочками белковых частиц эллиптической формы, расположенных во внутреннем монослое мембраны, которым на цитолемме соседней клетки соответствуют углубления, бороздки.

К проводящим соединениям относятся **нексус,** или **щелевидный контакт,** и **синапс**. Через них из одной клетки в другую проходят водорастворимые малые молекулы с молекулярной массой не более 1500 Да. Такими контактами соединены очень многие

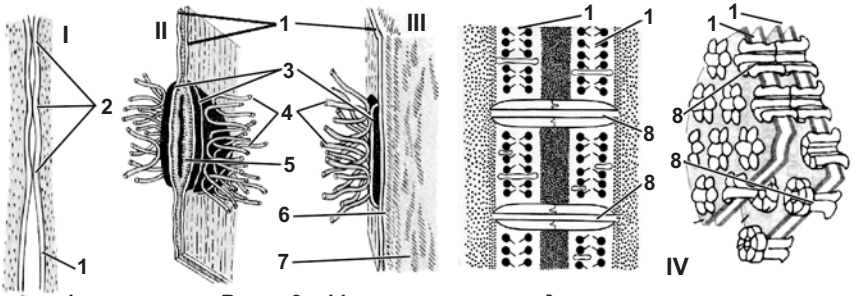


Рис. 9. *Межклеточные соединения:*
I – плотное соединение; II – десмосома; III – полудесмосома; IV – нексус (щелевидное соединение); 1 – цитолеммы смежных клеток; 2 – зоны слипания; 3 – электроноплотные пластинки; 4 – промежуточные филаменты (тонофиламенты), закрепленные в пластинке; 5 – межклеточные филаменты; 6 – базальная мембрана; 7 – подлежащая соединительная ткань; 8 – коннексоны, каждый из которых состоит из 6 субъединиц с цилиндрическим каналом (по Хэму и Кормаку и по Албертсу и соавт., с изменениями)

клетки человека (и животных). В нексусе между цитолеммами соседних клеток имеется пространство шириной 2 – 4 нм. Обе цитолеммы соединены между собой *коннексонами* – полыми гексагональными белковыми структурами размерами около 9 нм, каждая из которых образована шестью белковыми субъединицами. Методом замораживания и скалывания показано, что на внутренней части мембраны имеются гексагональные частички размерами 8 – 9 нм, а на наружной – соответствующие им ямки. Щелевые контакты играют важную роль в осуществлении функции клеток, обладающих выраженной электрической активностью (например, кардиомиоциты). Синапсы играют важную роль в осуществлении функций нервной системы.

Микроворсинки. Микроворсинки обеспечивают увеличение клеточной поверхности. Это, как правило, связано с осуществлением функции всасывания веществ из внешней для клетки среды. Микроворсинки являются производными поверхностного комплекса клетки. Они представляют собой выпячивания цитолеммы длиной 1 – 2 мкм и диаметром до 0,1 мкм.

Особо крупные микроворсинки длиной до 7 мкм называют **стереоцилиями**. Они имеются у некоторых специализированных клеток (например, у сенсорных клеток в органах равновесия и слуха). Их роль связана не со всасыванием, а с тем, что они могут отклоняться от своего первоначального положения. Такое изменение конфигурации поверхности клетки вызывает ее возбуждение, последнее воспринимается нервными окончаниями, и сигналы поступают в центральную нервную систему.

Биологические мембраны разделяют клетку на отдельные области, имеющие свои структурные и функциональные особенности – *компартменты*, а также отграничивают клетку от окружающей ее среды.

Цитоплазма. Основными структурами цитоплазмы являются гиалоплазма (матрикс) и взвешенные в ней органеллы и включения.

Гиалоплазма. Гиалоплазма представляет собой коллоид, состоящий из воды, ионов и многих молекул органических веществ. В гиалоплазме протекает ряд важнейших биохимических реакций.

Органеллы. *Органеллами называют элементы цитоплазмы, структурированные на ультрамикроскопическом уровне и выполняющие конкретные функции клетки; органеллы участвуют в осуществлении тех функций клетки, которые необходимы для поддержания ее жизнедеятельности*. Сюда относятся обеспечение ее энергетического обмена, синтетических процессов, обеспечение транспорта веществ и т. п.

Органеллы, присущие всем клеткам, **называют органеллами общего назначения**, присущие же некоторым специализированным видам клеток – **специальными**. В зависимости от того, включает структура органеллы биологическую мембрану или нет, различают **органеллы мембранные** и **немембранные**.

Органеллы общего назначения. Немембранные органеллы. К немембранным органеллам относятся цитоскелет, клеточный центр и рибосомы.

Цитоскелет. *Цитоскелет* (клеточный скелет), в свою очередь, образован тремя компонентами: *микротрубочками, микрофиламентами и промежуточными филаментами.*

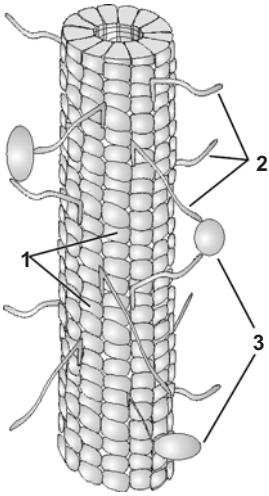


Рис. 10. *Строение микротрубочки:*
1 – тубулиновые субъединицы; 2 – ассоциированные белки; 3 – перемещаемые частицы

Микротрубочки (рис. 10) пронизывают всю цитоплазму клетки. Каждая из них представляет собой полый цилиндр диаметром 20 – 30 нм. Стенка микротрубочки имеет толщину 6 – 8 нм. Она образована 13 нитями (протофиламентами), скрученными по спирали одна над другой. Каждая нить, в свою очередь, слагается из димеров белка тубулина. Каждый димер представлен α- и β-тубулином. Синтез тубулинов происходит на мембранах гранулярной эндоплазматической сети, а сборка в спирали – в клеточном центре. Микротрубочки прочны и образуют опорные структуры цитоскелета. Они обеспечивают основные потоки внутриклеточного активного транспорта.

Промежуточные филаменты толщиной 8 – 10 нм представлены в клетке длинными белковыми молекулами. Они тоньше микротрубочек, но толще микрофиламентов, за что и получили свое название.

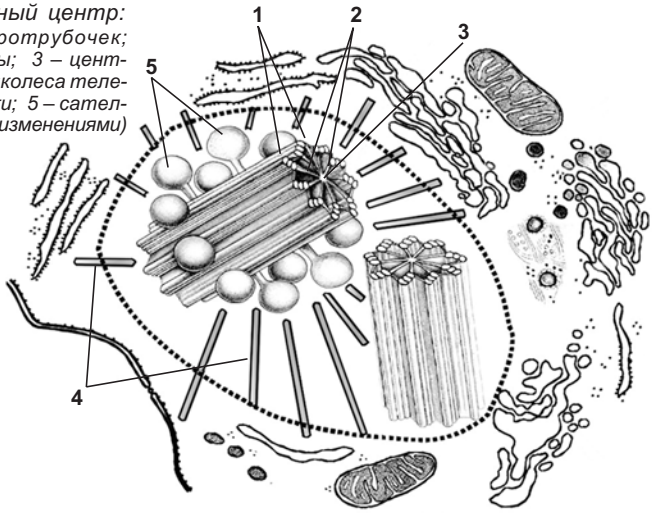


Рис. 11. *Клеточный центр: 1 – триплеты микротрубочек; 2 – радиальные спицы; 3 – центральная структура «колеса телеги»; 4 – микротрубочки; 5 – сателлиты (по Крстичу, с изменениями)*

Микрофиламенты – это белковые нити толщиной около 4 нм. Большинство из них образовано молекулами *актинов*, которых выявлено около 10 видов. Кроме того, актиновые филаменты могут группироваться в пучки, образующие собственно опорные структуры цитоскелета.

Клеточный центр (рис. 11) образован двумя *центриолями* (*диплосома*) и *центросферой*. Обе центриоли диплосомы расположены под углом друг к другу. Основная функция клеточного центра – сборка микротрубочек.

Каждая **центриоль** представляет собой цилиндр, стенка которого, в свою очередь, состоит из девяти комплексов микротрубочек длиной около 0,5 мкм и диаметром около 0,25 мкм. Каждый комплекс состоит из трех микротрубочек и поэтому называется *триплетом*. Триплеты, расположенные по отношению друг к другу под углом около 50°, состоят из трех микротрубочек (изнутри кнаружи): полной А и неполных В и С диаметром около 20 нм каждая. От трубочки А отходят две ручки. Одна из них направлена к трубочке С соседнего триплета, другая – к центру цилиндра, где внутренние ручки образуют фигуру звезды или спиц колеса. Каждая микротрубочка имеет типичное строение.

Центриоли расположены взаимно перпендикулярно. Одна из них упирается концом в боковую поверхность другой. Первая называется дочерней, вторая – материнской. Дочерняя центриоль возникает вследствие удвоения материнской. Материнская центриоль окружена электроноплотным ободком, образованным шаровидными *сателлитами*, соединенными плотным материалом с наружной стороной каждого триплета.

К концу сателлитов по цитоплазме транспортируются тубулины, и именно *здесь происходит сборка микротрубочек*. Будучи собранными, они отделяются и направляются в разные участки цитоплазмы, чтобы занять свое место в структурах цитоскелета.

Центриоли являются саморегулирующимися структурами, которые удваиваются в клеточном цикле (см. раздел «Клеточный цикл»). Центриоли участвуют в образовании базальных телец ресничек и жгутиков и в образовании митотического веретена.

РИБОСОМЫ

Рибосомы (рис. 12) представляют собой тельца размерами 20 × 30 нм (константа седиментации 80). Рибосома состоит из двух *субъединиц* – большой и малой. Каждая субъединица представляет собой комплекс рибосомной РНК (рРНК) с белками. Большая субъединица (константа седиментации 60) содержит три различные молекулы рРНК, связанные с 40 молекулами белков; малая содержит одну молекулу рРНК и 33 молекулы белков. Синтез рРНК осуществляется на петлях хромосом – ядрышковых организаторах (в области ядрышка). Сборка рибосом осуществляется в области пор кариотеки.

Основная функция рибосом – сборка белковых молекул из аминокислот, доставляемых к ним транспортными РНК (тРНК). Между субъединицами рибосомы имеется щель, в которой проходит молекула информационной РНК (мРНК), а на большой субъединице – бороздка, в которой располагается и по которой сползает формирующаяся белковая цепь. Сборка аминокислот производится в соответствии с чередованием нуклеотидов в цепи мРНК. Таким способом осуществляется **трансляция** генетической информации.

Рибосомы могут находиться в гиалоплазме поодиночке либо группами в виде розеток, спиралей, завитков. Такие группы называют *полирибосомами* (*полисомами*). Таким образом, молекула мРНК может протягиваться по поверхности не только одной, но и нескольких рядом лежащих рибосом. Значительная часть рибосом прикреплена к мембранам: к поверхности эндоплазматической сети и к наружной мембране кариотеки. *Свободные рибосомы синтезируют белок, необходимый для жизнедеятельности самой клетки, прикрепленные – белок, подлежащий выведению из клетки.*

Количество рибосом в клетке может достигать десятков миллионов.

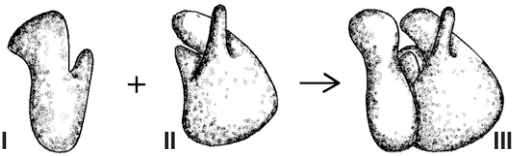


Рис. 12. *Рибосома: I – малая субъединица; II – большая субъединица; III – объединение субъединиц; (по Альбертсу и соавт., с изменениями)*

ОРГАНЕЛЛЫ

Мембранные органеллы. Каждая мембранная органелла представляет структуру цитоплазмы, ограниченную мембраной. Вследствие этого внутри нее образуется пространство, отграниченное от гиалоплазмы. Цитоплазма оказывается таким образом разделенной на отдельные отсеки со своими свойствами – **компартменты** (*англ.* compartment – отделение, купе, отсек). *Наличие компартментов – одна из важных особенностей эукариотических клеток.*

К мембранным органеллам относятся *митохондрии*, *эндоплазматическая сеть* (*ЭПС*), *комплекс Гольджи*, *лизосомы и пероксисомы*.

Митохондрии – «энергетические станции клетки», участвуют в процессах клеточного дыхания и преобразуют энергию, которая при этом освобождается, в форму, доступную для использования другими структурами клетки.

Митохондрии, в отличие от других органелл, обладают собственной генетической системой, необходимой для их самовоспроизведения и синтеза белков. Они имеют свои ДНК, РНК и рибосомы, отличающиеся от таковых в ядре и в других отделах цитоплазмы собственной клетки. В то же время митохондриальные ДНК, РНК и рибосомы весьма сходны с прокариотическими. Это послужило толчком для разработки симбиотической гипотезы, согласно которой митохондрии (и хлоропласты) возникли из симбиотических бактерий. Митохондриальная ДНК кольцевидная (как у бактерий), на нее приходится около 2% ДНК клетки.

Митохондрии (и хлоропласты) способны размножаться в клетке путем бинарного деления. Таким образом, *они являются самовоспроизводящимися органеллами*. Вместе с тем генетическая информация, содержащаяся в их ДНК, не обеспечивает их всеми необходимыми для полного самовоспроизведения белками; часть этих белков кодируется ядерными генами и поступает в митохондрии из гиалоплазмы. Поэтому митохондрии в отношении их самовоспроизведения называют **полуавтономными структурами**. *У человека и других млекопитающих митохондриальный геном наследуется от матери: при оплодотворении яйцеклетки митохондрии спермия в нее не проникают.*

Каждая митохондрия образована двумя мембранами – *внешней* и *внутренней* (рис. 13). Между ними расположено *межмембранное пространство* шириной 10 – 20 нм. Внешняя мембрана ровная, внутренняя же образует многочисленные *кристы*, которые могут иметь вид складок, трубочек и гребней. Благодаря кристам площадь внутренней мембраны существенно увеличивается.

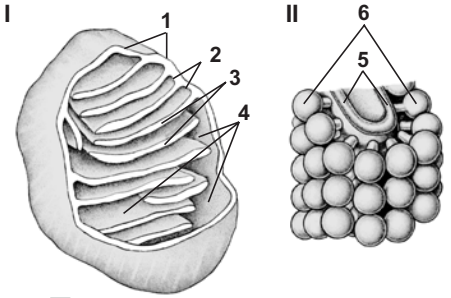


Рис. 13. *Митохондрия:*
I – общая схема строения: 1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – кристы; 4 – матрикс; II – схема строения кристы: 5 – складка внутренней мембраны; 6 – грибовидные тельца (по Албертсу и соавт. и по де Дюву, с изменениями)

Пространство, ограниченное внутренней мембраной, заполнено коллоидным *митохондриальным матриксом*. Он имеет мелкозернистую структуру и содержит множество различных ферментов. В матриксе также заключен собственный генетический аппарат митохондрий (у растений, кроме митохондрий, ДНК содержится также и в хлоропластах).

Со стороны матрикса к поверхности крист прикреплено множество электроноплотных субмитохондриальных элементарных частиц (до 4000 на 1 мкм^2 мембраны). Каждая из них имеет форму гриба (см. рис. 13). В этих частицах сосредоточены АТР-азы – ферменты, непосредственно обеспечивающие синтез и распад АТР. Эти процессы неразрывно связаны с циклом трикарбоновых кислот (циклом Кребса).

Количество, размеры и расположение митохондрий зависят от функции клетки, в частности от ее потребности в энергии и от места, где энергия расходуется. Так, в одной печеночной клетке их количество достигает 2500. Множество крупных митохондрий содержится в кардиомиоцитах и миосимпластах мышечных волокон. В спермиях богатые кристами митохондрии окружают аксонему промежуточной части жгутика.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или эндоплазматический ретикулум (ЭР), представляет собой единый непрерывный компартмент, ограниченный мембраной, образующей множество инвагинаций и складок (рис. 14). Поэтому на электронно-микроскопических фотографиях эндоплазматическая сеть выглядит в виде множества трубочек, плоских или округлых цистерн, мембранных пузырьков. На мембранах ЭПС совершаются многообразные первичные синтезы веществ, необходимых для жизнедеятельности клетки. Молекулы этих веществ будут подвергаться дальнейшим химическим превращениям в других компартментах клетки.

Большинство веществ синтезируется на наружной поверхности мембран ЭПС. Затем эти вещества переносятся через мембрану внутрь компартмента и там транспортируются к местам дальнейших биохимических превращений, в частности к комплексу Гольджи. На концах трубочек ЭПС они накапливаются и затем отделяются

от них в виде транспортных пузырьков. Каждый пузырек окружен, таким образом, мембраной и перемещается в гиалоплазме к месту назначения. Как всегда, в транспорте принимают участие микротрубочки.

Различают два типа ЭПС: *гранулярную* (зернистую, шероховатую) и *агранулярную* (гладкую). Обе они представляют собой единую структуру.

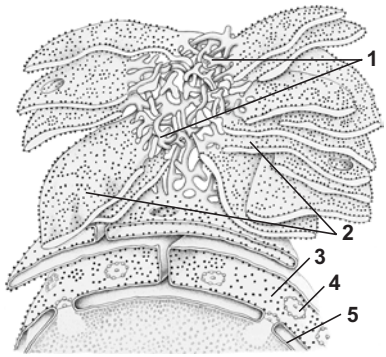


Рис. 14.
Эндоплазматическая сеть:
1 – трубочки гладкой (агранулярной) сети; 2 – цистерны гранулярной сети; 3 – наружная ядерная мембрана, покрытая рибосомами; 4 – поровый комплекс; 5 – внутренняя ядерная мембрана (по Крстичу, с изменениями)

Наружная, обращенная к гиалоплазме сторона мембраны **гранулярной ЭПС** покрыта рибосомами. Здесь осуществляется синтез белков. В клетках, специализирующихся на синтезе белков, гранулярная эндоплазматическая сеть выглядит в виде параллельных окончатых (фенестрированных), сообщающихся между собой и с перинуклеарным пространством ламеллярных структур, между которыми лежит множество свободных рибосом.

Поверхность **гладкой ЭПС** лишена рибосом. Сама сеть представляет собой множество мелких трубочек диаметром около 50 нм каждая.

На мембранах гладкой сети синтезируются углеводы и липиды, среди них – гликоген и холестерин. Являясь депо ионов кальция, гладкая эндоплазматическая сеть участвует в сокращении кардиомиоцитов и волокон скелетной мышечной ткани. Она же разграничивает будущие тромбоциты в мегакариоцитах. Чрезвычайно важна ее роль в детоксикации гепатоцитами веществ, которые поступают из полости кишки по воротной вене в печеночные капилляры.

По просветам эндоплазматической сети синтезированные вещества транспортируются к комплексу Гольджи (но просветы сети не сообщаются с просветами цистерн последнего). К комплексу Гольджи вещества поступают в пузырьках, которые сначала отшнуровываются от сети, транспортируются к комплексу и, наконец, сливаются с ним. От комплекса Гольджи вещества транспортируются к местам своего использования также в мембранных пузырьках. Следует подчеркнуть, что одной из важнейших функций эндоплазматической сети является синтез белков и липидов для всех клеточных органелл.

Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи, внутриклеточный сетчатый аппарат, КГ) представляет собой совокупность цистерн, пузырьков, пластинок, трубочек, мешочков.

Чаще всего в КГ выявляются три мембранных элемента: уплощенные мешочки (цистерны), пузырьки и вакуоли (рис. 15). Основные элементы комплекса Гольджи – диктиосомы (*греч.* dyction – сеть). Число их колеблется в разных клетках от одной до нескольких сотен. Концы цистерн расширены. От них отщепляются пузырьки и вакуоли, окруженные мембраной и содержащие различные вещества.

Наиболее широкие уплощенные цистерны обращены в сторону ЭПС. К ним присоединяются транспортные пузырьки, несущие вещества – продукты первичных синтезов. В цистернах приносимые макромолекулы модифицируются. Здесь происходит синтез полисахаридов, модификация олигосахаридов, образование белково-углеводных комплексов и ковалентная модификация переносимых макромолекул.

По мере модификации вещества переходят из одних цистерн в другие. На боковых поверхностях цистерн возникают выросты, куда перемещаются вещества. Выросты отщепляются в виде пузырьков, которые удаляются от КГ в различных направлениях по гиалоплазме.

Сторону КГ, куда поступают вещества от ЭПС, называют *цис-полюсом* (формирующаяся поверхность), противоположную – *транс-полюсом* (зрелая поверхность). Таким образом, комплекс Гольджи структурно и биохимически поляризован.

Судьба пузырьков, отщепляющихся от КГ, различна. Одни из них направляются к поверхности клетки и выводят синтезированные вещества в межклеточный матрикс. Часть этих веществ представляет собой продукты метаболизма, часть же – специально синтезированные продукты, обладающие биологической активностью (секреты). В процессе упаковки веществ в пузырьки расходуется значительное количество материала мембран. *Сборка мембран – еще одна из функций КГ.* Эта сборка совершается из веществ, поступающих, как обычно, от ЭПС.

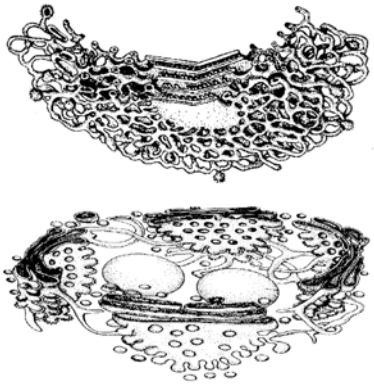


Рис. 15. *Различные формы комплекса Гольджи (по Албертсу и соавт. и по Крстичу, с изменениями)*

Во всех случаях вблизи комплекса Гольджи концентрируются митохондрии. Это связано с происходящими в нем энергозависимыми реакциями.

Лизосомы. Каждая лизосома представляет собой мембранный пузырек диаметром 0,4 – 0,5 мкм. В нем содержится около 50 видов

различных гидролитических ферментов в дезактивированном состоянии (протеазы, липазы, фосфолипазы, нуклеазы, гликозидазы, фосфатазы, в том числе кислая фосфатаза; последняя является маркером лизосом). Молекулы этих ферментов, как всегда, синтезируются на рибосомах гранулярной ЭПС, откуда переносятся транспортными пузырьками в КГ, где модифицируются. От зрелой поверхности цистерн КГ отпочковываются **первичные лизосомы**.

Все лизосомы клетки формируют лизосомное пространство, в котором с помощью протонного насоса постоянно поддерживается кислая среда – pH колеблется в пределах 3,5 – 5,0. Мембраны лизосом устойчивы к заключенным в них ферментам и предохраняют цитоплазму от их действия.

Функция лизосом – внутриклеточный лизис («переваривание») высокомолекулярных соединений и частиц. Захваченные частицы обычно окружены мембраной. Такой комплекс называют **фагосомой**.

Процесс внутриклеточного лизиса осуществляется в несколько этапов. Сначала первичная лизосома сливается с фагосомой. Их комплекс называют **вторичной лизосомой (фаголизосомой)**. Во вторичной лизосоме ферменты активируются и расщепляют поступившие в клетку полимеры до мономеров. Продукты расщепления транспортируются через лизосомную мембрану в цитозоль. Непереваренные вещества остаются в лизосоме и могут сохраняться в клетке очень долго в виде **остаточных телец**, окруженных мембраной.

Остаточные тельца относят не к органеллам, а к включениям. Возможен и другой путь превращений: вещества в фагосоме расщепляются полностью, после чего мембрана фагосомы распадается. Вторичные лизосомы могут сливаться между собой, а также с другими первичными лизосомами. При этом иногда образуются своеобразные вторичные лизосомы – **мультивезикулярные тельца**.

В процессе жизнедеятельности клетки на разных иерархических уровнях ее организации, начиная от молекул и кончая органеллами, постоянно происходит перестройка структур. Вблизи поврежденных или требующих замены участков цитоплазмы, обычно по соседству с комплексом Гольджи, образуется полулунная двойная мембрана, которая растет, окружая со всех сторон поврежденные зоны. Затем эта структура сливается с лизосомами. В такой **аутофагосоме (аутосоме)** совершается лизис структур органеллы.

В других случаях в процессе макро- или микроаутофагии подлежащие перевариванию структуры (например, гранулы секрета) впячиваются в лизосомную мембрану, окружаются ею и подвергаются перевариванию. Образуется аутофагическая вакуоль. В результате множественной микроаутофагии тоже формируются **мультивезикулярные тельца** (например, в нейронах мозга и кардиомиоцитах). Наряду с аутофагией в некоторых клетках происходит и **кринофагия** (*греч.* krinein – просеивать, отделять) – слияние

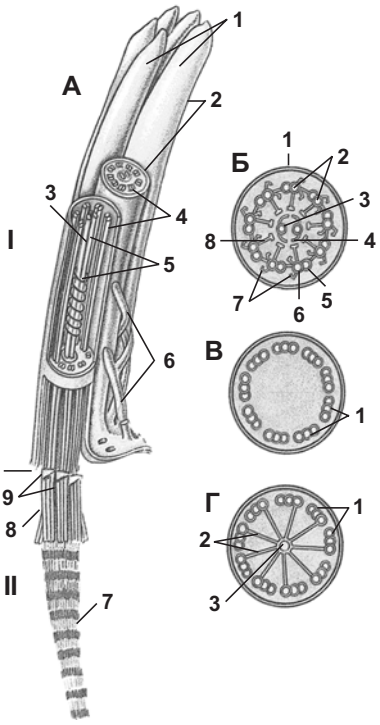


Рис. 16. *Строение реснички:*
А. Ресничка на продольно-поперечном разрезе: I – внеклеточная часть; II – внутриклеточная часть. 1 – ресничка; 2 – цитолемма; 3 – центральный дуплет; 4 – периферические дуплеты; 5 – центральная капсула; 6 – микроворсинки; 7 – базальный корешок; 8 – базальное тельце; 9 – наружные микротрубочки. Б. Поперечный срез через внеклеточную часть: 1 – цитолемма; 2 – периферические дуплеты; 3 – центральный дуплет; 4 – центральная капсула; 5 – субфибрилла а; 6 – субфибрилла б; 7 – динеин; 8 – спица. В. Поперечный срез через промежуточную область, соединяющую аксонему с базальным тельцем: 1 – триплеты микротрубочек. Г. Срез через базальное тельце: 1 – триплеты; 2 – спицы; 3 – центральный цилиндр

первичных лизосом с секреторными гранулами. В лизосомах необновляющихся клеток в результате многократного аутофагирования накапливается липофусцин – пигмент старения.

Пероксисомы представляют собой мембранные пузырьки диаметром от 0,2 до 0,5 мкм, которые содержат ферменты (пероксидазу, каталазу и оксидазу D-аминокислот). Пероксидаза участвует в обмене перекисных соединений, в частности перекиси водорода, которая токсична для клетки. Для биохимических реакций в пероксисомах используется молекулярный кислород. Пероксисомы также принимают участие в нейтрализации многих других токсических соединений, например этанола. Каталаза составляет среди ферментов пероксисом около 40 % всех белков. Пероксисомы участвуют также в обмене липидов, холестерина и пуринов.

Немембранные органеллы

Ресничка (рис. 16) представляет собой вырост клетки, окруженный цитолеммой. У основания реснички на уровне кортикального слоя цитоплазмы находится *базальное тельце* (*кинетосома*), которое образовано девятью периферическими *триплетами* коротких микротрубочек.

На поперечном сечении реснички ее возвышающаяся часть напоминает колесо с девятью спицами, в центре которого лежит нечетко контурирующаяся центральная капсула, окружающая две центральные одиночные микротрубочки, с которыми она связана белковыми отростками. Периферические дуплеты состоят из двух

микротрубочек (А и В) и окружают центральную капсулу. От микротрубочки А к центральной капсуле отходит радиальная «спица». По направлению к соседней трубочке В отходит пара «ручек», образованных, как и «спицы», белком динеином. Соседние дуплеты микротрубочки соединены между собой поперечными мостиками, образованными белком нексином.

Реснички являются производными не только поверхностного комплекса клетки, но и клеточного центра. В начале их развития происходит многократная редупликация центриолей. Новые центриоли парами мигрируют к поверхности клетки. Здесь происходит их модификация.

Одна из центриолей (*проксимальная*) ложится в поверхностном комплексе вблизи от цитолеммы у основания будущей ресничк. Другая центриоль (*дистальная*) ложится между ней и цитолеммой. Триплеты микротрубочек дистальной центриоли становятся дуплетами, в проксимальной центриоли триплеты сохраняются. В клеточном центре идет сборка микротрубочек, они направляются к дистальной центриоли и наращивают ее длину. Дистальная центриоль растет и влечет за собой цитолемму.

Жгутик эукариотической клетки (например, спермия) напоминает ресничку, но он длиннее.

Реснички и жгутики выполняют функцию движения. Число ресничек достигает нескольких сотен, все они совершают координированные колебательные движения.

Включения. *Включениями называют скопления веществ в клетке, возникающие как продукты ее метаболизма.*

Различают трофические, пигментные и секреторные включения. Среди трофических включений упомянем капли жира, гранулы гликогена, белковые гранулы. Эти вещества накапливаются в клетке, а затем расходуются ею при возникновении соответствующих функциональных потребностей. Большинство трофических включений лежит в гиалоплазме свободно. Пигментные включения могут лежать и свободно, но могут быть окружены мембраной.

ЯДРО

Оформленное ядро клетки (рис. 17) имеется только у эукариот. У прокариот имеются такие ядерные структуры, как хромосомы, но они не заключены в особом компартменте. У большинства клеток форма ядра шаровидная или овоидная, однако встречаются ядра и другой формы (кольцевидные, палочковидные, веретеновидные, бобовидные, сегментированные и др.). Размеры ядер колеблются в широких пределах – от 3 до 25 мкм. Наиболее крупным ядром обладает яйцеклетка. Большинство клеток человека имеет одно ядро, однако имеются двухядерные (например, некоторые нейроны, клетки печени, кардиомиоциты). Двух-, а иногда и многоядерность бывает связана с полиплоидией (*греч.* polyploos – многократный, eidos – вид).

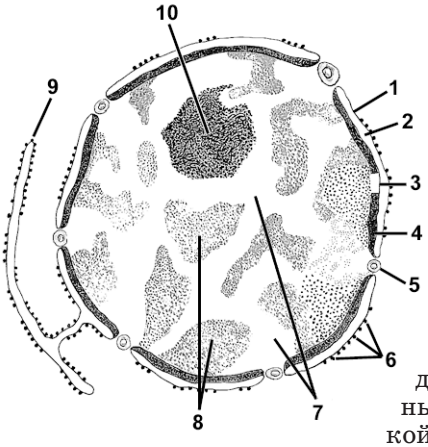


Рис. 17. *Ядро клетки:*
1 – наружная мембрана кариотеки (наружная ядерная мембрана); 2 – перинуклеарное пространство; 3 – внутренняя мембрана кариотеки (внутренняя ядерная мембрана); 4 – ядерная ламина; 5 – поровый комплекс; 6 – рибосомы; 7 – нуклеоплазма (ядерный сок); 8 – хроматин; 9 – цистерна гранулярной эндоплазматической сети; 10 – ядрышко (по Албертсу и соавт., с изменениями)

Полиплоидия – это увеличение числа хромосомных наборов в ядрах клеток.

У эукариот хромосомы сосредоточены внутри ядра и отделены от цитоплазмы ядерной оболочкой, или **кариотекой**. Кариотека образуется за счет расширения и слияния друг с другом цистерн эндоплазматической сети. Поэтому кариотека образована двумя мембранами – внутренней и наружной. Пространство между ними называют **перинуклеарным пространством**. Оно имеет ширину 20 – 50 нм и сохраняет сообщение с полостями эндоплазматической сети. Со стороны цитоплазмы наружная мембрана нередко покрыта рибосомами.

Местами внутренняя и наружная мембраны кариотеки сливаются, а в месте слияния образуется пора. Пора не зияет: между ее краями упорядоченно располагаются белковые молекулы, так что в целом формируется **поровый комплекс**.

Комплекс поры (рис. 18) представляет собой сложную структуру, состоящую из двух рядов связанных между собой белковых гранул, каждая из которых содержит по 8 гранул, располагающихся на равном расстоянии друг от друга по обе стороны ядерной оболочки. Эти гранулы по размерам превосходят рибосомы. Гранулы, расположенные на цитоплазматической стороне поры, обусловливают осмиофильный материал, окружающий пору. В центре отверстия поры иногда имеется крупная центральная гранула, связанная с гранулами, описанными выше (возможно, это частицы, транспортирующиеся из ядра в цитоплазму).

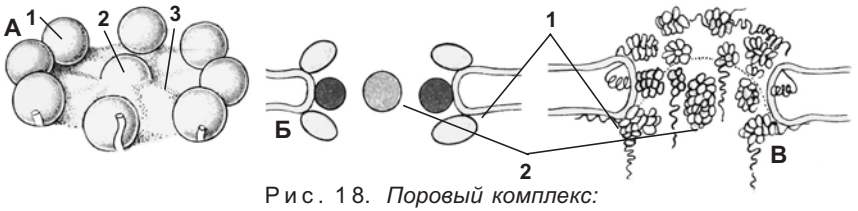


Рис. 18. *Поровый комплекс:*
А – пространственная реконструкция; Б – схема основных структур; В – схема молекулярной организации; 1 – периферические гранулы; 2 – центральная гранула; 3 – диафрагма поры (по Албертсу и соавт., с изменениями)

Через поровые комплексы осуществляется избирательный транспорт молекул и частиц из ядра в цитоплазму и обратно. Поры могут занимать до 25% поверхности ядра. Количество пор у одного ядра достигает 3000 – 4000, а их плотность составляет около 11 на 1 мкм^2 ядерной оболочки. Из ядра в цитоплазму транспортируются в основном разные виды РНК. Из цитоплазмы в ядро поступают все ферменты, необходимые для синтеза РНК и регуляции интенсивности этого синтеза. В некоторых клетках молекулы гормонов, которые тоже регулируют активность синтеза РНК, поступают из цитоплазмы в ядро.

Внутренняя поверхность кариотеки связана с многочисленными промежуточными филаментами. В совокупности они образуют здесь тонкую пластинку, называемую **ядерной ламиной**. К ней прикреплены хромосомы. Ядерная пластинка связана с поровыми комплексами и играет главную роль в поддержании формы ядра. Она построена из промежуточных филаментов особой структуры.

Нуклеоплазма представляет собой коллоид (обычно в форме геля). По ней транспортируются различные молекулы, она содержит множество разнообразных ферментов, в нее с хромосом поступают РНК. В живых клетках она внешне гомогенна.

После фиксации и обработки тканей для световой или электронной микроскопии в кариоплазме становятся видными два типа хроматина (*греч.* chroma – краска): хорошо окрашивающийся электроноплотный гетерохроматин, образованный осмиофильными гранулами размером 10 – 15 нм и фибриллярными структурами толщиной около 5 нм, и светлый эухроматин.

Гетерохроматин расположен в основном вблизи внутренней ядерной мембраны, контактируя с ядерной пластинкой и оставляя свободными поры, и вокруг ядрышка. *Эухроматин* находится между скоплениями гетерохроматина. По сути дела, хроматин – это комплексы веществ, которыми образованы хромосомы – ДНК, белок и РНК в соотношении 1 : 1,3 : 2. Основа каждой хромосомы образована ДНК, молекула которой имеет вид спирали. Она упакована различными белками, среди которых различают гистоновые и негистоновые. В результате ассоциации ДНК с белками образуются дезоксинуклеопротеиды (ДНП).

Хромосомы и ядрышки. В хромосоме (рис. 19) молекула ДНК упакована компактно. Так, информация, заложенная в последовательности 1 млн нуклеотидов при линейном расположении, заняла бы отрезок длиной 0,34 мм. В результате компактизации она занимает объем 10^{-15} см^3. Длина одной хромосомы человека в растянутом виде около 5 см, длина всех хромосом около 170 см, а их масса 6×10^{-12} г.

ДНК ассоциирована с белками-гистонами, в результате чего образуются нуклеосомы, являющиеся структурными единицами хроматина. Нуклеосомы, напоминающие бусины диаметром 10 нм,

состоят из 8 молекул гистонов (по две молекулы гистонов Н2А, Н2Б, Н3 и Н4), вокруг которых закручен участок ДНК, включающий 146 пар нуклеотидов. Между нуклеосомами располагаются линкерные участки ДНК, состоящие из 60 пар нуклеотидов, а гистон Н1 обеспечивает взаимный контакт соседних нуклеосом. Нуклеосомы – это лишь первый уровень укладки ДНК.

Хроматин представлен в виде фибрилл толщиной около 30 нм, образующих петли длиной около 0,4 мкм каждая, содержащие от 20 000 до 30 000 пар нуклеотидов, которые, в свою очередь, еще больше компактизируются, так что метафазная хромосома имеет средние размеры 5 × 1,4 мкм.

В результате суперспирализации ДНП в делящемся ядре хромосомы (*греч.* chroma – краска, soma – тело) становятся видимыми при увеличении светового микроскопа. **Каждая хромосома образована одной длинной молекулой ДНП**. Они представляют собой удлиненные палочковидные структуры, имеющие два плеча,

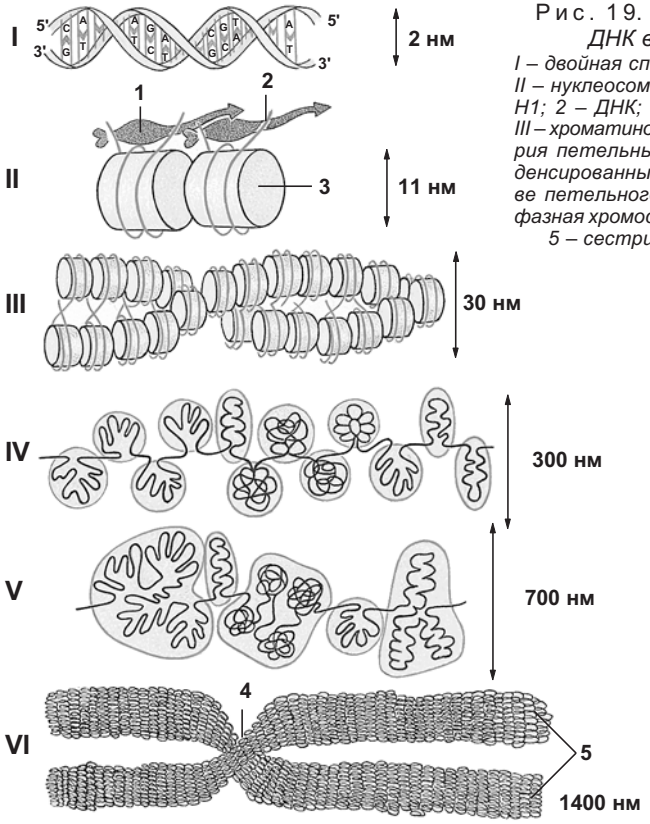


Рис. 19. *Уровни упаковки ДНК в хромосоме:*
I – двойная спираль молекулы ДНК; II – нуклеосомная нить: 1 – гистон Н1; 2 – ДНК; 3 – прочие гистоны; III – хроматиновая фибрилла; IV – серия петельных доменов; V – конденсированный хроматин в составе петельного домена; VI – метафазная хромосома: 4 – центромера; 5 – сестринские хроматиды

разделенные центромерой. В зависимости от ее расположения и взаимного расположения плеч выделяют три типа хромосом: *метацентрические*, имеющие примерно одинаковые плечи; *акроцентрические*, имеющие одно очень короткое и одно длинное плечо; *субметацентрические*, у которых одно длинное и одно более короткое плечо. Некоторые акроцентрические хромосомы имеют спутников (сателлитов) – мелкие участки короткого плеча, соединенные с ним тонким неокрашивающимся фрагментом (вторичная перетяжка). В хромосоме имеются эу- и гетерохроматиновые участки. Последние в неделящемся ядре (вне митоза) остаются компактными. Чередование эу- и гетерохроматиновых участков используют для идентификации хромосом.

Метафазная хромосома состоит из двух соединенных центромерой сестринских хроматид, каждая из которых содержит одну молекулу ДНП, уложенную в виде суперспирали. При спирализации участки эу- и гетерохроматина укладываются закономерным образом, так что на протяжении хроматид образуются чередующиеся поперечные полосы. Их выявляют при помощи специальных окрасок. Поверхность хромосом покрыта различными молекулами, главным образом, рибонуклеопротеинами (РНП). В соматических клетках имеются по две копии каждой хромосомы, их называют гомологичными. Они одинаковы по длине, форме, строению, расположению полос, несут одни и те же гены, которые локализованы одинаково. Гомологичные хромосомы могут различаться аллелями генов, содержащихся в них. *Ген – это участок молекулы ДНК, на котором синтезируется активная молекула РНК*. Гены, входящие в состав хромосом человека, могут содержать до двух млн пар нуклеотидов.

Деспирализованные активные участки хромосом не видны под микроскопом. Лишь слабая гомогенная базофилия нуклеоплазмы указывает на присутствие ДНК; их можно выявить также гистохимическими методами. Такие участки относят к *эухроматину*. Неактивные сильно спирализованные комплексы ДНК и высокомолекулярных белков выделяются при окрасках в виде глыбок *гетерохроматина*. Хромосомы фиксированы на внутренней поверхности кариотеки к ядерной ламине.

Хромосомы в функционирующей клетке обеспечивают синтез РНК, необходимых для последующего синтеза белков. При этом осуществляется считывание генетической информации – ее **транскрипция**. Не вся хромосома принимает в ней непосредственное участие.

Разные участки хромосом обеспечивают синтез различных РНК. Особенно выделяются участки, синтезирующие рибосомные РНК (рРНК); ими обладают не все хромосомы. Эти участки называют *ядрышковыми организаторами*. Ядрышковые организаторы образуют петли. Верхушки петель разных хромосом тяготеют друг

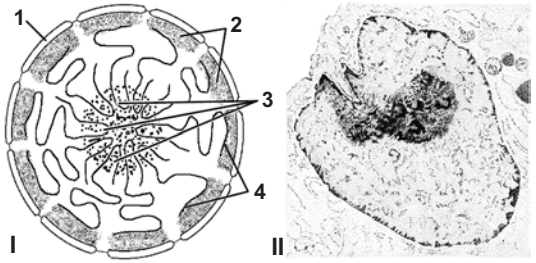


Рис. 20. *Строение ядрышка:*
I – схема: 1 – кариотека; 2 – ядерная ламина; 3 – ядрышковые организаторы хромосом; 4 – концы хромосом, связанные с ядерной ламиной; II – ядрышко в ядре клетки (электронномикроскопическая фотография) (по Албертсу и соавт., с изменениями)

к другу и встречаются вместе. Таким образом формируется структура ядра, именуемая *ядрышком* (рис. 20). В нем различают три компонента: слабоокрашенный компонент соответствует петлям хромосом, фибриллярный – транскрибированной рРНК и глобулярный – предшественникам рибосом.

Хромосомы являются ведущими компонентами клетки, регулирующими все обменные процессы: любые метаболические реакции возможны только с участием ферментов, ферменты же всегда белки, белки синтезируются только с участием РНК.

Вместе с тем хромосомы являются и хранителями наследственных свойств организма. Именно *последовательность нуклеотидов в цепях ДНК определяет генетический код*.

ЦЕЛОСТНЫЕ РЕАКЦИИ КЛЕТКИ

Для осуществления биохимических реакций необходимо поступление веществ в клетку – *эндоцитоз*, обмен веществ в клетке – *метаболизм* и выведение продуктов метаболизма – *экзоцитоз*.

Эндоцитоз. Существует несколько способов эндоцитоза (*греч.* endon – внутри, kytos – клетка). Поступление жидких коллоидных частиц называется пиноцитозом, а крупных твердых частиц – фагоцитозом. В общем виде поступление в клетку твердых частиц или капель жидкости извне называется гетерофагией (*греч.* heteros – иной).

Пиноцитоз. Для того чтобы внешние молекулы поступили в клетку, они должны быть сначала связаны рецепторами гликокаликса (рис. 21).

В месте такого связывания под цитолеммой обнаруживаются молекулы белка *клатрина*. Цитолемма вместе с присоединенными извне молекулами и подстилаемая со стороны цитоплазмы клатрином начинает впячиваться. Впячивание становится все глубже, его края сближаются и затем смыкаются. В результате от цитолеммы отщепляется пузырек, несущий в себе захваченные молекулы (эндосома). Клатрин на его поверхности выглядит на электронных микрофотографиях как неровная каемка, поэтому такие пузырьки получили название *окаймленных*.

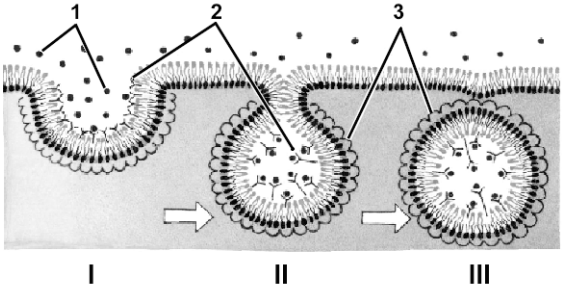


Рис. 21. *Рецепторно-опосредованный эндоцитоз:*
I – окаймленная ямка; II – промежуточная стадия; III – окаймленный пузырек; 1 – лиганды; 2 – мембранные рецепторы; 3 – клатрин (по Албертсу и соавт., с изменениями)

Эндосомы погружаются в цитоплазму и встречаются с лизосомами. Их мембраны сливаются. В возникшей таким образом вторичной лизосоме вещества, поступившие в клетку, подвергаются разнообразным биохимическим превращениям.

Фагоцитоз. Если крупная частица имеет на поверхности молекулярные группировки, которые могут распознаваться рецепторами клетки, она связывается. Вокруг частицы вытягиваются выросты цитоплазмы фагоцита. Они охватывают поверхность частицы и объединяются над ней. Наружные листки выростов сливаются, замыкая поверхность клетки (рис. 22).

Глубокие листки выростов образуют мембрану вокруг поглощенной частицы – формируется *фагосома*. Фагосома сливается с лизосомами, в результате чего возникает их комплекс – *гетеролизосома* (*гетеросома,* или *фаголизосома*). В ней происходит лизис захваченных компонентов частицы.

Экзоцитоз. Выведение веществ из клетки осуществляется благодаря существованию нескольких механизмов. Один из них – пассивный транспорт вследствие разности концентраций внутри и вне цитолеммы. Другой – это активный транспорт. Таким путем выводятся из клетки ионы и мелкие молекулы (см. раздел «Биологические мембраны»). Третий механизм обеспечивает выведение крупномолекулярных соединений.

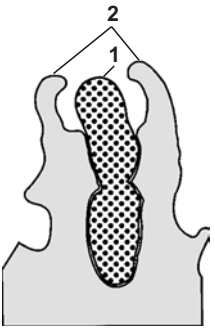


Рис. 22. *Фагоцитоз:*
1 – бактерия; 2 – псевдоподии фагоцита (по Албертсу и соавт., с изменениями)

Сначала крупномолекулярные соединения сегрегируются в комплексе Гольджи в виде транспортных пузырьков. Последние с участием микротрубочек направляются к клеточной поверхности. Мембрана пузырька встраивается в цитолемму, и содержимое пузырька оказывается за пределами клетки (рис. 23).

Слияние пузырька с цитолеммой может совершаться без каких-либо дополнительных сигналов. Такой экзоцитоз называют **конститутивным**. Так выводится из клетки большинство

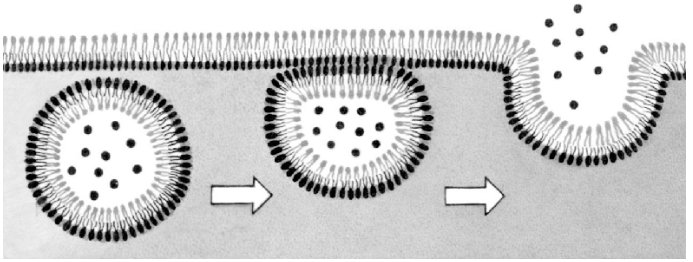


Рис. 23. *Экзоцитоз*
(объяснения в тексте) (по Албертсу и соавт., с изменениями)

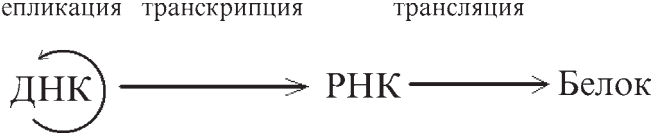
продуктов ее собственного метаболизма. Ряд клеток, однако, предназначен для синтеза специальных соединений – секретов, которые используются в организме в других его частях. Для того чтобы транспортный пузырек с секретом слился с цитолеммой, необходимы сигналы извне. Только тогда произойдет слияние и секрет освободится. Такой экзоцитоз называют **регулируемым**. Сигнальные молекулы, способствующие выведению секретов, называют *либеринами* (*рилизинг-факторами*), а препятствующие выведению – *статинами*.

Мембрана транспортного пузырька встраивается в цитолемму и становится ее частью. *И экзоцитоз, и возврат мембран эндосом в нормально функционирующей клетке уравновешены с поглощением мембран в ходе пино- и фагоцитоза.*

ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ

Синтез белков. Синтез каждого определенного специфического белка определяется участком ДНК (геном) с определенной последовательностью нуклеотидов.

Центральная догма современной биологии характеризует одну из основ жизни следующим образом:



Иными словами, наследственная информация, заключенная в ДНК, передается по наследству благодаря ее самоудвоению (репликации). Генетическая информация, записанная в виде последовательности нуклеотидов ДНК, в процессе транскрипции переписывается в нуклеотидную последовательность РНК, которая, в свою очередь, определяет последовательность аминокислот соответствующей белковой молекулы.

Благодаря наличию ядерной оболочки в клетках человека (и других эукариот) процессы транскрипции и трансляции проходят в разных структурах и разделены во времени.

Синтез белка (трансляция) связан с процессом транскрипции – переписывания информации, хранящейся в ДНК, поэтому мы начинаем описание с последнего.

Транскрипция осуществляется в ядре (рис. 24). Информация о структуре белка, заключенная в ДНК, «переписывается» на *информационную* (мессенджер, матричную) РНК (мРНК). При этом с одного гена может «переписываться» множество молекул мРНК. Они подвергаются в ядре процессингу, после чего транспортируются из ядра в цитоплазму, где и выполняют свои функции. Процессинг (*англ.* processing – обработка) – совокупность реакций, ведущих к превращению первичных неактивных транскриптов в функционирующие молекулы.

В клетках существует три типа РНК. Среди них *информационная* (мРНК) переносит информацию о нуклеотидной последовательности ДНК к рибосомам. В образовании рибосом участвует *рибосомная* РНК (рРНК). Небольшие *транспортные* РНК (тРНК) выполняют двойную функцию: они присоединяют молекулу аминокислоты, транспортируют ее к рибосоме и узнают триплет, соответствующий этой аминокислоте в молекуле мРНК.

В середине молекулы тРНК имеется группировка из трех азотистых оснований, называемая *антикодоном*. Антикодон может связаться с определенной группировкой трех оснований на мРНК – с *кодоном*. Действительно, после сближения молекул антикодон тРНК узнает кодон мРНК и спаривается с ним.

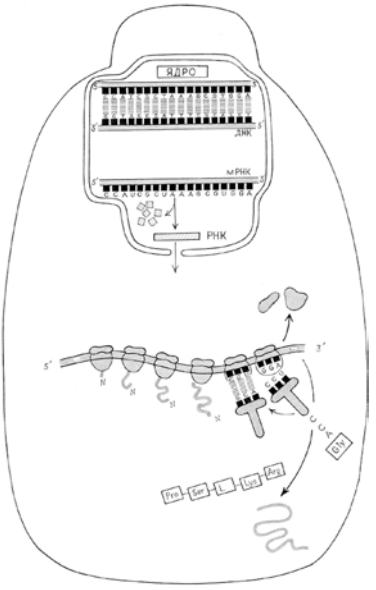


Рис. 24. *Схема синтеза белка (объяснения в тексте)*

Генетический код, расшифрованный в 60-х годах XX в. **М. Ниренбергом, У. Холлом и Х. Кораной**, основан на триплетах, или кодонах, – три нуклеотида определяют присоединение к полипептидной цепи одной аминокислоты (табл. 6).

Генетический код отличается рядом важных свойств. Он *триплетен* – именно три нуклеотида определяют присоединение к полипептидной цепи одной аминокислоты. Генетический код *вырожден*, т.е. большинство аминокислот кодируются более чем одним триплетом.

При этом одна и та же аминокислота может кодироваться разными триплетами, однако первые два нуклеотида для них всегда одинаковы. Например, триплет -C-C-C- кодирует пролин. Кроме того, включение пролина может кодироваться триплетами CCU, CCA, CCG. Триплет AUG кодирует первую аминокислоту – метилметионин, с которой начинается синтез любой полипептидной цепи. Всего в генетическом коде имеется 64 кодона, три из которых (UAA, UGA и UAG) являются стоп-кодонами, завершающими синтез полипептидной цепи.

Генетический код *не перекрывается*, хотя в нем отсутствуют знаки, отделяющие один триплет от другого. Например, в последовательности оснований UUCAUUGUU первые три основания кодируют одну аминокислоту, вторые три – другую и т. д.

Таблица 6

Генетический код

1-е положение	2-е положение: U		2-е положение: C		2-е положение: A		2-е положение: G		3-е положение
U	UUU	Phe	UCU	Ser	UAU	Tyr	UGU	Cys	U
	UUC	Phe	UCC	Ser	UAC	Tyr	UGC	Cys	C
	UUA	Leu	UCA	Ser	UAA	ochre	UGA	opal	A
	UUG	Leu	UCG	Ser	UAG	amber	UGG	Try	G
C	CUU	Leu	CCU	Pro	CAU	His	CGU	Arg	U
	CUC	Leu	CCC	Pro	CAC	His	CGC	Arg	C
	CUA	Leu	CCA	Pro	CAA	Gln	CGA	Arg	A
	CUG	Leu	CCG	Pro	CAG	Gln	CGG	Arg	G
A	AUU	Ile	ACU	Thr	AAU	Asn	AGU	Ser	U
	AUC	Ile	ACC	Thr	AAC	Asn	AGC	Ser	C
	AUA	Ile	ACA	Thr	AAA	Lys	AGA	Arg	A
	AUG*	Met	ACG	Thr	AAG	Lys	AGG	Arg	G
G	GUU	Val	GCU	Ala	GAU	Asp	GGU	Gly	U
	GUC	Val	GCC	Ala	GAC	Asp	GGC	Gly	C
	GUA	Val	GCA	Ala	GAA	Glu	GGA	Gly	A
	GUG*	Val	GCG	Ala	GAG	Glu	GGG	Gly	G

*Триплетные комбинации азотистых оснований мРНК (U, C, A, G) определяют следующие аминокислоты: Phe – фенилаланин, Leu – лейцин, Ile – изолейцин, Met – метионин, Val – валин, Ser – серин, Pro – пролин, Thr – треонин, Ala – аланин, Tyr – тирозин, His – гистидин, Gln – глутамин, Asn – аспарагин, Lys – лизин, Asp – аспарагиновая кислота, Glu – глутаминовая кислота, Cys – цистеин, Try – триптофан, Arg – аргинин, Gly – глицин. Звездочкой обозначены стартовые кодоны; триплеты **ochre**, **amber** и **opal** действуют как стоп-кодоны (по Crick)*

Не может быть такой ситуации в приведенном примере, когда основание UUC кодирует одну аминокислоту, UCA – другую, а CAU – третью и т. д.

Код *универсален*, т. е. все живые организмы на планете Земля (включая вирусы) имеют один и тот же код. Рамка считывания определяет положение первого нуклеотида кодона гена (или мРНК).

рРНК синтезируется на описанных ядрышковых организаторах – участках ДНК, имеющих форму петель, которые находятся в ядрышке. Предшественник рРНК, синтезированный на ядрышковом организаторе, в ядрышке соединяется с рибосомными белками, синтезированными в цитоплазме и транспортированными в ядро, образуя крупные рибонуклеопротеидные частицы. Последние претерпевают процессинг, в результате которого в ядре образуются большая и малая субъединицы рибосом. Предшественники рибосом транспортируются в цитоплазму, где в ходе синтеза белка и происходит сборка самих рибосом.

Синтез самой молекулы белка (см. рис. 24) начинается с того, что молекула тРНК связывается с соответствующей аминокислотой, в результате чего образуется аминоацил-тРНК. Малая субъединица рибосомы связывается с инициаторной тРНК, несущей молекулу метилметионина. Этот комплекс присоединяется к инициаторному кодону мРНК (AUG). После этого к малой присоединяется большая субъединица рибосомы. Реакции синтеза белка осуществляют рибосомы, которые считывают информацию, заложенную в мРНК, продвигаясь вдоль нее в направлении 5' → 3'.

Рибосома связывает две молекулы тРНК: участок А рибосомы связывает аминоацил-тРНК, участок Р рибосомы – аминоацил-тРНК, связанную с растущей полипептидной цепью. Обе тРНК связываются с соседними кодонами мРНК. К рибосоме подходит следующая аминоацил-тРНК, и образуется первая пептидная связь.

Перемещаясь по цепи мРНК, рибосома присоединяет следующие аминокислоты, которые связываются между собой, а молекулы тРНК отделяются, чтобы вскоре присоединить новую аминокислоту. При достижении рибосомой стоп-кодона синтез прекращается, потому что к стоп-кодонам нет соответствующих антикодонов ни у одной тРНК. Полипептидная цепь отделяется от рибосомы.

Основные реакции тканевого обмена

В клетках постоянно осуществляется **метаболизм** (*греч.* metabole – перемена, превращение), или обмен веществ, который представляет собой совокупность процессов *ассимиляции* (реакций биосинтеза сложных биологических молекул из более простых) и *диссимиляции* (реакций расщепления). В результате диссимиляции

освобождается энергия, заключенная в химических связях пищевых веществ. Эта энергия используется клеткой для осуществления различной работы, в том числе и ассимиляции. У всех известных на Земле живых организмов энергетические процессы весьма сходны. Все события, протекающие в живых организмах, подчиняются законам термодинамики. **Ж**ивая система нуждается в постоянном притоке энергии извне. Энергия Вселенной поступает на Землю в виде солнечной энергии, доступной живым системам, несущим в себе закодированную информацию. Эти системы обладают механизмами связывания, превращения, запасания и использования энергии, благодаря чему возможна жизнедеятельность организмов, то есть их выживание, а также размножение. Наряду с этим существует группа прокариот, способных получать необходимую для синтеза органических веществ энергию в ходе химических реакций неорганических веществ (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном микроорганизмам).

Энергия солнечного света используется живыми организмами на Земле только благодаря фотосинтезу, в ходе которого происходит восприятие энергии электронами хлорофилла и последующее ее преобразование в энергию химических связей глюкозы и других органических соединений. При этом CO_2 фиксируется и выделяется O_2. Реакция выглядит следующим образом:

$$\text{энергия солнечного света} + CO_2 + H_2O \Rightarrow$$
$$\Rightarrow \text{органические вещества} + O_2.$$

Все организмы, не способные к фотосинтезу, получают энергию за счет потребления зеленых растений (непосредственно или опосредованно). Работа любых механизмов, основанных на потреблении органических веществ, обеспечивается видоизмененной солнечной энергией. И даже в основе каждого нашего движения (будь то биение сердца или движение глаз) лежит луч света, который когда-то упал на зеленый лист и дал энергию электрону, видоизмененную впоследствии в химическую связь. Таким образом, *возбужденный энергией солнечного света электрон хлорофилла является материальной основой всех энергетических процессов, происходящих в живых системах, поскольку любой из этих процессов осуществляется благодаря энергии, которую возбужденный электрон отдает, возвращаясь на свой исходный стационарный уровень.* Ниже мы подробно рассмотрим возможные направления движения такого электрона.

В природе происходит постоянный круговорот углерода, азота и кислорода, который связывает между собой различные живые организмы. В процессе катаболизма поступающие в организм пищевые вещества расщепляются до аминокислот, простых сахаров, жирных кислот и глицерина.

Совокупность биохимических реакций, результатом которых является утилизация энергии химических связей органических

веществ, называется *дыханием*. Если этот процесс идет без участия молекулярного кислорода, то это *анаэробное дыхание*, если с участием – *аэробное дыхание*. Анаэробное дыхание гораздо менее эффективно, чем аэробное, – при расщеплении молекулы глюкозы в процессе анаэробного дыхания выделяется 27 ккал, тогда как при аэробном дыхании – 674 ккал.

В результате окисления биологических молекул клетка получает энергию, необходимую для ее жизнедеятельности. Это окисление осуществляется в последовательной цепи катализируемых ферментами реакций, сопряженных с образованием макроэргического соединения – *аденозинтрифосфата* (*ATP*). Ковалентные связи, при гидролизе которых выделяется более 30 КДж/моль энергии, называются макроэргическими. ATP – нуклеотид, состоящий из аденина, рибозы и трех остатков фосфорной кислоты. **ATP является универсальным переносчиком и основным аккумулятором энергии в клетке, которая заключена в высокоэнергетических связях между тремя остатками фосфорной кислоты.** При отщеплении от ATP одной фосфатной группы образуется ADP (аденозиндифосфорная кислота) и фосфат и выделяется свободная энергия, которая используется клеткой для осуществления работы – биосинтез, активный транспорт веществ через биологические мембраны, движение и передача генетической информации. Отщепляющийся неорганический фосфат (Pi) используется для фосфорилирования сахаров, жирных кислот, аминокислот и других продуктов.

ATP является анионом с высоким зарядом (химически высокостабильным), его энергия не рассеивается в виде тепла; благодаря малым размерам молекула ATP легко диффундирует в различные клеточные компартменты; средняя продолжительность «жизни» молекулы ATP около 1/3 с. Все эти свойства делают его универсальной формой запасания химической энергии в клетке. Наряду с ATP клетка запасает *гуанозинтрифосфат* (*GTP*), который участвует в процессах биосинтеза белка и РНК; *уридинтрифосфат* (*UTP*), участвующий в синтезе пептидогликана клеточной стенки и полисахаридов, различных видов РНК; *цитидинтрифосфат* (*CTP*), участвующий в синтезе липидов и РНК.

В процессах анаболизма происходит биосинтез молекул, который обеспечивается энергией за счет гидролиза ATP, иными словами, анаболизм и катаболизм сопряжены. Биологическое окисление лежит в основе освобождения энергии, заключенной в пищевых веществах.

Схематично катаболизм пищевых веществ можно представить следующим образом (рис. 25). В первой стадии происходит их расщепление до мономеров. У многоклеточных организмов это осуществляется в пищеварительном тракте под воздействием соответствующих ферментов, после чего полученные мономеры всасываются в кровь (моносахариды и аминокислоты) и в лимфу

(жирные кислоты). Расщепление экзогенных органических веществ у простейших происходит в пищеварительных вакуолях, с которыми сливаются первичные лизосомы.

Во второй стадии, независимо от природы пищевого продукта, образуется ацетилкоэнзим А (ацетил-СоА). Это соединение, а также другие ферменты, включающие в себя КоА, являются ключевыми звеньями множества разнообразных биохимических реакций (рис. 26). В III стадии происходит полное окисление ацетильной группы ацетил-СоА до H_2O и CO_2, при этом большое количество электронов и протонов запасается на молекулах NADH. В дальнейшем энергия электронов используется для образования протонного градиента, что обеспечивает последующий синтез АТР.

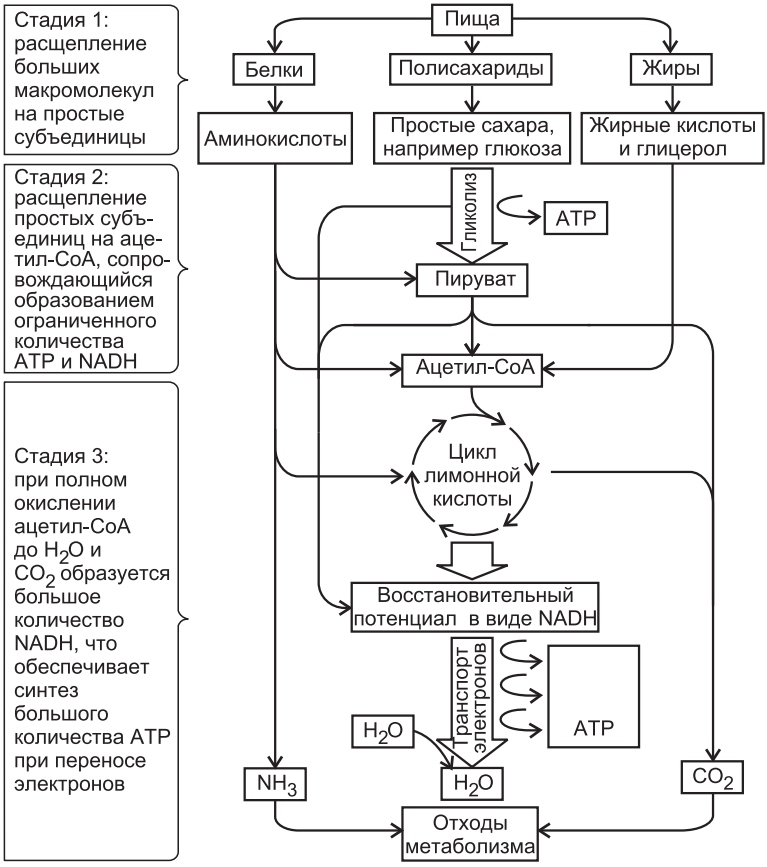


Рис. 25. *Три стадии катаболизма*
(по Албертсу и соавт., с изменениями)

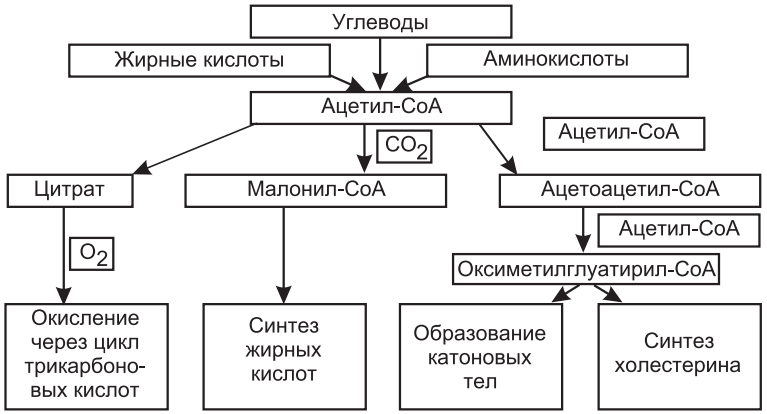


Рис. 26. *Общая схема обмена веществ в клетке и роль CoA в нем (по Ленинджеру, с изменениями)*

Рассмотрим более детально энергетический обмен на примере расщепления глюкозы (рис. 27). Сначала она транспортируется через плазматическую мембрану в цитоплазму клетки. В матриксе цитоплазмы происходит ее бескислородное расщепление, или **гликолиз**, – многоступенчатый ферментативный процесс, в результате которого из одной молекулы глюкозы образуются две молекулы пирувата (пировиноградной кислоты – ПВК) и четыре молекулы аденозинтрифосфорной кислоты (АТР). Однако полезный выход АТР при гликолизе одной молекулы глюкозы составляет всего две молекулы, поскольку две молекулы АТР использовались на ранних стадиях процесса (рис. 28). ПВК является универсальной молекулой, которая используется различными путями в зависимости от организма или условий метаболизма.

Последовательность реакций гликолиза была открыта в тридцатые годы XX в. несколькими учеными (Г. Эмбден, Я.О. Парнас, О. Мейергоф, Л.А. Иванов, С.П. Костычев и А.Н. Лебедев). Процесс начинается с фосфорилирования глюкозы за счет АТР – **первая реакция**. Это *первая* ***пусковая*** *реакция* гликолиза. Ее результатом является глюкозо-6-фосфат, имеющий отрицательный заряд. Следует отметить, что в гликолиз может вовлекаться не только глюкоза, но и другие гексозы (например, фруктоза), однако в результате фосфорилирования и активации все равно образуется глюкозо-6-фосфат.

Во **второй реакции** происходит изомеризация (внутримолекулярные перестройки) глюкозо-6-фосфата во фруктозо-6-фосфат. В **третьей реакции** происходит фосфорилирование (присоединение остатка ортофосфорной кислоты) фруктозо-6-фосфата с образованием фруктозо-1,6-дифосфата. При этом затрачивается еще одна молекула АТР (уже вторая) – это *вторая* ***пусковая*** *реакция* гликолиза.

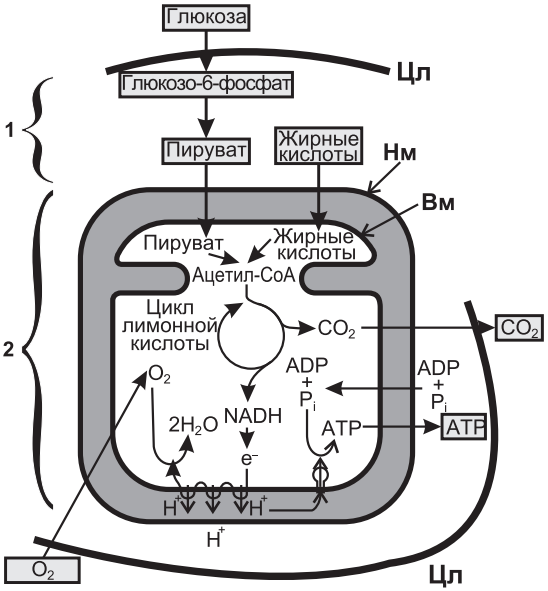


Рис. 27. *Этапы расщепления глюкозы и жирных кислот в клетке: 1 – гликолиз в цитозоле; 2 – окислительное фосфорилирование в митохондриях; Пл – цитолемма; Вм и Нм – внутренняя и наружная мембраны митохондрии (по Албертсу и соавт., с изменениями). Потоки важнейших метаболитов, поступающих в митохондрию и выходящих из нее. Пируват и жирные кислоты входят в митохондрию и метаболизируются в цикле лимонной кислоты, в котором образуется NADH. Затем в ходе окислительного фосфорилирования богатые энергией электроны NADH передаются на кислород с помощью дыхательной цепи, находящейся во внутренней мембране; при этом благодаря хемиосмотическому механизму образуется ATP. NADH, образованный в цитозоле при гликолизе, тоже передает свои электроны в дыхательную цепь (не показано). Так как NADH не способен проходить через внутреннюю мембрану, перенос его электронов осуществляется непрямым путем – при помощи одной из нескольких челночных систем, транспортирующих в митохондрию другое восстановленное соединение; после окисления это соединение возвращается в цитозоль, где вновь восстанавливается с помощью NADH.*

Она идет в присутствии Mg^{2+} и является необратимой, поскольку сопровождается масштабным уменьшением свободной энергии. В **четвертой реакции** происходит расщепление фруктозо-1,6-дифосфата на две молекулы глицеральдегид-3-фосфата. В **пятой реакции** происходит изомеризация полученных триозофосфатов. На этом заканчивается первая стадия гликолиза – подготовительная (напомним, что эта стадия включает в себя реакции с первой по пятую).

Во второй стадии (она включает в себя реакции с шестой по десятую) гликолиза происходят окислительно-восстановительные реакции, а также реакции фосфорилирования. В **шестой реакции** происходит окисление альдегидной группы до карбоксильной. Выделившийся H^+ акцептируется NAD, который восстанавливается до NADH. Освобождающаяся энергия затрачивается для образования высокоэнергетической связи 1,3-бифосфоглицерата (1,3-бифосфоглицериновая кислота). В **седьмой реакции** фосфорильная группа 1,3-бифосфоглицерата переносится на ADP, в результате чего образуется ATP (напоминаем, что следует иметь в виду две параллельные цепи реакций, с участием двух молекул триоз, образовавшихся из одной молекулы гексозы, следовательно, синтезируется не одна, а две молекулы ATP). В **восьмой реакции**

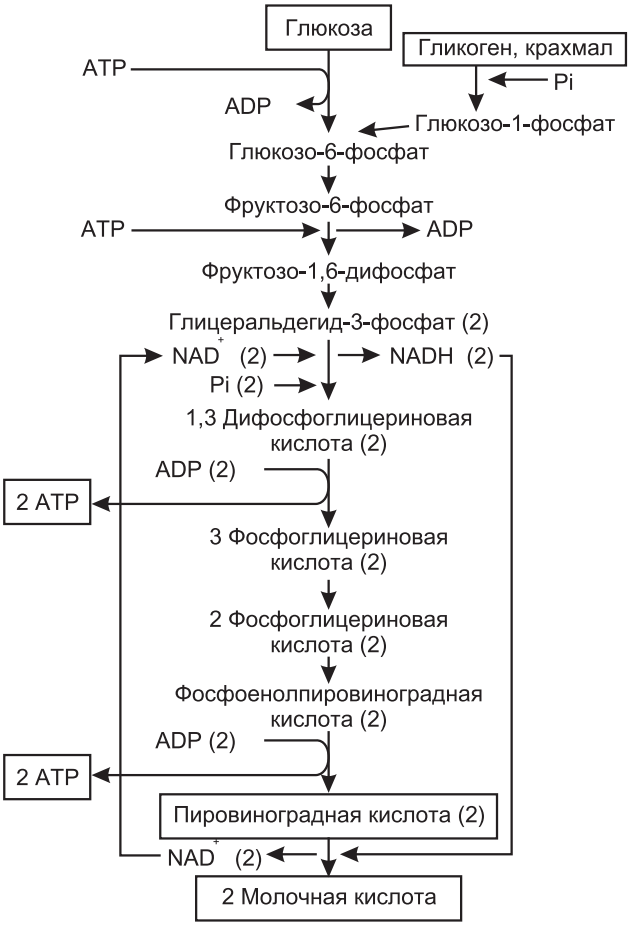


Рис. 28. *Реакции гликолиза:*
в рамки помещены исходные субстраты и конечные продукты гликолиза; цифрами в скобках обозначено число молекул

происходит перенос фосфатной группы с третьего атома углерода на второй. В результате образуется 2-фосфоглицерат (2-фосфоглицериновая кислота). **Девятая реакция** сопровождается внутримолекулярными окислительно-восстановительными процессами, в результате которых образуется фосфоенолпируват (фосфоенолпировиноградная кислота) с высокоэнергетической связью во втором атоме углерода и отщепляется молекула воды. В ходе **десятой реакции** фосфорильная группа переносится на ADP. При этом синтезируется ATP и пируват (пировиноградная кислота). Эта реакция также необратима, поскольку высокоэкзергонична.

Если после гликолиза следует аэробное расщепление, пируват мигрирует в матрикс митохондрий, где, взаимодействуя с коэнзимом-А, участвует в образовании ацетил-СоА. В анаэробных условиях пируват при участии NADH восстанавливается до лактата (молочной кислоты), который при этом является конечным продуктом гликолиза. Затем в аэробных условиях лактат может обратно превратиться в пируват и окислиться в митохондриях. Однако бóльшая его часть (около 80%) ресинтезируется в гликоген.

Гликолиз является наиболее быстрым способом получения АТР, однако энергетическая эффективность его невелика. Выход энергии при этом составляет:

$$\text{глюкоза} \rightarrow 2 \text{ молочная кислота} + 2H^+, \Delta G^{0'} (\text{pH } 7) = 196 \text{ кДж/моль}.$$

Так как полезный выход АТР при гликолизе одной молекулы глюкозы составляет две молекулы, то КПД этого процесса:

$$ADP + H_3PO_4 \rightarrow ATP + H_2O, \Delta G^0 (\text{pH } 7) = +34{,}5 \text{ кДж/моль},$$

$$34{,}5 \text{ кДж/моль} \times 2 = 69 \text{ кДж/моль}$$

– составляет ≈ 35%. Несмотря на относительно низкую эффективность, гликолиз имеет большое значение для живых организмов. У анаэробных организмов бескислородное расщепление субстрата является единственным источником АТР. Причем среди таких организмов присутствуют не только прокариоты, но и ряд многоклеточных (например, многие гельминты).

Чрезвычайно важен гликолиз и для аэробных организмов, поскольку позволяет быстро получить АТР в условиях дефицита кислорода. Например, резкое повышение работы скелетных мышц приводит к пропорциональному увеличению метаболизма (эффект Фенна). Соответственно возрастает уровень потребления АТР миоцитами более чем в 100 раз по сравнению с покоем. Именно гликолиз обеспечивает значительную часть необходимого при этом АТР, поскольку в ходе его АТР синтезируется в 2 – 3 раза быстрее, чем при аэробном дыхании. Поэтому в саркоплазме миоцитов запасаются гранулы гликогена, при их гидролизе образуется глюкоза. Однако возможности гликолиза не безграничны. Из-за недостатка кислорода в интенсивно работающих мышцах синтезируется большое количество молочной кислоты, поэтому развивается метаболический ацидоз, ограничивающий работоспособность мышц (бегун-спринтер не может бежать с максимальной скоростью более 30 секунд). Накопившаяся в мышцах молочная кислота требует окисления, что приводит к резкому усилению вентиляции легких (кому не знакомо тяжелое и частое дыхание после быстрого бега или иной нагрузки?) и последующей мышечной боли,

если организм малотренирован. Регулярные физические упражнения позволяют улучшить кровоснабжение мышц и ускорить распад молочной кислоты.

Существует несколько других путей бескислородного расщепления субстрата, более подробно о них рассказано в разделе, посвященном микроорганизмам.

Дальнейшие этапы окисления происходят в митохондриях.

В результате гликолиза освобождается лишь около 5% энергии, заключенной в химических связях молекулы глюкозы, остальная же освобождается в митохондриях в процессе аэробного окисления и тоже запасается в АТР. В митохондриях ADP, соединяясь с остатком фосфорной кислоты, превращается в АТР: АТР → ADP + Pi (Pi – органический фосфат). *В расчете на один моль глюкозы образуется 36 моль АТР.*

Химическим итогом второй стадии катаболизма является образование ацетил-СоА. При гликолизе это соединение образуется в результате взаимодействия пирувата с коэнзимом-А. При этом от трехуглеродного пирувата остается двухуглеродная ацетильная группа, которая и присоединяется к СоА, образуя ацетил-СоА. Оставшийся от пирувата атом углерода выделяется в виде молекулы CO_2. Наиболее важным источником энергии в клетке являются жиры, их энергетическая ценность выше, чем ценность гликогена, более чем в 6 раз, а запасы жира в организме человека примерно в 30 раз больше, чем запасы гликогена. Расщепление жиров идет иначе. Поскольку жиры представляют собой сложные эфиры, при первичном расщеплении образуются жирные кислоты и трехатомный спирт глицерин. Затем жирные кислоты (так же как и пируват) поступают в матрикс митохондрий (мембраны митохондрий проницаемы для этих соединений), где вступают в сложный цикл химических реакций. В результате этих реакций после каждого цикла от молекулы жирной кислоты отделяются два атома углерода, которые и идут на образование ацетил-СоА. При расщеплении жирных кислот используются все атомы углерода, тогда как при гликолизе третья часть углерода теряется в виде CO_2 (в результате окислительного декарбоксилирования пирувата).

Реакции окисления, приводящие к освобождению энергии, осуществляются путем отнятия у окисляемой молекулы отрицательно заряженного электрона, который связан с атомом водорода (H^+). Акцепторами электронов служат молекулы никотинамидадениндинуклеотида (NAD^+), флавинадениндинуклеотида (FAD). Они и присоединяют к себе этот ион водорода (реакция восстановления). Восстановленная молекула никотинамидадениндинуклеотида обозначается как NADH, флавинадениндинуклеотида – $FADH_2$. Все эти процессы осуществляются в матриксе митохондрий при участии находящихся там ферментов в *цикле лимонной кислоты* (его также называют *циклом трикарбоновых кислот*, или *цикл Кребса*).

Цикл лимонной кислоты – центральный процесс метаболизма. Открытие цикла Г. Кребсом является одним из наиболее выдающихся достижений современной биохимии, за которое в 1953 г. автор был удостоен Нобелевской премии. Цикл начинается со взаимодействия оксалоацетата (дикарбоновой щавелево-уксусной кислоты) с ацетил-СоА. После этого коэнзим А отделяется, а ацетильная группа (напоминаем, что она образовалась в результате предварительного расщепления углеводов, жиров и аминокислот) участвует в химических превращениях образовавшегося цитрата (трикарбоновой лимонной кислоты) в ходе последующих реакций. По мере осуществления этих реакций оба атома углерода ацетильной группы последовательно отделяются в виде молекул CO_2. Источником кислорода для этого служит вода, а протоны и богатые энергией электроны акцептируются NAD+ и FAD. Кроме того, в ходе каждого цикла синтезируется по молекуле GTP. После освобождения всех атомов присоединенной в начале цикла к оксалоацетату ацетильной группы оксалоацетат восстанавливается, он вновь взаимодействует с ацетил-СоА и присоединяет к себе очередную ацетильную группу.

Рассмотрим этот процесс более подробно. Цикл Кребса происходит в аэробных условиях и включает восемь стадий (рис. 29).

1. Конденсация ацетил-СоА с оксалоацетатом, в результате чего образуется цитрат, а кофермент А освобождается. Реакция

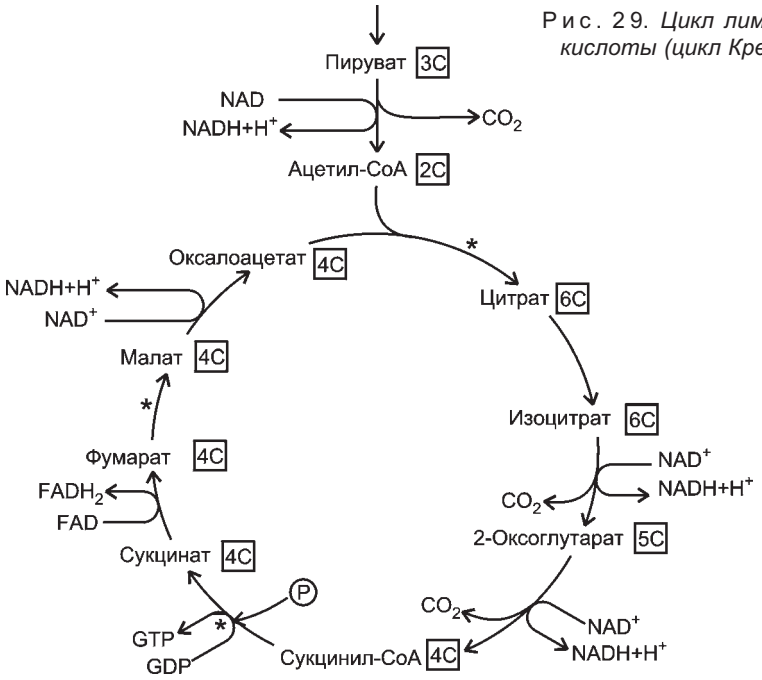


Рис. 29. *Цикл лимонной кислоты (цикл Кребса)*

катализируется цитрат-синтазой, которая является одним из регуляторных ферментов, лимитирующих скорость цикла Кребса.

2. Превращение цитрата в изоцитрат при участии аконитат-гидратазы (сложного фермента, содержащего Fe^{2+} и кислотолабильные атомы серы, образующие железо-серные центры) через промежуточную стадию цис-аконитата, связанного с ферментом.

3. Дегидрирование (так называется удаление из молекулы атомов водорода) цитрата с образованием α-кетоглутарата и CO_2 при участии изоцитратдегидрогеназы, которая функционирует при наличии Mg^{2+} и Mn^{2+}.

4. Окислительное декарбоксилирование α-кетоглутарата до высокоэнергетического сукцинил-CoA. Реакция катализируется α-кетоглутаратдегидрогеназным комплексом (Mg^{2+}), который похож на пируватдегидрогеназный комплекс.

5. Превращение сукцинил-CoA под влиянием сукцинил-CoA-синтетазы в сукцинат с отщеплением CoA. Эта реакция сопряжена с образованием гуанозинтрифосфата (GTP) из GDP и фосфата и также катализируется указанным ферментом.

6. Катализируемое сукцинатдегидрогеназой, содержащей ковалентно связанный FAD и два железо-серных центра, дегидрирование сукцината с образованием фумарата.

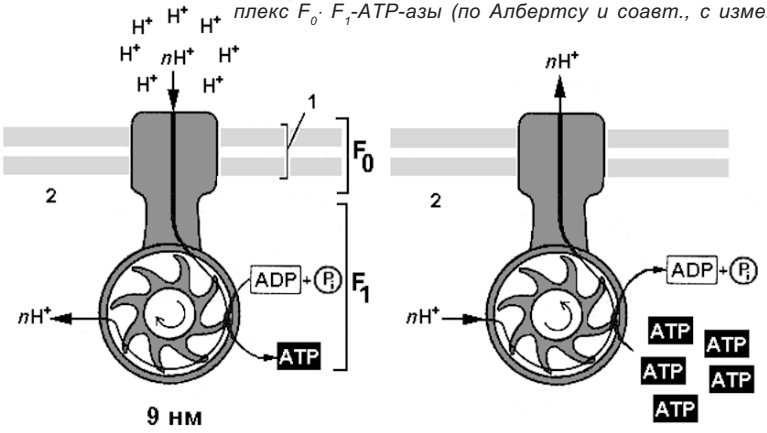
7. Обратимая гидратация фумарата с образованием L-малата, катализируемая фумарат-гидратазой или фумаразой.

8. Катализируемое NAD-зависимой L-малатдегидрогеназой дегидрирование L-малата с образованием оксалоацетата. Эта реакция замыкает цикл Кребса и поставляет оксалоацетат для нового цикла. Большинство реакций цикла Кребса обратимы.

Итак, *в цикле Кребса не происходит непосредственный синтез АТР. Однако образовавшийся GTP (реакция 5) может участвовать в синтезе АТР. В цикле лимонной кислоты идет окисление молекул, отделение четырех пар H^+, которые используются для восстановления NAD^+ и FAD, перенос четырех пар высокоэнергетических электронов в дыхательную цепь (цепь переноса электронов), откуда они позже передаются на молекулярный кислород – конечный акцептор электронов, в результате чего образуется H_2O.* Речь об этом пойдет ниже.

Основная часть АТР синтезируется в процессе окислительного фосфорилирования. **Дыхательная цепь**, или цепь переноса электронов, является главной системой превращения энергии. Синтез АТР катализируется ферментом АТР-синтетазой. В 1961 г. **П. Митчелл** предложил хемиосмотическую гипотезу окислительного фосфорилирования применительно к митохондриям. Согласно этой гипотезе при транспорте электронов по дыхательной цепи протоны «откачиваются» из матрикса на наружную поверхность внутренней мембраны митохондрий (межмембранное пространство), что вызывает возникновение электрохимического протонного градиента

Рис. 30. *Действие АТР-синтетазы:*
1 – внутренняя митохондриальная мембрана; 2 – матрикс; комплекс $F_0 \cdot F_1$-АТР-азы (по Албертсу и соавт., с изменениями)



по обеим сторонам внутренней митохондриальной мембраны. При возникновении большого протонного градиента протоны начинают перемещаться через АТР-синтетазу в матрикс (кроме этих трансмембранных белков, внутренняя мембрана митохондрий непроницаема для протонов), и энергия их обратного тока расходуется для синтеза АТР (рис. 30).

Однако при этом увеличивается концентрация свободных протонов в матриксе, что ингибирует активность ферментов цикла Кребса и тем самым блокирует процесс аэробного дыхания. Чтобы этого не происходило, необходимо постоянно связывать поступившие в матрикс свободные протоны. Именно это и происходит при взаимодействии протонов и утративших энергию электронов,

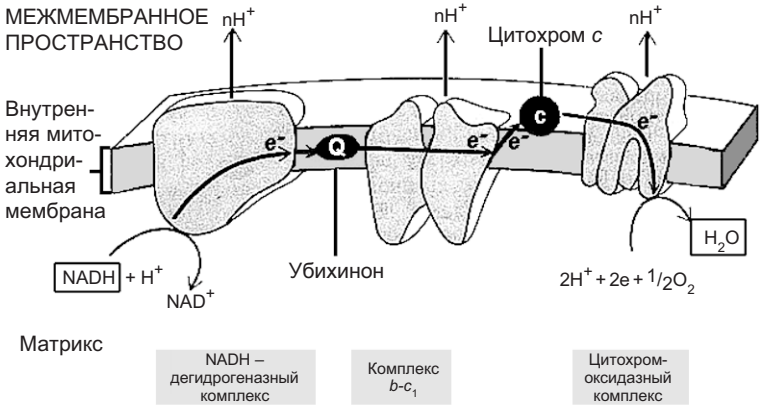


Рис. 31. *Цепь переноса электронов с NADH к O_2*
(по Албертсу и соавт., с изменениями и дополнениями)

которые, отдав свою энергию для переноса протонов в межмембранное пространство, стали энергетически ненужными, с молекулярным кислородом, что приводит к образованию воды (рис. 31). Таким образом, несмотря на название всего процесса – «кислородное дыхание», O_2 не принимает непосредственного участия в процессах переноса энергии, а лишь выполняет роль своеобразного «мусорщика», связывая «ненужные» протоны и электроны. По существу, *в дыхательной цепи происходит окисление водорода:*

$$H_2 + 1/2\ O_2 \rightarrow H_2O.$$

Однако этот процесс происходит многоступенчато, причем атомы водорода расщепляются на протоны, поступающие в водную среду, и высокоэнергетические электроны, которые транспортируются по дыхательной цепи; выделяемая ими порциями (квантами) энергия расходуется для синтеза ATP из ADP и Pi. Лишь на завершающем этапе в конце дыхательной цепи протоны соединяются с электронами.

В состав **дыхательной цепи** входят два флавопротеидных фермента (сукцинат-дегидрогеназа и NAD-дегидрогеназа), четыре цитохрома, негеминовое железо, медь и кофермент Q (убихинон). Согласно современным представлениям дыхательная цепь состоит из трех основных связанных с мембранами ферментных комплексов. Как и положено всем мембранным молекулам, эти белки обладают высокой латеральной подвижностью и, сталкиваясь между собой, они последовательно передают электроны друг другу. При каждом переходе на следующий переносчик электрон теряет часть своей энергии, но оказывается все ближе к межмембранному пространству, соответственно за ним перемещается и противоположно заряженный протон. В итоге вся избыточная энергия электрона затрачивается на «выталкивание» протона в межмембранное пространство. Транспорт электронов от NADH по цепи переносчиков выглядит следующим образом.

1. NADH-дегидрогеназный комплекс, который принимает электроны от NADH и через флавин передает их на переносчик электронов убихинон (в митохондриях и у грамотрицательных бактерий) либо на нафтохиноны (у грамположительных бактерий).

2. Убихинон переносит электроны на димерный комплекс железосодержащих белков – цитохромов. Этот сложный комплекс называется комплекс b-c_1, он передает электроны на небольшой периферический белок цитохром c.

3. Цитохром c переносит электроны на цитохромоксидазный комплекс, который передает их конечному акцептору электронов – кислороду.

Таким образом, при переходе электронов от одного переносчика к другому их свободная энергия убывает, а освобождающаяся энергия последовательно используется для «откачивания» протонов

на наружную сторону мембраны, в результате чего и создается электрохимический протонный градиент. Иными словами, *энергия, освобождаемая в процессе переноса электронов по дыхательной цепи, запасается в форме электрохимического протонного градиента на мембране, в которую встроена дыхательная цепь.*

АТР-синтетаза представляет собой мембранный белковый комплекс, который имеется во всех мембранах, осуществляющих окислительное фосфорилирование. Согласно хемиосмотической гипотезе энергия перемещения протонов через АТР-синтетазу в обратном направлении (с наружной стороны мембраны на внутреннюю) используется для синтеза АТР. Эта гипотеза применима и к синтезу АТР в хлоропластах, с той лишь разницей, что если в митохондриях протоны перед синтезом АТР депонируются в межмембранном пространстве, то в хлоропластах это происходит в полости тилакоидов (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном фотосинтезу).

Однако АТР-синтетаза осуществляет не только синтез, но и гидролиз АТР. И тот и другой процесс сопряжен с передвижением протонов:

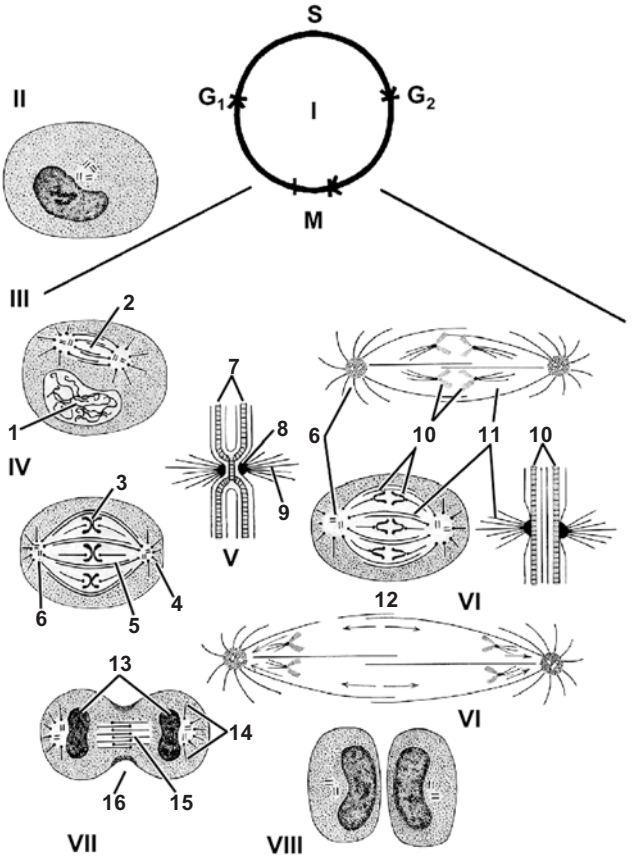
$$ADP + Pi \Leftrightarrow ATP$$
$$\uparrow$$
АТР-синтетаза.

ЖИЗНЕННЫЙ ПУТЬ КЛЕТОК

Клетки не возникают сами по себе, а образуются только при делении других.

Клеточный цикл (рис. 32) представляет собой совокупность процессов, происходящих в клетке при подготовке ее к делению и во время собственно деления, в результате чего материнская клетка делится на две дочерние. В цикле выделяют две фазы: автосинтетическую, или *интерфазу* (подготовка клетки к делению), включающую пресинтетический (G_1, *англ.* gap – промежуток), синтетический (S) и постсинтетический (G_2) периоды, и деление клетки – *митоз*.

Интерфаза – последовательность событий, подготавливающих митоз. Весьма важным в интерфазе является **матричный синтез ДНК** и **удвоение хромосом – S-фаза**. Промежуток между делением и наступлением S-фазы называется **фазой G_1** (постмитотическая, или пресинтетическая, фаза), а между S-фазой и митозом – **фазой G_2** (постсинтетическая, или премитотическая, фаза). В течение фазы G_1 клетка диплоидна, в течение фазы S плоидность возрастает до четырех, в фазе G_2 клетка тетраплоидна. В интерфазе удваивается масса клетки и всех ее компонентов, а также происходит удвоение центриолей.



Р и с . 3 2. *Клеточный цикл:*

I – последовательность фаз клеточного цикла; II – клетка в интерфазе после репликации хромосом и центриолей; III – профаза; IV – метафаза; V – метафазная хромосома; VI – анафаза; VII – телофаза; VIII – сестринские клетки; 1 – ядро; 2 – сформировавшееся митотическое веретено; 3 – хромосомы; 4 – астральные микротрубочки; 5 – полюсные микротрубочки; 6 – полюс веретена; 7 – хроматиды; 8 – центромера; 9 – центромерные микротрубочки; 10 – сестринские хроматиды; 11 – центромерные (кинетохорные) микротрубочки; 12 – раздвижение полюсов в анафазе; 13 – вновь образованные ядра; 14 – восстановление интерфазных микротрубочек, растущих от центросомы; 15 – остатки полюсных микротрубочек; 16 – борозда деления (по Албертсу и соавт., с изменениями)

В течение пресинтетической фазы G_1 в клетке уже усилены биосинтетические процессы и происходит подготовка к удвоению ДНК. При этом развиваются преимущественно те органеллы, которые необходимы для синтеза ферментов, обеспечивающих, в свою очередь, предстоящее удвоение ДНК (прежде всего это рибосомы). На материнской центриоли клеточного центра увеличивается количество сателлитов. Фаза G_1 длится от нескольких часов до суток и более.

Репликация (*лат.* replicatio – повторение) **– это процесс передачи генетической информации, хранящейся в родительской ДНК, путем точного ее воспроизведения в дочерней клетке**. При этом каждая родительская цепь ДНК является матрицей для синтеза дочерней (матричный синтез ДНК).

Репликация основана на комплементарном спаривании оснований. Вначале в одной точке ДНК обе ее цепи расходятся, образуя асимметричную репликационную «вилку». Фермент ДНК-полимераза катализирует процесс полимеризации нуклеотидов только в направлении 5' → 3'. Напомним, что обе цепи ДНК антипараллельны, поэтому синтез одной из дочерних цепей происходит непрерывно (лидирующая цепь), другой (отстающей) – в виде отдельных фрагментов размерами 10 – 200 нуклеотидов (фрагменты Оказаки). Впоследствии эти фрагменты соединяются под действием фермента ДНК-лигазы.

Репликация начинается от середины каждого плеча, от участка, называемого *сайтом инициации репликации*. Распространяясь к теломерам, репликация доходит до них и останавливается. Двигаясь к середине хромосомы, репликация доходит до центромеры и тоже останавливается, однако центромерная область не удваивается. В результате каждая хромосома имеет теперь две цепи ДНК. Каждая цепь с окружающими их белками образует ***сестринские хроматиды***. S-фаза длится 8 – 12 часов.

В каждой хромосоме во время S-периода образуются группы репликационных «вилок» (20 – 80), которые возникают одновременно у всех хромосом. При этом «вилки» расположены парами, которые движутся в противоположных направлениях до тех пор, пока не встретят соседнюю «вилку», так что образуются две дочерние спирали. В результате репликации каждая из двух дочерних молекул ДНК состоит из одной старой и одной новой цепи.

В цитоплазме в течение S-фазы удваиваются не только цепи ДНК, но и каждая из центриолей клеточного центра.

В течение премитотической фазы G_2 совершаются синтезы, необходимые для обеспечения непосредственно процесса деления. Количество ДНК и центриолей в клетке уже удвоено. Фаза G_2 продолжается до 6 часов.

Митоз. Когда подготовка к делению заканчивается, начинается непосредственно **митоз** (*греч.* mitos – нить). В нем различают четыре основные фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (см. рис. 32, табл. 7). Иногда выделяют шесть фаз: профазу, прометафазу, метафазу, анафазу, телофазу и цитокинез.

К началу п р о ф а з ы хроматин конденсируется, в результате чего в ядре образуется плотный клубок. К концу профазы этот клубок разрыхляется (рыхлый клубок), становятся видимыми *d-хромосомы*, *каждая из которых состоит из двух хроматид* (*s-хромосом*), лежащих параллельно друг другу и связанных между

Таблица 7

Клеточный цикл. Процессы, происходящие в клетке

	Фазы	Ядро	Клеточный центр	Мембранные органеллы	Синтетические процессы	Клетка
1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*
Интерфаза	Постмитотическая, или пресинтетическая (G_1), – от нескольких часов до суток и более	Диплоидное	На материнской центриоли увеличивается количество сателлитов		Усилены, увеличение числа рибосом	Удвоение массы клетки и всех ее компонентов
	Синтетическая (S) – 8 – 12 ч.	Репликация хромосом (кроме центромерной ДНК), плоидность возрастает до четырех	Удвоение центриолей, в сборке микротрубочек участвует только исходная материнская центриоль		Синтез белков, в т.ч. гистонов, необходимых для включения в новую хроматиду	
	Премитотическая, или постсинтетическая (G_2), – до 6 ч.	Тетраплоидное; хроматин конденсирован, ядрышко четко видно, ядерная оболочка целая	Центриоли удвоены, обе материнские осуществляют сборку микротрубочек	Формирование лизосом, деление митохондрий	Синтезы веществ, необходимых для митоза (белки, в том числе ферменты)	
Профаза	начало	Хроматин конденсируется – плотный клубок	Расходятся к противоположным полюсам клетки. Интенсивная сборка микротрубочек	Активизировано формирование лизосом		
	конец	Клубок разрыхляется (рыхлый клубок), видны d-хромосомы, каждая состоит из двух s-хромосом (хроматид), связанных в области центромеры				

Окончание табл. 7

1	2	3	4	5	6	7
Метафаза	Прометафаза (10 – 20 мин.)	Прекращение транскрипции на участках эухроматина. Появление плотных базофильных скоплений. Спирализация хромосом, распад ядерной оболочки. Появление на центромерах кинетохора скоплений специальных белков	Сборка микротрубочек на материнских центриолях. Возникновение биполярного митотического веретена. Астральная лучистость. Полярные и кинетохорные микротрубочки	Распад комплекса Гольджи и эндоплазматической сети на мелкие пузырьки	Замедлены	
	Собственно метафаза	Расположение хромосом в плоскости экватора (метафазная пластинка). Видны метафазные хромосомы и кариотип. Хроматиды прочно прикреплены к веретену	Образование веретена деления. Материнская звезда. Хромосомные микротрубочки сестринских хроматид направлены к противоположным полюсам			
Анафаза	Начало	Быстрая репликация центриольной ДНК. Разделение общей центромеры каждой d-хромосомы, сестринские хроматиды становятся самостоятельными s-хромосомами	Укорочение микротрубочек, их разборка у кинетохоров			

Анафаза	Конец	Расхождение s-хромосом. Передвижение групп s-хромосом к полюсам клетки	Образование двух дочерних звезд			Инвагинация цитолеммы, образование борозды деления. Появление в области борозды деления под цитолеммой сократительного кольца (актиновые и миозиновые нити)
Телофаза	Разделившиеся группы хромосом подходят к полюсам, теряют хромосомные трубочки, деконденсируются, разрыхляются, начинается транскрипция. Формирование ядрышка. Восстановление ядерной оболочки – вокруг каждой группы хромосом	Распад микротрубочек веретена	Сборка комплекса Гольджи и эндоплазматической сети, усиление биосинтеза мембран			Появление перетяжки цитолеммы
Цитокинез	Диплоидные				Нормальное физиологическое течение синтетических процессов	Углубление перетяжки, разделение клеток

собой в области центромеры. Центриоли попарно расходятся к противоположным концам клетки, которые теперь называют полюсами. Одновременно на сателлитах центриолей идет интенсивная сборка микротрубочек.

События м е т а ф а з ы начинаются в цитоплазме. Лизосомы растворяют ядерную оболочку, так что спирализованные хромосомы и клеточные центры оказываются в общем компартменте. На каждой центромере выявляется скопление специальных белков – *кинетохор* (*греч*. kineo – подвижный, choreo – иду вперед).

Сборка микротрубочек на материнских центриолях продолжается, так что в результате возникает биполярное митотическое веретено, состоящее из этих микротрубочек и ассоциированных с ними белков. Различают несколько видов микротрубочек. Многие нити расходятся от центриолей (как от полюсов) во все стороны. Часть их образует направленную к поверхности клетки *астральную лучистость*. Другая их часть направлена к экватору клетки – это так называемые *полярные микротрубочки*. У экватора полярные микротрубочки, связанные с разными полюсами, перекрывают друг друга. Кроме астральных и полярных микротрубочек от полюсов отходят *кинетохорные* – те, которые в области экватора прикрепляются к кинетохорам хромосом. В клетках человека каждый кинетохор связан с 20 – 40 микротрубочками. Прикрепление микротрубочек к сестринским хроматидам гомологичных хромосом происходит случайно.

В ходе метафазы хромосомы перемещаются и располагаются в одной плоскости перпендикулярно к оси между полюсами. Образуется фигура, называемая *материнской звездой*. При этом все хромосомы располагаются так, что их центромеры находятся в экваториальной плоскости, пересекающей продольную ось веретена под прямым углом (метафазная пластинка), причем каждый кинетохор одной d-хромосомы обращен к одному из полюсов клетки.

В результате упорядочения положения хромосом система микротрубочек тоже упорядочивается. Они теперь образуют *веретено деления* (митотическое веретено). Хроматиды прочно присоединяются к веретену благодаря взаимодействию кинетохорных трубочек с перицентриолярным веществом.

Каждая из метафазных хромосом состоит из двух фибрилл диаметром 20 – 50 нм, которые уложены в плотный складчатый клубок. Фибриллы имеют зернистый вид, так как срез препарата проходит через этот клубок множество раз. При этом ДНК имеет более высокую электронную плотность, чем связанный с нею белок. Напомним, что именно в метафазе митоза определяют кариотип (см. ранее).

В S-периоде удваивается не вся ДНК одной хромосомы, а остается нереплицированным центромерный участок. В начале

анафазы происходит быстрая репликация ДНК в области центромеры, что и служит сигналом к началу анафазы. Анафаза начинается внезапно с резкого разделения общей центромеры d-хромосомы, в результате чего сестринские хроматиды становятся самостоятельными s-хромосомами.

Микротрубочки начинают укорачиваться: у кинетохоров происходит их разборка. В результате этого хроматиды подтягиваются к центриолям. В это время s-хромосомы начинают передвигаться и с одинаковой скоростью (около 1 мкм в минуту) направляются к полюсам клетки. Сами центриоли удаляются друг от друга в сторону полюсов клетки. Образуются две *дочерних звезды*.

Телофаза завершает деление. Разделившиеся группы хромосом подходят к полюсам, теряют хромосомные микротрубочки, разрыхляются, деконденсируются, переходя в хроматин, и начинают транскрибировать РНК. Примерно в середине телофазы начинается образование нитчатой, а затем гранулярной частей нуклеолонемы. К концу телофазы (после восстановления ядерной оболочки!) ядрышко полностью сформировано. Из мембранных пузырьков собираются комплекс Гольджи и ЭПС.

Ядерная оболочка образуется из мембранных фрагментов вначале в виде небольших шапочек, расположенных на поверхности формирующихся глыбок хроматина. Фрагменты оболочки растут, сливаются между собой, окружая все ядро к концу телофазы. При этом восстанавливаются ядерные поры и поровые комплексы, дефосфорилируются белки ядерной пластинки, что приводит к ее восстановлению.

Перетяжка становится все более глубокой, и в результате одна клетка разделяется на две (цитокинез), каждая из которых диплоидная.

Мейоз. У организмов, размножающихся половым путем, имеются две категории клеток: диплоидные и гаплоидные. К первым относятся соматические и предшественницы половых клеток, ко вторым – зрелые половые (*гаметы*). Уменьшение количества хромосом в два раза достигается благодаря мейозу (рис. 33, табл. 8). Он включает в себя два последовательных деления. После слияния гамет возникает новый одноклеточный диплоидный организм (*зигота*), который не просто несет сумму признаков своих родителей, а является индивидуумом с присущими только ему свойствами.

При дальнейшем митотическом делении зиготы образуются диплоидные клетки, содержащие по два экземпляра каждой хромосомы, которые называются гомологичными. Гомологичные хромосомы, имеющие одинаковую длину и одинаковое расположение центромер, содержат одинаковое количество генов, а эти гены имеют одну и ту же линейную последовательность. Каждая из пары гомологичных хромосом диплоидного организма происходит либо из ядра спермия, либо из ядра яйцеклетки.

Таблица 8

Мейоз

Деление мейоза	Фазы деления	Стадии	Ядро	Цитоплазма органеллы	Синтетические процессы	Клетка
1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*
	Интерфаза	G_1	Диплоидное	Аналогичны интерфазе митоза		
		S	Тетраплоидное			
		G_2				
	Профаза	Пролептонема	Спирализация хромосом. Ядерная оболочка и ядрышко сохранены		Синтез некоторых РНК и белков	
I деление		Лептонема	Дальнейшая спирализация хромосом, становятся видимыми d-хромосомы (46). Ядерная оболочка и ядрышко сохранены			
		Зигонема	Гомологичные диплоидные d-хромосомы выстраиваются рядом, укорачиваются и сцепляются (конъюгация), образуя биваленты. Каждый бивалент состоит из двух d-хромосом (4 хроматиды). Ядро тетраплоидное. Каждая пара гомологичных хромосом связана между собой синаптонемальным комплексом.			
		Пахинема	Между хроматидами возникают хиазмы. Кроссинговер в 2 – 3 участках каждого бивалента. Разъединение хроматид, которые остаются связанными в области хиазм			

		Диплонема (сперматозоиды – несколько сут., яйцеклетки – годы)	Распад синаптонемальных комплексов. Конъюгировавшие хромосомы раздвигаются, гомологичные хромосомы каждого бивалента остаются связанными хиазмами			
		Диакинез	Конденсация хромосом, гомологичные d-хромосомы связаны хиазмами, сестринские хроматиды – центромерами. Разрушается ядерная оболочка и ядрышки	Реплицированные центриоли направляются к полюсам. Образуется веретено деления		
	Метафаза	Хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости, образуя метафазную пластинку. Хромосомные микротрубочки прикрепляются к центромере со стороны полюса. Центромеры гомологичных хромосом расположены по обе стороны экватора. Хиазмы сохраняются				

Окончание табл. 8

1	2	3	4	5	6	7
	Анафаза	Хиазмы распадаются, гомологичные d-хромосомы разделяются и расходятся к полюсам. Сестринские хроматиды остаются связанными между собой центромерами. Не происходит репликации центромерной ДНК				Инвагинация цитолеммы, образование борозды деления
	Телофаза	Формируется ядерная оболочка и ядрышки				Борозда деления углубляется
	Цитокинез	В каждой дочерней клетке по 23 d- хромосомы				Клетка разделяется, образуются 2 гаплоидные клетки по 23 d-хромосомы каждая
II деление	Интерфаза очень короткая	ДНК не реплицируется. Ядра диплоидные				
	Профаза	Аналогичны фазам митоза				Образуются гаплоидные клетки
	Метафаза					
	Анафаза					
	Телофаза					
	Цитокинез					

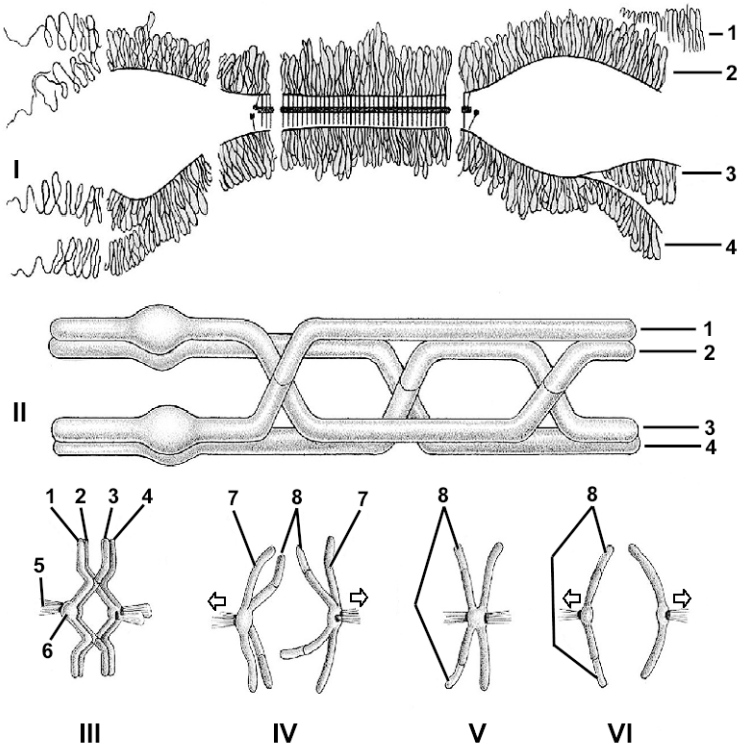


Рис. 33. *Мейоз:*
I и II – хроматиды в профазе мейоза; III – спаренные гомологичные хромосомы при переходе к первой метафазе мейоза; IV – расхождение гомологичных хромосом в первой анафазе мейоза; V – вторая метафаза; VI – расхождение сестринских хроматид во второй анафазе; 1, 2, 3, 4 – хроматиды; 5 – соединяющиеся кинетохорные нити; 6 – кинетохор; 7, 8 – плечи сестринских хроматид (по Албертсу и соавт., с изменениями)

При образовании гамет в зрелом организме в результате мейоза в каждую дочернюю клетку от каждой пары гомологичных хромосом попадает лишь по одной из них. Это становится возможным потому, что при мейозе происходит лишь одна репликация ДНК, за которой следуют два последовательных деления ядер (первое и второе деление мейоза) без повторного синтеза ДНК. В результате из одной диплоидной образуются четыре гаплоидные клетки.

Напомним, что перед началом мейоза в интерфазе клетка прошла обычные фазы G_1, S и G_2, так что стала тетраплоидной. Иначе говоря, произошла репликация ДНК и белков-гистонов хромосом, а сестринские хроматиды при этом остались связанными своими центромерами, так что в ядре имеется по четыре набора каждой хромосомы. Увеличена масса клетки и ее органелл.

Каждое из двух делений мейоза (деления I и II) имеет свои отличительные черты. Особенность деления I состоит в необычном и сложном прохождении **профазы (профаза-I)**. Она подразделяется на несколько стадий: *пролептонему, лептонему, зигонему, пахинему, диплонему* и *диакинез*.

Во время *пролептонемы* (*греч.* pro – период, leptos – тонкий, nema – нить) происходит значительная, но не полная спирализация хромосом. Ядерная оболочка сохраняется, ядрышко не распадается. Поэтому во время профазы мейоза возможны синтезы некоторых РНК и белков. За счет этих синтезов в половых клетках (особенно в женской) создаются запасы веществ, которые будут необходимы для оплодотворения и ранних стадий развития зародыша.

Во время *лептонемы* хромосомы еще больше спирализуются, и в ядре становятся видными тонкие нитевидные d-хромосомы (их 46, т. е. два набора). Подчеркнем, что каждая гомологичная хромосома уже реплицирована и состоит из двух сестринских хроматид. Каждая хромосома представляет собой тонкую фибриллу, состоящую из осевой белковой нити, к которой прикрепляется хроматин сестринских хроматид (петли ДНК). Хромосомы с помощью белковых скоплений – *прикрепительных дисков* – закреплены обоими своими концами на внутренней мембране ядерной оболочки (ядерная оболочка сохраняется, ядрышко хорошо видно).

Во время *зигонемы* (*греч.* zygon – парный) гомологичные диплоидные хромосомы выстраиваются рядом, обвивают друг друга, укорачиваются и сцепляются между собой (*конъюгация*). Образуются так называемые тетраплоидные *биваленты* (*лат.* bi – двойной, valens – сильный). Напомним, что каждая диплоидная хромосома из одного бивалента происходит либо от отца, либо от матери. Половые хромосомы располагаются около внутренней ядерной мембраны. Область, занятая ими, называется *половым пузырьком*.

В зигонеме гомологичные d-хромосомы выстраиваются рядом, сближаются, между ними образуются специализированные синаптонемальные комплексы (*греч.* synapsis – связь, соединение), которые представляют собой белковые структуры. При небольшом электронно-микроскопическом увеличении синаптонемальный комплекс выглядит в виде двух электроноплотных полос, разделенных светлой полосой. При большом увеличении в комплексе видны две параллельные боковые белковые нити длиной 120 – 150 нм и толщиной 10 нм каждая, соединенные тонкими поперечными полосами размерами около 7 нм, по обе стороны от них лежат d-хромосомы. Их ДНК формирует множество петель.

В центре комплекса проходит осевой элемент толщиной 20 – 40 нм. Синаптонемальный комплекс удачно сравнивают с веревочной лестницей, стороны которой образованы гомологичными

хромосомами. Именно в результате этого гомологичные хромосомы сцепляются между собой и образуют биваленты, 46 d-хромосом образуют 23 бивалента. *Каждый бивалент состоит из двух d-хромосом, т. е. из четырех хроматид.*

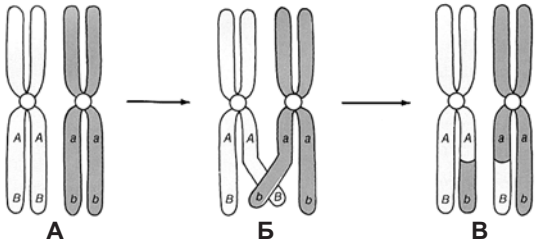


Рис. 34. *Схема кроссинговера:*
А – синапс и образование тетрады; Б – кроссинговер; В – генетическикая рекомбинация (по Тортора и соавт.)

К концу зиготены каждая пара гомологичных хромосом связана между собой с помощью синаптонемальных комплексов. Лишь половые хромосомы X и Y конъюгируют неполностью, так как они неполностью гомологичны.

Пахинема (*греч.* pahys – толстый) продолжается не менее нескольких суток. Процессы разворачиваются постепенно. Хромосомы несколько укорачиваются и утолщаются. Между хроматидами материнского и отцовского происхождения в нескольких местах возникают соединения – **хиазмы** (*греч.* chiasma – перекрест), или **рекомбинантные узелки**. Они представляют собой белковые комплексы размерами около 90 нм. В области каждой хиазмы происходит обмен соответствующих участков гомологичных хромосом – от отцовской к материнской и наоборот. Этот процесс называют **кроссинговером** (*англ.* crossing-over – перекрест). Таким образом, кроссинговер обеспечивает многочисленные генетические рекомбинации (рис. 34).

В каждом биваленте человека в профазе-I кроссинговер происходит в среднем в двух-трех участках. Количество рекомбинантных узелков равно количеству перекрестков.

По окончании кроссинговера хроматиды разъединяются, но остаются связанными в области хиазм. Наступает стадия *диплонемы*.

В диплонеме (*греч.* diploos – двойной) синаптонемальные комплексы распадаются, конъюгировавшие хромосомы раздвигаются и гомологичные хромосомы каждого бивалента отодвигаются друг от друга, но связь между ними сохраняется в зонах хиазм.

Между диплонемой и *диакинезом* (греч. dia – раз-, kineo – привожу в движение) нет четкой морфологической границы, равно как и разграничений во времени. В диакинезе продолжается конденсация хромосом, они отделяются от нуклеолеммы, но гомологичные d-хромосомы продолжают еще оставаться связанными между собой хиазмами, а сестринские хроматиды каждой d-хромосомы – центромерами. Благодаря наличию нескольких

хиазм биваленты образуют петли. В это время разрушаются ядерная оболочка и ядрышки. Реплицированные центриоли направляются к полюсам, образуется веретено деления.

Вследствие сильно затянутой диплонемы профаза мейоза очень длительна. При развитии спермиев она может длиться несколько суток, а при развитии яйцеклеток – в течение многих лет. Половые клетки в профазе мейоза называются **гаметоцитами первого порядка** (первичными гаметоцитами, гаметоцитами I).

Метафаза-I напоминает аналогичную стадию митоза. Хромосомы устанавливаются в экваториальной плоскости, образуя метафазную пластинку. В отличие от митоза, хромосомные микротрубочки прикрепляются к центромере лишь с одной стороны (со стороны полюса), а центромеры гомологичных d-хромосом расположены по обеим сторонам экватора. Связь между хромосомами с помощью хиазм продолжает сохраняться.

В **анафазе-I** хиазмы распадаются, гомологичные d-хромосомы отделяются друг от друга и расходятся к полюсам. Центромеры этих хромосом, однако, в отличие от анафазы митоза, не реплицируются, а значит, сестринские хроматиды не расходятся.

В **телофазе-I** формируются ядерная оболочка и ядрышко, образуется и углубляется борозда деления, происходит кариокинез. Сначала наборы гомологичных d-хромосом находятся у полюсов. Хотя их число уменьшилось вдвое, каждая из них состоит из двух генетически различных хроматид. В результате цитокинеза в каждой дочерней клетке сосредоточивается по 23 d-хромосомы. Образовавшиеся клетки называют **гаметоцитами второго порядка** (вторичными гаметоцитами, гаметоцитами II).

Интерфаза-II очень короткая. Ее важнейшая особенность состоит в том, что не редуплицируется ДНК, т. е. отсутствует S-фаза.

Деление гаметоцита второго порядка совершается через *профазу-II*, *метафазу-II*, *анафазу-II* и *телофазу-II*. **Профаза-II** не длительна, и конъюгации хромосом при этом не наступает. В **метафазе-II** 23 хромосомы выстраиваются в плоскости экватора. В **анафазе-II** ДНК в области центромеры реплицируется, как это происходит и в анафазе митоза, хромосомы расходятся к полюсам. В **телофазе-II** образуются две дочерние клетки.

Напомним, что во II-е деление вступали не тетраплоидные клетки, как при обычном митозе, а диплоидные. Поэтому каждая из новых клеток гаплоидна. *Восстановление диплоидности произойдет лишь в результате слияния мужской и женской гамет, то есть при оплодотворении – образовании нового организма.*

Итак, в результате двух последовательных делений мейоза-II образуются 4 клетки, каждая из которых несет гаплоидный набор s-хромосом. В табл. 9 приведены основные сходства и различия между митозом и мейозом.

Таблица 9

Сравнительная характеристика митоза и мейоза

Этап	Показатель	Митоз	Мейоз
Весь процесс	Длительность	Короткий (при образовании соматических клеток)	Длительный (при образовании гамет)
Интерфаза	Расхождение хромосом	Хроматиды (имеется длительная)	Гомологичные (имеется длительная перед мейозом-I, короткая между мейозом-I и мейозом-II)
	S-фаза	Предшествует каждому делению	Только перед мейозом-I, отсутствует в интерфазе-II
	Рост клетки	Происходит	Происходит
	Репликация органелл	Происходит	Происходит
Профаза	Длительность	Одна короткая	Профаза-I длительная (до 90% времени), профаза-II короткая
	Хромосомы	Состоят из двух сестринских хроматид, соединенных центромерой	Состоят из двух сестринских хроматид, соединенных центромерой
	Взаимоотношения гомологичных хромосом	Обособлены	Конъюгируют с образованием синаптонемальных компонентов
	Биваленты	Отсутствуют	Имеются
	Хиазмы	Отсутствуют	Образуются
	Кроссинговер	Отсутствует	Происходит
Метафаза	Образование метафазной пластинки	Происходит	В метафазе-I отсутствует. Только в метафазе-II
	Расположение центромер	В одной плоскости, перпендикулярной оси веретена на его экваторе	В метафазе-I над и под экватором симметрично. В метафазе-II на экваторе веретена
	Хромосомные микротрубочки сестринских хроматид	Направлены в разные стороны к противоположным полюсам	В метафазе-I направлены в одну сторону. В метафазе-II направлены в разные стороны
Анафаза	Репликация ДНК в области центромер и разделение s-хромосом	Происходит	В анафазе-I отсутствует, происходит в анафазе-II
	Расхождение d-хромосом	–	В анафазе-I вследствие распада хиазм
Анафаза	Расхождение s-хромосом	Происходит вследствие разделения центромер	В анафазе-I не происходит. Происходит в анафазе-II
	Генетическая идентичность	Хроматиды идентичны	Вследствие кроссинговера хроматиды неидентичны
Телофаза	Количество хромосом	Аналогично материнской клетке (s-хромосомы)	Вдвое меньше, чем в родительской клетке (в телофазе-I d-хромосомы, в телофазе-II s-хромосомы)
	Гомологичные хромосомы в дочерних клетках	Две разделившиеся хроматиды попадают в каждую клетку	Мейоз-I – в каждую клетку попадают две сестринские хроматиды, соединенные в области центромеры. Мейоз-II – в каждую клетку попадает одна хроматида

СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Как и все живые организмы, растения имеют клеточное строение и соответствуют всем положениям описанной клеточной теории. Все основные компоненты эукариотической клетки присутствуют и в клетках растений. Однако клетки растений обладают некоторыми характерными особенностями, которые принципиально отличают их от клеток животных. Эти особенности непосредственно связаны с условиями функционирования растений.

Из присущих животной клетке органелл у растительной *отсутствуют только центриоли*, которые могут иметь некоторые растения, имеющие монадную форму, зато имеется ряд характерных структур, из которых прежде всего следует выделить жесткую *клеточную стенку, пластиды* и *вакуоли* (рис. 35).

Клеточной стенкой обладают не только растения, но и грибы, а также многие прокариоты. Само открытие Робертом Гуком клетки связано именно с этой структурой. Для понимания устройства клеточной стенки полезно рассмотреть механизм ее образования. Как известно, цитокинез (процесс разделения клеток по завершении митоза) в клетках животных осуществляется посредством их отшнуровки, у растений это происходит совершенно иначе.

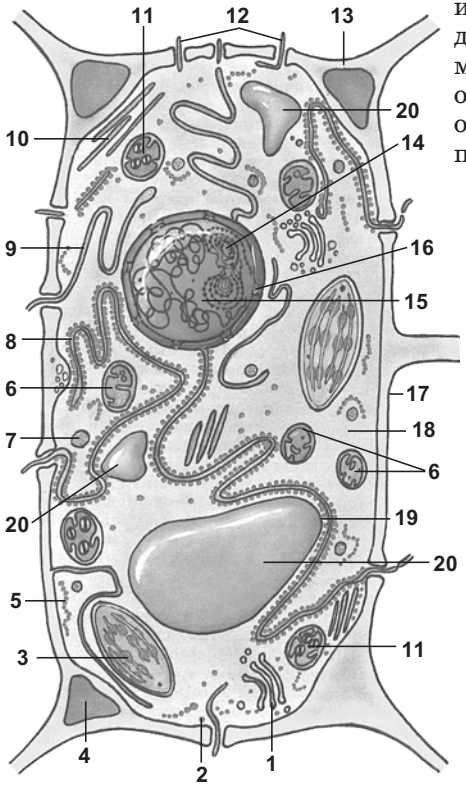


Рис. 35. *Современная (обобщенная) схема строения растительной клетки, составленная по данным электронно-микроскопического исследования разных растительных клеток:*
1 – аппарат Гольджи; 2 – свободно расположенные рибосомы; 3 – хлоропласты; 4 – межклеточные пространства; 5 – полисомы (несколько связанных между собой рибосом); 6 – митохондрии; 7 – лизосомы; 8 – гранулярная (шероховатая) эндоплазматическая сеть; 9 – агранулярная (гладкая) эндоплазматическая сеть; 10 – микротрубочки; 11 – пластиды; 12 – плазмодесмы, проходящие сквозь оболочку; 13 – клеточная оболочка; 14 – ядрышко; 15 – ядро (в ядре видны спирали ДНК); 16 – поры в ядерной оболочке; 17 – плазмалемма; 18 – гиалоплазма (цитозоль); 19 – тонопласт; 20 – вакуоли (по Арронет)

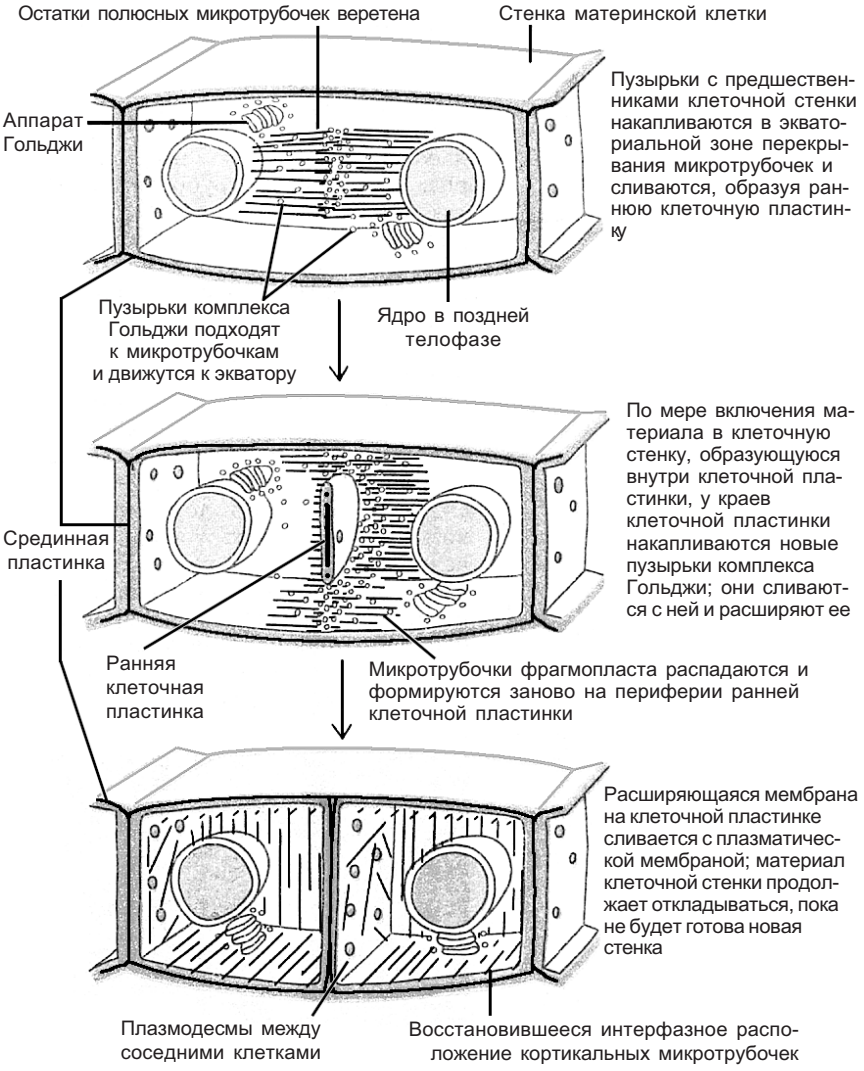


Рис. 36. *Ход цитокинеза в клетках высших растений, имеющих жесткую клеточную структуру*
(по Албертсу и соавт., с изменениями и дополнениями)

Сначала в экваториальной плоскости делящейся клетки из микротрубочек образуется цилиндрической формы структура, которая называется *фрагмопластом*. Затем вдоль этих микротрубочек транспортируются мембранные пузырьки, которые отшнуровываются от мешочков комплексом Гольджи. Эти пузырьки сливаются, образуя

окруженный мембраной диск (рис. 36). Такой диск является *ранней клеточной пластинкой*, с ней постоянно сливаются все новые пузырьки. В итоге ранняя клеточная пластинка достигает плазматической мембраны и сливается с ней, разделяя дочерние клетки. Прямые сообщения между растительными клетками называются *плазмодесмами*. Они специфичны для растительных клеток. Пузырьки комплекса Гольджи, из которого образовалась ранняя клеточная стенка, содержат различные полисахариды, основные из которых пектины и гемицеллюлоза. Связываясь между собой, эти вещества образуют *срединную пластинку*, которая в основном состоит из пектина. Позже в ее состав входят более плотные вещества – целлюлоза и лигнин. Каждая клетка со всех сторон окружена срединной пластинкой.

На следующих этапах формируются сначала *первичная*, а затем *вторичная клеточная стенка*. В клеточных стенках присутствуют каркас и связующее вещество. Такая конструкция обладает немалой прочностью. Нерастяжимые элементы каркаса – пучки молекул целлюлозы, а связующй компонент – гемицеллюлозы и пектины, которые образуют матрикс клеточной стенки. Все эти вещества транспортируются в пузырьках комплекса Гольджи к плазматической мембране, где пузырьки сливаются с ней и посредством экзоцитоза выбрасывают содержащиеся в ней вещества наружу. Эти вещества, попадая в пространство между плазматической мембраной и срединной пластинкой, служат материалом для образования клеточной стенки.

Первичная клеточная стенка содержит до 90% воды. Она характерна главным образом для меристематических (меристематические клетки – это клетки, способные постоянно делиться) и малодифференцированных (дифференциация – приобретение клеткой морфологических особенностей, связанных с функциональной специализацией клетки) клеток. Такие клетки способны значительно увеличивать свой объем и, соответственно, размеры. Необходимо учитывать, что целлюлозные фибриллы нерастяжимы, а увеличение линейных размеров осуществляется за счет смещения относительно друг друга упомянутых фибрилл.

Некоторые клетки, в частности мезофилла листьев (мезофилл – фотосинтезирующая паренхима вегетативных листьев), по достижении своих окончательных размеров перестают откладывать элементы оболочки. И у них в течение всей жизни сохраняется первичная оболочка. Но у большинства клеток этот процесс не прекращается. В этом случае между плазматической мембраной и первичной стенкой откладывается вторичная. Ее строение в принципе сходно с первичной стенкой, но соотношение компонентов различно. Вторичная стенка содержит значительно больше целлюлозы и меньше воды.

Во вторичной стенке обычно выделяют три слоя – наружный, самый мощный средний и внутренний (рис. 37). В ней (во вторичной

стенке) имеется большое количество пор. Пора представляет собой углубление во вторичной стенке. Первичная стенка и срединная пластинка остаются при этом интактными. Несмотря на это, через поры эффективно осуществляется транспорт, а у некоторых растений (например, у голосеменных) транспорт воды по ксилеме осуществляется только через поры. Поры могут быть простыми (рис. 38) и окаймленными (рис. 39). Окаймленные поры хвойных благодаря наличию такой структуры, как торус, способны активно влиять на интенсивность транспорта. Торус, смещаясь, может перекрывать поток воды (который в нормальном положении обтекает его по краям). Сместившись, торус уже не способен больше вернуться в первоначальное положение.

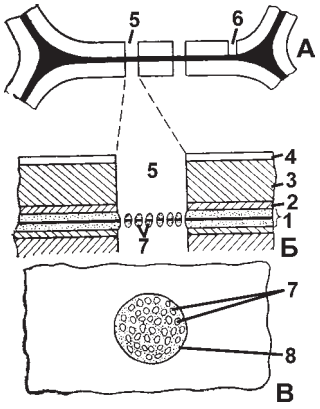


Рис. 37. *Схема строения клеточной стенки:*
А – общий вид; Б – часть оболочки при большом увеличении; В – вид сверху; 1 – срединная пластинка; 2, 3, 4 – соответственно внешний, средний и внутренний слои вторичной оболочки; 5 – пора; 6 – слепая пора; 7 – плазмодесменные канальцы; 8 – поровое поле (по Гуляеву)

Транспорт также осуществляется через мелкие (до 30 – 60 нм) сквозные отверстия, которые ведут в каналы, пронизывающие клеточные стенки соседних клеток вместе с срединной пластинкой, – *плазмодесмы*. Эти каналы по всей длине выстланы плазматической мембраной. Через плазмодесмы проходит полая *десмотубула*, через нее элементы эндоплазматического ретикулума соседних клеток сообщаются между собой. Между плазматической мембраной и десмотубулой всегда имеется небольшое количество *гиалоплазмы*. Плазмодесмы позволяют веществам свободно мигрировать из одной клетки в другую, минуя при этом серьезные барьеры.

При формировании вторичной клеточной стенки линейный рост клеток становится невозможен, поэтому этот процесс всегда сопровождается уменьшением объема протопласта (протопласт – содержимое живой клетки, за исключением клеточной оболочки).

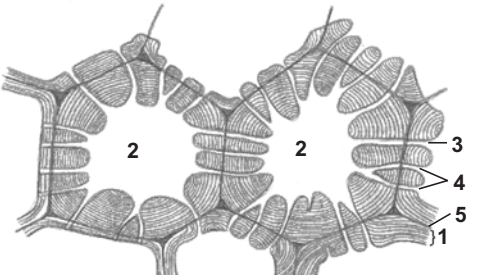


Рис. 38. *Простые поры в оболочках каменистых клеток (склеренхиме) из семенной кожуры грецкого ореха:*
1 – вторичная оболочка состоит из многих параллельных слоев, отложенных путем аппозиции; 2 – полость клетки; 3 – поровый канал; 4 – ветвистая пора; 5 – срединная пластинка, слившаяся с первичной оболочкой (по Каусману)

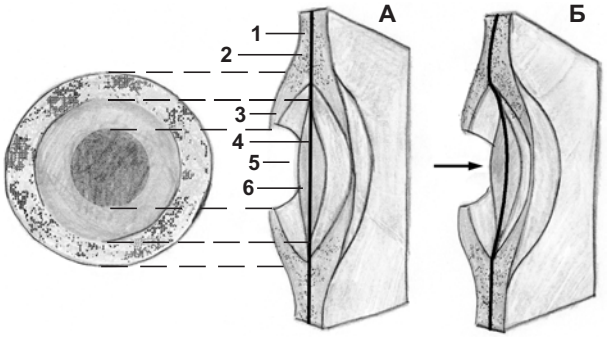


Рис. 39. *Схема строения пары окаймленных пор: А – открытое положение поровой мембраны: 1 – первичные оболочки двух соседних клеток (и межклеточный слой между ними); 2 – вторичная оболочка; 3 – поровое окаймление; 4 – поровая мембрана (состоящая из двух первичных оболочек соседних клеток и межклеточного слоя между ними); 5 – поровая камера; 6 – торус; Б – закрытое положение поровой мембраны (по Яценко-Хмелевскому)*

В некоторых случаях клетки, имеющие вторичные утолщения оболочек, сохраняют живой функционирующий протопласт (к примеру, клетки колленхимы – механической ткани, хотя здесь оболочка утолщается не везде, а лишь в определенных участках), но очень часто утолщение приводит к серьезному нарушению транспорта веществ, в результате чего протопласт отмирает, а главную функцию выполняет мощная оболочка (например, склеренхима – см. рис. 38). В этом случае оболочки одревеснеют, т. е. пропитываются лигнином (*лат.* lignum – древесина). Одревеснение наблюдается у всех высших растений, за исключением мохообразных. В результате повышается механическая прочность и понижается водопроницаемость.

Кроме лигнина, в оболочке клеток некоторых неспециализированных тканей могут накапливаться вещества, обладающие гидрофобными свойствами: растительные воска, кутин и суберин (*лат.* suber – пробка). Клеточная стенка выполняет множество функций, но наиболее важными являются две: *роль наружного скелета и обеспечение возможности тургора* (*лат.* turgescere – набухать).

Наличие оболочки лишает клетку возможности изменять свою форму. Жесткая оболочка фиксирует клетку. Особенно четко роль клеточной стенки видна у высших наземных растений – она поддержает тело над землей. Значительная часть клеток живого растения мертва, а функционируют у них именно толстые оболочки (ксилема – тип проводящей ткани, по которой осуществляется транспорт воды с растворенными в ней минеральными веществами по направлению от корня ко всем структурам побега, склеренхима – тип механической ткани, образованной исключительно толстостенными мертвыми клетками).

Живая растительная клетка характеризуется тургором – давлением, которое оказывает протопласт на клеточную стенку, и, если бы ее не было, клетка разорвалась бы. Тургор выполняет функцию опоры у живых клеток, стенки которых не имеют сильно

выраженного вторичного утолщения. Это особенно характерно для травянистых растений. В клеточных стенках запасаются питательные вещества.

Клеточные стенки разделяют организм растения на два пространства. То из них, которое объединяет между собой все протопласты, связанные между собой посредством плазмодесм, называется *симпластом*. Пространство, которое отграничено клеточными стенками и включает в себя межклетники, называется *апопластом*. Соответственно транспорт через плазмодесмы называется *симпластическим*, а транспорт по оболочкам и межклетникам – *апопластическим*.

Растительные клетки довольно прочно связаны между собой в основном за счет срединной пластинки.

ПЛАСТИДЫ

Пластиды являются органеллами, присущими исключительно растениям. В различных количествах они присутствуют в любой живой растительной клетке и в своей совокупности образуют *пластидом клетки*. Популяция пластид гетерогенна. Выделяют три основных типа пластид: *хлоропласты* (зеленые), *хромопласты* (различные пластиды от желтого до красного цветов) и *лейкопласты* (бесцветные). Всех их объединяет общее происхождение, наличие внутренних мембран, а также собственного генома и аппарата биосинтеза белка, что говорит о некоторой автономности этих органелл. Обычно в каждой клетке можно обнаружить только один тип пластид.

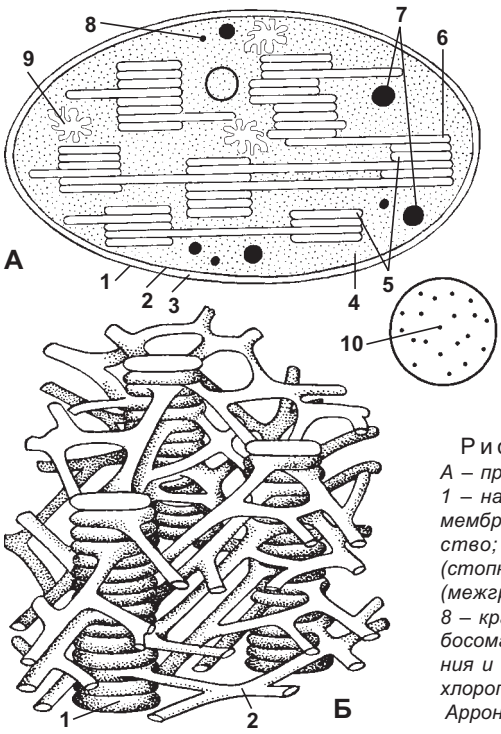
Хлоропласты имеют наибольшее значение для растения. Они встречаются у большинства живых клеток зеленых органов растения и часто занимают большую часть объема протопласта. Форма хлоропластов чаще всего бывает линзовидной, хотя у водорослей (у них чаще всего присутствует всего один огромный хлоропласт, называемый *хроматофором*) она может быть очень разнообразной – чашеобразной, спиралевидной и др. Хлоропласты – очень крупные внутриклеточные структуры. Нередко их размер превышает размер ядра, но обычно ширина 2 – 4 мкм и длина – 5 – 10 мкм. Хроматофоры водорослей еще больше – до 50 мкм в длину. Численность хлоропластов в различных клетках очень варьирует – от 5 – 7 в клетках эпидермы тополя до 1000 в гигантских клетках мезофилла листьев махорки. Хлоропласты особенно многочисленны в тех клетках, которые хорошо освещены, клетки корня, как правило, не имеют этих пластид. Нет их и в выделительных клетках. Общая численность хлоропластов взрослого дерева может доходить до ста миллиардов.

В клетке хлоропласт обычно располагается в пристеночной цитоплазме, причем их форма и численность может изменяться в ответ

на действие некоторых факторов окружающей среды. Например, у растущих в тени растений хлоропласты становятся крупнее и богаче хлорофиллом. Положение этих органелл в клетке также непостоянно и зависит от интенсивности освещения.

Хлоропласты во многом сходны с митохондриями (рис. 40). Они имеют оболочку, образованную двумя мембранами, между которыми находится межмембранное пространство шириной около 20 – 30 нм. Оболочка ограничивает содержимое хлоропласта, заполненное стромой (ее также называют матриксом). В отличие от митохондрий, хлоропласты имеют еще и третью мембранную систему – *ламеллярную*. Она происходит от внутренней мембраны оболочки, но связь ее с ламеллами у взрослого хлоропласта представляется спорной.

Внутренние мембраны образуют мешочки двух типов. Одни из них имеют вид небольшого диска с межмембранным пространством около 20 – 30 нм. Такие диски называются *тилакоидами*. Они образуют стопки – *граны*, которые лежат очень тесно, но не сообщаются между собой. Количество тилакоидов в гране достигает нескольких десятков, поэтому граны можно различить даже под световым микроскопом.



Другой тип мешочков называют *ламеллами стромы*, или *межгранными тилакоидами*. Они имеют гораздо большую длину и простираются от одной граны до другой.

Наличие и количество тилакоидов свидетельствует об интенсивности фотосинтетических реакций, потому что именно в их мембранах находятся соединения, осуществляющие фотосинтез.

Рис. 40. *Строение хлоропласта:*
А – продольный разрез через хлоропласт: 1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – межмембранное пространство; 4 – строма (матрикс); 5 – граны (стопки) тилакоидов; 6 – ламеллы стромы (межгранный тилакоид); 7 – капли жира; 8 – крахмальное зерно; 9 – ДНК; 10 – рибосома; Б – трехмерная схема расположения и взаимосвязи ламелл и гран внутри хлоропласта: 1 – граны; 2 – ламеллы (по Арронет, с изменениями и дополнениями)

Подобно митохондриям, хлоропласты имеют собственную ДНК, которая находится в строме и представляет собой кольцевую молекулу, а также рибосомы. Хлоропласты способны самостоятельно синтезировать около сотни белков, которые, в частности, входят в состав рибосом и мембран тилакоидов. Однако автономия далеко не полная и органеллы нуждаются в белках, синтез которых определяется геномом ядра. Полагают, что ни один из синтезированных в пластиде белков не покидает органелл.

Хромопласты представляют собой видоизмененные хлоропласты (рис. 41). Сохраняя общий тип строения, хромопласты имеют ряд существенных отличий. Размеры у них меньше, отсутствует внутренняя мембранная система, поэтому нет и хлорофилла. Красный цвет обусловлен пигментами, которые относят к числу каротиноидов. Эти вещества могут находиться в строме хромопласта в двух состояниях. Поскольку каротиноиды принадлежат к числу жирорастворимых соединений, их можно обнаружить растворенными в каплях жира. Такие капли называются *пластоглобулами*. Они могут занимать значительный объем хлоропласта.

Хромопласты легко обнаружить в клетках лепестков цветов (что придает цветам яркость и, несомненно, способствует привлечению насекомых-опылителей), зрелых плодов, реже в вегетативных органах (свекла, морковь, листья в период опадения).

Лейкопласты. В отличие от предыдущих, этот тип пластид вообще не содержит никаких пигментов (см. рис. 41). Лейкопласты имеют строение, общее для всех пластид, но внутренняя мембранная система, хоть и присутствует, развита слабо. Можно обнаружить никак не ориентированные тилакоиды или мембранные пузырьки. Популяция лейкопластов гетерогенна. Она включает в себя несколько групп неокрашенных пластид, различающихся, в основном, по функциям.

Лейкопласты, в которых запасается крахмал, называются *амилопластами*, белки – *протеинопластами*, жиры – *элайопластами* (или *олеопластами*). Бесцветные пластиды растений, которые выращивали без освещения, называются *этиопластами* (при наличии света они легко превращаются в хлоропласты).

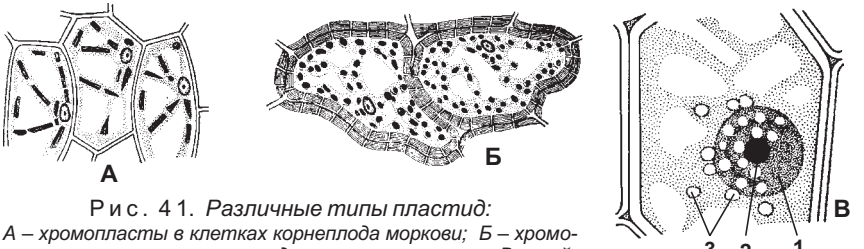


Рис. 41. *Различные типы пластид:*
А – хромопласты в клетках корнеплода моркови; Б – хромопласты в клетках околоплодника красного перца; В – лейкопласты, сгруппированные вокруг ядра в эпидермальной клетке традесканции: 1 – ядро; 2 – ядрышко; 3 – лейкопласты (по Тутаюк, с изменениями)

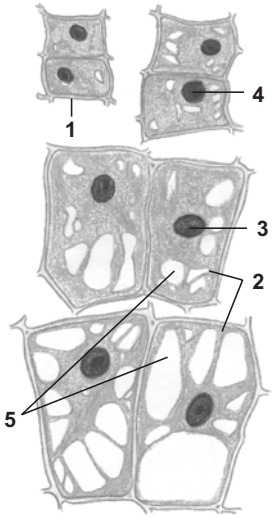


Рис. 42.
Формирование вакуолей: 1 – стенка; 2 – цитоплазма; 3 – ядро; 4 – ядрышко; 5 – вакуоли (по Роббинсу, Виеру и Стокингу)

Размножение и развитие пластид. Хроматофоры водорослей делятся перетяжкой, и этот процесс обычно связан с делением клетки. Хлоропласты высших растений также способны делиться, хотя у них этот процесс проходит нечасто, а при низких температурах останавливается совсем. У высших растений все пластиды происходят от общего предшественника – *пропластид*, которые, в свою очередь, развиваются из двухмембранных *инициальных частиц*. Эти частицы наследуются **только по материнской линии через яйцеклетку, спермии их не содержат.**

Пропластиды представляют собой частицы шаровидной формы диаметром 0,4 – 1 мкм. Чаще всего они встречаются в клетках меристемы, где могут размножаться путем деления или почкованием. Из пропластид развиваются лейкопласты (они обычно имеют более крупные размеры), из них – хлоропласты, которые, в свою очередь, затем становятся хромопластами.

Вакуоли. Практически каждая растительная клетка содержит вакуоли. Но, в отличие от животных клеток, у которых такие структуры тоже есть, вакуоли растений выполняют гораздо больше функций. Если в животной клетке принято выделять три основных ее компонента – цитолемму, цитоплазму и ядро, то в клетках растений крупные вакуоли справедливо рассматривать как четвертый компонент, т. к. по ряду причин их нельзя отнести к органеллам цитоплазмы.

Вакуоли образуются из *провакуолей* – небольших мембранных пузырьков, которые отшнуровываются от элементов гладкого или шероховатого эндоплазматического ретикулума или от мешочков комплекса Гольджи. Такие мембранные структуры можно обнаружить уже в меристематических клетках. Затем пузырьки сливаются и образуют вакуоли значительных размеров (рис. 42). Они в среднем занимают около 30% объема протопласта. Однако в старых клетках все вакуоли могут сливаться в одну гигантскую *центральную вакуоль*. Она часто занимает до 90% объема протопласта, а иногда даже более. В процессе роста клетки ее объем увеличивается *за счет увеличения объема вакуоли*, а не цитоплазмы.

От цитоплазмы вакуоль отделена собственной мембраной, которая называется *тонопластом* (*лат.* tonus – напряжение, *греч.* plastos – оформленный). Толщина тонопласта несколько больше, чем у мембран эндоплазматического ретикулума, но меньше, чем у цитолеммы. Основная его функция – транспорт веществ.

Содержимое вакуолей называется *клеточным соком*. Основную часть его составляет вода, в которой растворены различные вещества. Вакуоль является внутриклеточным резервуаром ионов Na^+, которые избирательно поглощаются тонопластом. В результате концентрация Na^+ в клеточном соке становится в 4 – 5 раз больше, чем в гиалоплазме. Кроме этого, в клеточном соке присутствуют метаболиты первичного обмена (углеводы, белки, органические кислоты) и вторичного (пигменты, алкалоиды, танины).

В вакуолях зрелых плодов в большом количестве накапливаются углеводы в виде моносахаридов (глюкоза и фруктоза во многих плодах) и дисахаридов (сахароза в вакуолях сахарных тростника и свеклы). Реже накапливаются полисахариды (в виде слизей у кактусовых). *Танины* относят к дубильным веществам. Они придают вяжущий вкус и в наибольших количествах присутствуют в коре стеблей и корней. *Алкалоиды* включают в себя группу азотсодержащих веществ. К ним относят кофеин, морфин, кодеин, хинин, каучук и др. В состав клеточного сока могут также входить *пигменты* из группы *антоцианов*. Они имеют желтый, красный или синий цвет и наряду с пластидами определяют яркую окраску лепестков цветков, что способствует привлечению насекомых-опылителей.

Функции вакуолей разнообразны, но наиболее существенными являются четыре: создание тургора, запасание необходимых клетке веществ и отложение веществ, вредных для клетки, а также ферментативное расщепление органических соединений.

Кроме полезных веществ, в вакуолях могут также накапливаться и токсичные соединения.

Включения растительной клетки. Для растительных клеток включения характерны в той же мере, что и для животных.

Трофические включения характерны для всех клеток, но особенно многочисленны в органах, которые запасают питательные вещества (например, в корнях, паренхиме побегов, семенах и др.). Трофические включения бывают трех типов: *крахмальные зерна*, *белковые гранулы* или *кристаллы* и *липидные капли*.

Крахмальные зерна представляют собой полимер глюкозы. Химически крахмал близок к целлюлозе и состоит из двух компонентов: амилозы, в которой остатки располагаются линейно, и амилопектина, имеющего многочисленные ответвления от основной углеродной цепи.

Белковые гранулы можно обнаружить в различных структурах клетки – гиалоплазме, пластидах, эндоплазматической сети вакуолях, а также в ядре. В клетках сухих семян содержание запасенного белка может достигать 25% массы. Белковые отложения встречаются в аморфном и кристаллическом состояниях, чаще всего обнаруживаются *алейроновые зерна*. Эти образования покрыты мембраной.

Липидные капли являются важным источником энергии в клетке. Содержание липидов в клетках зрелых семян (например, арахиса или подсолнечника) может достигать 40% сухой массы. За редким исключением растительные жиры имеют большое количество ненасыщенных жирных кислот.

Вторую группу включений составляют вещества, не имеющие энергетической ценности. Как правило, эти включения являются отходами жизнедеятельности клетки.

ФОТОСИНТЕЗ

Жизнь на Земле возможна благодаря световой (главным образом, солнечной) энергии, которая преобразуется в энергию химических связей органических веществ, образующихся в процессе фотосинтеза. Фотосинтезом обладают все растения и некоторые прокариоты (фотосинтезирующие бактерии и сине-зеленые водоросли – цианобактерии). Организмы, способные к фотосинтезу, называются фототрофами.

У высших растений побег развился как орган воздушного питания. Поэтому, наряду с размножением, его основной функцией является обеспечение всего растительного организма органическими веществами, образованными в процессе *фотосинтеза* (*греч.* phos, photos – свет, synthesis – соединение, сочетание, составление). Этот процесс представляет собой сложную цепь реакций, в результате которых из углерода и водорода, полученных из неорганических источников, образуются органические соединения. Для нормального течения этих реакций необходима энергия. Растения получают ее от падающего света, что и дало название всему процессу. Свет улавливается особыми молекулами, которые получили название *фотосинтетических пигментов* (*лат.* pigmentum – краска). О них следует рассказать подробнее.

Фотосинтетические пигменты

Они представлены молекулами, способными поглощать кванты (*нем.* Quantum – количество, *лат.* quantum – сколько) света. Поскольку при этом поглощается свет лишь определенной длины волны, часть световых волн не поглощается, а отражается. В зависимости от спектрального состава отраженного света пигменты приобретают окраску – зеленую, желтую, красную и др. В настоящее время различают три класса фотосинтетических пигментов – *хлорофиллы*, *каротиноиды* и *фикобилины*.

Самым распространенным и наиболее важным фотосинтетическим пигментом является **хлорофилл** (*греч.* chloros – зеленоватый, phyllon – лист), который имеется практически у всех фототрофов

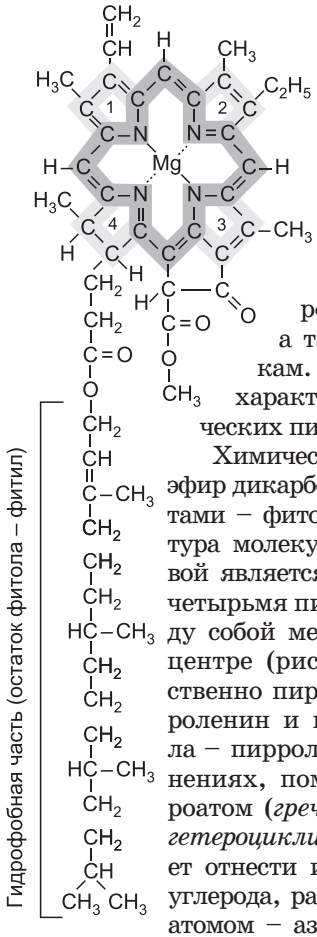


Рис. 43. *Строение хлорофилла а:*
1, 2, 3, 4 – пиррольные кольца; серым выделено порфириновое ядро с делокализованными π-электронами (пояснения в тексте)

(напоминаем, что фототрофами называются автотрофные организмы, способные к фотосинтезу). Хлорофилл неоднороден, насчитывается свыше десятка зеленых пигментов, отличающихся друг от друга атомными группами, присоединенными к пиррольным структурам порфиринового кольца, а также по некоторым другим характеристикам. Поэтому целесообразно начать с химической характеристики хлорофилла и других фотосинтетических пигментов.

Химически хлорофилл представляет собой сложный эфир дикарбоновой кислоты хлорофиллина с двумя спиртами – фитолом и метанолом. Пространственная структура молекулы определяет свойства хлорофилла. Основой является плоское порфириновое ядро, образованное четырьмя пиррольными кольцами, соединенными между собой метиновыми мостиками, с атомом магния в центре (рис. 43). В порфириновом ядре, кроме собственно пиррола, содержатся также его изомер – пирроленин и продукт неполного восстановления пиррола – пирролин. Поскольку в этих циклических соединениях, помимо атомов углерода, присутствует гетероатом (*греч.* heteros – другой) – азот, они называются *гетероциклическими*. Наличие двойных связей позволяет отнести их к ненасыщенным гетероциклам. Атомы углерода, расположенные в гетероцикле рядом с гетероатомом – азотом, обозначаются как α-атомы, а удаленные от него – β-атомы. Поскольку все связи α-углеродных атомов в молекуле хлорофилла заняты в формировании порфиринового кольца, они не определяют специфику различных видов хлорофилла, эту функцию выполняют β-углеродные атомы. Сами атомы азота взаимодействуют с расположенным в центре ядра атомом металла – магнием (отметим, что у близкого по строению гема, входящего в состав гемоглобина, миоглобина или цитохрома, в центре ядра находится атом железа). Так как в порфириновом ядре имеются многочисленные двойные связи, там присутствуют делокализованные (более подвижные) π-электроны, которых в ядре насчитывается 18. Позднее мы расскажем о значении таких электронов для фотосинтеза.

Фитол относится к дитерпенам, основу которых составляют остатки изопрена.

Такая структура молекулы определяет свойства хлорофилла – гидрофобный фитольный «хвост» надежно удерживает молекулу в гидрофобной части мембраны тилакоида хлоропласта, а гидрофильное порфириновое ядро обращено к строме хлоропласта. При этом само ядро ориентировано параллельно мембране, в которой находится хлорофилл.

Синтез хлорофилла довольно сложен и включает в себя 15 реакций, которые можно разделить на три этапа. Исходными веществами для синтеза хлорофилла являются глицин и ацетат. На первом этапе образуется δ-аминолевулиновая кислота. На втором этапе происходит синтез одной молекулы протопорфирина из четырех пиррольных колец. Третий этап представляет собой образование и превращение магнийпорфиринов.

Все низшие и высшие растения, а также цианобактерии содержат различные *хлорофиллы типа a*. У высших растений, зеленых и эвгленовых водорослей имеется *хлорофилл b* (он образуется из хлорофилла *a*), который отличается от хлорофилла *a* присутствием формильной группы –CHO, вместо метильной ($-CH_3$) у третьего атома углерода. Бурые и диатомовые водоросли вместо хлорофилла *b* содержат *хлорофилл c,* не имеющий остатка фитола, а красные водоросли – *хлорофилл d*, который отличается от хлорофилла *a* тем, что при углеродном атоме 2 порфиринового кольца вместо винильной группы имеется формильный радикал. Хлорофиллы бактерий имеют некоторые специфические особенности и называются *бактериохлорофиллами*.

Молекулы хлорофиллов способны, взаимодействуя друг с другом и молекулами белков, создавать агрегированные формы, различающиеся по длине волн поглощенного света. Хлорофилл *a* имеет два четко выраженных максимума поглощения – 660 – 663 нм и 428 – 430 нм. Хлорофилл *b* поглощает более короткие волны в красной части спектра и более длинные в синей. Его максимумы поглощения будут 642 – 644 нм и 452 – 455 нм соответственно. Все хлорофиллы слабо поглощают желтый и оранжевый свет, а зеленый они отражают, что и определяет зеленую окраску этого класса пигментов (рис. 44).

Бактериохлорофиллы отличаются от прочих типов хлорофиллов тем, что способны поглощать красный свет гораздо большей длины, чем хлорофиллы растений. Так, бактериохлорофилл зеленых бактерий утилизирует волны длиной 850 нм, бактериохлорофилл *a* пурпурных бактерий до 900 нм, а бактериохлорофилл *b* пурпурных бактерий – до 1100 нм. Это обстоятельство позволяет бактериям, особенно пурпурным, активно расти при наличии лишь не видимых человеческим глазом инфракрасных лучей.

Другую обязательную группу фотосинтетических пигментов образуют каротиноиды (*лат.* carota – морковь). Эти жирорастворимые

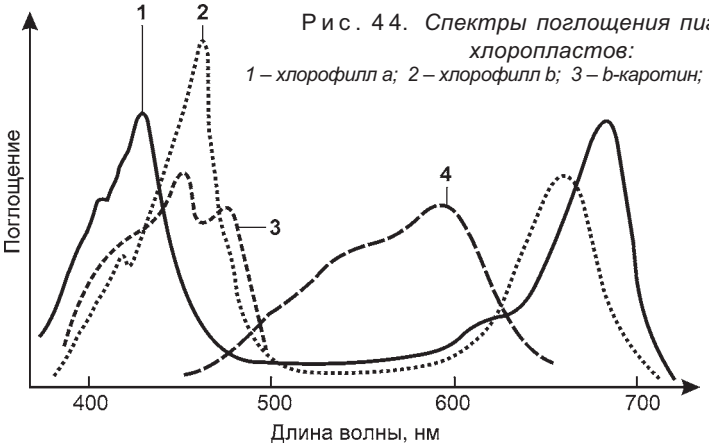


Рис. 44. *Спектры поглощения пигментов хлоропластов:*
1 – хлорофилл a; 2 – хлорофилл b; 3 – b-каротин; 4 – фикобелины

пигменты имеют различную окраску – от желтой до красной. Они содержатся во всех окрашенных пластидах (хлоропластах и хромопластах) растений. Причем в зеленых частях растений хлорофилл маскирует каротиноиды, делая их незаметными до наступления холодов. Осенью зеленые пигменты разрушаются, и каротиноиды становятся хорошо заметными, определяя окраску осенних листьев. Кроме растений, каротиноиды синтезируют фототрофные бактерии и грибы.

Каротиноиды в растительном организме выполняют ряд функций, среди которых наиболее очевидными являются следующие: участие в фотосинтезе в качестве дополнительных пигментов антенных комплексов. Они способны поглощать свет, не доступный для других пигментов, и передавать его хлорофиллам. Кроме того, каротиноиды ослабляют фотоокисление хлорофилла в присутствии кислорода.

Третьей группой фотосинтетических пигментов являются *фикобилины* (*греч*. phykos – водоросль, *лат*. bilis – желчь), которые присутствуют у некоторых водорослей (красных) и цианобактерий. Отдельными молекулами фикобилины, как правило, не представлены, а образуют комплексы с белками, с которыми они, в отличие от хлорофиллов, связаны прочными ковалентными связями. Комплексы таких пигментов с белками называются *фикобилипротеидами* (хромопротеидами).

Согласно первому закону термодинамики энергия не может исчезать или возникать ниоткуда – она может лишь переходить из одного состояния в другое. Согласно второму закону термодинамики часть энергии в процессе такого перехода теряется в виде тепла из-за энтропии, причем величина энтропии возрастает при необратимых процессах (например, теплопроводность, диффузия) и остается постоянной при обратимых. Поэтому при межмолекулярной передаче молекула всегда отдает большее количество энергии, чем ее в итоге получает молекула-акцептор.

Величина энергии электрона определяет расстояние от него до ядра – чем меньше энергия электрона, тем ближе он к ядру, и наоборот. Любому энергетическому состоянию электрона соответствует определенный энергетический уровень (квантовый слой), характеризуемый главным квантовым числом n, которое имеет значения от единицы до бесконечности. Соответственно электрон, будучи на первом уровне, обладает минимальной энергией и максимально близок к ядру, а находясь на наиболее удаленном уровне, обладает максимальной энергией. При переходе на более далекий уровень электрон поглощает энергию, а при возврате на более близкий – выделяет в виде порций (квантов).

Согласно сказанному выше электроны молекул пигментов, поглотив энергию, переходят на более высокий энергетический уровень, т. е. становятся возбужденными. Однако рано или поздно они возвращаются на свой исходный (стационарный) уровень, выделив энергию, полученную ранее при возбуждении.

Молекула хлорофилла, поглотив порцию (*квант*) света, переходит в несколько иное по сравнению с обычным состояние, которое называют возбужденным. Это состояние отличается от тепловой активации молекул, поскольку каждый квант возбуждает лишь одну молекулу хлорофилла, передавая ей свою энергию. При этом квант поглощается не всей молекулой хлорофилла, а лишь одним из ее электронов, причем наиболее легко активируются электроны, находящиеся в порфириновом кольце хлорофилла. Поглотивший квант света электрон временно переходит со своего основного энергетического уровня на более высокий. При этом на основном уровне место перешедшего электрона остается вакантным (появляется электронная «дырка») и вся молекула становится возбужденной. Возврат электрона на исходный уровень сопровождается выделением энергии в виде тепла, или же она высвечивается в виде кванта света с длиной волны всегда бóльшей (правило Стокса), чем у поглощенного кванта света.

Количество фиксированных молекул углекислого газа в расчете на единицу поглощенной энергии определяет энергетическую эффективность фотосинтеза. Как мы уже говорили, у основного фотосинтетического пигмента хлорофилла имеются два пика поглощения света – в синей и красной, а также частично в инфракрасной частях спектра. Солнце излучает максимальное количество квантов длинноволновой части спектра, и следует отметить, что энергетическая эффективность таких лучей почти вдвое выше, чем синих, потому что при поглощении высоко энергетически насыщенных коротких волн происходит тепловое рассеивание значительной части энергии.

Итак, *в основе всех энергетических процессов, которые происходят в живых организмах, лежит энергия возбужденного электрона хлорофилла, которую он получает, поглощая квант света*. Теперь

настало время проследить путь этого электрона, причем, как мы увидим позже, он в прямом смысле этого слова может быть весьма извилистым.

В мембранах тилакоидов хлоропластов были обнаружены комплексы молекул, названные *фотосистемой I* и *фотосистемой II*. Они совместно обеспечивают трансформацию световой энергии в удобную для использования живыми организмами энергию химических связей.

Каждая из фотосистем имеет *реакционный центр* (рис. 45), который образован пронизывающими насквозь мембрану тилакоида белками, ассоциированными с хлорофиллом (напомним, что комплекс молекулы белка с пигментом называется хромопротеидом). Пигменты реакционного центра способны поглощать энергию света, которая переводит электроны в неустойчивое возбужденное состояние, в результате чего они покидают молекулу хлорофилла и переходят на расположенные поблизости молекулы-переносчики. Это говорит о том, что находящийся в реакционном центре хлорофилл способен осуществлять фотохимические реакции.

Вторым обязательным компонентом фотосистемы является *антенный комплекс*. В нем также имеется хлорофилл, причем на его долю приходится до 60% общего количества хлорофилла тилакоидных мембран. Специальные исследования показали, что на один реакционный центр приходится 200 – 400 молекул хлорофилла, расположенных в антенных комплексах. Кроме хлорофилла *а*, здесь присутствуют еще и дополнительные пигменты – хлорофилл *в*, каротиноиды и фикобилины. Их роль заключается в улавливании света с длиной волн, не доступной для хлорофилла *а*. Следует отметить, что молекулы пигментов антенных комплексов, пребывая в возбужденном

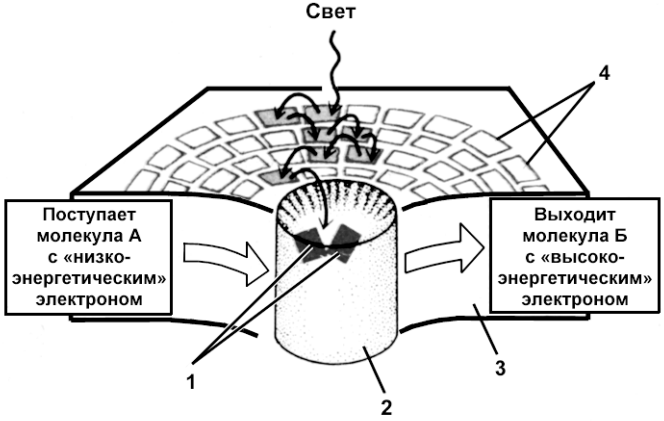


Рис. 45. *Схема устройства фотосистемы:*
1 – «специальная пара» молекул хлорофилла в реакционном центре; 2 – реакционный центр белково-пигментного комплекса; 3 – мембрана тилакоида; 4 – молекулы хлорофилла в антенном белковом комплексе (по Албертсу и соавт., с изменениями)

состоянии (в результате поглощения энергии фотона), не осуществляют фотохимических реакций, зато они эффективно передают полученную энергию по цепи хлорофиллу реакционного центра. Направление переноса энергии (электроны здесь не передаются) в антенных комплексах всегда ориентировано от пигментов, поглощающих самую короткую часть спектра (каротиноидов), к более «длинноволновым» пигментам. Как мы уже говорили, такой процесс получил название резонансной передачи энергии. При этом резонансная передача энергии, осуществляемая между одинаковыми молекулами хлорофилла, получила название *гомогенной*, если же энергия переносится на другой тип пигмента, то перенос называется *гетерогенным*.

Рассмотрим устройство фотосистемы I. Считается, что исторически она возникла раньше фотосистемы II и в настоящее время имеется практически у всех фотосинтезирующих организмов, включая способных к фотосинтезу бактерий (у последних отсутствует фотосистема II и, следовательно, не происходит разложения воды и выделения кислорода). В состав реакционного центра этой фотосистемы входят хромопротеиды, содержащие самую длинноволновую форму хлорофилла (его сокращенно обозначают как $П_{700}$, показывая тем самым длину волны, которую способен поглощать конкретный пигмент). Антенный комплекс этой фотосистемы включает в себя 110 молекул хлорофиллов группы *а*, имеющих максимумы поглощения от 675 до 695 нм.

Согласно теории эволюции фотосистема II в процессе исторического развития появилась позже. На современном этапе она присутствует у всех зеленых растений, а также у сине-зеленых водорослей. Белковые комплексы фотосистемы II включают в себя несколько более коротковолновые формы хлорофилла. Реакционный центр содержит более коротковолновую форму хлорофилла *а* – $П_{680}$. В антенном комплексе имеются хлорофиллы $а_{670\text{-}683}$.

Кроме того, в мембранах тилакоидов находятся непосредственно связанные с фотосистемой II светособирающие белковые комплексы, в которых присутствуют хлорофиллы $а_{660\text{-}675}$, а также хлорофилл $в_{650}$ (несколько в большем количестве, чем хлорофилл *а*) и каротиноиды.

Весьма сложные и разнообразные реакции фотосинтеза, в основе которых лежат фотохимические процессы, в конечном итоге преобразуют энергию света в химическую. Однако наличие света необходимо отнюдь не для всех этапов, а лишь вначале, поэтому в фотосинтезе выделяют *световую* и *темновую* стадии.

Световая стадия фотосинтеза

На этом этапе происходит поглощение световой энергии пигментами, молекулы которых при этом возбуждаются и осуществляют первичные фотохимические реакции. Образовавшиеся в световой

стадии продукты включаются в последовательную серию химических реакций, в результате которых появляются относительно крупные органические молекулы, несущие в своих химических связях «законсервированную» энергию света. Такие реакции не нуждаются в освещении, и поэтому эту стадию назвали темновой (разумеется, это вовсе не означает, что такие реакции идут исключительно в темноте, просто для их осуществления не нужен свет).

Напомним, что молекулы антенных комплексов обеих фотосистем транспортируют только энергию посредством резонансной (*фр.* resonance, *лат.* resonans – дающий звук) передачи, но не заряженные частицы. Принцип резонансной передачи энергии состоит в том, что возбужденный электрон, возвращаясь на стационарный энергетический уровень, выделяет энергию, которая возбуждает соседний электрон. При этом часть энергии рассеивается, и соседний электрон получает энергии меньше, чем ее выделилось. Таким образом, на молекулы хлорофиллов реакционных центров пигменты антенных комплексов передают лишь часть поглощенной энергии света. Однако и этого оказывается достаточным, чтобы электрон хлорофилла перешел в возбужденное состояние.

Непосредственно фотохимические реакции осуществляют реакционные центры фотосистем. Для лучшего понимания всего процесса удобно начать с фотосистемы II. Первичным донором электронов в фотосистеме II является хлорофилл $П_{680}$. Поскольку он находится в димерном состоянии, поглощаются два кванта, которые, в свою очередь, активируют два электрона. Затем возбужденные электроны попадают на первичный акцептор, им является *феофетин*, образующийся в результате замещения в молекуле хлорофилла магния водородом. В дальнейшем заряженный электрон будет передаваться по цепи переносчиков, каждый раз закономерно теряя часть своей энергии. Следующим акцептором является содержащий железо первичный пластохинон фотосистемы II – QA, затем вторичный пластохинон QB, который связывается с пластохиноном PQ. Этот акцептор способен переносить электроны через гидрофобную липидную фазу мембраны тилакоида и передавать их на содержащий по два атома железа и серы белок FeSR (железо-серный белок Риске). Отсюда электроны передаются на принадлежащий цитохромному комплексу $b_6 - f$ цитохром *f*, а затем на содержащий медь белок пластоцианин. Этот переносчик должен будет передать электрон хлорофиллу фотосистемы I, которой для максимальной продуктивности фотосинтеза необходимо работать согласовано с фотосистемой II (рис. 46).

Поэтому для последовательного продолжения цепи реакций должна включиться фотосистема I. Содержащийся в ее реакционном центре хлорофилл $П_{700}$, поглощая два кванта света с несколько большей длиной волны, чем хлорофилл фотосистемы II, возбуждается и соответственно теряет два электрона. Следовательно, именно этот

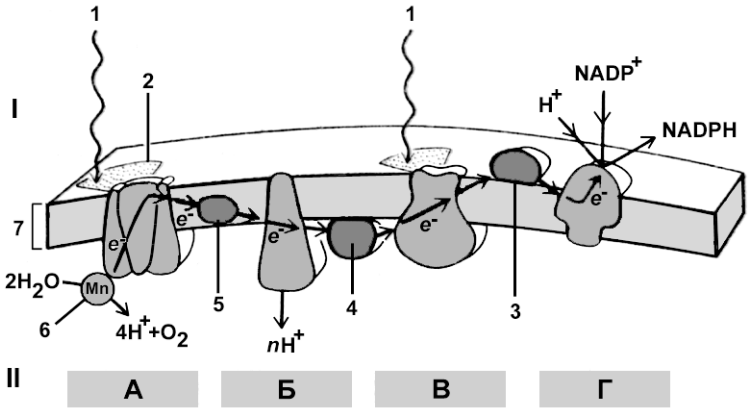


Рис. 46. *Перенос электронов в процессе фотосинтеза в тилакоидной мембране:*

подвижными переносчиками электронов в этой цепи служат пластохинон (очень сходный с убихиноном митохондрий), пластоцианин (небольшой медьсодержащий белок) и ферредоксин (небольшой белок, содержащий железо-серный центр). Комплекс b_6-f очень похож на комплекс b-c_1 митохондрий и комплекс b-c бактерий: все три комплекса принимают электроны от хинонов и перекачивают протоны. Обращаем внимание, что протоны, высвобождаемые при окислении воды, и протоны, захватываемые при образовании NADPH, тоже участвуют в создании электрохимического протонного градиента, доставляющего энергию для синтеза АТР; I – строма; II – тилакоидное пространство; А – фотосистема II; Б – комплекс b_6-f; В – фотосистема I; Г – NADP-редуктаза; 1 – свет; 2 – антенный комплекс; 3 – ферредоксин; 4 – пластоцианин; 5 – пластохинон; 6 – фермент, расщепляющий воду; 7 – тилакоидная мембрана (по Албертсу и соавт., с изменениями)

пигмент является первичным донором электронов в фотосистеме I. Они захватываются хлорофиллом *a*, находящимся в мономерном состоянии A1. После этого электроны перемещаются по следующей цепи переносчиков: железо-серные белки A_2 и A_B (в отличие от железо-серных белков фотосистемы II здесь содержится по 4Fe и 4S), растворимый в воде железо-серный белок ферредоксин и, наконец, NADP-оксидоредуктаза, которая восстанавливает $NADP^+$ до NADPH.

В фотосистеме I утраченные электроны поступают от водорастворимого белка пластоцианина, который является одним из переносчиков электронов от фотосистемы II (этот содержащий медь белок упоминался выше).

В фотосистеме II электронные «дырки» заполняются электронами, которые добываются, по-видимому, из ионов OH^- в результате разложения молекул воды. Этот процесс еще изучен не до конца. Известно, что в нем участвуют белковые комплексы, содержащие атомы марганца. Для успешного осуществления реакции разложения воды необходимо присутствие ионов кальция и хлора. Образовавшийся при этом кислород не нужен для фотосинтетических

реакций, поэтому он выводится сначала из хлоропласта, а затем через межклетники и устьица из растения вовсе. Напомним, что первоначально атмосфера Земли практически не содержала молекулярного кислорода в свободном состоянии, и почти весь кислород нынешнего воздуха был образован в результате фотосинтетической деятельности зеленых растений.

Оценивая энергетическую значимость описанных выше процессов, необходимо помнить, что хлорофилл фотосистемы II, с которого и начинается транспорт, в результате возбуждения теряет электрон, находящийся на высоком энергетическом уровне (возбужденный электрон), а взамен получает «нормальный» электрон, не содержащий избыточной энергии.

Описанный путь переноса электрона по двум фотосистемам из-за своей зигзагообразности (в силу того, что молекулы-переносчики электрона погружены в мембрану тилакоида на разную глубину) называется Z-схемой, или *нециклическим транспортом электронов* (рис. 47). Его результатом будет появление NADPH, разложение воды и выделение кислорода, а также фотофосфорилирование, при котором энергия возбужденного электрона используется для присоединения неорганического фосфата к ADP, т. е. синтезу ATP.

Кроме нециклического, в мембранах тилакоидов осуществляется еще и *циклический транспорт электронов*. Он, в отличие от нециклического транспорта, идет лишь в фотосистеме I. Его результатом будет синтез ATP, а NADPH при этом не образуется. Здесь заряженные электроны схематически передаются по цепи переносчиков следующим образом. Вначале ситуация напоминает нециклический транспорт до того момента, пока электронами не «завладеет» ферредоксин, который передает их не на восстановление $NADP^+$ (как было раньше), а отдает электроны пластохинонам, они, в свою очередь, транспортируют заряженные частицы через липидную часть мембраны. Затем электроны передаются на цитохром b_6, железо-серный белок Риске, цитохром *f*, пластоцианин и, наконец, вновь на хлорофилл $П_{700}$.

Механизм синтеза ATP в результате фосфорилирования ADP вполне убедительно показывает хемиосмотическая теория, которую в шестидесятые годы разработал английский биохимик **Питер Митчелл**. Эта теория объясняет перемещения протонов через мембрану (кроме фотосинтеза его теория применима также к некоторым этапам аэробного дыхания и дополнительно описана в разделе, посвященном основным реакциям тканевого обмена). Согласно ей электрохимический градиент в полости тилакоида создают расположенные в мембране тилакоида многочисленные переносчики электронов. Следует помнить, что молекулы-переносчики вовсе не образуют статично фиксированные слои, лежащие

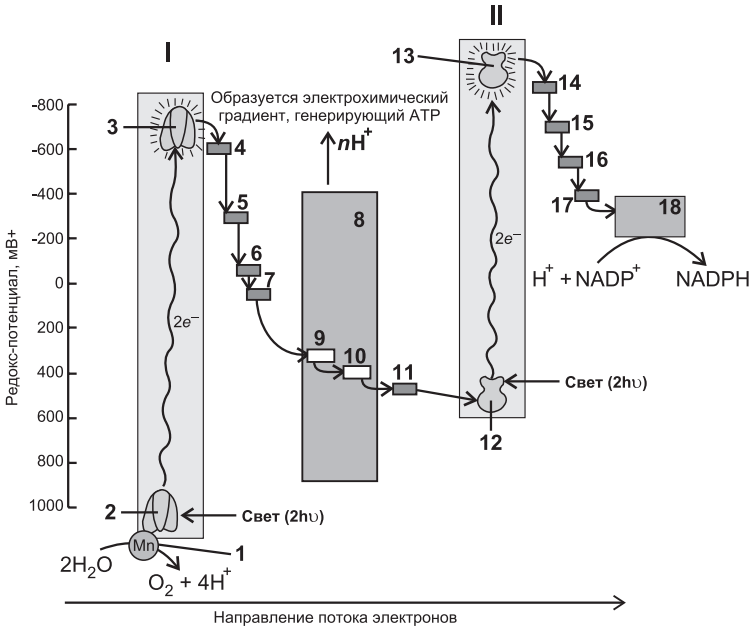


Рис. 47. *Схема нециклического транспорта электронов (нециклического фосфорилирования) в хлоропластах (Z-схема) и изменение редокс-потенциала:*

I – фотосистема II; II – фотосистема I; 1 – фермент, расщепляющий воду; 2 – хлорофилл $П_{680}$; 3 – хлорофилл $П_{680}$ в возбужденном состоянии; 4 – феофетин; 5 – первичный пластохинон фотосистемы II (Q_A); 6 – вторичный пластохинон фотосистемы II (Q_B); 7 – жирорастворимый пластохинон (PQ); 8 – комплекс b_6-f; 9 – железо-серный белок Риске; 10 – цитохром f комплекса b_6-f; 11 – пластоцианин; 12 – хлорофилл $П_{700}$; 13 – хлорофилл $П_{700}$ в возбужденном состоянии; 14 – первичный акцептор электронов фотосистемы I; 15, 16 – вторичные акцепторы электронов фотосистемы I (железо-серные белки); 17 – ферредоксин; 18 – NADP-редуктаза с FAD в качестве кофермента

друг над другом, а представляют собой молекулы, которые на разную глубину погружены в липидный слой мембраны или же пронизывают его насквозь, кроме того, все эти молекулы обладают латеральной подвижностью. Переносчики транспортируют с одной поверхности мембраны на другую как электроны, так и протоны (последние необходимы для уравновешивания заряда), обратно же переносится только электрон, а протоны остаются по другую сторону, потому что мембрана здесь для них не проницаема. В результате избыточного накопления по одну из сторон ионов водорода формируется электрохимический протонный градиент. После того как его значение достигнет определенной величины, протоны начинают «протекать» через мембрану, но не во всех местах, а лишь через особые белки, пронизывающие мембрану насквозь. Эти белки являются АТР-синтетазами, протоны проходят через них пассивно,

однако, как и любой поток, они при этом совершают некоторую работу, которая как раз и используется для присоединения к ADP неорганического фосфата, в результате чего образуется ATP.

Применительно к фотосинтезу этот процесс весьма упрощенно выглядит следующим образом. После поглощения хлорофиллом реакционных центров квантов света их электроны возбуждаются и передаются акцепторам, расположенным на наружной поверхности мембраны. Электроны с хлорофилла $П_{680}$ поступают на жирорастворимый пластохинон. Получая два электрона, он захватывает из стромы два протона, после чего электроны передаются на железосерный белок Риске, затем на цитохром *f*, пластоцианин и на длинноволновый хлорофилл $П_{700}$. В результате этого протоны поступают в полость тилакоида, где к ним присоединяются еще два протона, которые образовались в результате фотолиза воды. В конечном итоге в полости тилакоида формируется избыток протонов, а затем происходят события, описанные выше.

Темновая стадия фотосинтеза

Следующие реакции протекают в строме хлоропласта. Поскольку для них не нужен свет, соответствующую стадию фотосинтеза назвали темновой. Именно в ней происходит биологическая фиксация углерода, в результате чего синтезируются органические вещества, в химических связях которых запасена энергия, первоначально полученная при возбуждении электрона хлорофилла квантом света.

Углекислый газ способен реагировать с пятиуглеродным соединением – *рибулёзо-1,5-бифосфатом* (рис. 48), которое образуется в строме в результате фосфорилирования с помощью ATP молекул рибулёзо-5-фосфата. Эта реакция катализируется ферментом фосфорибулезокиназой. Присоединение CO_2 к рибулёзо-1,5-бифосфату проходит с участием другого фермента – рибулёзобифосфаткарбоксилазы. Полученный в результате этого шестиуглеродный промежуточный продукт быстро распадается на две триозы – две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты.

Следующим этапом является восстановление 3-фосфоглицериновой кислоты до 3-фосфоглицеринового альдегида. Это достигается путем фосфорилирования исходных триоз с помощью ATP, в результате чего образуются молекулы 1,3-бифосфоглицериновой кислоты (реакция катализируется ферментом фосфоглицераткиназой), а они, в свою очередь, взаимодействуя с NADPH, восстанавливаются до 3-фосфоглицеринового альдегида.

Здесь возникает вопрос: из каких источников пополняются запасы первичного акцептора углекислого газа? Регенерация рибулёзо-1,5-бифосфата осуществляется по замкнутому циклу, который

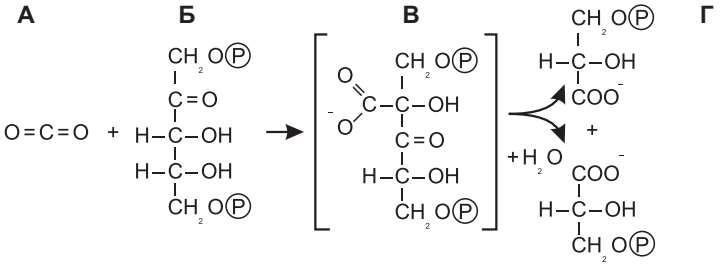


Рис. 48. *Упрощенная схема связывания CO_2 с образованием органических веществ:*
А – двуокись углерода; Б – рибулёзо-1,5-бифосфат; В – промежуточный продукт; Г – две молекулы 3-фосфоглицерата (по Албертсу, с изменениями)

по имени исследователей, открывших его, был назван *циклом Кальвина – Бенсона* (рис. 49). В этой цепи реакций в результате фиксации трех молекул CO_2 образуется шесть молекул 3-фосфоглицериновой кислоты, содержащих совместно восемнадцать атомов углерода (три из них получены от трех фиксированных молекул углекислого газа). Затем они проходят сложный цикл реакций, в результате которых регенерируют три молекулы рибулёзо-1,5-бифосфата (совместно содержащих пятнадцать атомов углерода) и образуется одна трехуглеродная молекула 3-фосфоглицеринового альдегида. Иными словами, в цикл вступают органические соединения (молекулы рибулёзо-1,5-бифосфата) и неорганические (молекулы углекислого газа), а в итоге образуются только органические – регенерирует то же количество молекул рибулёзо-1,5-бифосфата и дополнительно появляется органическая молекула 3-фосфоглицеринового альдегида.

Полученное трехуглеродное соединение (молекула 3-фосфоглицеринового альдегида) уже само по себе является одним из промежуточных продуктов гликолиза. Некоторая часть 3-фосфоглицеринового альдегида остается в строме хлоропласта, где затем превращается в глюкозо-1-фосфат, который, в свою очередь, сначала превращается в ADP-глюкозу, а затем в крахмал. *Особенно много крахмала откладывается в хлоропластах днем при интенсивном течении фотосинтетических процессов, ночью под действием соответствующих ферментов крахмал расщепляется до растворимых форм и используется растением.* Однако бóльшая часть 3-фосфоглицеринового альдегида переходит в гиалоплазму и вступает в реакции, которые представляют собой гликолиз, но идущий в обратном порядке. При этом образуется глюкозо-1-фосфат и фруктозо-6-фосфат. В конечном итоге получается сахароза, которая загружается во флоэму и транспортируется по ней к органам,

нуждающимся в энергии, или к органам и тканям, запасающим питательные вещества впрок.

Совершенно неоспоримым фактом является то, что *все органические вещества живых организмов (за исключением веществ, полученных в результате хемосинтеза) образуются в результате биохимических превращений продуктов фотосинтеза.*

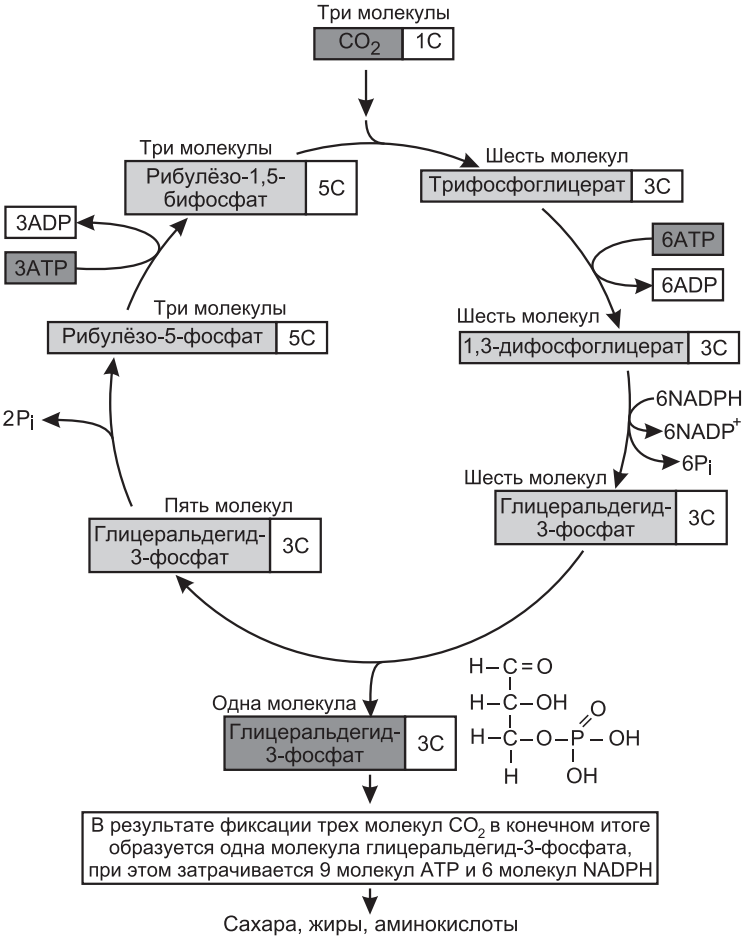


Рис. 49. *Цикл фиксации углерода в темновой стадии фотосинтеза (цикл Кальвина – Бенсона):*

в ходе этого цикла из CO_2 и H_2O образуются органические молекулы. Для упрощения схемы многие промежуточные продукты на пути от глицеральдегид-3-фосфата к рибулёзо-5-фосфату опущены. Участие воды в цикле также не показано (по Албертсу, с изменениями и дополнениями)

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПРОКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

Термин «микробиология» слагается из трех греческих слов: микрос – малый, биос – жизнь, логос – наука. Микробиология изучает мир микроорганизмов – микроскопических существ, по своим размерам находящихся за пределами видимости невооруженного глаза (их размеры должны быть менее 0,08 мм). Помимо малых размеров микроорганизмы характеризуются способностью к быстрому размножению, широким распространением в природе, легкой приспособляемостью к окружающим условиям, разнообразием физиологических признаков.

Согласно 9-му изданию определителя Берги (1984 –1986), прокариоты образуют царство Bacteria, которое подразделяется на 4 отдела. Отдел Gracilicutes включает микроорганизмы с мягкой клеточной стенкой (грамотрицательные бактерии). Во второй отдел Firmicutes вошли микроорганизмы с прочной клеточной стенкой (грамположительные бактерии). Третий отдел Tenericutes образуют микоплазмы. Наконец, к отделу Mendosicutes отнесены архебактерии – наиболее примитивно организованные формы жизни, обитающие в экстремальных условиях (метанообразующие, облигатные галофильные, термоацидофильные бактерии).

МОРФОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Несмотря на единство строения, химического состава и функций, присущее всем клеткам, между эу- и прокариотическими клетками имеются существенные различия.

Прокариотическая клетка организована проще эукариотической. Большинство из них – это мелкие (как правило, не более 10 мкм) округлые, овальные или удлиненные клетки, которые, в отличие от эукариот, не разделены на клеточные компартменты. Отсутствие компартментализации, пожалуй, основная особенность строения прокариот (рис. 50). Типичными прокариотами являются бактерии, которые по форме подразделяются на сферические – кокки (*греч.* cockos – зерно), прямые или изогнутые палочки, спиральные или извитые клетки (вибрионы и спириллы). Некоторые клетки, разделившись, не расходятся, в результате чего образуются пары (диплококки, диплобактерии), цепочки (стрептококки, стрептобактерии) или пакеты кокков (сарцины). В то же время прокариоты широко различаются по своим физиологическим свойствам и очень быстро делятся. Так, в течение 10 – 11 часов потомство одной-единственной клетки в благоприятных условиях может достичь 4 млрд особей.

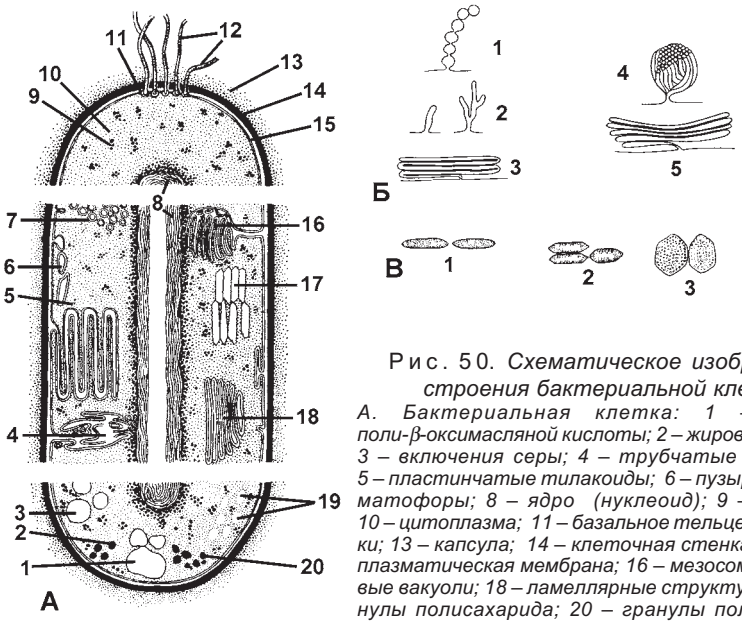


Рис. 50. *Схематическое изображение строения бактериальной клетки:*

А. Бактериальная клетка: 1 – гранулы поли-β-оксимасляной кислоты; 2 – жировые капельки; 3 – включения серы; 4 – трубчатые тилакоиды; 5 – пластинчатые тилакоиды; 6 – пузырьки; 7 – хроматофоры; 8 – ядро (нуклеоид); 9 – рибосомы; 10 – цитоплазма; 11 – базальное тельце; 12 – жгутики; 13 – капсула; 14 – клеточная стенка; 15 – цитоплазматическая мембрана; 16 – мезосома; 17 – газовые вакуоли; 18 – ламеллярные структуры; 19 – гранулы полисахарида; 20 – гранулы полифосфата. Основные структуры бактериальной клетки представлены в верхней части рисунка; дополнительные мембранные структуры, имеющиеся у фототрофных и нефототрофных бактерий, – в средней части, а включения запасных веществ – в нижней части; Б. Мембранные структуры: 1 – везикулярные тилакоиды; 2 – тубулярные тилакоиды; 3 – ламеллярные тилакоиды; 4 – мезосомы; 5 – ламеллы; В. Иные структуры: 1 – хлоросомы; 2 – газовые вакуоли; 3 – карбоксисомы (по Шлегелю, с изменениями)

Прокариоты легко адаптируются к условиям окружающей среды, у них очень часты спонтанные мутации, а необычайное биохимическое многообразие способствует их повсеместному распространению на Земле. Согласно современным представлениям все прокариоты произошли от предкового прокариотического организма, сходного с современной микоплазмой. Микоплазмы (mycoplasma) – хемогетеротрофные микроорганизмы, большинство из которых паразитируют у животных и растений. Однако найдены и микоплазмы, свободно живущие в экологических нишах с высокой температурой. Размеры клеток у микоплазм колеблются в пределах от 0,3 до 0,9 мкм (в среднем 0,3 – 0,4 мкм). Важнейшей особенностью микоплазм является отсутствие у них клеточной стенки. Геном микоплазм – самый маленький из всех известных организмов ($0{,}5 \times 10^9$ Да), он обладает информацией для синтеза около 750 белков, что, по-видимому, является минимальным для живых систем, имеющих клеточную организацию.

Плазматическая мембрана (*цитолемма*) у прокариот выполняет все свойственные мембранам функции: транспортную, защитную,

разграничительную, рецепции, восприятия сигналов внешней (для клетки) среды, участия в иммунных процессах, обеспечения поверхностных свойств клетки. Кроме того, плазматические мембраны у них выполняют еще ряд важнейших функций: в них локализуются ферменты цепи переноса электронов и окислительного фосфорилирования, осуществляется синтез компонентов клеточной стенки и капсулы, выведение внеклеточных ферментов. У фотосинтезирующих организмов фотосинтез также осуществляется на мембране; на внутренней стороне мембраны расположены сайты связывания ДНК, каждая из дочерних молекул ДНК после репликации прикрепляется к одному из сайтов, в результате роста мембраны молекулы ДНК расходятся, после чего формируется перемычка, разделяющая клетку на две.

Общий принцип устройства клеточных мембран прокариот не отличается от эукариот, однако в химическом составе имеется немало существенных различий, в частности, в мембранах бактерий отсутствуют молекулы холестерина и некоторых других липидов присущих мембранам эукариот.

У некоторых микроорганизмов плазматическая мембрана впячивается внутрь клетки, образуя стопки ламелл, напоминающих стопки блюдцев, – плоских мешочков, связанных с цитолеммой (например, у Nitrosomonas, Nitrosococcus, Nitrobacter). У цианобактерий и некоторых пурпурных бактерий имеется множество полиморфных мембранных мешочков – тилакоидов, связанных с мембраной и осуществляющих фотосинтетические процессы. Тилакоиды также являются производными цитолеммы, которые образуются в результате ее впячиваний. Встречаются тилакоиды различной формы: в виде плоских мешочков, трубочек, везикул разных размеров. Мембраны тилакоидов содержат хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды; в них локализуются ферменты, цепь переносчиков электронов, элементы системы фосфорилирования. Зеленые бактерии (Chlorobiaceae) также имеют мембранные структуры – хлоросомы, тесно соприкасающиеся с цитолеммой. Они содержат пигмент бактериохлорофилл. Наряду с этим некоторые прокариоты содержат газовые вакуоли (аэросомы), карбоксисомы, в которых находится рибулозодифосфаткарбоксилаза. Что касается мезосом, представляющих собой впячивания мембран причудливых форм, то в настоящее время их наличие подвергается сомнению и многие исследователи считают их артефактами. Имеются убедительные доказательства непрерывности всех мембранных структур прокариотической клетки.

Клеточная стенка у большинства прокариот (кроме микоплазм и L-форм бактерий) выполняет многочисленные функции. Это, в первую очередь, формообразование и защита от осмотического шока. В различных клетках клеточная стенка составляет от 5 до 50% сухой массы клетки.

В 1884 г. датский ученый Х. Грам разработал метод окраски, который дает возможность разделить бактерии на две группы – грамположительные и грамотрицательные. Различная способность бактерий к окраске по Граму связана с особенностями строения их клеточных стенок. Грамположительные (Грам+) бактерии фиксируют комплекс генцианвиолета и йода, окрашиваясь в темно-фиолетовый цвет, этанол не обесцвечивает краску, и бактерии не окрашиваются дополнительно фуксином. Грамотрицательные (Грам–) бактерии воспринимают дополнительную окраску фуксином, так как указанный комплекс у них легко вымывается этанолом. Причина этого стала известна лишь в середине XX века, когда М. Солтон и соавторы разработали методы выделения очищенных клеточных стенок и изучили их химический состав и ультраструктуру. Оказалось, что характер окраски связан с фундаментальными различиями в строении поверхностных структур грамположительных и грамотрицательных клеток. И те и другие имеют плазматическую мембрану толщиной 75 Å, которая у грамположительных клеток окружена толстой (20 – 80 нм) клеточной стенкой, состоящей из пептидогликана муреина, тейхоевых кислот и полисахаридов; у грамотрицательных – тонким (2 – 3 нм) слоем пептидогликана, покрытым наружной плазматической мембраной (некоторые метанообразующие бактерии и крайние галофилы – Halobacterium и Halococcus – не имеют пептидогликанов в составе стенки). Если обработать клетку лизоцимом или пенициллином, клеточная стенка разрушается. Грамположительная клетка превращается в протопласт, который весьма подвержен осмотическому шоку; грамотрицательная – в сферопласт, покрытый двумя мембранами и вследствие этого менее чувствительный к осмотическому шоку.

Пептидогликан муреин представляет собой гетерополимер, состоящий из цепей, образованных моносахаридами N-ацетилглюкозамином (NAG) и N-ацетилмурамовой кислотой (NAM), чередующихся между собой по типу β (1 → 4). Цепи соединены между собой пептидными поперечными сшивками, состоящими из тетрапептидных элементов и пептидных мостиков. Мостик представляет собой пентапептид, чаще всего это пентаглицин, хотя может быть и L-аланин$_4$–L-треонин или L-глицин$_3$–L-серин$_3$. Благодаря мостикам у грамположительных клеток цепи связаны между собой в единый многослойный (до 40 слоев) муреиновый мешок. У грамположительных организмов в составе клеточной стенки присутствуют тейхоевые и липотейхоевые кислоты, связанные с муреином. Тейхоевые кислоты представляют собой цепи, состоящие из молекул глицерола или рибитола (до 30), связанных между собой фосфодиэфирными связями (рис. 51).

У грамотрицательных бактерий муреин образует один сетчатый слой, он лишен лизина, тейхоевых кислот и содержит лишь мезодиаминопимелиновую кислоту, в нем нет пептидных мостиков,

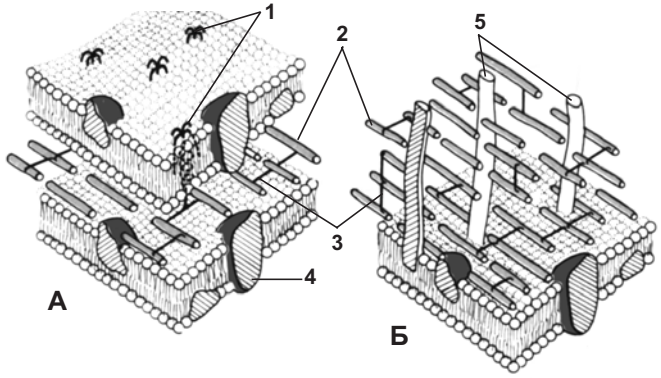


Рис. 51. *Клеточная стенка бактерий:*
А – грамотрицательная; Б – грамположительная; 1 – липопротеид; 2 – полисахаридные цепи; 3 – поперечные пептидные связи; 4 – белок; 5 – тейховевая кислота (по Рису и Стернбергу, с изменениями)

однако между муреином и наружной мембраной расположено большое количество липидов (липополисахариды, липопротеиды и др.). Пептидогликан связан через диаминопимелиновую кислоту с молекулами липопротеидов, которые, в свою очередь, соединены с наружной мембраной. Липофильные концы липопротеидов внедряются во внутренний слой наружной мембраны. В некоторых участках обе мембраны соединяются, образуя зоны слипания. Аналогичные зоны имеются в органеллах эукариот с двойными мембранами. Белки внутренней и наружной мембран различны в структурном и функциональном отношении. Фосфолипиды обеих мембран аналогичны. Липополисахариды расположены в наружном слое внешней мембраны. Они тщательно изучены у сальмонелл. Каждый липополисахарид состоит из О-специфической боковой цепи, направленной наружу, за которой следуют сердцевинная зона и липид А. О-специфическая боковая цепь длиной до 30 нм, состоящая из олигосахаридов, содержащих различные сахара (галактозу, маннозу, фруктозу и др.), обладает высокой специфичностью и представляет собой О-антигены, а также является рецептором для некоторых бактериофагов. Интегральные белки внешней мембраны являются порinами, через которые могут проникать гидрофильные молекулы величиной до 6000 Да.

В периплазматическом пространстве, расположенном между внутренней мембраной и муреиновым слоем, находятся многочисленные белки: связующие, являющиеся рецепторами хемотаксиса и осуществляющие транспорт ряда веществ в цитоплазму; деполимеразы и гидрофильные участки интегральных и периферических мембранных белков. Внешняя мембрана защищает грамотрицательную клетку от проникновения в нее ряда веществ, и, в первую очередь, пенициллинов. Образование клеточной стенки

происходит в три этапа. В цитоплазме синтезируется пентапептид мурамовой кислоты. На плазматической мембране он связывается с N-ацетил-глюкозамином и присоединяет пять остатков глицина. В результате сложных преобразований (замена уридиндифосфата на ундекапренилфосфат) молекула становится липофильной и переносится через мембрану. На внешней стороне происходит образование связей между пептидными мостикам и тетрапептидами, в результате чего молекула превращается в муреин. Пенициллин препятствует образованию указанных связей.

Капсулы, слизь, влагалища. Многие бактерии (например, пневмококки, клебсиеллы, некоторые клостридии и др.), а также некоторые сине-зеленые водоросли кнаружи от клеточной стенки имеют более или менее толстый слой сильно оводненного материала, образующего капсулу. Капсулы сохраняют связь с клеточной стенкой, имеют толщину до 10 мкм, компоненты их (глюкоза, аминосахара, рамноза; 2-кето – 3-дезоксигалактоновая кислота, урановые, пировиноградная и уксусная кислоты) синтезируются клеткой.

Капсулы обеспечивают резистентность некоторых бактерий к ряду воздействий, например к фагоцитозу (тем самым капсула повышает вирулентность бактерий). Капсула может придавать бактериям специфичность, так как в ней могут находиться антигены.

Некоторые бактерии выделяют компоненты капсулы в среду в виде слизи, которую можно отделить от клетки простым встряхиванием культуры.

Помимо защиты от фагоцитоза, капсулы предохраняют клетку от высыхания, механических повреждений, от действия вирусов. Капсулы могут служить источником запасных питательных веществ, а также осуществлять связь между клетками и способствовать прикреплению к каким-либо поверхностям.

Подвижность прокариот. Как и эукариоты, прокариоты обладают аппаратом движения – жгутиками, длина которых колеблется от 3 до 15 мкм, а толщина – от 10 до 20 нм. Жгутики выявляются окраской по методу Леффлера или Лейфсона. Расположение жгутиков может быть *монополярным, биполярным* и *перитрихиальным*. По количеству жгутиков различают *монотрихи* (одна нить) и *политрихи* (пучок нитей).

Благодаря особому строению базального тельца жгутики вращаются со скоростью 3000 оборотов в минуту, а клетка вращается в противоположном направлении. Скорость движения прокариот очень велика – от 1,6 до 12 мм/мин. Жгутиковые микроорганизмы легко передвигаются в жидкости и способны двигаться по плотной поверхности.

Структура жгутика сложна, она совершенно отлична от строения ресничек и жгутиков эукариот. Каждый жгутик у прокариот состоит из длинной нити, которая посредством изогнутого крюка крепится к базальному тельцу, прочно соединенному с цитолеммой

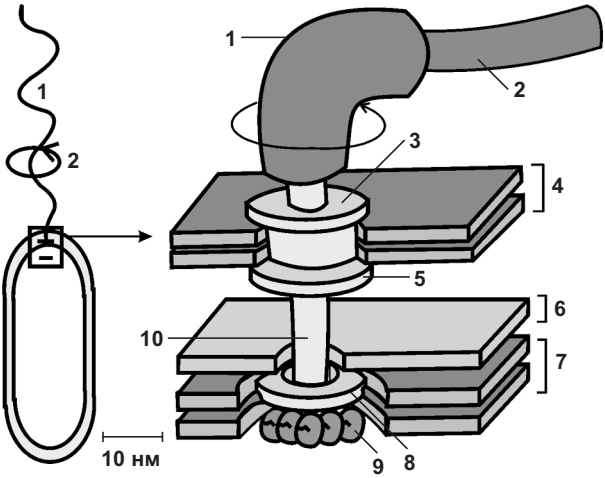


Рис. 52. *Схема вращения жгутика:*
А. Кишечная палочка: 1 – жгутик; 2 – направление вращения жгутика; Б. Схема «мотора»; вращающего жгутик: 1 – крючок; 2 – волокно жгутика; 3 – кольцо L; 4 – наружная мембрана; 5 – кольцо P; 6 – пептидогликановый слой; 7 – цитоплазматическая мембрана; 8 – кольцо S («статор»); 9 – кольцо M («ротор»); 10 – стержень (по Албертсу и соавт., с изменениями)

и клеточной стенкой (рис. 52). Спиральная нить образована мономерами белка флагеллина с молекулярной массой от 17 000 до 40 000, которые формируют полые спиральные цепи.

Крюк длиной 20 – 45 нм образован другими белками. Наиболее сложно устроено базальное тельце, которое, несмотря на название, не имеет ничего общего с базальным тельцем эукариотической клетки. Эта структура образована 11 различными белками и состоит у грамотрицательных микроорганизмов из двух пар, а у грамположительных из одной пары колец, одетых на стержень жгутика. Внешние кольца L и P имеются лишь у грамотрицательных клеток. Кольцо L расположено на уровне наружной мембраны, кольцо P – на уровне пептидогликанового слоя. Эти кольца служат для прикрепления стержня. Движения осуществляют внутренние кольца S и M, которые имеются у всех жгутиковых организмов. Кольцо M расположено в цитолемме, кольцо S лежит над ним непосредственно в пептидогликановом слое у грамположительных бактерий и в периплазматическом пространстве у грамотрицательных. Кольцо M вращается со скоростью около 100 об/сек по отношению к кольцу S, обусловливая этим вращение крюка и стержня (нити) жгутика (см. рис. 52). При вращении жгутиков перитрихов против часовой стрелки они образуют один пучок, благодаря чему клетка движется прямо, при вращении по часовой стрелке жгутики занимают нормальное положение и клетка «кувыркается». Движения совершаются за счет энергии трансмембранного электрохимического протонного потенциала.

Подвижные прокариоты совершают направленные движения по градиенту концентрации некоторых веществ – аттрактантов (*лат.* attraho – притягиваю к себе) или против градиента концентрации других веществ – репеллентов (*лат.* repellentis – отталкивающий).



Рис. 53. *Структура фимбрии (пи́ли) (видны субъединицы белка пили́на) (по Стейниеру и соавт., с изменениями)*

Такое поведение называется хемотаксисом. При движении жгутиков против часовой стрелки клетка движется в одном направлении, при движении жгутиков по часовой стрелке клетка кувыркается. Под влиянием аттрактантов клетка бóльшую часть пути проделывает прямолинейно, под влиянием репеллентов клетка чаще кувыркается и удаляется. Помимо хемотаксиса, существуют и другие виды таксиса. Аэротаксис – аэробные бактерии устремляются к воздушной среде, а анаэробные, наоборот, скапливаются в центре культуры. Фототаксис – пурпурные бактерии перемещаются в зоны с наибольшей освещенностью, что связано с потребностью фототрофных бактерий в квантах света для получения энергии. Магнитотаксис – железосодержащие бактерии движутся в магнитном поле в направлении линий.

Фимбрии. Помимо жгутиков, прокариоты обладают фимбриями, или пи́лями, представляющими собой полые нити диаметром до 0,0015 мкм и длиной от 0,3 до 4 – 5 мкм, образованные белком *пилином* с молекулярной массой 17 000 (рис. 53). Они располагаются по периферии клетки в количестве 100 – 250. Наличие пилей не связано с наличием или отсутствием жгутиков. Фимбрии принимают участие в процессах прикрепления бактерий к клеткам млекопитающих (например, к слизистой оболочке кишечника). У некоторых бактерий выделяются специализированные фимбрии, в частности F-фимбрии у E. coli, участвующие в процессе конъюгации и могущие служить органом прикрепления некоторых бактериофагов.

Цитоплазма представляет собой сложную коллоидную систему. При длительном центрифугировании цитоплазму бактерий удается разделить на две фракции: растворимую, которая содержит преимущественно ферменты и т-РНК, и фракцию частиц, в которой главным образом сосредоточены рибосомы, являющиеся местом синтеза белка. Они представляют собой частицы размерами 160×180 Å и состоят на 60% из РНК и на 40% из белка. В бактериальных клетках содержится от 5000 до 50 000 рибосом. Рибосомы состоят из двух субъединиц – крупной и малой.

Другие органеллы прокариот. Одной из важных отличительных особенностей прокариот является малое количество органелл. Кроме описанных выше тилакоидов, прокариоты обладают газовыми вакуолями, карбоксисомами и хлоробиум-везикулами.

Внутриклеточные запасные вещества. В прокариотических клетках в условиях ограничения и ингибирования роста могут откладываться различные запасные вещества. Это полисахариды,

липиды, полифосфаты. Как правило, каждый вид прокариот накапливает один тип запасных веществ.

Покоящиеся формы. При неблагоприятных условиях внешней среды многие прокариоты образуют покоящиеся формы, способные сохранять жизнеспособность в течение длительного времени. К таким формам относятся эндо- и экзоспоры, цисты, бактероиды, гетероцисты и др.

Эндоспоры образуют около 15 родов прокариот: Bacillus, Clostridium, Desulfotomaculum, Sporosarcina и др., а также некоторые актиномицеты, отличающиеся разнообразием форм, типов питания и отношением к кислороду. Эндоспоры – это округлые или овальные термостабильные, сильно преломляющие свет структуры. При неблагоприятных условиях клетка образует эндоспоры внутри материнской клетки – спорангия, при этом в каждой материнской клетке образуется одна спора.

Спорообразование начинается с инвагинации цитолеммы, которая быстро углубляется, что приводит к разделению клетки на две неравные половины: меньшую – будущую спору, содержащую часть генетического материала клетки, и большую. Затем отделенная часть окружается со всех сторон цитолеммой материнской клетки, что приводит к тому, что будущая спора покрыта двумя мембранами и превращается в проспору с двумя плазматическими мембранами, между которыми синтезируется кора (кортекс), состоящая из пептидогликана, а за счет материнской клетки формируются полипептидная наружная оболочка и экзоспорий. Таким образом, спора покрыта системой оболочек, которые составляют более половины объема споры. Материнская клетка разрушается, и спора освобождается.

Зрелая спора устойчива к различным неблагоприятным условиям среды, включая высокую температуру, радиацию, ультрафиолетовые лучи, химические агенты. Споры могут сохраняться в течение очень длительного времени (возможно, до 1000 лет) при нормальных условиях. Однако при температуре 100°С 90% эндоспор бактерий гибнет через 11 минут; 99% спор актиномицетов погибает при температуре 75°С через 70 минут, а при высушивании они сохраняются до 15 лет.

При изменении условий внешней среды спора прорастает. Прорастание споры протекает в три этапа: *активация, инициация* и *собственно прорастание*. Активация спор происходит в результате их прогревания. Глюкоза и другие углеводы, многие аминокислоты, в первую очередь L-аланин, и ионы инициируют прорастание спор, которое начинается с гидратации споры, активации ферментных систем и дыхания, удаления дипиколиновой кислоты и Ca^{2+}. Из споры вырастает ростовая трубка, которая разрывает оболочку. При прорастании спора теряет свою

Таблица 10

Сравнительная характеристика процессов при спорообразовании и прорастании спор

Спора	Активация споры с прорастанием в вегетативные формы
Репрессия генома	Дерепрессия генома
Образование дипиколиновой кислоты	Удаление дипиколиновой кислоты
Увеличение содержания Ca^{2+}	Удаление Ca^{2+}
Метаболизм почти отсутствует	Мобилизация метаболизма
Наличие кортекса	Разрушение кортекса
Малое количество свободной воды в цитоплазме	Увеличение содержания воды в цитоплазме
Высокий показатель светопреломления	Уменьшение показателя светопреломления
Высокая устойчивость к химическим веществам, различным видам излучения	Высокая чувствительность к химическим веществам, излучениям
Термостабильность	Термолабильность
Длительная жизнеспособность (сотни лет)	Короткая жизнеспособность

термостабильность и устойчивость к другим факторам, становится доступной красителям, ее светопреломление снижается. В табл. 10 приводится сравнительная характеристика зрелых и прорастающих спор.

Генетический аппарат прокариот. Одним из отличий прокариот является отсутствие у них оформленного ядра. Вместо него имеется нуклеоид.

Величина генома у бактерий составляет от $0{,}8 \times 10^6$ до 8×10^6 пар нуклеотидов.

Помимо хромосомы, у бактерий имеются нехромосомные элементы – плазмиды. Они представляют собой суперспирализованные молекулы двухнитчатой ДНК, ковалентно замкнутые в кольцевую структуру.

Бактериальные клетки могут содержать несколько плазмид. Плазмиды способны реплицироваться автономно, независимо от хромосомы.

Плазмиды могут находиться в бактериальной клетке в двух состояниях – автономном и интегрированном. В первом случае плазмида располагается в цитоплазме. В интегрированном состоянии плазмиды встроены в структуру бактериальной хромосомы и реплицируются вместе с ней. Плазмиды обладают трансмиссивностью – они способны переноситься из клетки в клетку. Плазмиды часто контролируют у бактерий определенные свойства. В зависимости от этих свойств плазмиды могут быть разделены на ряд типов.

F-плазмида (фактор фертильности) содержит гены, контролирующие синтез F-фимбрий, с помощью которых осуществляется конъюгация бактериальных клеток.

R-плазмиды – конъюгативные плазмиды молекулярной массы 40 – 80 МДа, детерминирующие множественную лекарственную устойчивость бактерий. *Плазмиды бактериоциногенности* контролируют синтез бактериальными клетками бактериоцинов – белковых веществ, летальных для бактерий. *Плазмиды антигенов колонизации* определяют синтез бактериями антигенов, обеспечивающих адгезию бактерий на клетках в организме человека и животных.

К плазмидам относятся также *профаги* – стадия существования умеренных бактериофагов. Профаги, как правило, находятся в интегрированном состоянии, но могут присутствовать и в цитоплазме клеток (в этом случае их называют фазмидами).

С плазмидами связывают патогенность ряда бактерий и их отдельных штаммов.

ФИЗИОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Химический состав микробной клетки. Химический состав бактериальной клетки в качественном отношении практически не отличается от животных и растительных клеток высших организмов. В состав бактерий входят в основном те же органические и минеральные вещества. Различия выявляются в количественном содержании тех или иных соединений. Кроме того, автономность существования микробной клетки накладывает определенный отпечаток на химический состав клетки, что выражается, в первую очередь, в широком наборе ферментов у бактерий.

Вода составляет основную часть тела бактериальной клетки – на нее приходится от 75 до 90% массы клетки. Содержание воды в микробной клетке может меняться в зависимости от вида микроба, возраста культуры, состава питательной среды. В спорах содержание воды снижается до 40%.

Сухой остаток составляет от 10 до 25% массы бактериальной клетки. Основная часть его (около 95%) представлена макромолекулярными соединениями. В состав сухого остатка входят также низкомолекулярные органические соединения и неорганические вещества, чаще в виде солей. Основной материал сухого остатка составляют азот, кислород, углерод и водород. Содержание этих элементов может колебаться довольно значительно. Так, содержание углерода у микробов составляет 40 – 55% сухого вещества, кислорода – 30 – 40%, азота – 6 – 15%, водорода – 6 – 8%. Однако у разных представителей микроорганизмов эти соотношения могут варьировать.

Неорганические вещества могут составлять от 2 до 30% сухого остатка бактерий, причем в молодых клетках их обычно содержится больше, чем в старых, примерно в 6 – 7 раз. Бактерии особенно богаты фосфором, который входит в состав нуклеиновых кислот, липидов. В среднем содержание фосфора находится в пределах 3% сухого вещества клетки. Бактерии содержат в сухом остатке около 1% калия, натрия, серы. Калий и натрий являются важнейшими клеточными катионами. Сера входит в состав многих белков. Кальций, магний, хлор составляют около 0,5% сухого вещества, железо – около 0,2%. Кальций и магний являются важными катионами. *У* грамположительных бактерий отмечается повышенное содержание ионов магния, который связан с РНК. Хлор является анионом, железо входит в состав некоторых белков. Некоторая часть минеральных веществ находится в клетке в следовых количествах (в сумме около 3% сухого остатка) – их объединяют общим термином «микроэлементы». Сюда относятся цинк, марганец, кобальт, молибден, медь, вольфрам и другие. Эти элементы входят в состав ферментов, витаминов. Некоторые катионы и анионы являются активаторами ферментов.

Органические вещества в микробных клетках содержатся, главным образом, в виде сложных высокомолекулярных соединений, на долю которых приходится 97 – 98% сухих веществ. Остальная часть сухого вещества бактерий представлена низкомолекулярными веществами и минеральными солями.

Белки. Содержание белков у бактерий колеблется в пределах 40 – 80% сухой массы клетки. По химическому составу белки бактерий мало отличаются от белков растений и животных. Белки бактерий представлены, главным образом, сложными комплексами с другими соединениями, т. е. являются протеидами. Часть протеидов микробной клетки составляют нуклеопротеиды – комплексы белков с нуклеиновыми кислотами. Большинство из них приходится на рибонуклеопротеиды (РНП), меньшая часть – дезоксирибонуклеопротеиды (ДНП). Липопротеиды (комплексы белков с липидами) входят в состав клеточных стенок, цитоплазматической мембраны, находятся в виде включений.

Белки играют, в первую очередь, структурную роль, входя в состав практически всех структурных компонентов клетки. Ряд белков бактерий выполняют регуляторные функции – белки-репрессоры. Многие бактерии продуцируют токсические продукты, по своей природе являющиеся белками. Наконец, к белкам относятся ферменты, играющие исключительно важную роль в жизнедеятельности микробной клетки.

Ферменты микроорганизмов по своей структуре, свойствам, функциям не отличаются от ферментов других организмов. Одной

из главных особенностей этих ферментов является то, что в зависимости от условий появления в клетке они подразделяются на две группы. Конститутивные ферменты постоянно присутствуют в клетке, их синтез происходит с постоянной скоростью. Такие ферменты составляют меньшую часть ферментов микроорганизмов. Большинство ферментов микробной клетки относится к индуцибельным, или адаптивным. Эти ферменты синтезируются в клетке под воздействием каких-либо веществ (индукторов), чаще всего субстратов данного фермента. При отсутствии этих веществ гены, контролирующие синтез фермента, находятся в репрессированном состоянии, а фермент содержится лишь в следовых количествах.

Нуклеиновые кислоты. Содержание нуклеиновых кислот в микробных клетках может колебаться от 3 до 30% сухого вещества, причем на ДНК приходится 3 – 5%, на РНК – 7 – 10%. Количество нуклеиновых кислот широко меняется в зависимости от стадии развития клетки. В период, предшествующий делению клетки, количество ДНК резко возрастает. ДНК входит в состав *нуклеоидов* бактериальной клетки. Она образует единую гигантскую двухнитчатую молекулу общей длиной до 3 мм с молекулярной массой свыше 10^9 Да. Кроме того, у бактерий ДНК часто встречается в виде цитоплазматических наследственных элементов (плазмид) различной величины. РНК находится в рибосомах, присутствует в цитоплазме клетки.

ДНК бактерий характеризуется видовой специфичностью. Представители одного вида и близких видов одного и того же рода имеют близкие показатели содержания гуанина и цитозина. На определении молярного содержания процента гуанина и цитозина основана геносистематика бактерий.

Липиды. Содержание липидов в микробных клетках может колебаться от 1 до 30%. У микробов содержатся различные жирные кислоты – насыщенные (пальмитиновая, стеариновая, капроновая), ненасыщенные (линолевая, дифтериновая). Некоторые бактерии содержат измененные жирные кислоты, присущие только бактериям, – миколовая, лактобациллиновая.

Сложные липиды имеют в своем составе другие группы, например остатки фосфорной кислоты, сульфаты, азотистые основания. Они могут содержать белки (липопротеиды), полисахариды (липополисахариды).

Обычно больше липидов содержится в молодых культурах. Они входят в состав мембран и клеточные стенки микробных клеток.

Липиды выполняют у микроорганизмов различные функции. Они играют роль запасных питательных веществ, участвуют в энергетическом обмене, входят в состав мембран и антигенов клетки, участвуют в обеспечении их проницаемости.

Углеводы. Микробные клетки могут содержать до 20 – 30% углеводов в сухом остатке. Углеводы микроорганизмов представлены моносахаридами и полисахаридами. Моносахариды микробов относятся в основном к триозам, тетрозам, пентозам, гексозам и гептозам. Существенную роль у микробов играют дисахариды (мальтоза, сахароза, лактоза). Полисахариды микроорганизмов состоят из многих моносахаридов, связанных в высокомолекулярные соединения, имеющие молекулярную массу от 10 тыс. до 4 млн Да. Полисахариды, как и липиды, играют у микробов роль запасных питательных веществ, входя в состав включений гликогена, крахмала; они также участвуют в энергетическом обмене микробной клетки.

Метаболические процессы в микробной клетке. Основные различия в строении эукариотической и прокариотической клетки существенно влияют на локализацию метаболических процессов в них при незыблемости принципа единства строения, функции и состава, основанного на положениях клеточной теории Т. Шванна (табл. 11).

Для осуществления метаболизма микробная клетка нуждается прежде всего в питательных веществах. Ими являются соединения, которые поглощаются микроорганизмами из окружающей среды для удовлетворения своих потребностей в исходных материалах для биосинтеза (синтеза макромолекул из более простых соединений) и получения энергии.

По своему назначению питательные вещества можно разделить на две группы. Первую составляют соединения, используемые для синтеза различных компонентов клетки, в основном цитоплазмы. Это пластический, или строительный, материал. Сюда, в первую очередь, относятся аминокислоты. Вторая группа представлена веществами, служащими источником энергии для клетки. При их окислении или расщеплении микробами выделяется энергия, необходимая клетке для роста и размножения. Типичным представителем этой группы веществ является глюкоза. Как известно, основным источником энергии на Земле является Солнце. Однако солнечную энергию способны использовать непосредственно лишь немногие микроорганизмы. Их называют фототрофами. К ним относятся цианобактерии, фотосинтезирующие бактерии.

Большинство микроорганизмов, использующих энергию, заключенную в различных химических соединениях, являются хемотрофами. Они, в свою очередь, подразделяются на две группы: если используются неорганические соединения, то микроорганизмы относятся к хемолитотрофам, если органические – то к хемоорганотрофам.

Количество неорганических веществ, окисляемых хемолитотрофными микробами, невелико. Это сероводород, водород,

Таблица 11

Локализация функций в эукариотической и прокариотической клетке

Структура (органелла)	Прокариотическая клетка	Эукариотическая клетка
Клеточная стенка	Встраивание готовых компонентов клеточной стенки в пептидогликановый скелет, образование пептидных связей, формирование муреина	Связь с соседними клетками, транспорт жидкости (растения)
Плазматическая мембрана	Обмен веществ (транспортные системы), рецепция, межклеточное узнавание. Система переноса электронов и окислительного фосфорилирования (АТР-синтетаза). Синтез липидов. Образование клеточной стенки (связывание пентапептида мурамовой кислоты с N-ацетилглюкозамином и присоединение пяти остатков глицина, перенос компонента клеточной стенки)	Обмен веществ (транспортные системы), рецепция, межклеточное узнавание
Цитозоль	Гликолиз. Большинство реакций промежуточного обмена	Гликолиз. Глюконеогенез. Биосинтез жирных кислот, сахаров, нуклеотидов, аминокислот. Активация аминокислот. Фосфоглюконатный путь. Большинство реакций промежуточного обмена
Митохондрии	–	Транспортные системы. Превращение липидов в промежуточные продукты обмена, участвующие в дальнейших реакциях в матриксе
Наружная мембрана	–	Использование АТР для фосфорилирования нуклеотидов

Структура (органелла)	Прокариотическая клетка	Эукариотическая клетка
Межмембранное пространство	–	Цепь переноса электронов (дыхательная цепь)
Внутренняя мембрана	–	АТР-синтетаза (сферические частицы), транспортные белки
Матрикс	–	Цикл Кребса. Окисление пировиноградной кислоты и жирных кислот. Митохондриальная ДНК, рибосомы, РНК. Экспрессия митохондиального генома
Ядро	Нуклеоид, репликация ДНК, транскрипция	Репликация ДНК. Транскрипция, синтез некоторых ядерных белков
Ядрышко	–	Синтез рибосомных РНК
Рибосомы	Синтез белка	Синтез белка
Эндоплазматическая сеть	–	Синтез липидов и стероидов, липидных и белковых компонентов клеточных органелл. Биосинтез липидов и гликолизирование белков (в том числе олигосахарида, связанного с аспарагином), перенос веществ
Комплекс Гольджи	–	Модификация, сортировка, упаковка, транспорт, избирательный экспорт; круговорот мембран, образование лизосом
Лизосомы	–	Внутриклеточное расщепление макромолекул
Пероксисомы	–	Окислительные реакции с участием молекулярного кислорода

Таблица 12

Классификация организмов по источникам энергии и восстанавливающих эквивалентов

Тип	Источник энергии	Окисляемое соединение – поставщик восстанавливающих эквивалентов	Организм
Фотолитотрофы	Свет	Неорганические соединения (H_2O, H_2S, S и др.)	Зеленые клетки высших растений, фотосинтезирующие бактерии
Фотоорганотрофы	Свет	Органические соединения	Несерные пурпурные бактерии
Хемолитотрофы	Реакции окисления-восстановления	Неорганические соединения (H_2, H_2S, NH_3, Fe^{2+})	Водородные, серные, денитрифицирующие, железобактерии
Хемоорганотрофы	Реакции окисления-восстановления	Органические соединения	Животные, большинство микроорганизмов, нефотосинтезирующие клетки растений, грибы

тиосульфат, нитриты и некоторые другие. Наоборот, источники энергии, используемые хемоорганотрофами, более многочисленны (табл. 12).

Автотрофы, для которых единственным источником углерода является углекислота. Энергию для этого процесса потребления углерода микробы получают за счет окисления неорганических соединений – это хемосинтезирующие автотрофы. Например, у нитрифицирующих бактерий реакция идет следующим образом:

$$2NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + 65 \text{ ккал}$$
$$\text{или } 2HNO_2 + O_2 \rightarrow 2HNO_3 + 21 \text{ ккал.}$$

Фотосинтезирующие автотрофы используют солнечную энергию. Эти бактерии содержат хлорофилл, каротиноиды.

Гетеротрофы, получающие углерод из органических соединений, также подразделяются на *фотосинтезирующие* и *хемосинтезирующие*. Первые используют солнечную энергию за счет своих пигментов, вторые получают энергию благодаря окислению глюкозы или азотсодержащих соединений. Промежуточное положение между автотрофными и гетеротрофными микроорганизмами занимают **прототрофные**, которые усваивают углерод из органических соединений (как гетеротрофы), а азот – из минеральных веществ (как автотрофы).

По способу усвоения азота также различают несколько групп микроорганизмов: усваивающие молекулярный азот, азот из аммиачных солей, из нитратов и нитритов, из простых белков и

из сложных белков. Микроорганизмы, способные фиксировать молекулярный азот, называют нитрогенбактериями.

Большинство микроорганизмов способны усваивать азот в восстановленной форме. Бактерии, усваивающие азот нитратов и нитритов, относятся к нитробактериям.

Соли аммония являются доступным источником азота для многих микроорганизмов, так как азот этих соединений может прямо использоваться при синтезе аминокислот. Бактерии, для которых источником азота являются аммиачные соли, называются *аммонбактериями*.

Многие бактерии усваивают азот из простых белков – это пептонные бактерии. Наконец имеются бактерии, усваивающие азот из сложных белковых соединений.

Суммарные данные о питательных веществах и их назначении для микробной клетки приводятся в табл. 13.

Необходимые для питания вещества микроорганизмы получают из окружающей среды. Для культивирования бактерий в лабораторных или производственных условиях используются питательные среды, которые в зависимости от состава, консистенции, назначения являются достаточно разнообразными.

Питательные вещества могут проникать в организм двумя путями: путем заглатывания, захватывания плотных частиц с последующим их перевариванием – голозойный способ; путем использования небольших по размерам молекул питательных веществ – голофитный способ. У микроорганизмов, за исключением некоторых представителей простейших (например, амебы), преобладает голофитный способ питания.

Поступление питательных веществ в микробную клетку происходит через всю ее поверхность. Основным препятствием для этого является цитоплазматическая мембрана.

Различают два типа транспорта: пассивный и активный. Первый не требует затрат энергии, второй – энергозависимый. Пассивный транспорт незаряженных молекул осуществляется по градиенту концентрации, транспорт заряженных молекул зависит от градиента концентрации H^+ и трансмембранной разности потенциалов, которые объединяются в трансмембранный градиент H^+

Таблица 13

Источники питательных веществ для микроорганизмов

Цель использования	Вещество
Строительные нужды	Минеральные соли, газообразный азот, углекислота, факторы роста
Энергетические нужды	Газообразный водород, сероводород, тиосульфат
Строительные и энергетические нужды	Углеводы, белки, аммиак, нитриты, нитраты

или электрохимический протонный градиент. Как правило, внутренняя цитоплазматическая поверхность мембраны несет отрицательный заряд, что облегчает проникновение в клетку положительно заряженных ионов.

В транспортных процессах прокариотической клетки основную роль играет электрохимический протонный градиент, при этом перенос идет против градиента концентрации веществ.

После попадания питательных веществ в клетку дальнейшие процессы идут у всех организмов одинаково. Прежде всего происходят процессы расщепления этих веществ на небольшие фрагменты с последующим превращением их в ряд низкомолекулярных соединений (катаболизм). Эти процессы протекают с освобождением энергии и запасанием ее в АТР или в других соединениях. Из образовавшихся веществ происходит синтез сначала мономеров (строительных блоков), а затем полимеров (макромолекул). Эти процессы протекают с поглощением энергии и представляют собой анаболизм.

Энергетический обмен. Совокупность биохимических реакций, служащих источником энергии для жизнедеятельности микробной клетки, называется дыханием микробов. У микроорганизмов, как и у эукариот, различают два типа дыхания: аэробное и анаэробное. Аэробное дыхание осуществляется в присутствии кислорода воздуха при участии ферментов цитохромов и цитохромоксидаз. Акцептором электронов является молекулярный кислород, восстановленным продуктом – вода. В анаэробном дыхании участвуют ферменты дегидрогеназы. В зависимости от типа дыхания различают несколько групп микроорганизмов.

Строгие (облигатные) *аэробы* растут только при наличии воздуха, обладают набором ферментов для аэробного дыхания, производят полное окисление углеводов до CO_2 и H_2O.

Строгие анаэробы могут развиваться лишь в бескислородной среде, обладают анаэробным дыханием.

Факультативные анаэробы способны развиваться как в бескислородных, так и в кислородных условиях. Процесс дыхания у них протекает в две фазы – сначала фаза анаэробного роста, а затем потребление кислорода и более глубокое расщепление углеводов. Они обладают обоими наборами ферментов.

Микроаэрофилы развиваются при низких концентрациях кислорода – до 1%. К ним относятся спирохеты, актиномицеты.

Аэротолерантные микробы могут развиваться при пониженных концентрациях кислорода – до 10%. Примером могут служить Clostridium perfringens.

Капнические микробы требуют повышенного содержания углекислоты (например, Brucella abortus).

Энергетический обмен у прокариот в основном включает в себя те же этапы, что и у эукариот.

Анаэробное дыхание. Наряду с аэробным дыханием, при котором конечным акцептором водорода является кислород, многие микроорганизмы преобразуют энергию и получают АТР, осуществляя так называемое «анаэробное дыхание», при котором конечным акцептором водорода является кислород, входящий в состав различных соединений (карбонат, нитрат, сульфат, фумарат и т. д.). Электронно-транспортная цепь этих микроорганизмов напоминает описанную выше у аэробов.

Денитрифицирующие бактерии являются факультативными анаэробами. Конечным акцептором водорода является *нитрат* (*нитратное дыхание*). В результате реакции образуется N_2. Этот процесс играет роль в круговороте азота в природе.

Ряд факультативных анаэробов и в том числе кишечная палочка восстанавливают нитрат до нитрита.

Сульфатредуцирующие бактерии – строгие анаэробы. Конечным акцептором электронов у них является сульфат, который восстанавливается до сероводорода.

Метанообразующие бактерии также осуществляют разложение органических веществ в процессе карбонатного дыхания. Эти микроорганизмы – строгие анаэробы. CO_2 используется ими в качестве конечного акцептора водорода, в результате чего образуется метан.

Анаэробные сукциногенные бактерии осуществляют фумаратное дыхание, в процессе которого фумарат восстанавливается до янтарной кислоты.

Все указанные группы микроорганизмов играют важную роль в процессах разложения органических веществ.

Брожения. В 1837 г. **Каньяр де ла Тур** предположил, что дрожжи принимают участие в превращении сахара в спирт при спиртовом брожении. В 1857 г. Луи Пастер доказал, что живые дрожжи осуществляют брожение. В конце XIX века **Э. Бухнеру** удалось добиться сбраживания сахаров под влиянием бесклеточного экстракта дрожжей, полученного при их механическом разрушении.

Согласно современным представлениям предковые прокариотические организмы получали АТР в процессе брожения по принципу субстратного фосфорилирования. Этот метаболический процесс служит основным путем получения АТР у многих современных прокариот. При брожении в анаэробных условиях осуществляются окислительно-восстановительные процессы. Часть образующихся веществ (органические кислоты) выводится из клетки, ПВК используется самой клеткой и для биосинтеза. Сбраживанию могут подвергаться углеводы, аминокислоты, пурины, пиримидины, органические кислоты, спирты. При брожении происходит анаэробное окисление, то есть отщепление электронов от промежуточных продуктов обмена, катализируемое дегидрогеназами,

и акцептирование их другими продуктами обмена. Иными словами, и донорами, и акцепторами электронов являются одни и те же органические соединения.

Брожение осуществляют строгие анаэробы и некоторые факультативные анаэробы. Различают несколько типов брожений: молочнокислое, спиртовое, маслянокислое, пропионовокислое, муравьинокислое, уксуснокислое. В зависимости от количества образующихся основных продуктов брожения различают гомоферментативное и гетероферментативное брожения. При первом образуется один конечный продукт, при втором – несколько.

Фотосинтез. Есть все основания считать, что в процессе эволюции вначале возник H_2S-фотосинтез. Этот механизм используют и современные зеленые серные бактерии. Впоследствии возникли цианобактерии, которые приобрели способность использовать водород воды для восстановления CO_2. Именно благодаря деятельности цианобактерий в атмосфере Земли появился кислород и стало возможным аэробное дыхание, что привело к качественным изменениям жизни на Земле.

Мы рассмотрели два типа получения энергии прокариотами: окислительное и субстратное фосфорилирование. Наряду с этим имеются две группы прокариот, которые способны, подобно зеленым растениям, использовать солнечный свет в качестве источника энергии. Это два класса аэробных (оксигенных) фототрофных бактерий (прохлорофиты и цианобактерии) и анаэробных (аноксигенных) фототрофных бактерий (пурпурные и зеленые бактерии). Прокариоты обеих групп способны связывать CO_2, имеют фотосинтетические пигменты, однако первые используют воду в качестве доноров водорода и выделяют кислород в процессе фотосинтеза, они обладают хлорофиллом ***a***, фикобилинами и каротиноидами. Вторые используют в качестве доноров водорода органические вещества, H_2S, H_2 и не выделяют кислород при фотосинтезе. В эукариотических клетках фотосинтез осуществляется в хлоропластах, в прокариотических – в цитоплазматической мембране и ее производных. Фотосинтетический аппарат включает три основных структурных комплекса: светособирающий, трансформирующий и электронно-транспортный (табл. 14).

Цианобактерии широко распространены в природе. Они могут быть одноклеточными (хроококковые, плеврокапсовые) или многоклеточными, к ним относятся нитчатые без гетероцист, в которых имеются лишь вегетативные клетки; нитчатые с гетероцистами, делящиеся в одной плоскости; и нитчатые с гетероцистами, делящиеся в двух и более плоскостях.

Последние три группы цианобактерий – это не многоклеточные в обычном смысле организмы. Их клетки формируют цепочки – трихомы, внутри которых клетки делятся. Цианобактерии

Таблица 14

Фотосинтетический аппарат прокариот

Системы фотосинтетического аппарата	Цианобактерии	Пурпурные бактерии	Зеленые бактерии
Светособирающая система	Плазматическая мембрана, тилакоиды, фикобилисомы	Плазматическая мембрана и ее производные (тилакоиды, ламеллы, хроматофоры, тубулярные мембраны)	Плазматическая мембрана, хромосомы
Хлорофиллы	*а*	Бактериохлорофиллы *а*, *в*	Бактериохлорофилл *а* в сочетании с *с* или *е*
Фикобилипротеиды	+	–	–
Каротиноиды	+	+	+
Фотохимические реакционные центры (преобразование энергии солнечного света в химическую)	Плазматическая мембрана, тилакоиды	Плазматическая мембрана и ее производные	Плазматическая мембрана
Хлорофиллы	*а*	Бактериохлорофиллы *а*, *в*	Бактериохлорофилл *а*
Система транспорта электронов	Плазматическая мембрана, тилакоиды	Плазматическая мембрана и ее производные	Плазматическая мембрана

грамотрицательные, некоторые из них обладают капсулами и чехлами. И вегетативные формы, и особенно гетероцисты, богаты гранулами цианофицина. Ранее подробно описаны различные покоящиеся формы. Укажем, что у цианобактерий образуются гетероцисты, фиксирующие азот в аэробных условиях, и акинеты. При разрыве трихом возникают отдельные короткие цепочки гормогонии, с помощью которых цианобактерии размножаются. При множественном делении плеврокапсовых цианобактерий внутри материнской клетки образуется большое количество мелких беоцитов.

Прохлорофиты – одноклеточные неподвижные сферические грамотрицательные прокариоты, которые являются экзосимбионтами асцидий. В отличие от цианобактерий, тилакоиды прохлорофитов спаренные, у них отсутствуют фикобилисомы и фикобилипротеиды и имеется хлорофилл *в*.

Пурпурные бактерии отличаются большим разнообразием. Они грамотрицательные одноклеточные, полиморфные, их размеры колеблются в широких пределах (от 1 до 20 мкм), есть как подвижные,

так и неподвижные, размножение одних происходит бинарным делением, других – почкованием. Среди пурпурных бактерий различают серные, имеющие включения серы в цитоплазме, и несерные, не содержащие таковых.

Зеленые бактерии обладают хлоросомами и не имеют тилакоидов. Среди них различают одноклеточные, грамотрицательные, неподвижные, анаэробные зеленые серобактерии, не использующие органические соединения в процессе фотосинтеза; и нитчатые грамотрицательные факультативные анаэробы, использующие органические соединения и неспособные к скольжению.

Хемосинтез. Наряду с фотосинтезирующими автотрофами существуют автотрофы, которые при связывании углекислого газа и синтезе органических веществ используют не лучистую энергию, а энергию, полученную в результате окисления неорганических соединений. Такие организмы, которые способны без освещения расти на минеральных субстратах, называют *хемосинтезирующими*. Их сравнительно немного, и все они являются прокариотами. Особенности жизнедеятельности хемоавтотрофов сами по себе чрезвычайно интересны, кроме того, в течение истории Земли они оказали весьма существенное воздействие на течение геохимических процессов. В зависимости от используемых субстратов хемосинтезирующие организмы подразделяют на: *нитрифицирующие бактерии*, *железобактерии*, *водородные бактерии*, *серобактерии* и *бактерии, окисляющие сурьму*.

Нитрифицирующие бактерии впервые выделил **С.Н. Виноградский** (1890 – 1892). Все они являются облигатными аэробами, по Граму окрашиваются отрицательно. Функционально их делят на две группы.

Первая из них окисляет аммоний до азотистой кислоты:

$$NH_{4^+} + \frac{3}{2}O_2 \rightarrow NO_{2^-} + H_2O + 2H^+,\ \Delta F = -27{,}6 \times 10^4\ \text{Дж}.$$

Вторая – азотистую кислоту до азотной:

$$NO_{2^-} + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow NO_{3^-},\ \Delta F = -7{,}6 \cdot 10^4\ \text{Дж}.$$

При окислении аммония вначале образуется гидроксиламин (NH_2OH), при этом не происходит образования энергосодержащих веществ, однако во всех последующих реакциях синтезируется АТР. Перенос возбужденного электрона, по-видимому, осуществляется по следующей цепи переносчиков:

$$NH_2OH \rightarrow \text{флавопротеид} \rightarrow \text{цитохром } b \text{ (убихинон)} \rightarrow$$
$$\rightarrow \text{цитохром } c \rightarrow \text{цитохром } a \rightarrow O_2.$$

Необходимый для синтеза органических соединений водород нитрифицирующие бактерии получают, восстанавливая NAD до NADH. На эти цели затрачивается энергия АТР или трансмембранного

потенциала. Источником углерода служит CO_2, который связывается в процессе цикла Кальвина. Энергетическая эффективность этих процессов достаточно велика, и согласно расчетам утилизация свободной энергии может превышать 50%.

Нитрифицирующие бактерии отличаются низкой способностью усваивать экзогенные органические вещества. Более того, многие органические вещества (глюкоза, глицерин, мочевина и др.) даже сдерживают рост таких бактерий.

Нитрифицирующие бактерии широко распространены в различных водоемах и в почве. Они активно участвуют в круговороте азота. В природе, обогащая почву нитратами, которые легко усваиваются корневыми системами растений, нитрифицирующие бактерии способствуют повышению плодородия почвы. Однако, кроме несомненной пользы, их деятельность приводит к повышению кислотности почв. В результате денитрификации нитрат-ионы восстанавливаются до молекулярного азота, что приводит уже к обеднению почвы доступными для растений соединениями азота.

Железобактерии получают энергию в результате окисления двухвалентного железа до трехвалентного. Прямо или косвенно железо могут окислять не только автотрофные прокариоты, но и некоторые гетеротрофы. Кроме того, некоторые серобактерии, наряду с серой, способны также окислять закисное железо. Результатом их деятельности по преобразованию соединений железа в течение миллионов лет явились колоссальные отложения железных руд.

Химическое преобразование субстрата железобактериями происходит следующим образом:

$$4Fe^{2+} + 4H^{2+} + 6SO_4{}^{2-} + O_2 \rightarrow 2Fe_2(SO_4)_3 + 2H_2O,$$
$$\Delta F = -46{,}2 \times 10^3 \text{ Дж}.$$

Цепь переносчиков электрона:

$$Fe^{2+} \rightarrow [Fe^{2+} - \text{фосфат}] \rightarrow \text{убихинон} \rightarrow \text{цитохром } c \rightarrow$$
$$\rightarrow \text{цитохром } a \rightarrow O_2.$$

Водородные бактерии окисляют молекулярный водород. К этой группе относятся строгие и факультативные анаэробы, а также облигатные аэробы. Анаэробами являются некоторые фотосинтезирующие бактерии, которые используют H_2 как источник водорода, однако они нуждаются в солнечной энергии для синтеза органических веществ, поэтому к хемотрофам не принадлежат. Другие бактерии (десульфатирующие) из молекулярного водорода получают энергию, необходимую для связывания углекислого газа, но, кроме того, они нуждаются в готовых органических веществах и поэтому являются гетеротрофами. Наконец, существует группа действительно автотрофных аэробных бактерий,

использующих в качестве источника энергии H_2. Поскольку они наряду с водородом используют еще и молекулярный кислород, их называют бактериями гремучего газа. Окисление H_2 управляется гидрогеназой и суммарно отвечает следующему уравнению:

$$6H_2 + 2O_2 + CO_2 \rightarrow [CH_2O] + 5H_2O,$$

где $[CH_2O]$ – синтезируемое органическое вещество.

Энергетическая эффективность водородных бактерий достигает 30%. У разных видов водородных бактерий цепь переносчиков электронов может варьировать. В наиболее типичном случае она выглядит следующим образом:

$$H_2 \rightarrow NAD \rightarrow \text{флавопротеиды} \rightarrow \text{цитохром } b \rightarrow$$

$$\rightarrow \text{цитохром } c \rightarrow \text{цитохром } a + a_3 \rightarrow O_2.$$

Фиксация CO_2 также осуществляется в ходе реакций цикла Кальвина и на фосфоенолпирувате, источником которого служит фосфоглицерат. Источником углерода для водородных бактерий, кроме CO_2, также могут служить некоторые органические вещества (глюкоза, глюконат, ацетат, пируват и др.). При наличии готовых органических веществ в окружающей среде водородные бактерии могут перейти на гетеротрофный тип питания, при этом их способность окислять H_2 и связывать CO_2 снижается. Причиной тому служит подавление синтеза компонентов водородактивирующей системы гидрогеназы и некоторых ферментов цикла Кальвина.

Серобактерии встречаются в пресных и соленых водоемах, содержащих сероводород. Они бесцветны и морфологически подразделяются на три группы: нитчатые, одноклеточные с мелкими клетками и одноклеточные с крупными клетками. Многие серобактерии демонстрируют заметное сходство с цианобактериями, за что некоторые исследователи рассматривают их как бесцветные формы цианобактерий.

В отличие от фототрофных бактерий, использующих сероводород в качестве источника водорода и получающих энергию от света, серобактерии, окисляя различные соединения серы, восстанавливают ее до молекулярного состояния, а выделяющуюся при этом энергию используют для ассимиляции углекислого газа. Суммарно реакции окисления субстрата идут следующим образом.

При окислении сероводорода:

$$H_2S + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow H_2O + S^0,\ \Delta F = -17{,}2 \times 10^4 \text{Дж}.$$

При окислении серы и тиосульфата в присутствии кислорода:

$$S^0 + \frac{1}{2}O_2 + H_2O \rightarrow H_2SO_4,\ \Delta F = -49{,}8 \times 10^4 \text{Дж}.$$

$$S_2O_3^- + 2O_2 + H_2O \rightarrow 2SO_4^{2-} + 2H^+,\ \Delta F = -88{,}6 \times 10^4 \text{Дж}.$$

При окислении серы и тиосульфата без кислорода с использованием нитратов:

$$5S + 6KNO_3 + 4NaHCO_3 \rightarrow$$
$$\rightarrow 2Na_2SO_4 + K_2SO_4 + 2CO_2 + 3N_2,$$
$$5Na_2S_2O_3 + 8KNO_3 + 2NaHCO_3 \rightarrow$$
$$\rightarrow 6Na_2SO_4 + 4K_2SO_4 + 4N_2 + CO_2 + H_2O,$$
$$\Delta F = -75{,}2 \times 10^4 \text{Дж}.$$

Транспорт электронов по цепи переносчиков у разных видов может иметь особенности и зависит от окисляемого субстрата. Источником углерода у серобактерий служит углекислый газ, который они в основном связывают в процессе реакций цикла Кальвина (как и большинство других хемоавтотрофов).

Функциональная деятельность серобактерий очень разнообразна. Особенности проявляются в специфике окисляемого субстрата, кроме того, некоторые виды могут окислять не только соединения серы, но и другие неорганические вещества, в частности закисное железо. Полученная при этом энергия также используется для автотрофного питания. Способность разных видов усваивать экзогенные органические вещества неодинакова.

Рост и размножение микроорганизмов. Рост представляет собой увеличение количества химических компонентов микробной клетки. Для характеристики роста микроорганизмов используется понятие *бактериальной массы*, которое выражается плотностью бактерий (сухая масса на 1 мл). Размножение микробов описывается числом бактерий, отражающим концентрацию клеток в 1 мл. Строгой пропорциональности между увеличением числа бактерий и бактериальной массы нет. Это объясняется тем, что в популяции бактерий не все клетки являются жизнеспособными – часть из них мертвые, некоторые находятся на разных этапах деструкции. Участвуя в создании бактериальной массы, такие клетки не участвуют в дальнейшем размножении бактерий. Размножение бактерий происходит путем прямого деления. При этом образуется перетяжка или начинается врастание цитоплазматической мембраны внутрь, перпендикулярно продольной оси клетки с образованием диска – клеточной пластины. Эта пластина иногда может быть неполной и имеет отверстие, в центре которой соединяет обе сестринские клетки. В дальнейшем в клеточную пластину врастает боковая стенка, которая образует поперечную перегородку, делящую клеточную пластину на две части, каждая из которых отходит к одной из образовавшихся клеток. Центральное отверстие, не разделенное поперечной перегородкой или пластиной, получило название *плазмодесмоса*. Плазмодесмос играет роль в соединении

клеток некоторых бактерий в длинные цепочки или группы. Помимо отмеченного, процесс деления бактериальных клеток может происходить путем перешнуровывания. Число бактериальных клеток в процессе размножения увеличивается в геометрической прогрессии. Для большинства бактерий время генерации составляет 20 – 30 минут.

Рост и размножение бактерий проявляются по-разному в зависимости от условий культивирования. На плотных питательных средах проявлением роста и размножения бактерий является появление колоний, представляющих собой визуально различимые скопления бактериальных клеток. Колонии характеризуются набором определенных признаков, на основании которых можно идентифицировать чистые культуры бактерий. К этим признакам относятся: размеры (крупные, средние, мелкие, микроскопические); форма (круглые, распластанные и др.); окраска, зависящая от образования бактериями пигментов; поверхность (выпуклая, плоская, матовая, блестящая и др.); характер краев (ровный, шероховатый и др.); консистенция (однородная, пастообразная, слизистая и др.); прозрачность (прозрачные, мутные).

При периодическом культивировании у бактерий наблюдается последовательная смена фаз роста, которую отражает кривая роста (рис. 54).

Процесс роста начинается с *фазы задержки роста*, или *лаг-фазы*. В этот период происходит интенсивная метаболическая активность бактерий, результатом которой является подготовка клетки к быстрому размножению. Фаза начинается с момента внесения бактерий в среду. Продолжительность ее зависит от возраста засеянной культуры (она более длительная при внесении старой культуры), состава среды, температуры и других моментов.

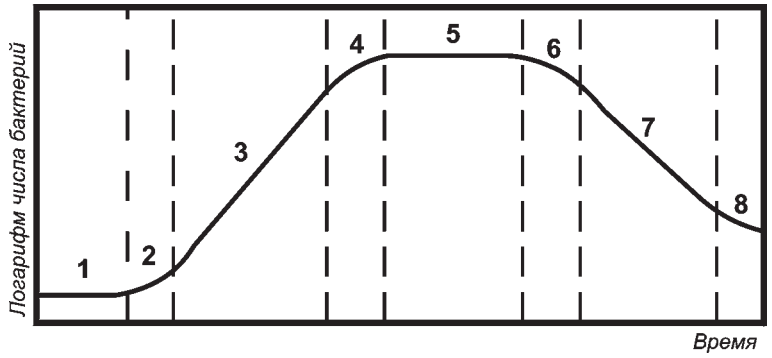


Рис. 54. *Кривая роста бактерий:*
1 – лаг-фаза; 2 – фаза ускоренного размножения; 3 – логарифмическая фаза; 4 – фаза отрицательного ускорения роста; 5 – стационарная фаза; 6 – фаза ускоренной гибели; 7 – фаза логарифмической гибели; 8 – фаза уменьшения скорости отмирания

В некоторых случаях у бактерий наблюдается двухфазная лаг-фаза. Так, E. coli при выращивании на среде, содержащей глюкозу и сорбит, используют вначале глюкозу, а синтез ферментов для усвоения сорбита подавляется. Лишь после израсходования глюкозы эти ферменты начинают функционировать. Описанное явление получило название диауксии.

Во второй фазе – *ускоренного размножения* – начинается размножение бактерий. Эта фаза сравнительно короткая и переходит в следующую фазу – логарифмическую, или экспоненциальную. В течение этой фазы бактерии характеризуются наиболее высокой физиологической активностью, они весьма устойчивы к воздействию факторов внешней среды и обладают высокой иммуногенностью. Для *логарифмической фазы* свойственно максимальное увеличение скорости роста бактериальных клеток. Бактерии размножаются в геометрической прогрессии, и кривая роста в этой фазе представляет собой экспоненту. Продолжительность данной фазы у большинства бактерий составляет 3 – 5 часов.

Логарифмическая фаза завершается *фазой отрицательного ускорения роста*, когда скорость размножения бактерий замедляется и в культуре начинают накапливаться отмирающие особи. Когда количество вновь образующихся и отмирающих клеток становится практически одинаковым, наступает *стационарная фаза роста*, или *фаза максимальной концентрации* (М-концентрации). В этой фазе бактерии отличаются активной жизнедеятельностью, для них характерен выраженный полиморфизм. Количество биомассы в стационарной фазе представляет собой урожай бактерий.

К концу стационарной фазы количество отмирающих клеток начинает превышать число вновь образующихся, и начинается период отмирания бактерий.

Он включает *фазу ускоренной гибели, фазу логарифмической гибели* и *фазу уменьшения скорости отмирания*. В это время в культуре появляется множество инволюционных форм, клетки плохо окрашиваются, содержат меньше воды, РНК. Количество бактериальных клеток в культуре в конце периода роста несколько превышает исходное число бактерий. Продолжительность такого цикла для большинства бактерий составляет 18 – 24 часа.

Культуры, в которых все клетки находятся в одинаковых фазах роста, получили название *синхронных*.

На рост бактерий существенное влияние оказывают факторы внешней среды, особенно физической и химической природы.

К физическим факторам относятся температура, излучения, высушивание, давление, ультразвук и другие.

Температура. Жизнедеятельность микроорганизмов приспособлена к окружающим температурным условиям, отклонение от которых может оказывать существенное влияние на микроорганизмы.

Микроорганизмы способны развиваться в широком диапазоне температур – от низких (около 0° С и даже ниже) до высоких (60 – 80° С и иногда выше). Для микроорганизмов выделяют три температурные границы: оптимальную температуру, наиболее благоприятную для их развития; минимальную – самую низкую, при которой развиваются микроорганизмы; максимальную – самую высокую, при которой еще возможна жизнедеятельность микроорганизмов. В зависимости от температуры можно выделить три группы микроорганизмов: *психрофильные*, *мезофильные* и *термофильные*.

Психрофильные микробы включают холодолюбивые микроорганизмы (*греч.* psichros – холод). Оптимальной температурой для них является 15 – 20° С, минимальной – 0 – 4° С, максимальной – 30 – 35° С. Психрофилы обитают в водоемах, могут развиваться в холодильных установках.

Мезофильные микроорганизмы развиваются в диапазоне температур 20 – 40° С. Оптимальными для них являются 35 – 37° С, минимальными – 15 – 20° С, максимальными – 42 – 45° С. К этим микроорганизмам относится большинство микробов, в том числе патогенные.

Термофильные микробы развиваются при повышенных температурах: оптимальная температура для них 50 – 60° С, минимальная – 35 – 40° С, максимальная может доходить до 70 – 80° С, а в отдельных случаях – до 100° С. Эти микроорганизмы обитают в горячих источниках, минеральных водах, грязях, навозе.

Наконец, промежуточное положение между термофильными и мезофильными микроорганизмами занимают термотолерантные микробы, развивающиеся при температуре 50° С.

При снижении температуры жизнедеятельность микробов практически не меняется. Многие микроорганизмы способны сохранять жизнеспособность при очень низких температурах в течение длительного времени.

Наоборот, переход к более высоким температурам оказывает губительное действие на микроорганизмы, что лежит в основе методов стерилизации, или обеспложивания, то есть полного уничтожения всех микроорганизмов.

Излучения. Лучистая энергия оказывает серьезное влияние на микроорганизмы. Солнечный свет способствует жизнедеятельности группы фототрофных микробов, у которых биохимические реакции происходят под влиянием солнечной энергии. Большинство микроорганизмов являются фотофобными, то есть боящимися света. Прямой солнечный свет губительно действует на микробы, о чем свидетельствует опыт Бухнера. Он состоит в том, что на чашку с агаром засевается бактериальная культура, на дно чашки накладываются кусочки темной бумаги и чашка освещается прямым

солнечным светом в течение 1 – 2 часов со стороны дна, после чего инкубируется. Рост бактерий отмечается только в местах, соответствующих кусочкам бумаги. Губительное действие солнечного света связано, в первую очередь, с воздействием ультрафиолетового излучения с длиной волны 234 – 300 нм, которое поглощается ДНК и вызывает димеризацию тимина. Такое действие ультрафиолетовых лучей используется для обезвреживания воздуха в различных помещениях, больницах, операционных, палатах и т. д.

Ионизирующая радиация также губительно действует на микроорганизмы, однако микробы высокоустойчивы к этому фактору, обладают радиоустойчивостью (их гибель происходит при облучении в дозах 10 000 – 100 000 Р). Это связывают с малыми размерами мишени из-за низкого содержания нуклеиновых кислот у микроорганизмов. Ионизирующая радиация используется для стерилизации некоторых биологически активных веществ, пищевых продуктов. Преимуществом этого способа является то, что при такой обработке не изменяются свойства обрабатываемого объекта.

Высушивание является одним из факторов, регулирующих содержание микроорганизмов во внешней среде. Отношение микробов к этому воздействию зависит во многом от условий, в которых оно происходит. В естественных условиях высушивание губительно действует на вегетативные формы бактерий, но практически не влияет на споры, которые могут сохраняться в высушенном состоянии десятилетиями. В процессе высушивания вегетативные клетки теряют свободную воду и происходит денатурация белков цитоплазмы. Однако многие бактерии, особенно патогенные, могут хорошо сохраняться в высушенном состоянии, находясь в патологическом материале, например в мокроте, которая образует вокруг клеток бактерий нечто подобное футляра.

При высушивании из замороженного состояния в вакууме микроорганизмы хорошо сохраняют свою жизнеспособность, что связывают с переходом в состояние анабиоза. Такой метод лиофильной сушки широко используется для сохранения музейных культур микроорганизмов.

Давление. Микроорганизмы устойчивы к высокому атмосферному давлению, благодаря чему они способны существовать и развиваться на больших глубинах – до 10 000 м. Микроорганизмы хорошо переносят высокое гидростатическое давление – до 5 000 атм.

Ультразвук. При обработке микроорганизмов ультразвуком наблюдается гибель клеток вследствие их дезинтеграции. Полагают, что при действии ультразвука в клетке образуются кавитационные полости, в которых создается высокое давление, что ведет к разрушению структур клетки.

Химические вещества оказывают на микробную клетку различное воздействие. Одни из них (как например, ростовые факторы)

могут стимулировать развитие микроорганизмов, другие подавляют их жизнедеятельность, а третьи не оказывают никакого влияния на микробы. Помимо этого, микроорганизмы не одинаковы по чувствительности к тем или иным химическим веществам.

Многие химические соединения обладают антимикробным действием, причем это действие проявляется двояко. Химические вещества могут убивать микробные клетки, оказывая бактерицидное действие, либо останавливать их размножение – бактериостатическое действие. Характер действия химических агентов на микроорганизмы зависит от дозы вещества (концентрации) и времени воздействия (экспозиции). Но встречаются и исключения. Так, 90%-ный раствор карболовой кислоты оказывает более слабое воздействие, чем 4 – 5%-ный растворы.

Антимикробным действием обладают различные группы химических веществ: галоиды (хлор, бром, йод), соли тяжелых металлов (ртути, серебра, меди, серы), кислоты (салициловая, борная), щелочи (аммиак, бура), окислители (перекись водорода, перманганат калия), спирты (этиловый), фенолы, красители (бриллиантовый зеленый и другие), производные нитрофурана (фурацилин, фурагин), детергенты и т. д.

Механизм действия химических веществ на микробную клетку различен.

1. Повышение проницаемости клеточных мембран, в первую очередь, цитоплазматической мембраны. Таким действием обладают поверхностно-активные вещества (детергенты), которые снижают поверхностное натяжение и нарушают проницаемость цитоплазматической мембраны. Таким действием обладают также соли серебра.

2. Денатурация белков клетки, осуществляемая солями тяжелых металлов, галоидами и другими.

3. Окисление метаболитов или ферментов, осуществляемое производными хлора, йода, перекисью водорода, перманганатом калия, цианидами и другими веществами.

4. Блокирование биохимических реакций красителями, формалином, малонатом, в том числе блокирование синтеза белка некоторыми антибиотиками, блокирование синтеза ДНК митомицином С и т. д.

5. Растворение липопротеидных структур.

Многие химические вещества используются для уничтожения патогенных микробов на различных объектах внешней среды – дезинфекции. Некоторые химические вещества обладают широким спектром антимикробного действия, вследствие чего могут использоваться для стерилизации пищевых продуктов, лекарственных препаратов, приборов. Таким эффектом обладает окись этилена, которая действует в присутствии воды.

ВИРУСЫ

Вирусы представляют собой неклеточную форму жизни. Они неспособны к самостоятельному размножению и обмену веществ, поэтому для реализаций этих функций вирусам необходима клетка-хозяин. Вирусы были обнаружены двадцативосьмилетним русским ученым **Д.И. Ивановским** в 1892 г. Еще будучи студентом Петербургского университета (1887), Д.И. Ивановский начал изучать причины, вызывающие заболевание табака, при котором на листьях последнего появлялась мозаика.

Строение вирусов. Как мы уже говорили, вирусы не имеют клеточного строения. Каждая вирусная частица устроена очень просто – она состоит из расположенного в центре носителя генетической информации и оболочки. Генетический материал представляет собой короткую молекулу нуклеиновой кислоты, это образует *сердцевину* вируса. Нуклеиновая кислота у разных вирусов может быть представлена ДНК или РНК, причем эти молекулы могут иметь необычное строение: встречается однонитчатая ДНК и двухнитчатая РНК. Оболочка называется *капсид*. Она образована субъединицами – *капсомерами*, каждый из которых состоит из одной или двух белковых молекул. Число капсомеров для каждого вируса строго постоянно (например, в капсиде вируса полиомиелита их 60 – не больше и не меньше, а у вируса табачной мозаики – 2130, причем не 2129 и не 2131). Иногда нуклеиновая кислота вместе с капсидом называется *нуклеокапсидом*. Если вирусная частица, кроме капсида, больше не имеет оболочки, ее называют *простым* вирусом, если имеется еще одна – наружная, вирус называется *сложным*. Наружную оболочку также называют *суперкапсидом*, генетически она не принадлежит вирусу, а происходит из плазматической мембраны клетки-хозяина и формируется при выходе собранной вирусной частицы из инфицированной клетки. Таким образом, вирусная частица состоит только из двух классов биополимеров: нуклеиновых кислот и белков, тогда как в любой клетке в обязательном порядке должны присутствовать еще полисахариды и липиды.

У каждого вируса капсомеры капсида располагаются в строго определенном порядке, благодаря чему возникает определенный тип симметрии. При *спиральной симметрии* капсид приобретает трубчатую (вирус табачной мозаики) или сферическую (РНК-содержащие вирусы животных) форму. При *кубической симметрии* капсид имеет форму икосаэдра (двадцатигранника), такой симметрией обладают изометрические вирусы. В случае *комбинированной симметрии* капсид обладает кубической формой, а расположенная внутри нуклеиновая кислота уложена спирально. Правильная геометрия капсида даже позволяет вирусным частицам совместно образовывать кристаллические структуры.

Жизненный цикл вирусов. Вирусы не могут самостоятельно размножаться и осуществлять обмен веществ. В соответствии с этим у них различают две жизненные формы: покоящаяся внеклеточная – *вирион* и активно репродуцирующаяся внутриклеточная – *вегетативная*. Вирионы демонстрируют отменную жизнеспособность. В частности, они выдерживают давление до 6000 атм и переносят высокие дозы радиации, однако погибают при высокой температуре, облучении ультрафиолетовыми лучами, а также воздействии кислот и дезинфицирующих веществ. Взаимоотношения вируса с клеткой последовательно проходят несколько стадий (рис. 55).

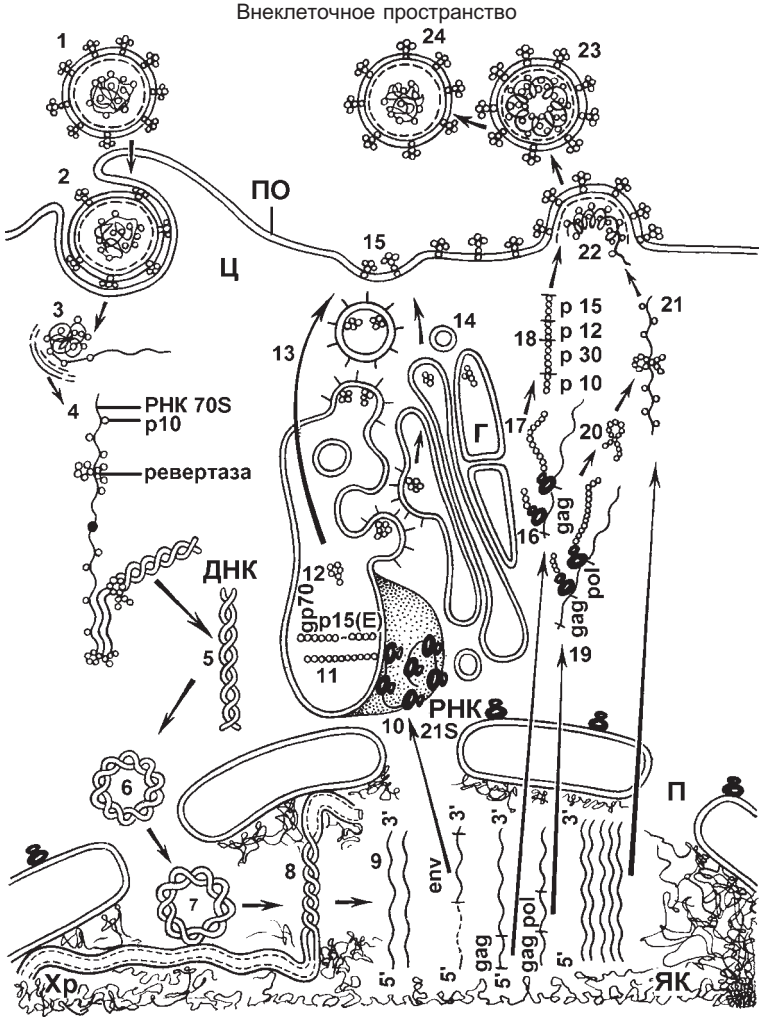
Первая стадия представляет собой *адсорбцию вирионов* на поверхности клетки-мишени, которая для этого должна обладать соответствующими поверхностными рецепторами. Именно с ними специфически взаимодействует вирусная частица, после чего происходит их прочное связывание, по этой причине клетки восприимчивы не ко всем вирусам. Именно этим объясняется строгая определенность путей проникновения вирусов. Например, рецепторы к вирусу гриппа имеются у клеток слизистой оболочки верхних дыхательных путей, а у клеток кожи их нет. Поэтому через кожу гриппом заболеть нельзя – вирусные частицы для этого нужно вдохнуть с воздухом. Вирусы бактерий (бактериофаги) нитевидной формы или не имеющие отростков адсорбируются не на клеточной стенке, а на фимбриях.

Вначале вирионы адсорбируются посредством электростатического взаимодействия или за счет ван-дер-ваальсовых сил (собственно поэтому вирусы осаждаются не только на поверхности клеток, но и на любой поверхности вообще). Первая фаза адсорбции обратима – вирусную частицу можно отделить от клетки-мишени (например, обычным встряхиванием), после чего следует необратимая фаза, при которой разделение уже невозможно.

Вторая стадия состоит в *проникновении* целого вириона или его нуклеиновой кислоты внутрь клетки-хозяина. Легче происходит проникновение вирусов в животные клетки, поскольку те не имеют оболочек и вирусы попадают в них путем обычного эндоцитоза (если хотят акцентировать внимание на проникновении именно вируса, употребляют научное название этого процесса – *виропексис*, предложенное **Ф. де Сент-Гроотом** в 1948 г.) (рис. 56). Если вирион имеет наружную липопротеидную мембрану, то при контакте с клеткой-хозяином мембраны сливаются и вирион оказывается в цитоплазме (напоминаем, что липопротеидная мембрана вириона возникает за счет составляющих

Рис. 55. *Обобщенная схема основных этапов цикла развития онкогенного РНК-геномного вируса:*

1 – внеклеточный онковирус; 2 – адсорбция и проникновение онковируса в клетку; 3 – внутриклеточное «раздевание» онковируса; 4 – транскриптивный комплекс; 5 – двухспиральная вирусная ДНК; 6, 7 – транспорт кольцевой ДНК онковируса в ядро клетки; 8 – интеграция ДНК-транскрипта онковируса в хромосому клетки; 9 – вирусная



РНК; 10, 11 – синтез вирусных гликопротеидов (gp) на мембранах гранулярного эндоплазматического ретикулума; 12, 13 – предполагаемый транспорт вирусных гликопротеидов в опушенных везикулах к поверхности клетки; 14 – предполагаемый транспорт вирусных гликопротеидов через GERL-комплекс или комплекс Гольджи; 15 – локализация гликопротеидов онковируса на поверхности клетки; 16 – 18 – синтез белков сердцевины онковируса (p10, p12, p15, p30) на свободных полирибосомах; 19, 20 – синтез обратной транскриптазы онковируса на свободных полирибосомах; 21 – транспорт вирусного РНП к поверхности клетки; 22 – формирование онковируса типа А (С) в процессе почкования на поверхности клетки; 23 – внеклеточный онковирус типа А (С); 24 – внеклеточный онковирус типа С; Ц – цитоплазма; ЯК – ядро клетки; П – поры ядерной оболочки; ПО – плазматическая оболочка; Хр – хромосома клетки; Г – комплекс Гольджи; env, gag, pol – наименование генов (по Быковскому и соавт., 1983)

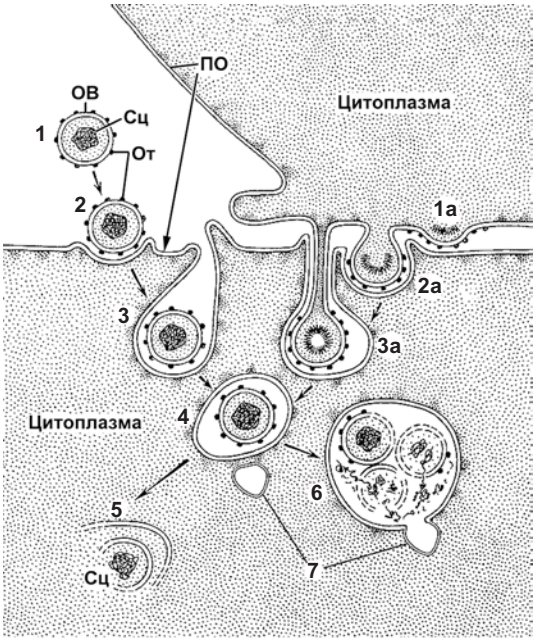


Рис. 56. *Проникновение онковирусов в клетку в процессе виропексиса (схема):*
1 – внеклеточный онковирус типа С; 2 – адсорбция вируса на свободной клеточной поверхности; 3 – рофеоцитоз вируса; 1а, 2а, 3а – последовательные этапы проникновения онковирусов типа А, почкующихся на поверхности соседней клетки; 4 – локализация вируса в фагосоме; 5 – проникновение сердцевины вируса в цитоплазму; 6 – деструкция онковирусов в фаголизосоме; 7 – лизосомы; ПО – плазматическая оболочка клетки; ОВ – оболочка вируса; Сц – сердцевина; От – отростки оболочки вируса (по Быковскому и соавт., с изменениями и дополнениями)

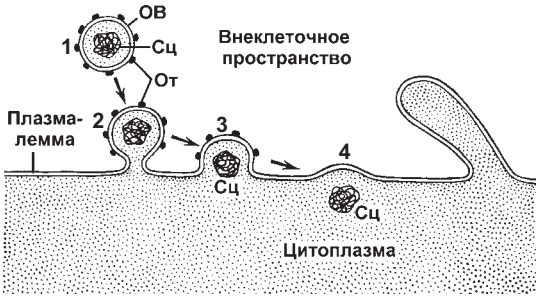


Рис. 57. *Проникновение онковируса в клетку в процессе слияния оболочки вируса и плазматической оболочки клетки (схема):*
1 – внеклеточный онковирус типа С; 2, 3, 4 – последовательные этапы слияния оболочки вируса и клетки; ОВ – оболочка вируса; От – отростки оболочки вируса; Сц – сердцевина (по Быковскому и соавт., 1983)

плазматической мембраны клетки-хозяина) (рис. 57). Значительно сложнее вирусам растений, грибов и бактерий, вынужденным «пробиваться» через жесткую клеточную стенку. Для этого имеются конкретные приспособления. В частности, бактериофаги обладают ферментом типа лизоцима, благодаря которому они растворяют стенку бактериальной клетки.

Третья стадия называется *депротеинизация*. В ходе ее происходит освобождение носителя генетической информации вируса – его нуклеиновой кислоты. У многих вирусов, например бактериофагов (за исключением нитчатых), этот процесс совпадает с предыдущей стадией, поскольку в клетку проникает только нуклеиновая кислота, а белковая оболочка остается за пределами клетки-хозяина. Если вирус проникает в клетку целиком, то удаление

оболочки осуществляется клеточными протеазами. Напомним, что вирион может проникать в клетку в результате эндоцитоза. Как и положено, при этом формируется вакуоль-фагосома, с которой сливаются первичные лизосомы. Однако в случае обычного фаго- или пиноцитоза ферменты лизосом расщепляют органические вещества фагосомы до мономеров, которые впоследствии используются клеткой для своих нужд. По невыясненным до конца причинам с проникшими в клетку вирионами этого не происходит в полной мере. Ферментативному расщеплению подвергается лишь белковая составляющая вирусной частицы, а его нуклеиновая кислота остается неповрежденной. В результате нуклеиновая кислота вируса освобождается, и впоследствии именно она существенным образом преобразует деятельность клетки-хозяина, подчиняя ее метаболизм своим потребностям и вынуждая ее синтезировать определенные вещества. Обращаем внимание на то, что сам вирус не обладает необходимыми для этого механизмами, поэтому для синтеза нужных молекул он использует клеточные ферменты (например, протеазы, РНК-полимеразы и др.) и структуры (например, рибосомы). Пути реализации генетической информации разными вирусами называют *стратегией вирусного генома*.

В ходе **четвертой стадии** на основе вирусной нуклеиновой кислоты происходит *синтез необходимых для вируса соединений*. Вначале образуется «ранняя» мРНК, которая будет служить матрицей для «ранних» вирусных белков. У вирусов ранними молекулами считаются те, что появились до репликации вирусной нуклеиновой кислоты. Именно они будут направлять последующий синтез нуклеиновой кислоты вируса. Молекулы, которые образовались после репликации нуклеиновой кислоты, называются *поздними*. Однако необходимо отметить, что направление синтеза вирусных молекул в клетке зависит от типа нуклеиновой кислоты вируса. У ДНК-содержащих вирусов общая схема биосинтеза не имеет принципиальных особенностей и включает в себя обычные этапы: ДНК → РНК → белок. Мелкие вирусы для этого проникают в ядро и в процессе транскрипции используют РНК-полимеразы клетки (обычные, т.е. ДНК-зависимую РНК-полимеразу). Крупные (например, вирус оспы) вирусы осуществляют свой синтез не в ядре, а в цитоплазме. Поэтому они не могут задействовать клеточные ферменты, и транскрипцию у них направляет собственная (вирионная) РНК-полимераза.

РНК-содержащие вирусы по этому признаку делятся на несколько групп. Наиболее просто все устроено у представителей первой группы (пикорна-, тога- и коронавирусы). У них транскрипция не происходит, потому что вирионная однонитчатая РНК сама выполняет функцию мРНК, т.е. служит матрицей для синтеза вирионного белка на рибосомах клетки. Следовательно, схема биосинтеза у них следующая: РНК → белок. Такие вирусы называются *плюс-нитевые* (или вирусы с позитивным геномом).

Вторую группу составляют *минус-нитевые* вирусы (или вирусы с негативным геномом – вирусы гриппа, кори, паротита и др.). Они также содержат однонитчатую РНК, однако она не информативна для прямой трансляции, поэтому у них сначала происходит транскрипция на вирионной РНК комплементарной ей m-РНК, которая и будет служить матрицей для последующего синтеза вирусных белков. Следует отметить, что транскрипция управляется ферментом РНК-зависимой РНК-полимеразой. Этот фермент отсутствует в клетке (понятно, что клетке он просто не нужен, поскольку в ней никогда не синтезируется РНК на РНК) и приносится самим вирионом. В этом случае схема биосинтеза будет: РНК → РНК → белок.

У составляющих третью группу ретровирусов (они относятся к онковирусам) биосинтез идет наиболее сложно. У них на исходной однонитчатой РНК-матрице сначала синтезируется ДНК – уникальный случай в природе, которому нет аналогов. Этот процесс управляется особым ферментом – РНК-зависимой ДНК-полимеразой (его еще называют обратной транскриптазой, или ревертазой). Полученная молекула ДНК впоследствии приобретает кольцевую форму и называется *ДНК-провирус*. Затем эта молекула встраивается в хромосому клетки-хозяина и с помощью клеточной же РНК-полимеразы многократно транскрибируется. Образовавшиеся копии выполняют следующие функции: во-первых, являются мРНК, по которой на клеточных рибосомах синтезируются белки капсида вируса, во-вторых, они сами непосредственно являются РНК вириона. Таким образом, схема биосинтеза у этих вирусов: РНК → ДНК → РНК → белок.

Четвертую группу образуют вирусы, содержащие двухнитчатую РНК. У них транскрипция также осуществляется с помощью вирусного фермента РНК-зависимой РНК-полимеразы.

В **пятой стадии** происходит *синтез компонентов вирусной частицы* – нуклеиновой кислоты и белков капсида, причем все компоненты синтезируются многократно.

В ходе **шестой стадии** из синтезированных ранее многочисленных копий нуклеиновой кислоты и белков *формируются новые вирионы путем самосборки*. Для этого необходимо, чтобы концентрация компонентов вириона достигла высокого (критического) уровня. Обращаем внимание на то обстоятельство, что компоненты вирусной частицы синтезируются раздельно и в разных частях клетки. У сложных вирусов, кроме капсида, также образуется наружная оболочка из компонентов плазматической мембраны клетки.

Последняя – **седьмая стадия** – представляет собой *выход вновь собранных вирусных частиц из клетки-хозяина*. У разных вирусов этот процесс проходит неодинаково. У некоторых вирусов это сопровождается гибелью клетки за счет освобождения литических ферментов лизосом – *лизис* клетки. У других вирионы выходят из живой клетки *путем отпочковывания* (см. рис. 55), однако и в этом случае клетка со временем погибнет, поскольку

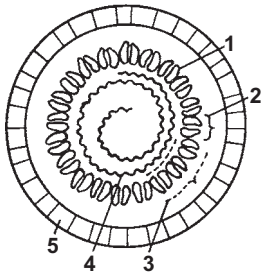


Рис. 58. *Схематическое изображение сферического вируса:*
1 – структурная единица (субъединица); 2 – капсомер (морфологическая единица); 3 – капсид; 4 – нуклеиновая кислота; 5 – оболочка (по Голубеву и Солоухину)

при отпочковывании повреждается плазматическая мембрана.

Время, прошедшее с момента проникновения вируса в клетку до выхода новых вирионов, называется *скрытым,* или *латентным,* периодом. Оно может широко варьировать: от нескольких часов (пяти-шести у вирусов оспы и гриппа) до нескольких суток (вирусы кори, аденовирусы и др.).

У некоторых бактериофагов наряду с *вирулентными* (быстро развивающиеся вирусы) имеются *умеренные* фаги. Их нуклеиновая кислота после проникновения в бактериальную клетку интегрируется в ДНК клетки и становится *профагом.* Профаг не оказывает литического воздействия на клетку-хозяина и при делении реплицируется вместе с клеточной ДНК. Бактерии, содержащие профаг, называются *лизогенными*. Они проявляют устойчивость к содержащемуся в них фагу, а также к близким к нему другим фагам. Связь профага с бактерией весьма прочная, но она может быть нарушена под воздействием индуцирующих факторов (ультрафиолетовые лучи и ионизирующая радиация, химические мутагены). Следует отметить, что лизогенные бактерии могут менять свойства (например, выделять новые токсины).

Классификация вирусов. На систематическое положение вирусов указывают разные показатели: тип нуклеиновой кислоты и количество нитей (одно- или двухнитчатая), ее масса и относительная доля в вирусной частице. Кроме того, вирусы подразделяются в зависимости от формы капсида и строения оболочки, природы хозяина и многих других факторов. При обозначении конкретного вируса также необходимо указывать переносчика – если он есть.

По форме вириона вирусы делятся на: *сферические* (вирусы кори, гриппа, арбовирусы и др.) (рис. 58), *палочковидные* (вирусы мозаичной болезни табака, картофеля и др.), *кубоидальные* (аденовирусы, реовирусы, вирусы оспы и др.) и *сперматозоидные* (некоторые бактериофаги) (рис. 59).

В зависимости от поражаемой клетки-мишени вирусы делят на вирусы *животных, растений, грибов* и *бактерий* (*бактериофаги,*

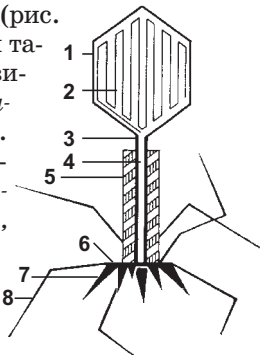


Рис. 59. *Схема строения фаговой частицы:*
1 – оболочка головки; 2 – нуклеиновые кислоты; 3 – стержень; 4 – каналец; 5 – чехол; 6 – базальная пластинка; 7 – зубцы; 8 – нити (по Раутенштейну)

или просто *фаги*). В пределах каждой группы также имеется деление на подгруппы. Выделяют 17 семейств вирусов позвоночных, 7 семейств вирусов беспозвоночных, 20 семейств вирусов растений, 10 семейств вирусов бактерий и 5 родов вирусов грибов. Многие вирусологи оспаривают применение к вирусам понятия «вид», поэтому мы также проявим в этом осторожность. Обнаружение новых вирусов – явление значительно более редкое, нежели открытие новых видов клеточных организмов.

Происхождение вирусов. Природа вирусов до сих пор вызывает жаркие дискуссии в среде специалистов. Причиной тому во многом являются многочисленные и зачастую весьма противоречивые гипотезы, высказанные к настоящему времени и, к сожалению, объективно ничем не доказанные. Приведем лишь некоторые из них. Согласно одной, вирусы представляют собой результат морфофункционального регресса, связанного с паразитическим образом жизни (действительно, вирусы представляют собой эталонный вариант облигатного паразитизма). Сторонники этой гипотезы (следует отметить, не очень многочисленные) полагают, что предки вирусов имели клеточное строение. Несколько отличается от этого другая гипотеза, постулирующая происхождение вирусов из первобытных доклеточных организмов. По этой версии, предшественники вирусов еще тогда избрали паразитический образ жизни, и, таким образом, они являются наиболее древними паразитами.

Более правдоподобной, на наш взгляд, представляется гипотеза об эндогенном происхождении вирусов. Согласно ей, вирусы представляют собой фрагмент когда-то клеточной нуклеиновой кислоты, который приспособился к сепаратной репликации. Эту версию в какой-то мере подтверждает существование в бактериальных клетках плазмид, поведение которых во многом сходно с вирусами (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном генетическому аппарату прокариот). Наряду с этим существует и «космическая» гипотеза, согласно которой вирусы вообще не эволюционировали на Земле, а были занесены к нам из Вселенной посредством каких-либо космических тел.

Значение вирусов огромно как в живой природе, так и в жизни человека, поскольку вирусы являются паразитами и поражают все известные организмы. Многие из них (грипп, полиомиелит, ВИЧ и др.) вызывают у людей тяжелые заболевания, нередко с летальным исходом.

Однако вирусы могут быть полезными. Прежде всего вирусы, как и любые другие паразиты, стимулируют деятельность защитных сил организмов, направляя, в известной степени, эволюционный процесс. Многие вирусы, поражающие бактерии, чрезвычайно важны для медицины и ветеринарии, поскольку позволяют естественным путем и без химических реагентов побеждать многие бактериальные инфекции.

ТКАНИ

Ткань – это исторически сложившаяся общность клеток и межклеточного вещества, объединенных единством происхождения, строения и функции. В организме человека выделяют четыре типа тканей: эпителиальную, соединительную, мышечную и нервную.

Эпителиальные ткани покрывают поверхность тела и выстилают слизистые оболочки, отделяя организм от внешней среды (покровный эпителий), а также образуют железы (железистый эпителий). Эпителий образует слой клеток, лежащих на тонкой базальной мембране, лишенный кровеносных сосудов, его питание осуществляется за счет подлежащей соединительной ткани. *Базальная мембрана* – слой межклеточного вещества (белков и полисахаридов), располагающийся на границах между различными тканями, например между эпителиальным пластом и подлежащей соединительной тканью.

В зависимости от количества слоев клеток поверхностный эпителий подразделяют на однослойный и многослойный (рис. 60, табл. 15). *Однослойный эпителий* покрывает серозные оболочки (брюшина, плевра, перикард), выстилает большинство слизистых оболочек, *многослойный* покрывает кожу и выстилает некоторые слизистые оболочки (например, конъюнктиву глаза, ротовую полость, глотку, пищевод, влагалище).

Железистый эпителий. Железа представляет собой орган, паренхима которого сформирована железистыми клетками. Железы подразделяются на *экзокринные*, имеющие выводные протоки; *эндокринные*, не имеющие выводных протоков и выделяющие синтезируемые ими продукты непосредственно

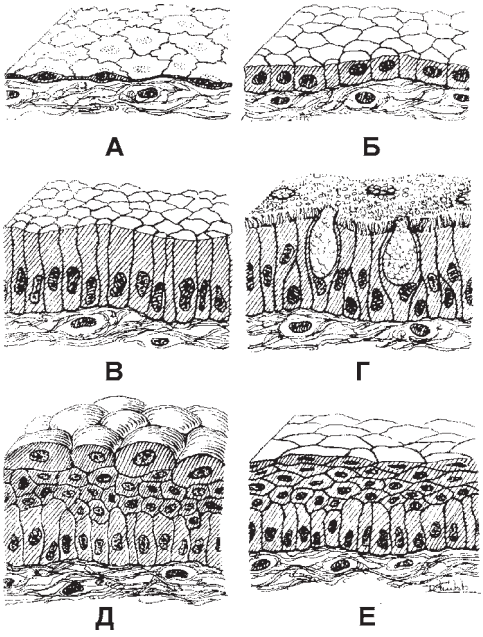


Рис. 60. *Схема строения эпителиальной ткани:*
А – однослойный плоский эпителий (мезотелий); Б – однослойный кубический эпителий; В – однослойный цилиндрический эпителий; Г – реснитчатый эпителий; Д – переходный эпителий; Е – неороговевающий многослойный плоский эпителий (по Хэму и Кормаку)

Таблица 15

Характеристика разных типов эпителия

Тип эпителия	Количество рядов эпителиальных клеток	Наличие структур на поверхности эпителиоцитов	Локализация	Функция
1	*2*	*3*	*4*	*5*
Однослойный однорядный				
Простой чешуйчатый (мезотелий, эндотелий) – плоский	Один ряд уплощенных клеток, ядра расположены параллельно поверхности органа	Микроворсинки	Выстилает серозные оболочки, кровеносные и лимфатические сосуды, полость сердца, внутреннюю поверхность роговицы глаза	Защита, обмен, всасывание, транспортные процессы
Простой кубический	Один ряд клеток кубической формы, ядра округлой формы	Микроворсинки (апикальная поверхность), инвагинации цитолеммы (базальная поверхность); пигментный эпителий имеет длинные выросты на апикальной поверхности, содержащие веретенообразные зерна меланина	Выстилает канальцы почек, покрывает поверхность яичника, сосудистые сплетения мозга; пигментный эпителий сетчатки глаза, выводные протоки слюнных желез, фолликулы щитовидной железы, терминальные бронхиолы, желчные канальцы	Защита, секреция, адсорбция, экскреция
Простой столбчатый – призматический	Один ряд высоких призматических полигональных клеток, удлиненные ядра расположены перпендикулярно поверхности органа	Микроворсинки	Выстилает пищеварительную трубку, начиная от входа в желудок и до заднего прохода; желчный пузырь, сосочковые протоки и собирательные трубочки почек, исчерченные протоки слюнных желез	Защита, секреция, всасывание
Простой реснитчатый	То же	Реснички	Выстилает бронхиолы, полость матки, маточные трубы	Защита, колебательные движения ресничек, передвижение веществ в просвете (полости) органа

Простой кубический сецерни-рующий	Один ряд кубических клеток, ядра округлой формы	Микроворсинки (апикальная поверхность), инвагинация цитолеммы и микроворсинки (базальная поверхность), в базальной части множество вакуолей	Амнион	Защита, секреция околоплодных вод
Однослойный многорядный				
Столбчатый призматический	Псевдомногослойный, многорядный (анизоморфный). Все клетки лежат на базальной мембране, но не все достигают поверхности органа. Ядра лежат на разных уровнях	Стереоцилин (большинство клеток)	Выстилает проток придатка яичка, семявыносящий проток, протоки некоторых желез, часть мужского мочеиспускательного канала	Защита, передвижение веществ по поверхности
Псевдомногослойный столбчатый реснитчатый	Все клетки лежат на базальной мембране. Однако, имея разную высоту, не все клетки достигают поверхности эпителиального слоя. Ядра лежат на разном уровне. Между эпителиоцитами залегают бокаловидные гранулоциты	Реснички	Выстилают дыхательные пути (вплоть до бронхов 2-го порядка)	Колебательные движения ресничек – передвижение веществ в просвете органа
Переходный	Все клетки достигают базальной мембраны, некоторые – узкими ножками. Мелкие базальные клетки – стволовые, более крупные клетки промежуточного слоя, крупные клетки поверхностного слоя в опорожненном пузыре – округлые, в растянутом – плоские	В опорожненном пузыре цитолемма складчатая, в наполненном складки выпрямляются. Благодаря утолщениям (бляшкам) цитолеммы, между которыми мембрана обычная, возможны изменения конфигурации поверхности клеток	Мочевой пузырь, мочеточники, почечная лоханка	Защита

Окончание таблицы 15

1	2	3	4	5
Многослойный				
Кубический	Несколько слоев клеток, эпителиоциты поверхностного слоя кубической формы	Гладкая	Потовые железы	Секреция
Столбчатый (призматический)	Несколько слоев клеток, эпителиоциты поверхностного слоя столбчатые, базального – полигональные, между ними – веретенообразные	Микроворсинки	Нёбо, надгортанник, конъюнктива глаза, часть мочеиспускательного канала	Защита, секреция
Чешуйчатый (плоский) неороговевающий	Несколько слоев клеток: базальный (крупные, призматические, прикрепленные к базальной мембране полудесмосомами), шиповатый (крупные полигональные клетки с множеством отростков, соединяющиеся между собой десмосомами, в цитоплазме большое количество тонофибрилл). Эти два слоя являются ростковыми. Слой плоских клеток, которые уплощаются по направлению вверх и теряют ядра	Гладкая	Выстилает ротовую полость, пищевод, задний проход, влагалище, роговицу	Защита
Чешуйчатый (плоский) ороговевающий	Несколько слоев клеток: базальный и шиповатый аналогичны таковым в неороговевающем эпителии; зернистый (уплощенные клетки, в цитоплазме которых содержатся тонофибриллы и зерна кератогиалина); блестящий (плоские клетки, цитоплазма которых содержит элеидин); роговой (роговые чешуйки, лишенные ядер и органелл, богатые кератином)	Гладкая	Покрывает поверхность кожи, образуя эпидермис	Защита

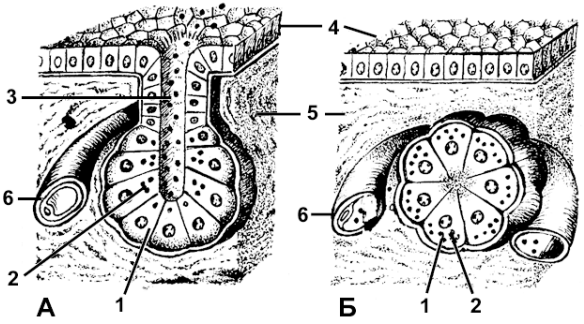


Рис. 61. *Схема строения экзокринных и эндокринных желез: А – экзокринная железа; Б – эндокринная железа; 1 – начальный отдел; 2 – секреторные гранулы; 3 – выводной проток экзокринной железы; 4 – покровный эпителий; 5 – соединительная ткань; 6 – кровеносный сосуд*

в межклеточные пространства, откуда они поступают в кровь и лимфу (рис. 61); *смешанные*, состоящие из экзо- и эндокринных отделов (например, поджелудочная железа). Кроме того, имеется множество *одноклеточных желез – бокаловидных клеток*, лежащих среди других эпителиальных клеток, покрывающих слизистые оболочки полых органов пищеварительной, дыхательной и половой систем, которые вырабатывают слизь. Железы вырабатывают различные секреты: белковый, слизистый и смешанный.

Соединительные ткани представляют обширную группу, включающую в себя собственно соединительные ткани (рыхлая волокнистая и плотная волокнистая неоформленная и оформленная), ткани со специальными свойствами (ретикулярная, пигментная, жировая), твердые скелетные (костная, хрящевая) и жидкие (кровь и лимфа) (табл. 16). Соединительные ткани выполняют различные функции: опорную (или механическую), трофическую (или питательную), защитную.

В отличие от других тканей, соединительные сформированы из многочисленных клеток и вырабатываемого ими межклеточного вещества. Последнее состоит из аморфного вещества и различных волокон (коллагеновых, эластических, ретикулярных). Межклеточное вещество имеет различную консистенцию – от твердого у кости до жидкого у крови и лимфы.

Многие клетки крови являются одновременно и клетками соединительной ткани, а другие – их предшественниками, поэтому целесообразно начать описание соединительных тканей с крови.

Кровь (рис. 62). Жизнь человека связана с кровью, которая выполняет следующие функции: транспортную, трофическую, защитную, гемостатическую (кровоостанавливающую). Кроме того, кровь участвует в сохранении постоянного состава и свойств внутренней среды организма – гомеостаза (*греч.* homoios – одинаковый, stasis – состояние, неподвижность). Общее количество крови у взрослого человека 4 – 6 л, что составляет 6 – 8% массы его тела (у мужчин в среднем около 5,4 л, у женщин – около 4,5 л). Потеря 10% крови допустима, 30% – опасна, а 50% – смертельна.

Таблица 16

Классификация и характеристика видов соединительной ткани

Вид соединительной ткани	Клеточный состав (собственные и пришлые)	Характеристика межклеточного вещества	Локализация соединительной ткани
Эмбриональный зачаток соединительной ткани (мезенхима)	Мезенхимные клетки образуют трехмерную сеть. Имеется небольшое количество мезенхимных фибробластов	Основное вещество аморфное, желатинообразной консистенции, большое количество тонких коллагеновых и немного эластических волокон. Волокна очень тонкие, образуют широкопетлистую сеть, связанную с клетками	У эмбриона в межорганных промежутках
Эмбриональная соединительная ткань (слизистая)	Мукоциты образуют трехмерную сеть	Основное вещество аморфное, имеются тонкие коллагеновые волокна	Пупочный канатик
Собственно соединительные ткани			
Рыхлая волокнистая	Фибробласт, фиброцит, ретикулоцит, макрофагоцит, тканевый базофил, плазмоцит, адипоцит, пигментная клетка, гранулоцит, лимфоцит, моноцит	Аморфное вещество содержит гликозаминогликаны, протеогликаны; волокна (коллагеновые, эластические, ретикулярные)	Во всех органах
Плотная волокнистая (оформленный тип)	Фиброциты	Коллагеновые волокна расположены в одной плоскости в виде параллельных пучков. Небольшое количество эластических и ретикулярных волокон	Сухожилия, связки, фасции
Плотная волокнистая (неоформленный тип)	Фиброциты, фибробласты	Коллагеновые волокна расположены в различных направлениях. Небольшое количество эластических и ретикулярных волокон	Футляры нервов, твердая оболочка мозга, капсулы органов, трабекулы, склера, надкостница, суставные капсулы, клапаны сердца, перикард

Эластическая	Фибробласты, фиброциты	Эластические волокна. Эластические волокна образуют окончатые эластические мембраны. Между волокнами – тонкая сеть коллагеновых и ретикулярных волокон	Аорта и другие артерии эластического типа, желтые связки, эластический конус гортани
Соединительные ткани со специальными свойствами			
Ретикулярная	Ретикулярные клетки	Ретикулярные волокна	Органы кроветворения и иммунной системы
Жировая: белая бурая	 Однокапельные адипоциты (жировые клетки) Мелкие многокапельные адипоциты	 Ретикулярные и коллагеновые волокна, аморфное вещество То же	 Подкожная основа У новорожденных и детей грудного возраста в забрюшинном пространстве
Пигментная	Отростчатые пигментные клетки (меланоциты)	Рыхлая волокнистая соединительная ткань	Радужка и сосудистая оболочка глаза, кожа сосков, мошонки, вокруг заднего прохода
Твердые скелетные соединительные ткани			
Хрящевые: гиалиновая эластическая	 Хондроциты образуют изогенные группы То же, изогенные группы встречаются реже	 Гомогенное прозрачное аморфное вещество (гель, гликозамино- и протеогликаны, гликопротеины); коллагеновые волокна Эластические волокна, расположенные в разных направлениях	 Реберные и суставные хрящи, хрящи воздухоносных путей, носовые хрящи Ушная раковина, надгортанник, рожковидный и клиновидный хрящи, голосовые отростки черпаловидных хрящей гортани, наружный слуховой проход, слуховая труба

Окончание таблицы 16

Вид соединительной ткани	Клеточный состав (собственные и пришлые)	Характеристика межклеточного вещества	Локализация соединительной ткани
волокнистая (коллагеновая)	Хондроциты расположены в лакунах	Коллагеновые волокна, расположены в направлении сил давления и натяжения. Мало аморфного вещества	Межпозвоночные диски, лобковый симфиз, в участках прикрепления сухожилий к хрящам
Костные:	Остеобласт Остеоцит Остеокласт (относится к системе мононуклеарных фагоцитов)	Костный матрикс состоит из небольшого количества аморфного вещества (гликозаминопротеогликаны, гликопротеины) и коллагеновых волокон	
пластинчатая		Костные пластинки образованы костными клетками и аморфным веществом, пропитанным солями кальция	Все кости скелета
грубоволокнистая	Остеоциты	Грубые пучки коллагеновых (оссеиновых) волокон	В заросших швах черепа и в зоне прикрепления сухожилий к костям
Жидкие соединительные ткани			
Кровь	Эритроциты, тромбоциты, лейкоциты	Плазма крови (содержит белки, соли, ферменты, а также клетки крови)	В кровеносных сосудах

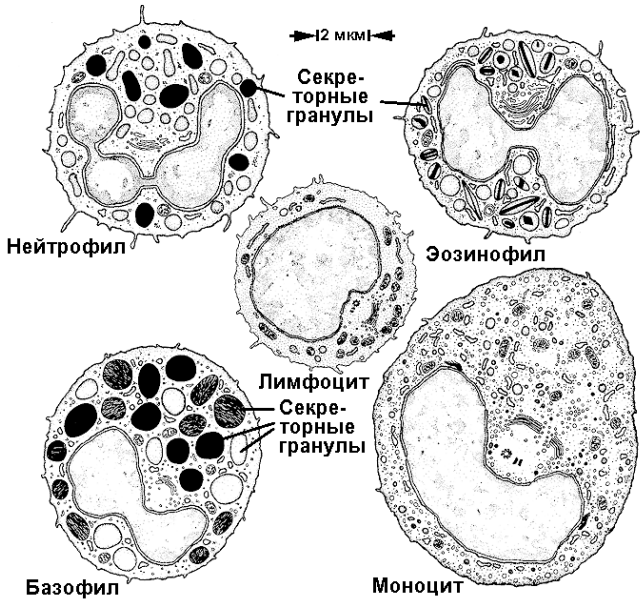


Рис. 62. *Схема строения клеток крови (по Албертсу и соавт.)*

Кровь состоит из клеток (44% объема крови), взвешенных в жидком межклеточном веществе сложного состава (плазма – 54% объема).

Плазма – это жидкая часть крови, в которой содержится до 91% воды, 6,5 – 8% белков, около 2% низкомолекулярных соединений; pH плазмы колеблется в пределах от 7,37 до 7,43, а удельный вес от 1,025 до 1,029. Плазма богата как электролитами, так и неэлектролитами. Белки плазмы (6,5 – 8 г/л, альбумины и глобулины) выполняют трофическую, транспортную, защитную, буферную функции; они также участвуют в свертывании крови и создании коллоидно-осмотического давления. В крови содержатся безъядерные клетки эритроциты – $(4{,}0 - 5{,}0) \times 10^{12}$ на литр, лейкоциты – $(4{,}0 - 6{,}0) \times 10^{9}$ на литр, среди которых выделяют зернистые, или гранулоциты, и незернистые, или агранулоциты (моноциты). В крови имеются также кровяные пластинки (тромбоциты), число которых составляет $(180{,}0 - 320{,}0) \times 10^{9}$ на литр. В крови постоянно присутствуют также клетки лимфоидного ряда (лимфоциты), которые являются структурными элементами иммунной системы.

Эритроциты (*греч.* erythros – красный), или красные кровяные тельца, безъядерные клетки, имеющие форму двояковогнутых дисков диаметром от 7 до 10 мкм. Эритроцит – единственная клетка в теле человека, которая не содержит ядра. Эритроцит

Таблица 17

Группы крови человека

	Группы крови			
Группа крови	O	A	B	AB
Частота в популяции	46%	42%	9%	3%
Агглютиногены	–	A	B	A+B
Агглютинины	$\alpha + \beta$	β	α	–

заполнен гемоглобином, осуществляющим перенос кислорода и углекислого газа. Общее количество эритроцитов взрослого человека достигает 25×10^{12}, а общая площадь поверхности всех эритроцитов около 3800 м^2. Если сложить все эритроциты человека в один ряд, длина цепочки составит 175 000 км, ею можно было бы опоясать земной шар более четырех раз. Длительность жизни эритроцитов около 120 дней, после чего они разрушаются и поглощаются макрофагоцитами в селезенке, костном мозге и печени.

В 1900 – 1901 гг. австрийский ученый **К. Ландштейнер** открыл группы крови. В 1930 г. ему была присуждена Нобелевская премия «за открытие групп крови человека». Эритроцит покрыт цитолеммой толщиной около 7 нм, в которую встроены антигены систем АВО и резус. *Антиген* – это любое вещество (обычно в его состав входит белок), которое способно вызвать иммунную реакцию. *Иммунная реакция* – это ответ организма на внедрение чужого агента. В плазме крови каждого человека имеются антитела против антигенов эритроцитов, которые не содержатся в его собственной крови. *Антитело* – это молекула белка, которая вырабатывается одной из клеток иммунной системы в ответ на внедрение антигена. К. Ландштейнер описал четыре группы крови (табл. 17).

Автор обнаружил, что при смешивании плазмы крови одного человека и эритроцитов другого часто происходит их агглютинация (склеивание). Это приводит к закупориванию мелких сосудов, что может привести к смертельному исходу. Для разделения крови на группы смешивали эритроциты с пробными сыворотками – так называемыми сыворотками анти-А и анти-В. К. Ландштейнер обнаружил, что эритроциты группы О не агглютинируются ни одной из сывороток; эритроциты группы АВ агглютинируются обеими сыворотками; эритроциты группы А агглютинируются сывороткой анти-А, но не агглютинируются сывороткой анти-В; наконец, эритроциты группы В агглютинируются сывороткой анти-В, но не агглютинируются сывороткой анти-А. В сыворотке крови группы О содержатся групповые антитела анти-А и анти-В; в сыворотке группы А имеются только антитела анти-В, в сыворотке группы В – антитела анти-А, а в сыворотке АВ групповые антитела отсутствуют. Следовательно, в соответствии с формулой К. Ландштейнера *в сыворотке крови содержатся*

только те антитела (изоагглютинины), которые не агглютинируют эритроциты этой группы, поэтому следует переливать кровь той же группы.

В 1940 г. К. Ландштейнер открыл еще один фактор крови – *резус* (Rh-фактор). У 85% людей эритроциты несут на своей поверхности Rh-антиген, это Rh-положительные (Rh+), у других он отсутствует, их называют резус-отрицательными (Rh–). Если человеку Rh– перельют кровь от Rh+ донора, то у первого в течение двух–четырех месяцев будут продуцироваться Rh-антитела, и если ему перелить еще раз Rh+ кровь, то произойдет агглютинация Rh+ эритроцитов. К. Ландштейнер обнаружил связь между Rh-фактором и желтухой новорожденных. Если Rh– женщина беременна от Rh+ мужчины, плод может оказаться Rh+. Тогда при первой беременности в организме матери вырабатываются Rh-антитела. При последующей беременности, если эта женщина вынашивает Rh+ плод, ее Rh-антитела проникают через плаценту в кровь плода и вызывают у него агглютинацию эритроцитов, что приводит к желтухе новорожденного.

Лейкоциты (*греч*. leukos – белый) представляют собой ядросодержащие клетки, обладающие амебоидной подвижностью. В отличие от эритроцитов, которые выполняют присущие им функции в просвете кровеносных сосудов, лейкоциты осуществляют свои функции в тканях, куда они мигрируют посредством диапедеза (*греч*. dia – сквозь, pedesis – прыжок) через межклеточные щели сосудистой стенки. В 1 мкл крови здорового человека содержится 4000 – 8000 лейкоцитов. Если сложить все лейкоциты человека в один ряд, он вытянется на расстояние около 525 км.

К *зернистым лейкоцитам (гранулоцитам)* относятся *нейтрофильные*, или *полиморфноядерные*, которые составляют от 93 до 96% всех гранулоцитов (в среднем 4150 в 1 мкл крови). Время их циркуляции в крови не превышает 8 – 12 ч, затем посредством диапедеза они мигрируют в соединительную ткань. Зрелый нейтрофильный гранулоцит представляет собой сферическую клетку диаметром 10 – 12 мкм с дольчатым трехлопастным ядром. В ядрах нейтрофильных гранулоцитов женщин (не менее 7 из 500 нейтрофилов) имеются тельца полового хроматина (тельца Барра) диаметром до 1,5 – 2,0 мкм. Тельце Барра – одна из двух Х-хромосом клеток особей женского пола, которая в интерфазе остается в конденсированном состоянии. Цитоплазма гранулоцита богата гранулами двух типов: нейтрофильными и азурофильными, которые участвуют в фагоцитозе и инактивации фагоцитированного материала. Фагоцитируя продукты распада и микроорганизмы, нейтрофильные гранулоциты погибают, а освобождающиеся при этом лизосомальные ферменты разрушают окружающие ткани, способствуя формированию гнойника. В состав гноя обычно входят разрушенные нейтрофильные гранулоциты и продукты

распада ткани. Количество нейтрофильных гранулоцитов резко возрастает при острых воспалительных и инфекционных заболеваниях.

Эозинофильные (ацидофильные) гранулоциты диаметром 10 – 15 мкм составляют 0,5 – 5,0% циркулирующих лейкоцитов. В 1 мкл крови их число колеблется в пределах от 120 до 350. Они циркулируют в крови не более восьми дней, после чего покидают кровеносное русло через мелкие венулы и проникают в рыхлую соединительную ткань. Особенно много их в слизистой оболочке кишечника и дыхательных путей. Их двухлопастное ядро напоминает по форме гантелю. В цитоплазме имеется множество крупных красных или оранжевых светопреломляющих несколько удлиненных гранул. Эозинофильные гранулоциты осуществляют фагоцитоз, однако менее активно, чем нейтрофильные. Эозинофильные гранулоциты участвуют в иммунных реакциях. Количество эозинофильных гранулоцитов в циркулирующей крови увеличивается (эозинофилия) при паразитарных заболеваниях, аллергических и аутоиммунных процессах.

Количество *базофильных гранулоцитов* в циркулирующей крови невелико – около 0,5% всех лейкоцитов (40 – 50 клеток в 1 мкл крови), а время их циркуляции не превышает 12 – 15 ч. Диаметр клетки 10 – 12 мкм, в световом микроскопе в клетке видно множество крупных темно-синих округлых или овальных гранул, содержащих биологически активные вещества – гистамин и гепарин. Количество их столь велико, что они маскируют крупное ядро. Базофилы также осуществляют фагоцитоз и участвуют в аллергических реакциях.

Лимфоциты, которые *являются структурными элементами иммунной системы*, составляют 25 – 40% всех лейкоцитов (1000 – 4000 в 1 мкл), они преобладают в лимфе. Все лимфоциты имеют сферическую форму, но отличаются друг от друга своими размерами. Диаметр большей части лимфоцитов около 8 мкм (малые лимфоциты). Лимфоциты подразделяются на две категории: тимус-зависимые (Т-лимфоциты) осуществляют в основном клеточный иммунитет, а бурсо-зависимые (В-лимфоциты) – гуморальный иммунитет. Морфологически они не отличаются друг от друга (даже по своей ультраструктуре).

Моноциты составляют от 3 до 11% циркулирующих лейкоцитов крови (200 – 600 в 1 мкл). Время их пребывания в кровеносной системе 2 – 3 дня, после чего они мигрируют в ткани, где превращаются в макрофаги и выполняют свою главную функцию – защиту организма. Моноцит – клетка овальной формы диаметром около 15 мкм с крупным почкообразным, богатым хроматином ядром и большим количеством цитоплазмы, в которой имеется множество лизосом.

Тромбоциты, или кровяные пластинки, – уплощенные овальные двояковыпуклые безъядерные фрагменты крупных клеток мегакриоцитов диаметром 2 – 4 мкм и толщиной 0,5 – 0,75 мкм. Количество их достигает 250 – 350 тыс. в 1 мкл крови. Если расположить все тромбоциты человека рядом, то получится расстояние около 2500 км, равное расстоянию от Москвы до Парижа. Время их циркуляции в крови не превышает семи дней, после чего они попадают в селезенку и легкие, где разрушаются. Тромбоциты участвуют в свертывании крови, остановке кровотечений, восстановительных процессах и в защите организма благодаря способности фагоцитировать вирусы, иммунные комплексы и неорганические частички.

Остановка кровотечения. У здорового человека кровотечение при ранении мелких сосудов прекращается в течение 1 – 3 мин. Это *первичный гемостаз* (*греч*. haima – кровь, stasis – неподвижность), связанный с сужением сосудов и склеиванием тромбоцитов, которые прилипают к краям раны. При повреждении стенки кровеносного сосуда тромбоциты прилипают к ним и реагируют, в результате чего из тромбоцитов высвобождаются биологически активные вещества, которые вызывают сужение сосудов. При более значительных повреждениях благодаря сложному процессу *вторичного гемостаза* происходит остановка кровотечения. Под действием ферментативной активности крови, которая получила название «тромбокиназа», белок плазмы протромбин, образующийся в печени, превращается в тромбин, который вызывает переход растворимого плазменного белка фибриногена, также образующегося в печени в нерастворимый фибрин. Последний и формирует основную часть тромба.

Рыхлая волокнистая соединительная ткань (РВСТ) располагается преимущественно по ходу кровеносных и лимфатических сосудов, нервов, покрывает мышцы, образует строму (*греч*. stroma – подстилка) – каркас органов, собственную пластинку слизистой оболочки, наружную оболочку внутренних органов. РВСТ состоит из многочисленных собственных и пришлых клеток: это фибробласты, фиброциты, ретикулярные, перициты, макрофагоциты, тканевые базофилы, плазмоциты, жировые клетки, пигментные, лимфоциты, гранулярные лейкоциты, которые располагаются в межклеточном веществе, представленном коллагеновыми, эластическими, ретикулярными волокнами, погруженными в основное (аморфное) вещество.

Фибробласты (*греч*. fibra – волокно, blastos – зародыш) – основные специализированные фиксированные клетки соединительной ткани, богатые рибосомами, элементами гранулярной ЭПС и КГ. Фибробласты синтезируют и секретируют основные компоненты межклеточного вещества: полисахариды, предшественники

коллагена и эластина и др. Фибробласты по мере старения превращаются в *фиброциты*, которые весьма слабо синтезируют компоненты межклеточного вещества РВСТ. Фиброциты – многоотростчатые клетки веретенообразной формы, бедные органеллами, образуют трехмерную сеть, в пространствах которой располагаются различные клетки. *Коллагеновые волокна* образованы белком коллагеном. Три полипептидные цепи, скручиваясь, образуют молекулу тропоколлагена. Молекулы тропоколлагена, объединяясь между собой, формируют коллагеновые волокна толщиной в несколько (1 – 20) мкм. И наконец, множество волокон, связываясь между собой, формируют коллагеновые пучки толщиной до 150 мкм. Коллаген имеет спиральное строение, что обеспечивает создание весьма прочных малорастяжимых структур.

Эластические волокна толщиной от 1 до 10 мкм образованы в основном белком эластином, который также синтезируется фибробластами. В отличие от коллагеновых, эластические волокна способны растягиваться в 1,5 раза, после чего возвращаются в исходное состояние. Эластические волокна анастомозируют и переплетаются между собой, образуя сети, окончатые пластины и мембраны.

Тонкие (от 100 нм до 1,5 мкм), разветвленные, малорастяжимые *ретикулярные волокна*, переплетаясь между собой, образуют мелкопетлистую сеть, в ячейках которой расположены клетки. Ретикулярные волокна образуют каркасы органов кроветворения и иммунной системы, печени, поджелудочной железы и других паренхиматозных органов, окружают капилляры, кровеносные и лимфатические сосуды, а также связаны с ретикулярными клетками.

Макрофаг (макрофагоцит). В 1882 г. И.И. Мечников впервые описал фагоцитоз. В 70-х гг. XX в. сформировалось представление о *системе мононуклеарных фагоцитов* (СМФ), включающей в себя группу клеток, объединенных общностью происхождения (из моноцитов крови), строения и функций (активный фагоцитоз и пиноцитоз).

Особенностью структуры макрофагов является большое количество лизосом в их цитоплазме. Основные функции макрофагов – это участие в естественном, специфическом, противоопухолевом иммунитете и секреции различных биологически активных веществ.

Плазмоциты, или *плазматические клетки*, происходящие из В-лимфоцитов, – белоксинтезирующие клетки, богатые элементами ЭПС, располагающиеся вблизи мелких кровеносных сосудов в органах иммунной системы, в слизистой оболочке пищеварительной и дыхательной систем. Они вырабатывают антитела (иммуноглобулины), чем определяется их важнейшая роль в защите организма.

Тучные клетки, или *тканевые базофилы,* очень богаты крупными (до 2 мкм) мембранными гранулами, содержащими биологически активные вещества гистамин и гепарин, влияющие на кровеносные сосуды.

Ретикулярные клетки – удлиненные многоотростчатые клетки, которые, соединяясь своими отростками, формируют сеть. Ретикулярные клетки и волокна образуют строму органов иммунной системы и кроветворения.

Жировые клетки, или *адипоциты*. Различают два типа жировой ткани: белую и бурую, которые сформированы соответственно белыми или бурыми жировыми клетками. Зрелый *однокапельный адипоцит белой жировой ткани* – крупная (50 – 120 мкм в диаметре) шаровидная клетка, почти полностью занятая каплей жира. Однокапельный адипоцит осуществляет синтез и внутриклеточное накопление липидов в качестве резервного материала. *Многокапельный адипоцит бурой жировой ткани* содержит множество капель жира и большое количество митохондрий.

Перициты окружают кровеносные капилляры, располагаясь кнаружи от эндотелия. Перициты – это отростчатые клетки, соприкасающиеся отростками с каждым эндотелиоцитом. Они передают последним нервное возбуждение, что способствует накоплению или потере клеткой жидкости. Это приводит к расширению или сужению просвета капилляра.

Пигментные клетки, содержащие пигмент меланин, залегают в эпидермисе, особенно наружных половых органов и околососкового поля, в радужке и собственно сосудистой оболочке глазного яблока, в мягкой мозговой оболочке. На 1 мм^2 поверхности кожи приходится 1200 – 1500 пигментных клеток. У представителей черной и желтой рас количество их значительно больше. Цвет глаз зависит от генетически детерминированного количества пигментных клеток в радужке глаза.

В рыхлой волокнистой соединительной ткани находятся также *макрофаги, лимфоциты, зернистые лейкоциты.*

Плотная волокнистая соединительная ткань характеризуется сильным развитием волокнистых структур межклеточного вещества, имеющих в основном веществе упорядоченное направление (оформленная ткань) либо переплетающихся в разных направлениях (неоформленная ткань). Плотная соединительная ткань выполняет, главным образом, опорную функцию.

К соединительным тканям относятся также хрящевая и костная ткани. *Хрящевая ткань*, содержащая 70 – 80% воды, 10 – 15% органических и 4 – 7% неорганических веществ, состоит из хрящевых клеток хондробластов и хондроцитов и основного (хрящевого межклеточного) вещества, находящегося в состоянии геля, в котором имеются соединительнотканные волокна, в основном

коллагеновые. Хондроциты располагаются в полостях – лакунах, окруженные межклеточным веществом. Различают три типа хрящевой ткани.

1. *Гиалиновый хрящ*, из которого построены суставные, реберные, эпифизарные хрящи и ряд хрящей гортани; гладкий, блестящий, голубовато-белого цвета.

2. *Эластический хрящ* содержит в хрящевом основном веществе многочисленные, сложно переплетающиеся эластические волокна. Он менее прозрачен, желтоватого цвета, отличается упругостью. Из эластического хряща построены надгортанник, хрящ ушной раковины, хрящевая часть слуховой трубы и наружного слухового прохода. В отличие от гиалинового, эластический хрящ не окостеневает с возрастом.

3. *Волокнистый хрящ*, в основном хрящевом веществе которого содержится большое количество коллагеновых волокон, придающих хрящу повышенную прочность. Из волокнистого хряща построены фиброзные кольца межпозвоночных дисков, суставные диски и мениски, этим хрящом покрыты суставные поверхности в височно-нижнечелюстном и грудино-ключичном суставах.

Костная ткань, отличающаяся особыми механическими свойствами, состоит из костных клеток, замурованных в костное основное вещество, содержащее коллагеновые волокна и пропитанное неорганическими соединениями. Содержание воды в кости достигает 50%. В сухом остатке костной ткани содержится около 33% органических веществ и 67% неорганических соединений, в основном это кристаллы гидроксиапатита.

Различают костные клетки двух типов: остеобласты и остеоциты. *Остеобласты* – это многоугольные кубические отростчатые молодые клетки, богатые элементами зернистой эндоплазматической сети, рибосомами, хорошо развитым комплексом Гольджи. Их многочисленные отростки контактируют между собой и с отростками остеоцитов. Остеобласты синтезируют органические компоненты межклеточного вещества (матрикс) и выделяют их из клетки через всю поверхность в различных направлениях, что и приводит к образованию пещер (лакун), в которых они залегают, превращаясь в остеоциты. Органический матрикс кости импрегнируется кристаллами гидроксиапатита $Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$ и аморфным фосфатом кальция $Ca_3(PO_4)_2$, которые поступают в костную ткань из крови через тканевую жидкость. Кристаллы гидроксиапатита окутывают коллагеновые фибриллы и аморфное вещество, а также расположены внутри фибрилл.

Остеоциты – зрелые, многоотростчатые веретенообразные клетки с крупным округлым ядром и малым количеством органелл. Остеоциты располагаются между костными пластинками в лакунах, однако тела клеток не соприкасаются непосредственно

с кальцинированным матриксом, будучи окаймленными тонким слоем (1 – 2 мкм) неминерализованной ткани. Очень длинные (до 50 мкм) отростки остеоцитов проходят в канальцах, причем они отделены от кальцифицированного матрикса пространствами шириной около 0,1 мкм, в которых циркулирует тканевая жидкость, осуществляющая питание клеток. Расстояние между каждым остеоцитом и ближайшим капилляром не превышает 0,1 – 0,2 мм.

В костной ткани имеется еще одна категория клеток – *остеокласты*, которые не являются костными, а имеют моноцитарное происхождение и относятся к системе макрофагов. Остеокласты – это крупные многоядерные (5 – 100 ядер) клетки размерами до 190 мкм, которые разрушают кость и хрящ.

Различают два типа костной ткани – *ретикулофиброзную (грубоволокнистую)* и *пластинчатую*. Первая имеется у зародыша человека; у взрослого она располагается в зонах прикрепления сухожилий к костям и в швах черепа после их зарастания.

Пластинчатая кость наиболее распространена в организме. Она образована костными пластинками толщиной от 4 до 15 мкм,

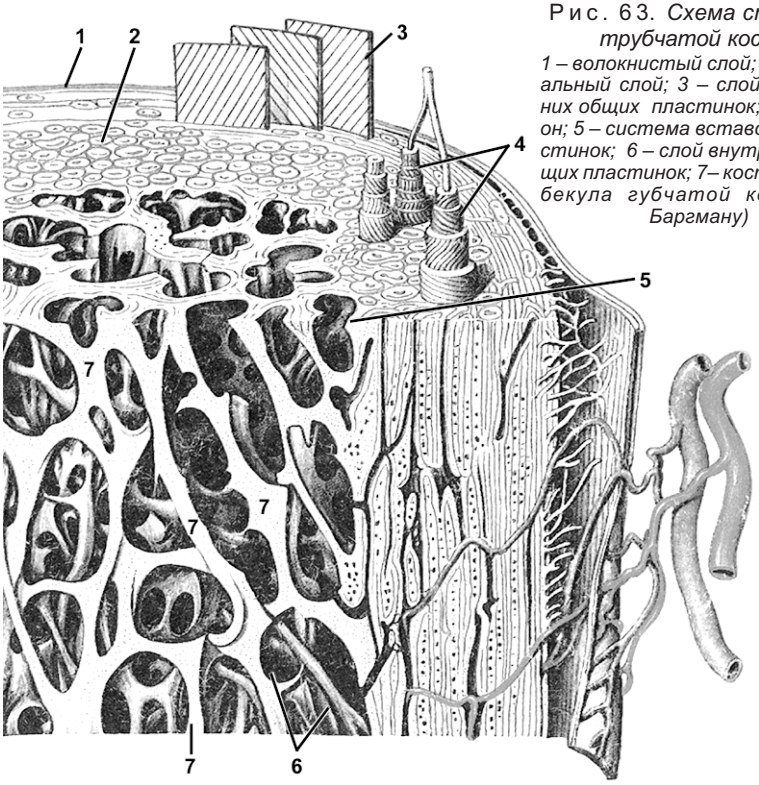


Рис. 63. *Схема строения трубчатой кости:*
1 – волокнистый слой; 2 – камбиальный слой; 3 – слой внутренних общих пластинок; 4 – остеон; 5 – система вставочных пластинок; 6 – слой внутренних общих пластинок; 7– костная трабекула губчатой кости (по Баргману)

которые состоят из остеоцитов и тонковолокнистого костного основного вещества. В зависимости от расположения костных пластинок различают плотное (компактное) и губчатое костное вещество (трабекулярная кость) (рис. 63). В компактном веществе костные пластинки располагаются в определенном порядке, образуя сложные системы – остеоны. *Остеон – структурная единица кости.* Он состоит из 5 – 20 цилиндрических пластинок, вставленных одна в другую. В центре каждого остеона расположен центральный канал (гаверсов), в котором проходят кровеносные сосуды.

Губчатое костное вещество представлено костными пластинками и перекладинами (трабекулами), перекрещивающимися между собой и образующими множество ячеек. Направление перекладин совпадает с кривыми сжатия и растяжения, формирующими конструкции в виде сводчатых арок. Такое расположение костных трабекул под углом друг к другу обеспечивает равномерную передачу давления или тяги мышцы на кость. Внутри костей в костно-мозговых полостях и ячейках губчатого вещества находится костный мозг.

Мышечные ткани осуществляют функцию движения, способны сокращаться. Существуют две разновидности мышечной ткани: исчерченная (скелетная и сердечная) – поперечнополосатая и неисчерченная (гладкая).

Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань образована цилиндрическими волокнами длиной от 1 до 40 мм и толщиной до 0,1 мкм (рис. 64). Под плазматической мембраной (сарколеммой) располагается множество эллипсоидных ядер. Примерно две трети объема волокна занимают цилиндрические миофибриллы, между которыми залегают многочисленные митохондрии. Волокна отличаются поперечной исчерченностью (рис. 65): темные полосы (диск А) чередуются со светлыми (диск I). Диск А разделен светлой зоной (полоса Н), диск I – темной линией Z (телофрагма). Миофибриллы содержат сократительные элементы – миофиламенты, среди которых различают толстые (*миозиновые*), занимающие диск А,

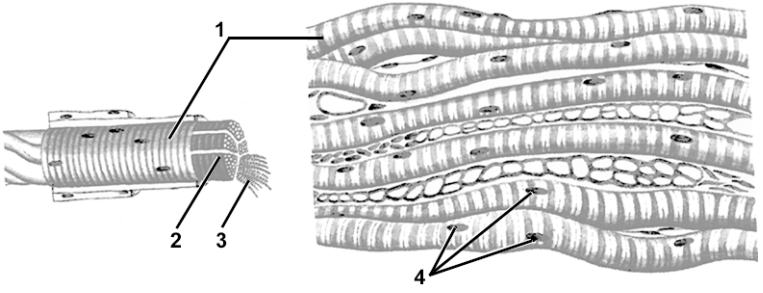


Рис. 64. *Исчерченная (поперечнополосатая) скелетная мышечная ткань: 1 – мышечное волокно; 2 – сарколемма; 3 – миофибриллы; 4 – ядра*

и тонкие (*актиновые*), лежащие в диске I и прикрепляющиеся к телофрагмам, причем концы их проникают в диск А между толстыми филаментами. Участок миофибриллы, расположенный между двумя телофрагмами, представляет собой *саркомер* – сократительную единицу. На границе между дисками А и I мембрана волокна впячивается, образуя Т-трубочки, которые разветвляются внутри волокна. В поперечнополосатых мышечных волокнах хорошо развита незернистая эндоплазматическая (саркоплазматическая) сеть, которая окружает саркомеры.

Скелетные мышцы иннервируются спинно-мозговыми и черепными нервами. Нервный импульс передается по Т-трубочкам, а с них на конечные цистерны саркоплазматической сети, вызывая изменение проницаемости последних, что ведет к выходу ионов кальция в цитоплазму. Это приводит к взаимодействию актина с миозином и мышечному сокращению. Согласно теории **Х. Хэксли и Т. Хэнсона**, мышечное сокращение – это результат скольжения тонких (актиновых) филаментов относительно толстых (миозиновых), благодаря чему длина филаментов диска А изменяется, в то время как диск I уменьшается в размерах и исчезает.

В осуществлении мышечного сокращения принимают участие несколько белков: актин, миозин, тропомиозин и тропонин (рис. 66).

Актиновые филаменты (F-актин) образованы двумя скрученными полимерными волокнами, каждое из которых состоит из мономеров

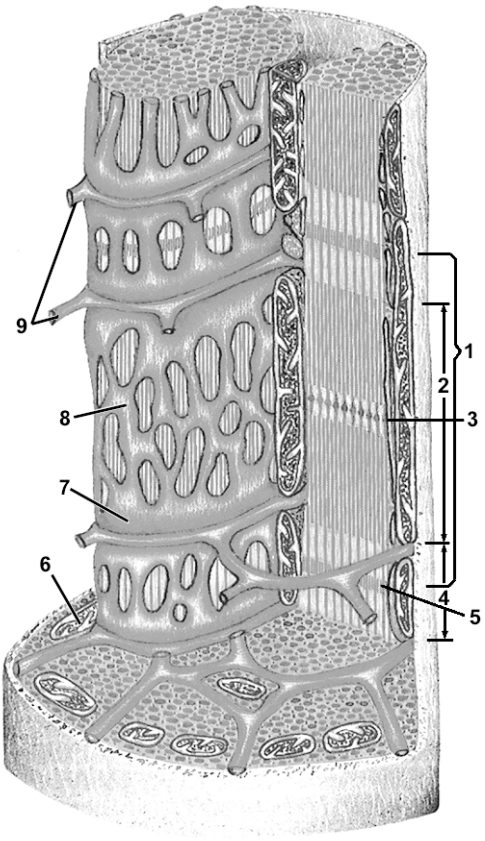


Рис. 65. *Объемная схема строения двух миофибрилл поперечнополосатого мышечного волокна:*
1 – саркомер; 2 – полоса А (диск А); 3 – линия М (мезофрагма) в середине диска А; 4 – полоса I (диск I); 5 – Z-линия (телофрагма) в середине диска I; 6 – митохондрия; 7 – конечная цистерна; 8 – саркоплазматическая сеть; 9 – поперечные трубочки (по Елисееву и др., с изменениями)

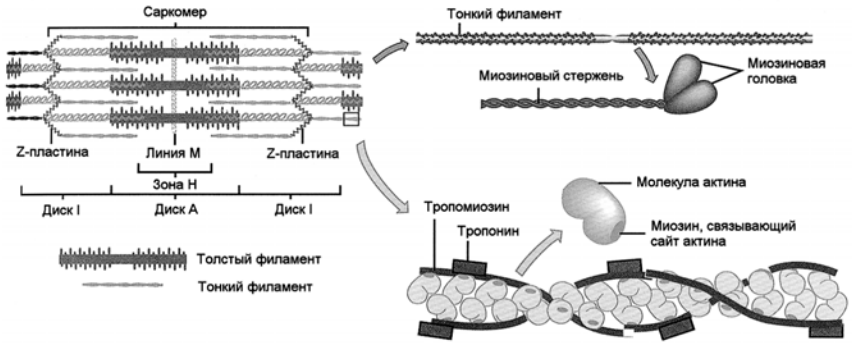


Рис. 66. *Схема строения саркомера*

глобулярного белка G-актина. Вокруг F-актина обвивается молекула тропомиозина, залегающая в его спиральных желобках. Вдоль F-актина расположены молекулы тропонина, прикрепляющиеся и к тропомиозину. Тропонин состоит из субъединиц Т (связывающей тропомиозин), И (связывающей актин и ингибирующей связывание актина с миозином) и соединенной с ними С (связывающей Ca^{2+}).

Толстые филаменты состоят из молекул миозина, представляющих собой нити, имеющие две шаровидные головки. В молекуле миозина имеются два «шарнира»: первый – между гидрофобным «стволом» и гидрофильной «шейкой», второй – между «шейкой» и «головками». Миозиновые молекулы, соединяясь своими гидрофобными «стволами», образуют стержень толстого миофиламента, из которого выступают «шейки» и «головки», формирующие шесть спиральных рядов. На «головке» миозина имеется специальный участок, связывающий АТР. Два стержня соединены между собой стволами, образуя участок, лишенный «шеек» и «головок». Каждый миозиновый филамент окружен шестью актиновыми.

В основе мышечного сокращения лежит взаимодействие между актином и миозином. Источником движущейся силы мышечного сокращения является освобождение энергии в результате гидролиза АТР, катализируемого миозином, который является актин-зависимой АТР-азой. Этим свойством обладают миозиновые «головки» только при условии их активации Ca^{2+}. Напомним, что благодаря наличию в молекуле миозина двух «шарнирных» устройств «головки» могут сгибаться, прикрепляясь к актину и подтягивая актиновые филаменты на 10 нм. Это возможно благодаря тому, что белок α-актинин, расположенный в области линии Z, закрепляет концы тонких (актиновых) миофиламентов.

Поперечнополосатая сердечная мышечная ткань, которая по строению и функции отличается от скелетных мышц, состоит из кардиомиоцитов, образующих соединяющиеся друг с другом комплексы. По своему строению сердечная мышечная ткань похожа на скелетную (поперечнополосатая исчерченность), однако сокращения сердечной мышцы не подконтрольны сознанию человека, она иннервируется вегетативной нервной системой.

Нервная ткань образует центральную нервную систему (головной и спинной мозг) и периферическую (нервы с их концевыми приборами, нервные узлы). Нервная ткань состоит из нейронов и нейроглии. *Нейрон* с отходящими от него отростками является структурно-функциональной единицей нервной системы. Основная функция нейрона – это получение, переработка, проведение и передача информации, закодированной в виде электрических или химических сигналов. В связи с необходимостью проведения информации (иногда на дальние расстояния) каждый нейрон имеет отростки. Один или несколько отростков, по которым нервный импульс приносится к телу нейрона, называется *дендритом*. Единственный отросток, по которому нервный импульс направляется от клетки, – это *аксон*. *Нервная клетка динамически поляризована, т. е. способна пропускать импульс только в одном направлении, от дендрита к телу клетки, где информация обрабатывается, и далее к аксону.*

Как правило, нейроны – одноядерные клетки; сферическое ядро диаметром

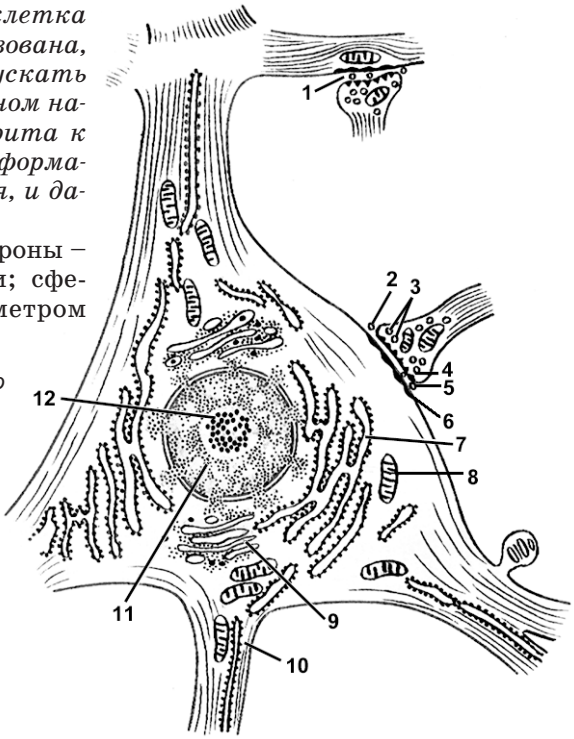


Рис. 67. *Схема ультрамикроскопического строения нервной клетки:*
1 – аксонодендрический синапс; 2 – аксоносоматический синапс; 3 – пресинаптические пузырьки; 4 – пресинаптическая мембрана; 5 – синаптическая щель; 6 – постсинаптическая мембрана; 7 – эндоплазматическая сеть; 8 – митохондрия; 9 – комплекс Гольджи; 10 – нейрофибриллы; 11 – ядро; 12 – ядрышко

около 18 мкм в большинстве нейронов расположено центрально (рис. 67). Основной особенностью строения нейронов является наличие многочисленных нитей (нейрофибрилл) и скоплений вещества Ниссля, богатого РНК, которое представляет собой группы параллельных цистерн зернистой эндоплазматической сети и полирибосомы, располагающиеся по всей цитоплазме клетки и в дендритах (отсутствуют в аксоне). Нейрофибриллы формируют в клетке густую трехмерную сеть, они пронизывают и отростки.

Нейроны воспринимают, проводят и передают информацию, закодированную в виде электрических и химических сигналов. Заряженные молекулы или атомы называются ионами. Натрий, калий, кальций и магний – положительные ионы; хлор, фосфат, остатки некоторых кислот (например, угольной), крупные ионы белков – отрицательные. Во внеклеточной жидкости положительные и отрицательные ионы находятся в равных соотношениях. Внутри клеток преобладают отрицательно заряженные ионы, чем обусловлен общий отрицательный заряд клетки. Калий – внутриклеточный ион, его концентрация в нервных и мышечных клетках в 20 – 100 раз выше, чем вне клетки, натрий – внеклеточный ион, внутриклеточная его концентрация в клетке в 5 – 15 раз ниже внеклеточной. И наоборот, внутриклеточная концентрация Cl в 20 – 100 раз ниже внеклеточной.

По обе стороны мембраны нервных и мышечных клеток, между внеклеточной и внутриклеточной жидкостями существует мембранный потенциал – разность потенциалов, его величина – 80 мВ. Это связано с избирательной проницаемостью плазматической мембраны для различных ионов. K^+ легко диффундирует через мембрану. В связи с его высоким содержанием в клетке он выходит из нее, вынося положительный заряд. Возникает мембранный потенциал. Мембранный потенциал клетки, находящейся в состоянии покоя, называется *потенциалом покоя* (рис. 68).

Когда нервная или мышечная клетка активизируется, в ней возникает потенциал действия – быстрый сдвиг мембранного потенциала в положительную сторону. При этом в определенном участке мембраны в ответ на раздражение клетка начинает терять свой отрицательный заряд и Na^+ устремляется в клетку, в результате чего на 1/1000 с на этом участке развиваетя деполяризация, внутри клетки возникает положительный заряд – *потенциал действия,* или нервный импульс (см. рис. 69). Таким образом, *потенциал действия – это проникновение потока ионов Na^+ через мембрану в клетку.* K^+, содержащийся в большом количестве внутри клетки и обладающий высокой проницаемостью, начинает покидать клетку. Это приводит к восстановлению в ней отрицательного заряда. Движение ионов, возникающее вблизи деполяризированного участка, приводит к деполяризации следующего участка

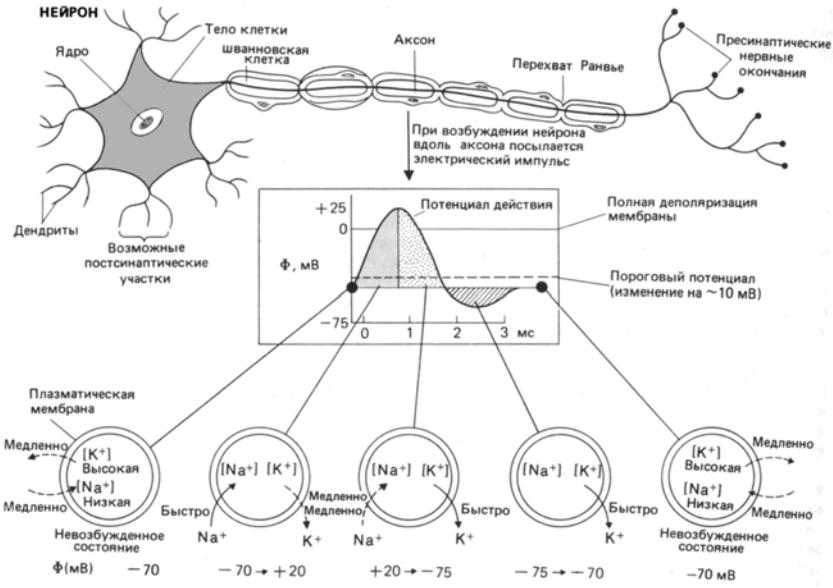


Рис. 68. *Ионные токи через мембрану аксона при прохождении потенциала действия (по Стернбергу и соавт., с изменениями)*

мембраны, поэтому нервный импульс распространяется по нейрону.

Нейроны, которые передают возбуждение от точки восприятия раздражения в центральную нервную систему и далее к рабочему органу, связаны между собой с помощью множества межклеточных контактов – *синапсов* (*греч.* synapsys – связь), передающих нервный импульс от одного нейрона к другому (рис. 69). В синапсах происходит преобразование электрических сигналов в химические и обратно – химических в электрические.

Синапсы, в которых передача осуществляется с помощью биологически активных веществ, называются химическими, а вещества, осуществляющие передачу, – *нейромедиаторами* (*лат.* mediator – посредник). Роль медиаторов выполняют норадреналин, ацетилхолин, серотонин, дофамин и др. Импульс поступает в синапс по пресинаптическому окончанию, которое ограничено пресинаптической мембраной (пресинаптической частью) и воспринимается постсинаптической мембраной (постсинаптической частью). Между мембранами расположена синаптическая щель. В пресинаптическом окончании имеется множество митохондрий и пресинаптических пузырьков, содержащих медиатор. Нервный импульс, поступающий в пресинаптическое окончание, вызывает освобождение в синаптическую щель медиатора. Молекулы

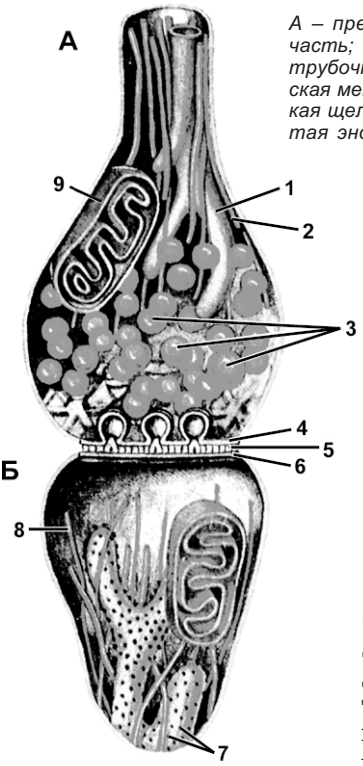


Рис. 69. *Схема строения синапса:*
А – пресинаптическая часть; Б – постсинаптическая часть; 1 – гладкая эндоплазматическая сеть; 2 – нейротрубочка; 3 – синаптические пузырьки; 4 – пресинаптическая мембрана с гексагональной сетью; 5 – синаптическая щель; 6 – постсинаптическая мембрана; 7 – зернистая эндоплазматическая сеть; 8 – нейрофиламенты; 9 – митохондрия

медиаторов реагируют со специфическими рецепторными белками клеточной мембраны, меняя ее проницаемость для определенных ионов, что приводит к возникновению потенциала действия. Наряду с химическими имеются электротонические синапсы, в которых передача импульсов происходит непосредственно биоэлектрическим путем между контактирующими клетками.

В нервной системе существуют два вида синапсов: возбуждающие и тормозящие. В возбуждающих синапсах одна клетка вызывает активизацию другой. При этом возбуждающий медиатор вызывает деполяризацию – поток ионов Na^+ устремляется в клетку. В тормозящих синапсах одна клетка тормозит активизацию другой. Это связано с тем, что тормозящий медиатор вызывает устремление потока отрицательно заряженных ионов в клетки, поэтому деполяризации не происходит.

Нервные волокна представляют собой отростки нервных клеток вместе с покрывающими их оболочками. Они подразделяются на миелиновые и безмиелиновые (рис. 70). *Безмиелиновые нервные волокна* образованы одним или несколькими отростками нервных клеток (осевыми цилиндрами), каждый из которых погружен в тело шванновской клетки (клетка глии), прогибая ее цитоплазматическую мембрану так, что между мембранами осевого цилиндра и шванновской клетки имеется пространство. Скорость проведения нервного импульса по безмиелиновому волокну менее 1 м/с.

Миелиновые нервные волокна образованы одним осевым цилиндром, окруженным муфтой из шванновских клеток. Миелиновый слой представляет собой многократно спирально закрученную вокруг осевого цилиндра шванновскую клетку. Скорость проведения импульса по миелиновому волокну 70 – 100 м/с.



Р и с. 7 0. *Схема строения нервных волокон:*

А – безмиелиновые волокна: 1 – шванновская клетка; 2 – нервные волокна; 3 – цитоплазма; 4 – ядро; Б – образование миелина: I, II, III, IV – этапы образования миелиновой оболочки вокруг нервного волокна; 1 – ядро; 2 – цитоплазма; 3 – аксон; 4 – ядро шванновской клетки; 5 – плазматическая мембрана шванновской клетки; 6 – миелин; В – строение миелинового волокна: 1 – нейрофибриллы; 2 – ядро шванновской клетки; 3 – миелин; 4 – цитоплазма шванновской клетки; 5 – плазматическая мембрана шванновской клетки; 6 – перехват Ранвье (граница между двумя шванновскими клетками); 7 – аксон

В зависимости от функции выделяют три основных типа нейронов.

1. *Чувствительные, рецепторные, или афферентные, нейроны* (*лат*. afferens – приносящий). Как правило, эти клетки имеют два вида отростков. Дендрит следует на периферию и заканчивается чувствительными окончаниями – рецепторами, которые воспринимают внешнее раздражение и трансформируют его энергию в энергию нервного импульса; второй – одиночный аксон направляется в головной или спинной мозг. В зависимости от локализации различают несколько типов рецепторов: 1) *экстерорецепторы,* воспринимающие раздражения внешней среды, расположены в коже, слизистых оболочках и органах чувств; 2) *интерорецепторы,* получающие раздражение, главным образом, при изменениях химического состава внутренней среды и давления, расположены в сосудах, тканях и органах; 3) *проприорецепторы* заложены в мышцах, сухожилиях, связках, фасциях, надкостнице, суставных капсулах.

2. *Эфферентные*. Тела эфферентных (*эффекторных, двигательных или секреторных*) нейронов (*лат*. efferens – выносящий) находятся в ЦНС (или в симпатических и парасимпатических узлах). Их аксоны идут к рабочим органам (мышцам или железам). Различают два вида рабочих, или исполнительных, органов: анимальные – поперечнополосатые (скелетные) мышцы и вегетативные – гладкие мышцы и железы. Соответственно этому имеются нервные окончания аксонов эфферентных нейронов двух типов: двигательные и секреторные. Первые (моторные) оканчиваются на мышечных волокнах, образуя бляшки, которые в поперечнополосатых мышцах представляют аксомышечные синапсы. Нервные

окончания неисчерченной (гладкой) мышечной ткани образуют вздутия, в которых также содержатся синаптические пузырьки. Секреторные окончания контактируют с железистыми клетками.

3. *Вставочные нейроны* передают возбуждение с афферентного на эфферентный нейрон.

Глия (нейроглия). Кроме нейронов, в нервной ткани имеются клетки нейроглии, которые выполняют опорную, трофическую, защитную, изолирующую и секреторную функции. Среди клеток различают *макроглию* (эпендимоциты, олигодендроциты и астроциты) и *микроглию*.

Нервная, мышечная ткани и железистый эпителий относятся к **возбудимым тканям**, которые в ответ на воздействие стимула (раздражителя) переходят из состояния покоя в состояние возбуждения. При этом возбуждение, возникающее в одном участке мышечного или нервного волокна, быстро передается на соседние участки этого волокна, а также с нервного волокна на другие через синапс или с нервного волокна на иннервируемую ими структуру. **Возбудимость** – это способность клеток воспринимать изменения внешней среды и отвечать на них реакцией возбуждения. **Проводимость** – способность тканей проводить возбуждение. Мышечные ткани обладают **сократимостью**, т. е. способностью отвечать сокращением на раздражение.

ОРГАНЫ, СИСТЕМЫ И АППАРАТЫ ОРГАНОВ

Ткани образуют органы. Каждый *орган* отличается свойственной лишь ему формой и строением, приспособленными к выполнению определенной функции, и содержит все виды тканей, однако одна из них является основной, «рабочей», выполняющей главную функцию органа.

Органы анатомически и функционально объединяются в системы органов. Система – это ряд органов, имеющих общий план строения, единство происхождения и выполняющих одну большую функцию (например, пищеварения, дыхания). В организме человека выделяют следующие системы органов: *пищеварения (пищеварительную), дыхания (дыхательную), мочевыделительную, половую, нервную, кровеносную, лимфатическую и иммунную (органы кроветворения и иммунной системы), органы чувств (сенсорные системы)*. Некоторые органы объединяются по функциональному признаку в аппараты. Они зачастую имеют различное строение и происхождение, могут быть не связаны анатомически, но их объединяет участие в выполнении общей функции (например, *опорно-двигательный, эндокринный аппараты*), либо эти органы различны по своим функциональным задачам, но связаны единым происхождением (*мочеполовой аппарат*).

ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ

ПАССИВНАЯ ЧАСТЬ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

Одной из важнейших функций организма человека является передвижение в пространстве. Ее выполняет опорно-двигательный аппарат, состоящий из двух частей: пассивной и активной. К первой относятся соединяющиеся между собой кости, ко второй – приводящие их в движение мышцы.

Скелет (*греч.* skeleton – высохший, высушенный) выполняет множество функций: опорную, защитную, локомоторную, формообразующую, преодоление силы тяжести. Общая масса скелета составляет от 1/7 до 1/5 массы тела человека. Скелет подразделяется на осевой (позвоночный столб, грудная клетка и череп) и добавочный (кости поясов и свободных конечностей) (рис. 71, табл. 18). В его состав входит более 200 костей: позвоночный столб (26 костей), череп (29 костей), грудная клетка (25 костей); кости верхних (64) и нижних (62) конечностей.

Кости скелета являются рычагами, приводимыми в движение мышцами. В результате этого части тела изменяют положение по отношению друг к другу и передвигают его в пространстве. К костям прикрепляются связки, мышцы, сухожилия, фасции. Скелет образует вместилище для органов, защищая их от внешних воздействий: в полости черепа расположен головной мозг, в позвоночном канале – спинной, в грудной клетке – сердце и крупные сосуды, легкие, пищевод и др., в полости таза – мочеполовые органы. Кости участвуют в минеральном обмене, они являются депо кальция, фосфора и т. д. Живая кость содержит витамины A, D, C и др.

Скелет образован разновидностями соединительной ткани – костной и хрящевой. У зародыша человека и других позвоночных животных скелет составляет около 50% массы всего тела. Однако постепенно хрящ заменяется костью, и у взрослого человеке масса хряща составляет около 2% массы тела. Это суставные хрящи, межпозвоночные диски, хрящи носа, уха, гортани, трахеи, бронхов и ребер. Хрящ образован хрящевой тканью.

Кости образованы костной тканью. Сопротивление свежей кости на излом такое же, как меди, и в девять раз больше, чем свинца. Кость выдерживает сжатие 10 кг/мм^2 (аналогично чугуну), а предел прочности ребер на излом – 110 кг/см^2.

Кость как орган, кроме сочленовных поверхностей, покрыта снаружи *надкостницей*, которая прочно сращена с костью. Наружный слой надкостницы – волокнистый, внутренний слой – остеогенный (костеобразующий), прилежит непосредственно

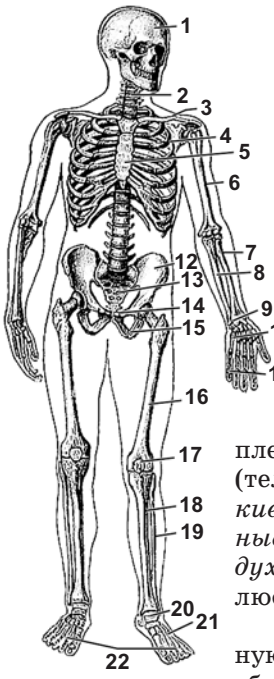


Рис. 71. *Скелет человека (вид спереди):*
1 – череп; 2 – позвоночный столб; 3 – ключица; 4 – ребро; 5 – грудина; 6 – плечевая кость; 7 – лучевая кость; 8 – локтевая кость; 9 – кости запястья; 10 – пястные кости; 11 – фаланги пальцев кисти; 12 – подвздошная кость; 13 – крестец; 14 – лобковая кость; 15 – седалищная кость; 16 – бедренная кость; 17 – надколенник; 18 – большеберцовая кость; 19 – малоберцовая кость; 20 – кости предплюсны; 27 – плюсневые кости; 22 – фаланги пальцев стопы

к костной ткани. В нем расположены покоящиеся остеогенные клетки, за счет которых происходит развитие, рост в толщину и восстановление костей после повреждения.

Различают кости *трубчатые* (бедренная, плечевая, пястные, плюсневые и др.), *губчатые* (тела позвонков, кости запястья и др.), *плоские* (кости крыши черепа, грудина), *смешанные* (позвонки, кости основания черепа), *воздухоносные* (лобная, клиновидная, верхняя челюсть, решетчатая).

У *трубчатой кости* различают ее удлиненную среднюю часть – *тело кости,* или *диафиз,* обычно цилиндрической или близкой к трехгранной формы, и утолщенные концы – *эпифизы.* На них располагаются суставные поверхности, покрытые суставным хрящом, служащие для соединения с соседними костями. Участок кости, расположенный между диафизом и эпифизом, называется *метафизом.* В детском и юношеском возрасте рост костей в длину происходит за счет гиалинового эпифизарного (метаэпифизарного) хряща, который находится между диафизом и эпифизом трубчатой кости.

Среди трубчатых костей выделяются длинные трубчатые кости (плечевая, бедренная, кости предплечья и голени) и короткие (кости пясти, плюсны, фаланги пальцев). Диафизы построены из компактной, эпифизы – из губчатой кости, покрытой тонким слоем компактной.

Губчатые кости, так же как и эпифизы трубчатых костей, состоят из губчатого вещества, покрытого тонким слоем компактного вещества.

Плоские кости участвуют в образовании полостей, поясов конечностей, выполняют функцию защиты (кости крыши черепа, грудина). К их поверхности прикрепляются мышцы.

Смешанные кости имеют сложную форму. Они состоят из нескольких частей, имеющих различное строение, очертание и происхождение, например позвонки, кости основания черепа.

Таблица 18

Скелет

		Отделы	Кости
Осевой	Позвоночный столб	Шейный	Позвонки: атлант, осевой, III – VI, VII (выступающий)
		Грудной	Позвонки: I – XII
		Поясничный	Позвонки: I – V
		Крестцовый	Крестец
		Копчиковый	Позвонки: I – IV
	Грудная клетка		Грудные позвонки
			Ребра: истинные (I – VII); ложные (VIII – X); колеблющиеся (XI – XII)
			Грудина
	Череп	Мозговой отдел	Непарные: лобная, затылочная, клиновидная, решетчатая; парные: височные, теменные
		Лицевой отдел	Непарные: нижняя челюсть, сошник, подъязычная кость; парные: верхняя челюсть, нёбные, носовые, слезные, нижние носовые раковины
Добавочный	Верхняя конечность		
	Пояс верхней конечности		Лопатка, ключица
	Свободная верхняя конечность	Плечо	Плечевая
		Предплечье	Локтевая, лучевая
		Кисть	
		запястье	Проксимальный ряд (начиная от лучевого края): ладьевидная, полулунная, трехгранная, гороховидная (сесамовидная); дистальный ряд: кость-трапеция (большая многоугольная), трапециевидная, головчатая, крючковидная
		пясть	I – V пястные
		пальцы	Фаланги: I палец – проксимальная, дистальная; II – V пальцы – проксимальная, средняя, дистальная
	Нижняя конечность		
	Пояс нижней конечности		Подвздошная, лобковая, седалищная
	Свободная нижняя конечность	Бедро	Бедренная, надколенник (сесамовидная)
		Голень	Большеберцовая, малоберцовая
		Стопа	
		Предплюсна	Проксимальный (задний ряд): таранная, пяточная; дистальный (передний) ряд: кубовидная (латерально), ладьевидная (медиально), клиновидные (медиальная, промежуточная, латеральная)
		Плюсна	I – V плюсневые
		Пальцы	Фаланги: I палец – проксимальная, дистальная; II – V пальцы – проксимальная, средняя, дистальная

Воздухоносные кости имеют в своем теле полость, выстланную слизистой оболочкой и заполненную воздухом, например некоторые кости черепа – лобная, клиновидная, решетчатая, верхняя челюсть.

Внутри костей в костно-мозговых полостях и ячейках губчатого вещества, выстланных эндостом (слоем плоских остеогенных клеток, лежащих на тонкой соединительнотканной пластинке), находится *костный мозг.* В период внутриутробного развития, а также у новорожденных во всех костных полостях находится красный костный мозг, выполняющий кроветворную и защитную функции. У взрослого человека красный костный мозг содержится только в ячейках губчатого вещества плоских костей (грудина, крылья подвздошных костей), в губчатых костях и эпифизах трубчатых костей. В диафизах, т. е. в костно-мозговых полостях, находится желтый костный мозг.

Рост и прочность костей определяются интенсивностью деятельности прикрепляющихся к ним мышц.

СКЕЛЕТ И ЕГО СОЕДИНЕНИЯ

Скелет человека состоит из позвоночного столба, ребер с грудиной, скелета конечностей и черепа. Скелет человека – уникальное творение! Он существенно отличается от скелета животных. В первую очередь это относится к его пропорциям; черепу, вмещающему головной мозг и органы чувств; свободным верхним конечностям, осуществляющим трудовые процессы; нижним конечностям, служащим опорой при прямохождении. Скелет человека обладает рядом характерных особенностей, наиболее важными из которых являются вертикально расположенный позвоночный столб с изгибами; уплощенная широкая грудная клетка; череп, в котором преобладает мозговой отдел, с округлой выпуклой крышей, возвышающейся над лицевым отделом.

Соединения костей. Кости, соединяясь между собой, образуют подвижные соединения или прочные неподвижные конструкции. Все соединения костей делятся на три большие группы: непрерывные, полусуставы, или симфизы, и прерывные, или синовиальные (суставы). В *непрерывных соединениях* кости связаны между собой с помощью различных видов соединительной ткани (собственно соединительной ткани, хряща, кости), в которых отсутствует щель или полость между костями. Непрерывные соединения весьма прочны, но неподвижны. К непрерывным соединениям относятся связки, мембраны, швы (например, черепа), соединения диафизов костей с их эпифизами, которые с возрастом окостеневают, превращаясь в костные. *Симфизы* (*греч.* symphisis – срастание) – это полуподвижные хрящевые соединения. В толще

хряща имеется небольшая щелевидная полость, например, межпозвоночные симфизы, лобковый и симфиз рукоятки грудины (рис. 72).

Суставы представляют собой прерывные соединения, у которых между соединяющимися костями всегда имеется суставная щель. Каждый сустав имеет суставные поверхности костей, покрытые, как правило, гиалиновым суставным хрящом, суставную капсулу и узкую суставную полость, заполненную синовиальной жидкостью (рис. 73, табл. 19).

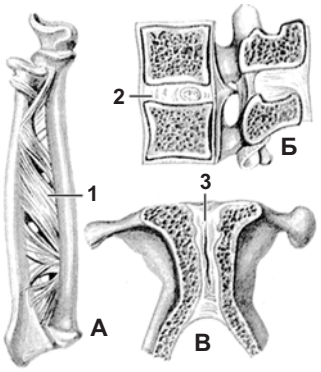


Рис. 72. *Непрерывные соединения костей и полусустав:*
А – синдесмоз: 1 – межкостная перепонка предплечья; Б – синхондроз: 2 – межпозвоночный диск; В – полусустав: 3 – лобковый симфиз

Движения в суставах совершаются вокруг трех осей: вокруг фронтальной – сгибание и разгибание, при которых угол между сочленяющимися костями уменьшается или увеличивается; вокруг сагиттальной – приведение, при котором одна из сочленяющихся костей приближается в срединной плоскости, и отведение, при котором кость удаляется от нее; при вращении кость двигается вокруг своей продольной оси. Круговое движение является сложным – благодаря последовательному движению вокруг всех осей свободный конец движущейся кости (конечности, туловище, голова) описывает окружность.

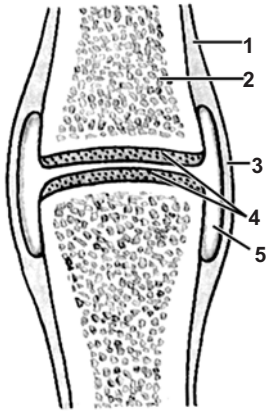


Рис. 73. *Строение сустава:*
1 – надкостница; 2 – кость; 3 – суставная капсула; 4 – суставной хрящ; 5 – суставная полость

Форма сочленяющихся поверхностей обусловливает количество осей, вокруг которых может совершаться движение. В зависимости от этого суставы делятся на одно-, двух- и многоосные (рис. 74, табл. 20).

Ц*илиндрический* и *блоковидный* суставы являются *одноосными*. *Эллипсовидный, мыщелковый* и *седловидный* суставы – *двухосные*. *Шаровидный* и *плоский* суставы – *многоосные*. При вращении половины круга вокруг его диаметра образуется шар. Кроме движения вокруг трех осей в этих суставах совершается еще и круговое движение (например, плечевой и тазобедренный суставы).

Простые суставы имеют две суставные поверхности, *сложные* – более двух (например, локтевой сустав). *Комбинированные суставы* представляют собой два анатомически изолированных

Таблица 19

Соединения костей

Тип соединения	Вид соединения	Характеристика соединения	Степень подвижности	Примеры
Непрерывные соединения		Соединения с помощью плотной волокнистой соединительной ткани, хряща или кости (полость отсутствует)		
Фиброзные (синдесмозы)	Связки, мембраны	Соединения с помощью соединительной ткани, волокна которой срастаются с надкостницей. Прочные	Малоподвижные	Связки (межостистые, желтые, межпоперечные, надостистые и др.) и межкостные перепонки предплечья и голени, запирательная мембрана
	Швы:	Соединения с помощью тонкой соединительнотканной прослойки между костями	Неподвижные	Соединения большинства костей черепа
	зубчатый	Зубцы зазубренного края одной кости внедряются в промежутки между зубцами другой кости	Неподвижный	Венечный, сагиттальный, ламбдовидный швы крыши черепа
	плоский	Ровный край одной кости соединяется с ровным краем другой кости	Неподвижный	Лобно-носовой, лобно-слезный, слезно-верхнечелюстной, срединный и поперечный небные, клиновидно-теменной и другие швы лицевого черепа
	чешуйчатый	Косо срезанный край одной кости накладывается на такой же край другой кости, подобно чешуе	Неподвижный	Височно-теменной шов
	«Вколачивание»	Соединения корня зуба со стенками костной зубной альвеолы с помощью периодонта	Неподвижный	Зубоальвеолярные соединения
Хрящевые (синхондрозы)		Соединения с помощью хряща. Прочные, упругие, эластичные	Малоподвижные	Соединения диафизов длинных трубчатых костей с эпифизами, синхондрозы черепа (клиновидно-затылочный, клиновидно-каменистый, каменисто-затылочный, клиновидно-решетчатый). Синхондроз мечевидного отростка грудины. Соединение нижних ребер с грудиной и друг с другом

Костные (синостозы)		Соединения с помощью костной ткани вследствие окостенения фиброзных или хрящевых соединений	Неподвижные	На месте бывших синхондрозов или синдесмозов (метаэпифизарные хрящи трубчатых костей, синхондрозы в основании черепа, швы)
Полусуставы (симфизы)		Соединения с помощью хряща или соединительной ткани, в которых имеется небольшая щель, заполненная жидкостью	Малоподвижные. Незначительное сдавление	Межпозвоночные диски, лобковый симфизы
Прерывные, или синовиальные, соединения (суставы)		Наличие суставной полости с синовиальной жидкостью, суставной сумки, суставных поверхностей, покрытых хрящом	Движения вокруг 1 – 3 осей	
	Простой	Две суставные поверхности		Плечевой, запястно-пястные, пястно-фаланговые, межфаланговые – кисти и стопы, крестцово-подвздошный, тазобедренный, пяточно-кубовидный, предплюсне-плюсневые, плюснефаланговые и др.
	Сложный	Три (и более) суставные поверхности		Локтевой, лучезапястный, голеностопный, таранно-пяточно-ладьевидный, клиноладьевидный и др.
	Комбинированный	Два анатомически изолированных сустава, которые действуют совместно		Правый и левый височно-нижнечелюстные, атлантозатылочный, латеральные атлантоосевые, реберно-позвоночные, проксимальный и дистальный лучелоктевые и др.
	Комплексный	Наличие диска или мениска, который расположен между сочленяющимися поверхностями и делит полость сустава на 2 части		Коленный, грудино-ключичный, височно-нижнечелюстной

Таблица 20

Классификация прерывных (синовиальных) соединений (суставов) по форме их суставных поверхностей

Число осей суставов	Форма сустава	Характеристика суставных поверхностей	Направление движения в суставах	Примеры
Одноосные	Цилиндрический	Выпуклая суставная поверхность – отрезок цилиндра. Вогнутая поверхность соответствует выпуклости цилиндра	Вращение вокруг вертикальной продольной оси сустава; вращательные движения головы, вращение лучевой кости (пронация и супинация)	Проксимальный и дистальный лучелоктевой, срединный атлантоосевой
	Блоковидный	Суставная поверхность – отрезок цилиндра, на котором имеется гребешок, на суставной впадине – бороздка	Вращение вокруг поперечной фронтальной оси (сгибание, разгибание)	Межфаланговые – кисти и стопы, голеностопный
	Винтообразный	Разновидность блоковидного. Гребешок и бороздка расположены под углом к оси вращения	Вокруг поперечной фронтальной оси (сгибание, разгибание)	Плечелоктевой
Двухосные	Эллипсоидный	Суставные поверхности – отрезки эллипса: один слегка выпуклый, другой слегка вогнутый	Вокруг поперечной фронтальной оси (сгибание, разгибание), вокруг сагиттальной переднезадней оси (приведение и отведение)	Лучезапястный, пястно-фаланговые, плюсне-фаланговые
	Седловидный	Суставные поверхности седловидной формы охватывают друг друга	Вокруг поперечной фронтальной оси (сгибание, разгибание), вокруг сагитталь-ной переднезадней оси (приведение, отведение)	Запястно-пястный большого пальца кисти, пяточно-кубовидный, грудино-ключичный

	Мыщелковый	Переходная форма от блоковидного к эллипсоидному	Вокруг поперечной фронтальной оси (сгибание и разгибание), вокруг продольной оси (вращение)	Коленный, атлантозатылочный, височно-нижнечелюстной
Многоосные	Шаровидный	Суставные поверхности – отрезок шара и соответствующая ему впадина (ямка)	Вокруг фронтальной оси (сгибание и разгибание), вокруг сагиттальной оси (приведение и отведение), вокруг продольной оси (вращение)	Плечевой, плечелучевой
	Чашеобразный	Разновидность шаровидного, суставная ямка более глубокая	Вокруг фронтальной оси (сгибание и разгибание), вокруг сагиттальной оси (приведение и отведение), вокруг продольной оси (вращение)	Тазобедренный
	Плоский	Суставные поверхности плоские	Вокруг фронтальной оси (сгибание и разгибание), вокруг сагиттальной оси (приведение и отведение), вокруг продольной оси (вращение). Объем движения ограничен	Дугоотростчатые, латеральный атлантоосевой, акромиально-ключичный, запястно-пястные II – V, крестцово-подвздошный, клиноладьевидный, предплюсне-плюсневые

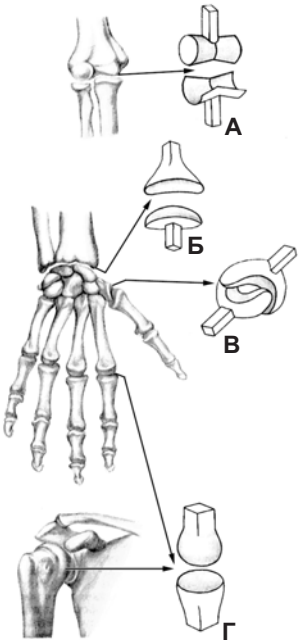


Рис. 74.
Схематическое изображение суставных поверхностей.
Суставы: А – блоковидный; Б – эллипсоидный; В – седловидный; Г – шаровидный

сустава, которые функционируют совместно (например, височно-нижнечелюстные суставы). В *комплексных суставах* между сочленяющимися суставными концами имеются диски или мениски (например, коленный сустав).

Скелет туловища образован позвоночным столбом и грудной клеткой. Наличие позвоночного столба служит важнейшим отличительным признаком всех представителей позвоночных животных. Позвоночник связывает части тела, выполняет защитную и опорную функции для спинного мозга и выходящих из позвоночного канала корешков спинномозговых нервов. Верхний конец позвоночника поддерживает голову. Кости свободных конечностей прикрепляются к скелету туловища посредством поясов. Позвоночник передает тяжесть тела поясу нижних конечностей.

Положение и форма позвоночника человека обусловливает возможность прямохождения. Позвоночный столб выдерживает значительную часть тяжести человеческого тела.

Позвоночник человека представляет длинный изогнутый столб, состоящий из 33 – 34 лежащих один на другом и постепенно увеличивающихся в размерах сверху вниз позвонков (рис. 75); наиболее типично следующее их количество: шейных – 7, грудных – 12, поясничных – 5, крестцовых – 5, копчиковых – 4. Позвонки разных отделов отличаются по форме и величине. Однако все они имеют ряд общих признаков – они гомологичны. Каждый *позвонок* (рис. 76) состоит из тела, расположенного спереди, и дуги (сзади), ограничивающих широкое позвоночное отверстие. Накладываясь свободно одно на другое, отверстия образуют длинный позвоночный канал, в котором залегает спинной мозг, надежно защищенный стенками канала.

От дуги позвонка отходят семь отростков. Кзади направляется непарный остистый отросток. Вершины многих из них легко прощупываются у человека по средней линии со спины. Во фронтальной плоскости справа и слева располагаются парные поперечные отростки. Вверх и вниз от дуги направлены верхние и нижние суставные отростки. Основания суставных отростков

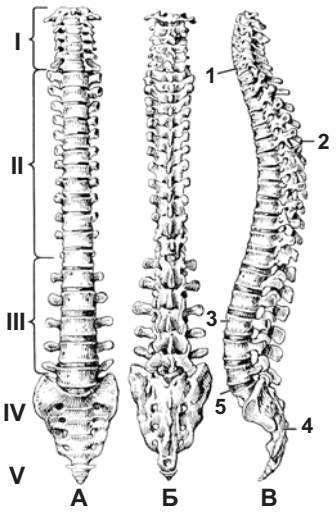


Рис. 75. *Позвоночный столб:*
А – вид спереди; Б – сзади; В – сбоку. Отделы: I – шейный; II – грудной; III – поясничный; IV – крестцовый; V – копчиковый; 1, 3 – шейный и поясничный лордозы; 2, 4 – грудной и крестцовый кифозы; 5 – мыс (по Синельникову)

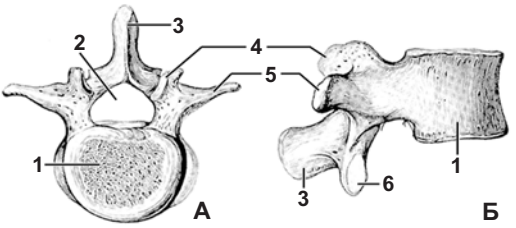


Рис. 76. *Позвонок:*
А – вид сверху; Б – вид сбоку; 1 – тело; 2 – позвоночное отверстие; 3 – остистый отросток; 4 – верхний суставно́й отросток; 5 – поперечный отросток; 6 – нижний суставно́й отросток

ограничивают верхнюю и нижнюю позвоночные вырезки. При соединении позвонков друг с другом нижняя вырезка вышележащего позвонка и верхняя нижележащего образуют справа и слева межпозвоночные отверстия, через которые проходят спинномозговые нервы и кровеносные сосуды.

Благодаря прямохождению человека существенно отличаются от остальных I и II шейные позвонки, сочленяющиеся с черепом и несущие на себе его тяжесть. *Первый шейный позвонок*, или атлант, лишен остистого отростка (рис. 77). Средняя часть тела атланта, отделившись, приросла к телу II позвонка, образовав его зуб. Атлант лишен и суставных отростков. Вместо них на верхней и нижней поверхностях латеральных масс находятся суставные ямки, верхние сочленяются с мыщелками затылочной кости, образуя *атлантозатылочные суставы;* нижние – с верхними суставными поверхностями II позвонка, образуя боковые *атлантоосевые суставы*. *Второй шейный позвонок* осевой (рис. 78). Вокруг его зуба и происходят вращения атланта вместе с черепом в *срединном атлантоосевом суставе*. Шейные позвонки отличаются от других своими малыми размерами и наличием небольшого отверстия

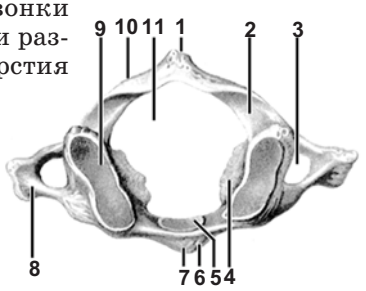


Рис. 77. *Первый шейный позвонок:*
1 – задний бугорок; 2 – борозда позвоночной артерии; 3 – отверстие позвоночной артерии (поперечное отверстие); 4 – латеральная масса; 5 – ямка зуба; 6 – передняя дуга; 7 – передний бугорок; 8 – поперечный отросток; 9 – верхняя суставная ямка; 10 – задняя дуга; 11 – позвоночное отверстие

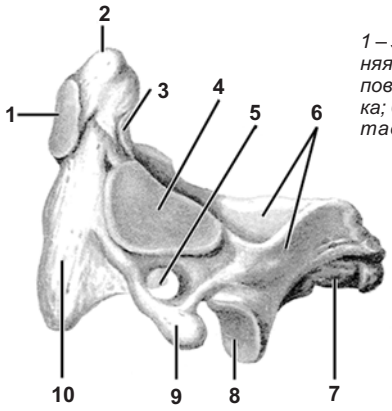


Рис. 78. *Второй шейный позвонок:*
1 – зуб; 2 – передняя суставная поверхность; 3 – задняя суставная поверхность; 4 – верхняя суставная поверхность; 5 – отверстие поперечного отростка; 6 – дуга; 7 – остистый отросток; 8 – нижний суставной отросток; 9 – поперечный отросток; 10 – тело

в каждом поперечном отростке (через отверстия проходит позвоночная артерия, направляющаяся в полость черепа).

На боковых поверхностях тел *грудных позвонков* имеются реберные ямки для сочленения с головками ребер, а на утолщенных концах поперечных отростков десяти верхних грудных позвонков имеются реберные ямки, с которыми сочленяются соответствующие им по счету ребра. Пять крупных *поясничных позвонков* обеспечивают большую подвижность этой части позвоночного столба.

Пять *крестцовых позвонков* у взрослого человека, срастаясь, образуют массивный *крестец* треугольной формы. На боковых частях крестца находятся ушковидные поверхности для сочленения с тазовыми костями (*крестцово-подвздошные суставы*). *Копчик* обычно срастается с верхушкой крестца. У взрослого человека копчик образован двумя – пятью (чаще четырьмя) рудиментарными копчиковыми позвонками.

Позвоночный столб человеческого зародыша и плода имеет форму дуги, обращенной выпуклостью кзади. У новорожденного ребенка позвоночник почти прямой, кривизны развиваются постепенно в связи с тягой мышц. Когда ребенок начинает держать голову, возникает шейный лордоз (около 3 мес.); когда он садится – грудной кифоз (около 6 мес.), когда начинает стоять – поясничный лордоз (9 – 12 мес.), а вместе с ним и крестцовый кифоз. Окончательное развитие изгибов позвоночника происходит к шести-семи годам, в это время устанавливается и *центр тяжести* – на уровне второго крестцового позвонка. Отвесная линия этого центра проходит на 5 см кзади от поперечной линии, соединяющей тазобедренные суставы, и на 3 см кпереди от поперечной оси голеностопных суставов.

Грудная клетка образована соединенными между собой 12 парами ребер, грудиной и 12 грудными позвонками. Первые VII ребер называются истинными, хрящ каждого из них соединяется с грудиной, VIII – X ребра называются ложными, концы их хрящей срастаются между собой и с хрящами нижних ребер, образуя реберные дуги; XI – XII ребра – колеблющиеся, так как их

передние концы не доходят до грудины и заканчиваются в мышцах передней брюшной стенки.

Плоская *грудина* состоит из трех частей: широкой рукоятки вверху, удлиненного тела и мечевидного отростка внизу.

Череп условно подразделяется на мозговой и лицевой отделы. Мозговой отдел (его объем 1400 – 1500 см^3) является вместилищем для головного мозга. В пределах висцерального, или лицевого, отдела начинаются системы органов пищеварения, дыхания, лежат органы чувств. Только у человека разумного округлый мозговой череп располагается над лицевым. Череп человека состоит из 23 костей, из них 8 парных и 7 непарных (рис. 79, 80).

Семь костей черепа *воздухоносные*, т. е. они имеют внутри полости, заполненные воздухом и сообщающиеся с полостью носа. Это *лобная, клиновидная, решетчатая, парные височная и верхняя челюсть*.

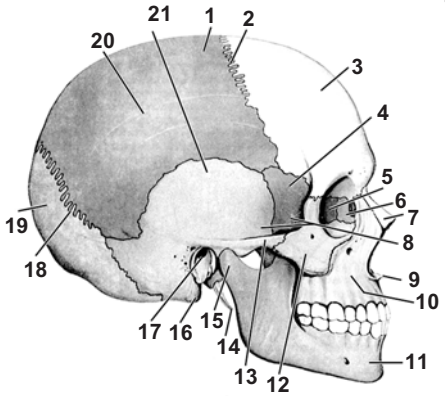


Рис. 79. *Череп человека. Вид сбоку:*
1 – теменная кость; 2 – венечный шов; 3 – лобный бугор; 4 – височная поверхность большого крыла клиновидной кости; 5 – глазничная пластинка решетчатой кости; 6 – слезная кость; 7 – носовая кость; 8 – височная ямка; 9 – передняя носовая ость; 10 – тело верхней челюсти; 11 – нижняя челюсть; 12 – скуловая кость; 13 – скуловая дуга; 14 – шиловидный отросток; 15 – мыщелковый отросток нижней челюсти; 16 – сосцевидный отросток; 17 – наружный слуховой проход; 18 – ламбдовидный шов; 19 – чешуя затылочной кости; 20 – верхняя височная линия; 21 – чешуйчатая часть височной кости

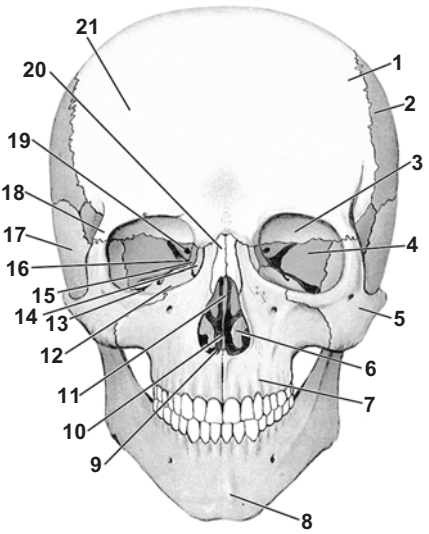


Рис. 80. *Череп человека. Вид спереди:*
1 – венечный шов; 2 – теменная кость; 3 – глазничная часть лобной кости; 4 – глазничная поверхность большого крыла клиновидной кости; 5 – скуловая кость; 6 – нижняя носовая раковина; 7 – верхняя челюсть; 8 – подбородочный выступ нижней челюсти; 9 – полость носа; 10 – сошник; 11 – перпендикулярная пластинка решетчатой кости; 12 – глазничная поверхность верхней челюсти; 13 – нижняя глазничная щель; 14 – слезная кость; 15 – глазничная пластинка решетчатой кости; 16 – верхняя глазничная щель; 17 – чешуйчатая часть височной кости; 18 – скуловой отросток лобной кости; 19 – зрительный канал; 20 – носовая кость; 21 – лобный бугор

Мозговой отдел черепа взрослого человека составляют следующие кости: лобная, затылочная, клиновидная, решетчатая, две височные и две теменные. Непарная воздухоносная *лобная кость* состоит из чешуи, двух горизонтальных глазничных частей и носовой части. Лобная кость формирует лоб и несет на себе лобные бугры, являющиеся характерной особенностью человека разумного, а также образует верхние стенки глазниц, полости носа, височных ямок, нижнюю и переднюю стенки передней черепной ямки.

Парная *теменная кость* участвует в формировании крыши (свода) черепа, в центре кости находится теменной бугор. Теменные кости участвуют в образовании свода черепа. *Затылочная кость,* участвующая в формировании свода и основания черепа, задней черепной ямки, состоит из четырех частей (базилярной впереди, двух боковых и чешуи), расположенных вокруг большого (затылочного) отверстия. Два овальных затылочных мыщелка, расположенных на наружной поверхности боковых частей, сочленяются с атлантом, образуя *атлантозатылочные суставы*, в которых совершаются кивательные движения и боковые наклоны головы.

Непарная воздухоносная *клиновидная кость* имеет тело, на верхней поверхности которого находится гипофизарная ямка, где залегает гипофиз. От тела в стороны отходят большие крылья, вверх и латерально – малые крылья, вниз – крыловидные отростки. Клиновидная кость участвует в формировании глазницы, передней черепной, подвисочных и крыловидно-нёбных ямок.

Наиболее сложно устроена парная воздухоносная *височная кость*, которая участвует в формировании свода и основания черепа и является вместилищем органа слуха и равновесия. Она состоит из пирамиды, в которой расположена барабанная полость и внутреннее ухо; барабанной части, в которой находится наружное слуховое отверстие и наружный слуховой проход; чешуйчатой части, на наружной поверхности которой располагается глубокая нижнечелюстная ямка, куда входит мыщелковый отросток нижней челюсти, образуя *височно-нижнечелюстной сустав*. Скуловой отросток, соединяясь со скуловой костью, формирует скуловую дугу.

Непарная воздухоносная *решетчатая кость* состоит из множества ячеек (решетчатые лабиринты).

Лицевой отдел черепа образован парными костями: *верхними челюстями*, *нёбными*, *скуловыми*, *носовыми*, *слезными*, *нижними носовыми раковинами*, а также непарными: *сошником* и *нижней челюстью*. К лицевому черепу относят и подъязычную кость. Основную массу скелета лицевого черепа образуют челюсти:

две верхние и нижняя. Особое место среди костей занимает дугообразная *подъязычная кость*, расположенная в передней области шеи между гортанью и нижней челюстью и соединенная с костями черепа лишь связками и мышцами.

Соединения костей черепа преимущественно *фиброзные (швы)*. В области лицевого черепа швы ровные, гладкие, плоские (гармоничные), у мозгового черепа – зубчатые, а между теменной и чешуей височной кости – шов чешуйчатый. На основании черепа у ребенка имеются *хрящевые соединения (синхондрозы)*, которые с возрастом окостеневают, превращаясь в синостозы. Лишь нижняя челюсть образует с черепом подвижное соединение – височно-нижнечелюстной сустав.

Позвоночный столб соединяется с черепом *атлантозатылочными, срединным и латеральными атлантоосевыми суставами*, в которых осуществляются кивательные, вращательные движения, а также боковые наклоны головы.

На лицевом черепе имеется ряд весьма важных образований. В полости глазницы расположены глазное яблоко и вспомогательные образования органа зрения. Центральное положение в лицевом черепе занимает полость носа. Раковины делят боковой отдел полости носа на три носовых хода: нижний, средний и верхний, в которые открываются носослезный канал и полости воздухоносных костей. Полость рта впереди и с боков ограничена (из костных структур) верхней и нижней альвеолярными дугами с зубами, частично телом и ветвью нижней челюсти, а сверху – твердым нёбом.

В процессе индивидуального развития череп претерпевает существенные изменения. У новорожденного ребенка швов нет, пространства между костями заполнены соединительной тканью. В участках, где сходятся несколько костей, имеется шесть *родничков*, закрытых соединительнотканными пластинками: два непарных (передний и задний) и два парных (клиновидный и сосцевидный). Самый крупный – передний, или лобный, родничок ромбовидной формы расположен там, где сближаются правая и левая половины лобной и обе теменные кости. Благодаря родничкам череп новорожденного очень эластичен, его форма может изменяться. Во время прохождения головки плода через родовые пути края костной крыши черепа накладываются черепицеобразно один на другой, что и приводит к уменьшению его размеров. Формирование швов черепа заканчивается в основном к двум годам жизни, к этому времени закрываются и роднички.

Конечности образованы поясами и свободными элементами, которые, в свою очередь, подразделены на три сегмента: верхний (проксимальный) имеет одну кость, средний – две и нижний – множество костей. Кости образуют систему рычагов.

Только у человека функция конечностей четко разграничена: верхние являются органом труда, нижние – опоры и передвижения. Особенности анатомического строения руки являются морфологической основой ее функции – труда, специфического только для человека разумного. Длинная ключица, соединяющая свободную верхнюю конечность с костями туловища и отодвигающая руку от него, способствует увеличению объема движений в плечевом суставе. Соединения свободной верхней конечности, особенно в области предплечья и кисти (в первую очередь седловидный запястно-пястный сустав большого пальца), и высокодифференцированные мышцы позволяют выполнять многообразные тонкие и сложные трудовые процессы. Скелет нижней конечности, являющейся у человека органом опоры и перемещения тела в пространстве, состоит из более толстых и массивных костей, соединенных между собой менее подвижными, чем у верхних конечностей, сочленениями.

Кости пояса верхней конечности. *Ключица* – парная, S-образно изогнутая трубчатая кость, которая сочленяется с грудиной и с акромиальным отростком лопатки, образуя *грудино-ключичный* и *акромиально-ключичный* суставы.

Лопатка – плоская кость треугольной формы, прилегающая к задней поверхности грудной клетки своей реберной поверхностью. Латеральный угол лопатки заканчивается утолщением с углубленной суставной впадиной, участвующей в образовании *плечевого сустава*.

Кости свободной верхней конечности. *Плечевая кость* – длинная трубчатая кость, состоящая из цилиндрического тела, которое внизу приобретает трехгранную форму, вверху имеет шаровидную головку, сочленяющуюся с лопаткой, образуя шаровидный многоосный *плечевой сустав*, который у человека в связи с прямохождением наиболее свободен. Внизу плечевая кость заканчивается сложно устроенным мыщелком, образованным блоком и головкой, сочленяющимися с обеими костями предплечья.

Локтевая кость – длинная, трубчатая. Более массивный верхний эпифиз сочленяется с плечевой и локтевой костями. Нижний эпифиз локтевой кости (ее головка) сочленяется с лучевой костью. Длинная трубчатая *лучевая кость* имеет головку, которая сочленяется с плечевой и локтевой костями. Нижний эпифиз лучевой кости сочленяется с верхним рядом костей запястья.

Кисть делится на три отдела: запястье, пясть и пальцы (рис. 81). Восемь костей *запястья* располагаются в два ряда. В проксимальном лежат (начиная от лучевого края) ладьевидная, полулунная, трехгранная, гороховидная (сесамовидная кость); в дистальном – кость-трапеция (большая многоугольная), трапециевидная, головчатая и крючковидная. Кости запястья сочленяются между собой, кости верхнего ряда – с запястной суставной поверхностью

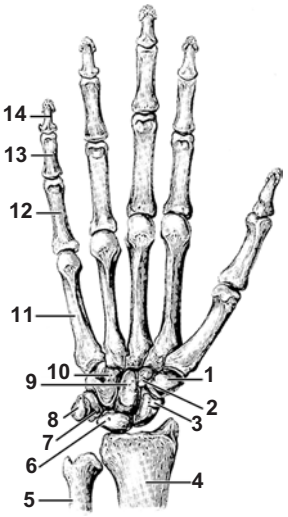


Рис. 81. *Кости правой кисти (ладонная поверхность):*
1 – кость-трапеция; 2 – трапециевидная кость; 3 – ладьевидная кость; 4 – лучевая кость; 5 – локтевая кость; 6 – полулунная кость; 7 – трехгранная кость; 8 – гороховидная кость; 9 – головчатая кость; 10 – крючковидная кость; 11 – пястная кость; 12 – проксимальная фаланга; 13 – средняя фаланга; 14 – дистальная фаланга

лучевой кости, образуя эллипсоидный *лучезапястный* сустав, в котором осуществляется сгибание, разгибание, приведение и отведение кисти. Кости, расположенные в дистальном ряду запястья, соединяясь между собой и со второй – пятой пястными костями, образуют суставы, укрепленные связками. Они формируют *твердую основу кисти*, которая отличается большой прочностью. Кости запястья образуют костный свод, обращенный выпуклостью к тылу кисти, а вогнутостью в сторону ладони.

Пясть состоит из пяти костей, каждая из которых представляет собой короткую трубчатую кость, сочленяющуюся с проксимальной фалангой соответствующего пальца, образуя *пястно-фаланговый сустав,* и с костями запястья, образуя *запястно-пястные суставы*. Особенно важен седловидный *запястно-пястный* сустав большого пальца. В нем совершаются разнообразные движения, среди которых большую роль в трудовой деятельности играет противопоставление большого пальца остальным.

Скелет пальцев образован короткими трубчатыми костями – *фалангами*. У первого пальца – две фаланги, у второго, третьего и четвертого – по три. Фаланги сочленяются между собой, образуя блоковидные *межфаланговые суставы*, в которых совершается сгибание и разгибание фаланг.

Нижняя конечность человека является органом опоры и передвижения, и ее строение наилучшим образом приспособлено к выполнению этих важных функций. Конечность состоит из пояса – это тазовые кости, между которыми сзади как бы вклинивается крестец, и свободной нижней конечности.

Кости пояса нижней конечности. *Тазовая кость* – парная плоская кость, образована подвздошной, лобковой и седалищной костями, срастающимися между собой ко времени полового созревания в области вертлужной впадины – глубокой ямки, сочленяющейся с головкой бедренной кости. Седалищная и лобковая кости ограничивают крупное запирательное отверстие овальной формы, затянутое соединительнотканной запирательной мембраной.

Седалищная кость имеет тело, которое участвует в образовании вертлужной впадины, а ее ветвь ограничивает запирательное отверстие и образует мощный седалищный бугор, хорошо выраженный у человека разумного. *Лобковая кость* также имеет тело, участвующее в формировании вертлужной впадины, и две ветви – верхнюю и нижнюю, соединяющиеся между собой под углом. На медиальной поверхности угла имеется симфизиальная поверхность, которая, соединяясь с такой же поверхностью противоположной кости, образует лобковый симфиз.

Подвздошная кость состоит из массивного тела и тонкого крыла, оканчивающегося подвздошным гребнем. Вогнутая внутренняя поверхность крыла подвздошной кости формирует подвздошную ямку. Крестцово-тазовая поверхность несет на себе ушковидную поверхность, сочленяющуюся с одноименной поверхностью крестца, образуя плоский *крестцово-подвздошный сустав*, укрепленный мощными связками, в котором практически движения отсутствуют. Благодаря этому образуется прочное тазовое кольцо, имеющее арочное строение, несущее на себе тяжесть туловища и передающее ее массивным костям свободной нижней конечности.

Таз состоит из двух отделов – большого таза и малого таза. *Большой таз* образован крыльями подвздошных костей и телом V поясничного позвонка. *Малый таз* ограничен ветвями лобковых и седалищных костей, седалищными буграми, крестцово-бугорными связками, крестцом и копчиком.

Половые отличия женского таза сводятся в основном к его большим размерам, большему объему и увеличению нижнего отверстия (рис. 82). Это связано с выполнением основной функции – таз женщины является вместилищем развивающегося в матке плода, который во время родов покидает полость таза через нижнюю апертуру. Половые различия таза начинают проявляться в возрасте 8 – 10 лет.

Кости свободной нижней конечности. *Бедренная кость* – наиболее крупная, массивная трубчатая кость скелета человека. Существует прямая корреляция между ее длиной и ростом человека.

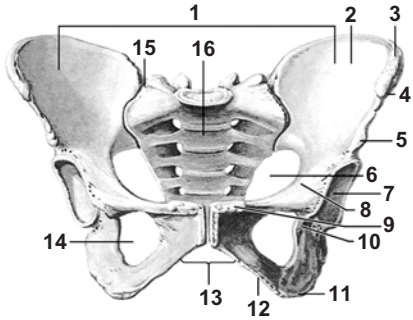


Рис. 82. *Женский таз:*
1 – большой таз; 2 – крыло подвздошной кости; 3 – подвздошный гребень; 4 – верхняя передняя подвздошная кость; 5 – нижняя передняя подвздошная кость; 6 – малый таз; 7 – вертлужная впадина; 8 – тело лобковой кости; 9 – лобковый бугорок; 10 – тело седалищной кости; 11 – седалищный бугор; 12 – ветвь седалищной кости; 13 – лобковая дуга; 14 – запирательное отверстие; 15 – правый крестцово-подвздошный сустав; 16 – крестец

Шаровидная головка бедренной кости сочленяется с вертлужной впадиной тазовой кости, образуя шаровидный многоостный *тазобедренный сустав*. Длинная шейка, соединяющая головку с телом бедренной кости, расположена под углом к последнему. У мужчин этот угол тупой (около 130°), у женщин почти прямой. Тотчас под шейкой латерально расположен большой вертел, с медиальной стороны находится малый вертел. Наиболее сложно устроен нижний эпифиз бедренной кости, на котором находятся два мощных мыщелка, разделенные глубокой межмыщелковой ямкой, переходящей впереди в надколенниковую поверхность. *Надколенник* представляет собой сесамовидную кость, лежащую в толще сухожилия четырехглавой мышцы бедра, легко прощупывающуюся у живого человека.

Массивная длинная трубчатая *большеберцовая кость* – единственная из двух костей голени, которая сочленяется с бедренной. Мощный широкий верхний эпифиз имеет два мыщелка, несущие на своих верхних концах суставные поверхности. Для достижения соответствия формы мыщелков бедра суставным поверхностям большеберцовой кости между ними находятся два хрящевых мениска. Трехгранное тело большеберцовой кости переходит в ее нижний эпифиз, примерно четырехугольной формы, который несет на себе нижнюю суставную поверхность для сочленения с таранной костью стопы. Медиальный конец его оттянут и образует медиальную лодыжку.

Тонкая длинная трубчатая *малоберцовая кость* внизу оканчивается утолщенной латеральной лодыжкой, снабженной суставной поверхностью.

В *стопе* различают предплюсну, плюсну и пальцы (рис. 83). Кости *предплюсны*, испытывающие большую нагрузку, массивные, прочные. Это семь коротких костей, расположенных в два ряда. В проксимальном (заднем) – таранная и пяточная кости, в дистальном (переднем) латерально располагается кубовидная кость, медиально – узкая ладьевидная и впереди нее – три клиновидные кости. Нижняя суставная поверхность большеберцовой кости и суставные поверхности лодыжек образуют вилку,

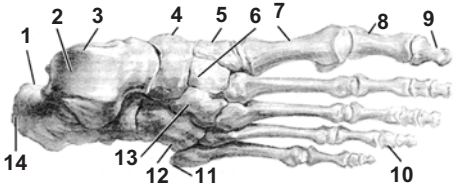


Рис. 83. *Кости правой стопы: 1 – пяточная кость; 2 – блок таранной кости; 3 – таранная кость; 4 – ладьевидная кость; 5 – медиальная клиновидная кость; 6 – промежуточная клиновидная кость; 7 – I плюсневая кость; 8 – проксимальная фаланга; 9 – дистальная фаланга; 10 – средняя фаланга; 11 – бугристость V плюсневой кости; 12 – кубовидная кость; 13 – латеральная клиновидная кость; 14 – пяточный бугор*

которая охватывает блок таранной кости сверху и с боков, образуя сложный блоковидный *голеностопный сустав*. Кости предплюсны соединены между собой множеством суставов.

Пять коротких трубчатых *плюсневых* костей своими основаниями сочленяются с клиновидными и кубовидной костями, образуя малоподвижные *предплюсне-плюсневые суставы*, а своими головками – с основаниями соответствующих проксимальных фаланг.

Скелет пальцев образован короткими трубчатыми костями – *фалангами*. Количество их соответствует фалангам пальцев кисти, однако они отличаются небольшими размерами.

Стопа человека – орган опоры и передвижения – несет на себе всю тяжесть человеческого тела. Это накладывает существенный отпечаток на ее строение и характер соединения костей. *Стопа построена по типу прочной и упругой сводчатой арки с короткими пальцами.* Основные особенности строения стопы современного человека разумного – это наличие сводов, прочность, пронированное положение, укрепление медиального края, укорочение пальцев, укрепление и приведение первого пальца, который, в отличие от большого пальца кисти, не противопоставляется остальным, и расширение его дистальной фаланги. Формирование сводов обусловлено тем, что кости медиального края предплюсны лежат выше, чем кости латерального края. Следует подчеркнуть, **что лишь у человека имеется сводчатая стопа.** Она представлена пятью продольными и одним поперечным сводами (дугами), которые обращены выпуклостью кверху.

АКТИВНАЯ ЧАСТЬ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

Скелетные мышцы приводят в движение кости, активно изменяют положение тела человека, участвуют в образовании стенок ротовой, брюшной полостей, таза, входят в состав стенок глотки, верхней части пищевода, гортани, осуществляют движения глазного яблока и слуховых косточек, дыхательные и глотательные движения. Скелетные мышцы удерживают тело человека в равновесии, перемещают его в пространстве. Общая масса скелетной мускулатуры новорожденного ребенка 20 – 22% массы тела; взрослого человека достигает 40%; пожилых и старых людей уменьшается до 25 – 30%. У человека около 400 поперечнополосатых мышц, сокращающихся произвольно под воздействием импульсов, поступающих по нервам из центральной нервной системы.

Пучки поперечнополосатых мышечных волокон образуют скелетные мышцы, которые иннервируются двигательными нейронами передних рогов спинного мозга. В зависимости от ряда

морфофизиологических показателей (толщины волокон, содержания в них миоглобина, количества митохондрий, активности окислительных ферментов) различают красные, белые и промежуточные поперечнополосатые мышечные волокна. *Красные волокна* богаты саркоплазмой, миоглобином и митохондриями, активность окислительных ферментов в них высокая, однако они самые тонкие, количество миофибрилл в них невелико, и они расположены группами. Более толстые *промежуточные волокна* беднее миоглобином и митохондриями. И наконец, самые толстые *белые волокна* содержат меньше всего саркоплазмы, миоглобина и митохондрий, но количество миофибрилл в них больше, и располагаются они равномерно, в них ниже активность окислительных ферментов. Структура и функция волокон неразрывно связаны между собой. С функциональной точки зрения, мышца состоит из двигательных единиц. Каждая *двигательная единица* – это группа мышечных волокон (миосимпластов), иннервируемых одним двигательным нейроном передних рогов спинного мозга, которые сокращаются одновременно. У человека двигательная единица, как правило, состоит из 150 (и более) мышечных волокон, причем в различных мышцах число волокон, входящих в состав двигательной единицы, различно. Так, например, в наружной прямой мышце глаза человека двигательная единица включает 13 – 20 мышечных волокон, в двуглавой мышце плеча – 750 – 1000, в медиальной головке икроножной мышцы – 1500 – 2000 (И. Рюэгг, 1985). Будучи иннервируемыми одним двигательным нейроном, все мышечные волокна одной двигательной единицы сокращаются одновременно, но различные двигательные единицы могут сокращаться как одновременно, так и последовательно.

Поперечнополосатые мышечные волокна одной двигательной единицы идентичны по своему строению и функциональным особенностям. Различают две разновидности двигательных единиц: медленные и быстрые. *Медленные двигательные единицы* состоят из небольшого числа богатых митохондриями и окислительными ферментами красных мышечных волокон, которые хорошо кровоснабжаются (4 – 6 капилляров на одно мышечное волокно). Такие двигательные единицы развивают небольшую силу, сокращаются медленно, выполняют длительную работу умеренной мощности, практически не утомляясь.

Быстрые двигательные единицы, в свою очередь, подразделяются на две группы: легко утомляемые и устойчивые к утомлению. Легко утомляемые образованы большим количеством белых мышечных волокон, они сокращаются с большой скоростью, развивая при этом большую силу, однако быстро утомляются. Эти двигательные единицы способны выполнять большую

работу в течение короткого времени. *Быстрые, устойчивые к утомлению двигательные единицы* сильные и сокращаются быстро. Они образованы промежуточными волокнами, которые по своим морфофункциональным особенностям занимают положение между медленными неутомляемыми (красные) и быстрыми утомляемыми (белые).

Скелетные мышцы человека содержат мышечные волокна всех типов, однако в зависимости от функции мышцы в ней преобладает тот или иной тип волокон. Например, в четырехглавой мышце бедра человека относительное количество красных волокон (медленных единиц) колеблется в пределах от 40 до 98%. В то же время соотношение тех и других в каждой мышце строго индивидуально и детерминировано генетически. Чем больше в мышцах белых (быстрых) волокон, тем человек лучше приспособлен к выполнению физической работы, требующей большой силы и скорости; чем больше красных (медленных) волокон, тем выносливее человек. Аналогичные отношения и у животных. У длительно летающих птиц, например, в грудных мышцах преобладают красные волокна, в то время как у нелетающих кур – белые.

Мышца как орган состоит из пучков поперечнополосатых мышечных волокон, каждое из которых покрыто соединительнотканной оболочкой (эндомизий). Пучки волокон различной величины отделены друг от друга прослойками соединительной ткани, которые образуют перимизий. Мышца в целом покрыта наружным перимизием (эпимизий), который переходит на сухожилие (рис. 84). Из эпимизия в мышцу проникают кровеносные сосуды, разветвляющиеся во внутреннем перимизии и эндомизии, в последнем располагаются капилляры и нервные волокна. Мышцы и сухожилия богаты чувствительными нервными окончаниями, воспринимающими «мышечное и сухожильное чувство» – информацию о тонусе мышечных волокон, степени их сокращения, растяжении сухожилий – и передающими ее по нервам в мозг. Эти рецепторы образуют нервно-мышечные и нервно-сухожильные веретена, окруженные соединительнотканной капсулой. Двигательные окончания аксонов образуют моторные бляшки (аксомышечные синапсы), напоминающие по своему строению синапсы.

Мышечные пучки формируют брюшко, переходящее в сухожильную часть. Проксимальный отдел мышцы – ее головка – начинается от кости; дистальный конец – хвост (сухожилие) – прикрепляется к другой кости. Исключением из этого правила являются мимические мышцы, мышцы дна полости рта и промежности, которые не прикрепляются к костям. Начало мышцы находится проксимальнее, чем точка ее прикрепления, которая располагается дистальнее. Начало сокращающейся мышцы остается неподвижным, это ее фиксированная точка. На другой кости, к которой прикрепляются мышцы, находится подвижная точка. При сокращении мышцы она изменяет свое положение. При

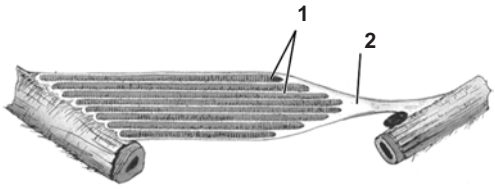


Рис. 84. *Схема начала и прикрепления мышцы:*
1 – мышечные пучки; 2 – сухожилие

некоторых движениях положения фиксированной и подвижной точек меняются.

Будучи относительно тонким, сухожилие малорастяжимо, обладает значительной прочностью и выдерживает огромные нагрузки. Так, например, сухожилие четырехглавой мышцы бедра способно выдержать растяжение силой в 600 кг, ахиллово сухожилие – в 400 кг.

Мышцы имеют ряд вспомогательных образований. Каждая мышца или группа сходных по функциям мышц окружены своей собственной *фасцией*. *Синовиальное влагалище* отделяет движущееся сухожилие от неподвижных стенок фиброзного влагалища и устраняет их трение. Синовиальное влагалище представляет собой заполненную небольшим количеством жидкости полость, ограниченную висцеральным и париетальным листками.

Скелетные мышцы тела человека подразделяются на мышцы головы, шеи, спины, живота, конечностей (рис. 85, 86).

Мышцы головы делятся на две группы: мимические и жевательные. В ряде случаев они функционируют совместно (членораздельная речь, жевание, глотание, зевота). *Мимические мышцы* располагаются под кожей лица, в основном радиально или циркулярно вокруг ротового, носового отверстий, глазницы, наружного слухового прохода. Они начинаются от костей или фасций и вплетаются в кожу, осуществляя мимические движения. К мимическим относятся мышцы свода черепа, ушной раковины, окружности глазной и ротовой щелей, носовых отверстий.

Жевательные мышцы располагаются на боковых отделах черепа по четыре с каждой стороны, две из них (*жевательная и височная*) – более поверхностно, две (*крыловидные*) – в нижневисочной ямке. Все они начинаются на костях лица и прикрепляются к нижней челюсти, приводя ее в движение. Жевательные мышцы человека менее развиты, чем у человекообразных обезьян.

Мышцы спины располагаются послойно. Различают поверхностные и глубокие мышцы. Поверхностные мышцы (*трапециевидная, широчайшая спины, большая и малая ромбовидные, поднимающая лопатку, верхняя и нижняя задние ромбовидные)* прикрепляются к лопатке, ключице, плечевой кости и осуществляют их движение. Последние две прикрепляются к ребрам, участвуют в акте вдоха. Глубокие мышцы (*ременная мышца шеи* и *головы, мышца, выпрямляющая позвоночник,* – особо развита у человека в связи с прямохождением, *поперечно-остистая, межостистые и межпоперечные*) разгибают позвоночник и удерживают

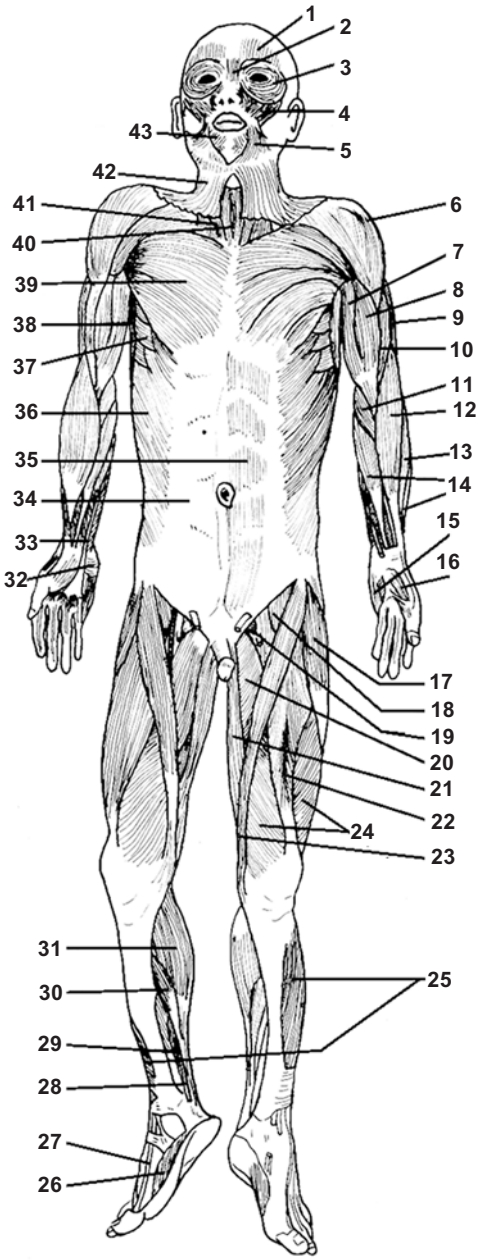


Рис. 85. *Поверхностные мышцы (передняя поверхность):*
1 – лобное брюшко затылочно-лобной мышцы; 2 – мышца гордецов; 3 – круговая мышца глаза; 4 – большая и малая скуловые мышцы: мышца, поднимающая угол рта, мышца, поднимающая верхнюю губу и крыло носа; 5 – мышца смеха: мышца, опускающая угол рта; 6 – дельтовидная мышца; 7 – короткая головка двуглавой мышцы плеча; 8 – длинная головка двуглавой мышцы плеча; 9 – латеральная головка, длинная головка трехглавой мышцы плеча; 10 – плечевая мышца; 11 – круглый пронатор; 12 – плечелучевая мышца; 13 – длинная мышца, отводящая большой палец кисти; 14 – лучевой сгибатель запястья; 15 – мышца, отводящая мизинец; 16 – короткая мышца, отводящая большой палец кисти; 17 – напрягатель широкой фасции бедра; 18 – подвздошно-поясничная мышца; 19 – гребенчатая мышца; 20 – длинная приводящая мышца; 21 – тонкая мышца; 22 – прямая мышца бедра; 23 – портняжная мышца; 24 – латеральная широкая мышца бедра, медиальная широкая мышца бедра; 25 – передняя большеберцовая мышца; 26 – мышца, отводящая большой палец стопы; 27 – сухожилие длинного разгибателя пальца; 28 – пяточное (ахиллово) сухожилие; 29 – длинный сгибатель пальцев стопы; 30 – камбаловидная мышца; 31 – икроножная мышца; 32 – короткая ладонная мышца; 33 – длинная ладонная мышца; 34 – апоневроз наружной косой мышцы живота; 35 – прямая мышца живота; 36 – наружная косая мышца живота; 37 – передняя зубчатая мышца; 38 – широчайшая мышца спины; 39 – большая грудная мышца; 40 – грудино-подъязычная мышца; 41 – грудино-ключично-сосцевидная мышца; 42 – подкожная мышца шеи; 43 – мышца, опускающая нижнюю губу

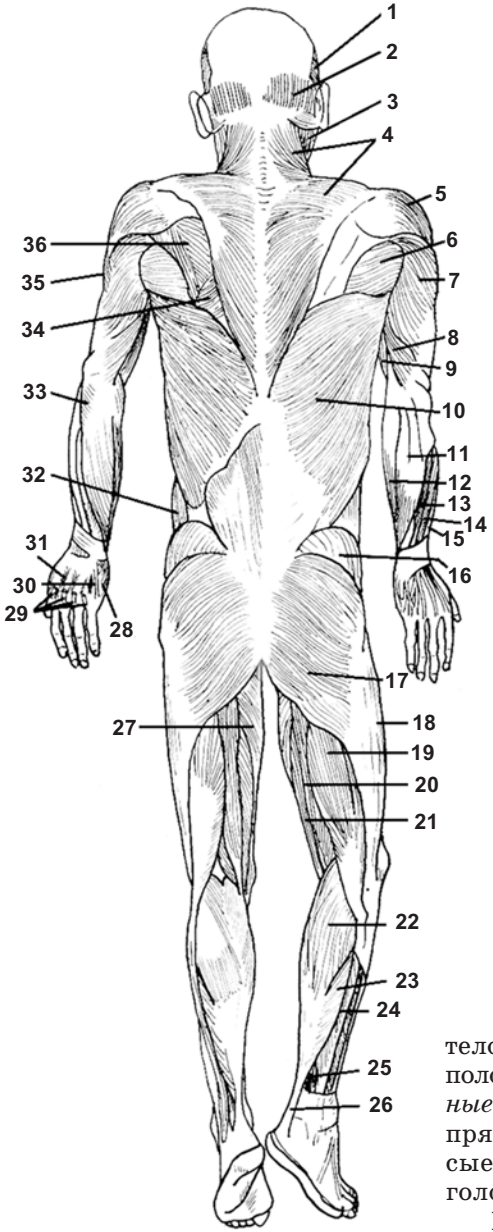


Рис. 86. *Поверхностные мышцы (задняя поверхность): 1 – височная мышца; 2 – затылочное брюшко затылочно-лобной мышцы; 3 – грудино-ключично-сосцевидная мышца; 4 – трапециевидная мышца; 5 – дельтовидная мышца; 6 – большая круглая мышца; 7 – длинная головка трехглавой мышцы плеча; 8 – медиальная головка трехглавой мышцы плеча; 9 – плечевая мышца; 10 – широчайшая мышца спины; 11 – локтевой сгибатель запястья; 12 – поверхностный сгибатель пальцев; 13 – локтевой разгибатель запястья; 14 – разгибатель мизинца; 15 – разгибатель пальцев; 16 – средняя ягодичная мышца; 17 – большая ягодичная мышца; 18 – подвздошно-большеберцовый тракт широкой фасции бедра; 19 – длинная головка двуглавой мышцы бедра; 20 – полусухожильная мышца; 21 – полуперепончатая мышца; 22 – икроножная мышца; 23 – камбаловидная мышца; 24 – длинная малоберцовая мышца; 25 – короткая малоберцовая мышца; 26 – пяточное (ахиллово) сухожилие; 27 – тонкая мышца; 28 – мышца, отводящая мизинец; 29 – разгибатель пальцев; 30 – разгибатель мизинца; 31 – тыльные межкостные мышцы; 32 – наружная косая мышца живота; 33 – локтевая мышца; 34 – большая ромбовидная мышца; 35 – латеральная головка трехглавой мышцы плеча; 36 – подостная мышца*

тело человека в вертикальном положении. Четыре *подзатылочные мышцы* (большая и малая прямые, верхняя и нижняя косые) осуществляют движения головы.

Мышцы шеи делятся на две большие группы: мышцы, лежащие поверх гортани и кровеносных сосудов, и глубокие. Мышцы, лежащие поверх гортани и кровеносных сосудов, делятся на три группы:

поверхностные, надподъязычные и подподъязычные. Последние две группы осуществляют движения подъязычной кости.

К поверхностным мышцам относятся сильно редуцированная *подкожная мышца шеи* и *грудино-ключично-сосцевидная*, наиболее развитая у человека в связи с прямохождением.

Надподъязычные мышцы расположены между нижней челюстью и подъязычной костью. Это *двубрюшная, шило-подъязычная, челюстно-подъязычная и подбородочно-подъязычная*. Они поднимают подъязычную кость.

Подподъязычные мышцы расположены под кожей впереди гортани, трахеи и щитовидной железы. Это *грудино-подъязычная, грудино-щитовидная, лопаточно-подъязычная и щитоподъязычная*. Они осуществляют движения гортани и опускают подъязычную кость.

Глубокие мышцы расположены на шейном отделе позвоночника (спереди и сбоку). К ним относятся *лестничные*, *длинные мышцы головы и шеи*.

Мышцы груди также располагаются послойно. Поверхностные мышцы (*большая* и *малая грудные*, *подключичная* и *передняя зубчатая*) прикрепляются к лопатке, ключице и плечевой кости, они осуществляют их движения.

Глубокие мышцы груди (*наружные и внутренние межреберные, подреберные, поднимающие ребра и поперечные*) расположены целиком на груди и осуществляют движения ребер. В усиленном вдохе участвуют также диафрагма, лестничные, грудино-ключично-сосцевидная, большие и малые грудные и другие мышцы; в усиленном выдохе – подреберные, поперечная груди, мышцы живота.

Мышцы живота. В связи с прямохождением брюшная стенка человека не несет тяжести внутренностей. Она лишена костного скелета, и мощные мышцы, образующие брюшной пресс, компенсируют отсутствие скелета. Мышцы живота расположены послойно. Различают три группы: мышцы боковых стенок (*наружная и внутренняя косые, поперечные*), мышцы передней стенки (*прямая, пирамидальная*) и мышцы задней стенки (*квадратная мышца поясницы*). Мышцы живота – брюшной пресс – предохраняют внутренности, оказывают на них давление и удерживают в определенном положении, а также участвуют в движениях позвоночника и ребер.

Мышцы боковых стенок переходят в обширные *апоневрозы*. В результате перекреста волокон апоневрозов обеих сторон образуется *белая линия живота*, расположенная по его средней линии от мечевидного отростка грудины до лобкового симфиза. Почти на середине ее находится пупочное кольцо. Нижний край апоневроза наружной косой мышцы перекидывается между верхней передней

подвздошной остью и лобковым бугорком, подворачиваясь внутрь в виде желоба. Этот край называется *паховой связкой*.

Щелевидный парный паховый канал длиной 4 – 5 см расположен в паховой области в толще мышц живота, направлен косо книзу и медиально, у мужчин через него проходит семенной канатик, у женщин – круглая связка матки.

Диафрагма служит верхней стенкой брюшной полости, она участвует в акте дыхания и вместе с мышцами живота – в осуществлении функции брюшного пресса. Диафрагма, которая имеется только у млекопитающих, представляет собой тонкую мышцу, изогнутую в виде купола, обращенного в грудную полость. Правая часть купола расположена несколько выше, чем левая. Мышечные пучки, конвергируя от периферии к середине диафрагмы, переходят в ее сухожильный центр. Через диафрагму проходят аорта, пищевод, симпатические стволы, вены, нервы и т. д.

Дно малого таза (нижняя стенка брюшной полости) сформировано двумя группами мышц, образующих диафрагмы таза и мочеполовую. *Диафрагма таза* образована мощной *мышцей, поднимающей задний проход*. Мышца формирует дно полости таза и укрепляет его, а у женщин, кроме того, суживает влагалище. В поверхностном слое лежит *наружный сфинктер заднего прохода*, расположенный непосредственно под кожей.

В *мочеполовой диафрагме* находится *седалищно-пещеристая мышца*, способствующая эрекции полового члена или клитора, и *поперечная мышца промежности*. Мышцы обеих диафрагм окутаны фасциальными листками. Большинство мышц промежности вплетаются в сухожильный центр, который образован пучками плотной волокнистой соединительной ткани.

Мышцы верхней конечности. Рука как орган труда выполняет многочисленные и разнообразные движения, которые осуществляет большое количество мышц. Многие из них начинаются на ребрах, грудине и позвоночнике и прикрепляются к костям пояса верхней конечности и плечевой кости. Они описаны выше. Мышцы верхней конечности подразделяются на мышцы плечевого пояса и мышцы свободной верхней конечности.

Мышцы плечевого пояса со всех сторон окружают плечевой сустав. Поверхностный слой образован *дельтовидной мышцей*, глубокий – *над-* и *подостной*, *большой и малой круглыми, подлопаточной и клювовидно-плечевой мышцами*.

Мышцы свободной верхней конечности. Мышцы плеча делятся на две группы: *передние* являются сгибателями (*двуглавая и плечевая*), *задние* – разгибателями (*трехглавая и локтевая*). Мышцы предплечья также делятся на две группы: переднюю и заднюю. К первой относятся *семь сгибателей кисти и пальцев*: *плечелучевая, лучевой и локтевой сгибатели запястья,*

длинная ладонная (часто отсутствует), *поверхностный и глубокий сгибатели пальцев, длинный сгибатель большого пальца* и два *пронатора*: *круглый и квадратный*. Сгибатели пальцев осуществляют чрезвычайно тонкие и высокодифференцированные движения, которые свойственны лишь человеку. Во вторую группу входят *девять разгибателей кисти и пальцев*: *длинный и короткий лучевые разгибатели запястья, локтевой разгибатель запястья, разгибатель пальцев, разгибатели мизинца и указательного пальца, длинный и короткий разгибатели большого пальца, длинная мышца, отводящая большой палец, и один супинатор*. Все они располагаются в несколько слоев.

Мышцы кисти. В жизнедеятельности каждого человека кисть в целом, и особенно пальцы, играют очень важную роль, так как именно они непосредственно выполняют движения и соприкасаются с предметами. Все эти движения осуществляются большим количеством мышц предплечья и кисти. Последние (18) располагаются только на ладонной поверхности, на тыльной лишь проходят сухожилия описанных выше разгибателей, лежащих на предплечье. Мышцы кисти делятся на три группы: *мышца возвышения большого пальца* (*короткая отводящая, короткий сгибатель, приводящая и противопоставляющая большой палец*); *возвышения V пальца* (*короткая ладонная, отводящая, короткий сгибатель и противопоставляющая мизинец*); *средняя группа* (*четыре червеобразные, три ладонные и четыре тыльные межкостные*). Мышцы большого пальца наиболее развиты у человека по сравнению с другими приматами, так как они изначально приспособлены для трудовых процессов.

Мышцы нижней конечности. Нижняя конечность человека, являясь органом опоры и передвижения, имеет наиболее мощную мускулатуру, на долю которой приходится более 50% всей массы мышц. Согласно делению конечности на сегменты различают мышцы таза и свободной нижней конечности (бедра, голени и стопы). Из всех мышц нижней конечности у человека наиболее развиты большая ягодичная, выполняющая функции разгибателя бедра и поддержания тела в вертикальном положении, четырехглавая мышца бедра, разгибающая голень и поддерживающая тело в вертикальном положении, и камбаловидная, которая, и это особенно важно (!), осуществляет подошвенное сгибание стопы, начальные этапы движения (предотвращает наклон тела вперед).

Мышцы таза окружают со всех сторон тазобедренный сустав. Все они начинаются от костей таза и прикрепляются к верхней трети бедренной кости. Мышцы таза делятся на две группы: внутреннюю, которая расположена в полости таза (*подвздошная,*

большая и малая поясничные, грушевидная, внутренняя запирательная), и наружную, расположенную на боковой поверхности таза и в области ягодицы (*большая, средняя и малая ягодичные, квадратная бедра, напрягатель широкой фасции, наружная запирательная и две близнечные*). Мышцы наружной группы лежат в несколько слоев. Они очень хорошо развиты у человека в связи с прямохождением (особенно большая ягодичная). Ягодичные мышцы регулируют равновесие тела при стоянии и ходьбе, у новорожденных и грудных детей они развиты слабо. По мере того как дети начинают ходить, развиваются ягодичные мышцы.

Мышцы свободной нижней конечности. Мышцы бедра развиты очень хорошо в связи с прямохождением. Они не только участвуют в передвижении тела, но и удерживают тело в вертикальном положении. Мышцы бедра делятся на три группы: *передняя (разгибатели) – четырехглавая и портняжная*; *задняя (сгибатели) – полусухожильная, полуперепончатая, двуглавая*; *медиальная (приводящие) – гребенчатая, тонкая, длинная, короткая и большая приводящие*. В связи с прямохождением сгибание и разгибание в коленном суставе у человека облегчено, поэтому мышцы-сгибатели (задняя группа) развиты слабее, а четырехглавая лучше, чем у человекообразных обезьян.

Мышцы голени также участвуют в прямохождении и удержании тела в вертикальном положении. Подобно предплечью, утолщенные мышечные части лежат в проксимальном отделе, по направлению к стопе они переходят в сухожилия. На голени отсутствуют вращатели. Мышцы голени делятся на три группы: *переднюю* (тыльное сгибание стопы и разгибание пальцев) – *передняя большеберцовая, длинный разгибатель пальцев, длинный разгибатель большого пальца*; *заднюю* (подошвенное сгибание стопы и пальцев) – *трехглавая, подошвенная, подколенная, длинные сгибатели пальцев и большого пальца стопы и задняя большеберцовая; латеральную* (пронация и латеральное сгибание стопы) – *две малоберцовые: короткая и длинная.* На задней поверхности коленного сустава мышцы двуглавая и полуперепончатая (сверху) и обе головки икроножной (снизу) ограничивают подколенную ямку, имеющую форму ромба, в которой проходят сосуды и нервы.

В связи с прямохождением человеку постоянно приходится преодолевать силу тяжести, которая стремится согнуть нижние конечности в голеностопном суставе так, чтобы тело упало вперед. Поэтому у человека имеется большое количество мышц, осуществляющих подошвенное сгибание стопы (8), а малоберцовые мышцы являются сгибателями. Этому способствует также развитие наружной лодыжки у человека и наличие мощного ахиллова сухожилия.

Мышцы стопы. Движения пальцев стопы незначительны. Их осуществляют, помимо мышц голени, *собственные мышцы,* расположенные на тыле стопы (*короткие разгибатели пальцев и большого пальца*) и на подошве, последние преобладают. *Подошвенные мышцы* укрепляют свод стопы. Они делятся на три группы: *медиальную*, которая осуществляет движения большого пальца (*отводящая, приводящая и короткий сгибатель*); *латеральную*, приводящую в движение мизинец (*отводящая и короткий сгибатель); среднюю (четыре червеобразные, короткий сгибатель пальцев, квадратная мышца подошвы, семь межкостных – три подошвенные и четыре тыльные).* Фасция подошвы резко утолщается и образует *подошвенный апоневроз*, идущий от пяточного бугра к основаниям пальцев, от которого идут две перегородки вглубь, разделяющие описанные группы мышц.

РАБОТОСПОСОБНОСТЬ, РАБОТА, УТОМЛЕНИЕ И ОТДЫХ

Работа – это осуществление клеткой, органом, системой органов или организмом свойственных им функций. Человек разумный выполняет, как правило, общественно полезную работу. Научно-технический прогресс изменил характер работы человека. На смену тяжелому физическому труду пришел труд умственный. «Большинство современных рабочих выполняют задачи, требующие распознавания образов, быстрого получения и переработки информации, а также способности разрабатывать планы и принимать решения», – пишет известный физиолог труда Г. Ульмер (1997). И это накладывает серьезный отпечаток на здоровье человека.

Работоспособность – это способность человека выполнять максимально возможное количество работы на протяжении определенного (заданного) времени и с определенной эффективностью. Работоспособность, подобно работе, подразделяется на умственную и физическую. Исходя из приведенного выше определения, *умственная работоспособность* – это способность выполнять определенное количество работы, требующей значительной активации нервно-психической сферы; *физическая работоспособность* – это способность выполнять максимально возможное количество физической работы за счет активации опорно-двигательного аппарата. Естественно, физическая работоспособность зависит и от состояния нервной системы, иннервирующей опорно-двигательный аппарат.

Большое количество факторов влияет на работоспособность человека. Это, в первую очередь, состояние его здоровья, уровень тренированности, опыт, физическое и психическое состояние, склонность к данной работе (т. е. талант), мотивация к труду и эмоции; состояние окружающей среды; организация труда. Важную роль играет оптимальная организация рабочего места,

которая позволяет поддержать необходимое положение тела и его сегментов для выполнения работы.

Выполнение любой работы требует затрат энергии. Общая потребность в энергии – это сумма основного и рабочего обмена. **Основной обмен** – количество энергии, затрачиваемое организмом в условиях полного покоя для поддержания жизни. У мужчин эта величина в среднем составляет 1 ккал на 1 кг массы тела в 1 ч (4,2 кДж). У женщин 0,9 ккал (3,8 кДж). **Рабочий обмен** – это затрата энергии для выполнения внешней работы. Общая потребность в энергии при умственном труде равна 2500 – 3200 ккал (10 475 – 13 410 кДж), при механизированном труде или легкой немеханизированной работе – 3200 – 3500 ккал (13 410 – 14 665 кДж), при частично механизированном труде или немеханизированном труде умеренной тяжести – 3500 – 4500 ккал (14 665 – 18 855 кДж), при тяжелом немеханизированном физическом труде – 4500 – 5000 ккал (18 855 – 20 950 кДж).

Умственная работа – это мышление. Умственная работа включает прием и переработку информации, ее сравнение с информацией, хранящейся в памяти, преобразование информации, определение проблем и путей их решения, формирование цели.

Умственная работа тесно связана с членораздельной речью, так как человек имеет дело не с конкретными предметами, явлениями или живыми организмами, а с определяющими их символами или понятиями.

Умственная работа включает мыслительный и эмоциональный компоненты. *Мыслительный компонент* связан с интеллектуальными способностями человека, он требует обдумывания, концентрации внимания. *Эмоциональный компонент* включает самооценку человека как субъекта умственного труда, оценку значимости цели и средств. Эмоциональный компонент проявляется четкими реакциями вегетативной нервной системы и изменениями настроения человека, вызывая возникновение многочисленных эмоций. Эмоциональные нагрузки, нервно-психическая перегрузка вызывают стимуляцию симпатической части вегетативной нервной системы, что проявляется увеличением частоты пульса, минутного объема сердца и дыхания, потоотделением.

Физическая работа связана с деятельностью опорно-двигательного аппарата, основную роль в этом выполняют скелетные мышцы. Если благодаря сокращению мышцы меняется положение части тела, то преодолевается сила сопротивления, т. е. выполняется *преодолевающая работа*. Работа, при которой сила мышцы уступает действию силы тяжести и удерживаемого груза, называется *уступающей*. В этом случае мышца функционирует, однако она не укорачивается, а удлиняется, например, когда невозможно поднять или удержать на весу тело, имеющее

большую массу. При большем усилии мышц приходится опустить это тело на какую-нибудь поверхность.

Удерживающая работа выполняется, если благодаря сокращению мышц тело или груз удерживается в определенном положении без перемещения в пространстве, когда, например, человек держит груз, не двигаясь. При этом мышцы сокращаются изометрически без изменения их длины. Сила сокращения мышц уравновешивает массу тела и груза.

Когда мышцы, сокращаясь, перемещают тело или его части в пространстве, они выполняют преодолевающую или уступающую работу, которая является *динамической*. *Статической* является удерживающая работа, при которой не происходит движений всего тела или его части. При статической работе мышцы сокращаются изометрически, при этом расстояние не преодолевается, но работа осуществляется.

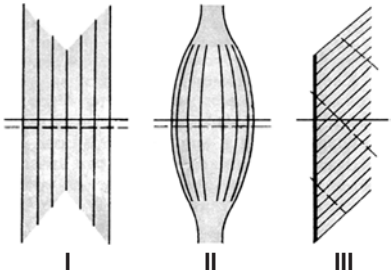
Анатомический и физиологический поперечники характеризуют величину или функцию той или иной мышцы. **Анатомический поперечник** – это площадь перпендикулярного длинной оси поперечного сечения мышцы в определенном ее участке. **Физиологический поперечник** – это сумма площадей поперечных сечений всех мышечных волокон, образующих мышцу (рис. 87). Первый показатель характеризует величину мышцы, второй – ее силу.

Абсолютная сила мышц вычисляется путем деления массы максимального груза (кг), который может поднять мышца, на площадь ее физиологического поперечника ($см^2$). Этот показатель у человека для разных мышц составляет от 6,24 до 16,8 $кг/см^2$. Так, например, абсолютная сила икроножной мышцы – 5,9 $кг/см^2$, трехглавой мышцы плеча – 16,8 $кг/см^2$, двуглавой мышцы плеча – 11,4 $кг/см^2$. Напряжение, развиваемое при сокращении одним мышечным волокном, колеблется в пределах 0,1 – 0,2 г.

Физическая нагрузка вызывает реакцию всех органов и систем. В активно сокращающейся мышце увеличивается кровоток более чем в 20 раз, усиливается обмен веществ. При умеренной физической нагрузке обмен веществ в мышце осуществляется аэробно, во время тяжелой работы часть энергии освобождается анаэробно. В результате в мышцах образуется и накапливается молочная кислота. При накоплении значительных количеств молочной кислоты в мышечных волокнах развивается мышечное утомление.

При физической работе возрастают частота сердечных сокращений, ударный объем сердца, артериальное давление, потребление организмом кислорода. При легкой и умеренной физической работе с постоянной нагрузкой в течение 5 – 10 мин. частота сердечных сокращений увеличивается, после чего достигает постоянного уровня, или **стационарного состояния**, которое не приводит к утомлению человека в течение нескольких часов.

Рис. 87. *Схема анатомического (сплошная линия) и физиологического (прерывистая линия) поперечников мышц различной формы:*
I – лентовидная мышца; II – веретенообразная мышца; III – одноперистая мышца



Через 3 – 5 мин. после завершения такой работы частота сердечных сокращений нормализуется. При тяжелой работе стационарное состояние не наступает, развивается утомление, частота сердечных сокращений увеличивается, а после прекращения тяжелой работы период восстановления нормальной частоты сердечных сокращений длится несколько часов. У каждого человека есть свой индивидуальный **предел утомительной работы**. Он разделяет два уровня работоспособности. Работа, которую человек может выполнять в течение 8 ч без развития признаков мышечного утомления, считается легкой, она ниже предела.

Выше него находится область максимальной работоспособности, выполнение которой существенно ограничено по времени. Максимальная работоспособность снижается по мере увеличения длительности работы. Тренировка повышает работоспособность человека.

Как же определить предел утомительной динамической работы? Одним из важных показателей является частота пульса, которая сохраняется постоянно во время работы, не увеличиваясь в связи с утомлением. У нетренированных людей в возрасте от 20 до 30 лет она не превышает 130 ударов в 1 мин., менее чем через 5 минут после прекращения работы частота пульса становится менее 100.

Восстановление – это процесс постепенного возвращения функций организма к исходному состоянию после прекращения работы. По мере восстановления степень утомления уменьшается, а работоспособность увеличивается. Если человек выполняет работу, лежащую выше пределов его утомления, необходимо периодически отдыхать. Лучше много кратковременных перерывов для отдыха, чем один-два длинных.

Даже в состоянии полного покоя скелетная мышца сохраняет свою эластичность и определенную степень напряжения. Это называется **мышечным тонусом.** Мышечный тонус не сопровождается утомлением.

Утомление – это физиологическое состояние человека, наступающее вследствие напряженной или длительной работы,

которое выражается во временном снижении работоспособности. Различают мышечное (физическое) и центральное (нервно-психическое) утомление. При тяжелой работе они сочетаются. Утомление характеризуется уменьшением силы и выносливости мышц, нарушением координации движений, увеличением энергозатрат для выполнения одной и той же работы, нарушением памяти, скорости переработки информации, сосредоточения и т. д. Утомление субъективно ощущается человеком в виде **усталости**, которая, кроме того, обусловлена потребностью во сне. Усталость вызывает у человека желание прекратить работу или уменьшить нагрузки. Утомление при тяжелой физической работе связано с накоплением в мышечных волокнах некоторых продуктов обмена (например, молочной кислоты). Отдых, особенно активный, приводит к восстановлению работоспособности мышцы. Это связано с удалением молочной кислоты и возобновлением запасов энергии в мышце. **Нервно-психическое (центральное) утомление** вызвано длительной напряженной умственной работой, однообразной монотонной работой, шумом, плохими условиями труда, эмоциональными факторами, заболеваниями.

Если же, несмотря на утомление, работа продолжается, возникает **истощение**. Напомним, что тяжелые физические и нервно-психические нагрузки вызывают стресс (вернее, дистресс). Различают острое и хроническое истощение. Первое представляет собой резкое снижение работоспособности во время тяжелой работы, второе возникает вследствие длительной напряженной или слишком часто повторяемой тяжелой работы. Острое и хроническое истощение часто возникает у профессиональных спортсменов при спортивных соревнованиях и тренировках.

Отдых – это состояние покоя или особый, специально организованный вид деятельности, которые снимают утомление и способствуют восстановлению работоспособности. И.М. Сеченов во второй половине XIX в. установил, что работа одних групп мышц конечностей способствует устранению утомления других мышечных групп, вызванного их работой. Это положение легло в основу определения двух типов отдыха: активного и пассивного. *Активный отдых* – это отдых, во время которого человек выполняет другой вид работы, отличный от обычного выполняемого труда. Восстановление при активном отдыхе происходит быстрее и эффективнее, чем при *пассивном отдыхе*, когда организм находится в условиях относительного покоя. Так, например, интенсивную умственную деятельность следует сменить физической активностью. И наоборот, интенсивную физическую – умственной.

ВНУТРЕННИЕ ОРГАНЫ

В полостях тела человека расположены внутренние органы, или внутренности. К ним относятся пищеварительная, дыхательная, мочевыделительная и половая системы. Большинство органов этих систем имеет трубчатое строение и построены по единому плану. Стенки трубчатых органов на всем протяжении состоят из четырех слоев (рис. 88): внутренней слизистой оболочки, подслизистой основы, мышечной и наружной оболочек.

Подвижная складчатая *слизистая оболочка* состоит из трех пластинок: эпителия, собственной и мышечной пластинок. Слизистая оболочка покрыта слоем слизи, которая защищает ее от действия многочисленных ферментов. Слизь вырабатывается одноклеточными и многоклеточными железами, в изобилии имеющимися на протяжении всей трубки. Эпителий на бóльшем протяжении – однослойный цилиндрический, но там, где происходит постоянная травматизация, он – многослойный плоский неороговевающий (ротовая и носовая полости, глотка, пищевод, заднепроходной канал, влагалище).

Подслизистая основа образована рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, в которой располагаются скопления лимфоидной ткани, подслизистое нервное сплетение, кровеносные и лимфатические сосуды.

Мышечная оболочка чаще всего состоит из двух слоев: внутреннего кругового и наружного продольного, разделенных прослойкой рыхлой неоформленной соединительной ткани, в которой расположены межмышечное нервное сплетение, кровеносные и лимфатические сосуды. В бóльшей части внутренних органов мышцы гладкие. Лишь стенка ряда органов (глотки, верхней трети пищевода, наружный сфинктер заднего прохода, мышцы гортани, наружный сфинктер мочевого пузыря) образована поперечнополосатой мышечной тканью, которая сокращается произвольно. Благодаря сокращению мышц осуществляются движения внутренних органов, например, пищевые массы перемещаются по желудочно-кишечному тракту, а моча – по мочевыводящим путям.

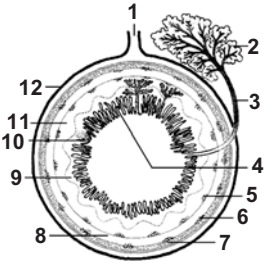


Рис. 88. *Строение пищеварительной трубки (поперечное сечение):*
1 – брыжейка; 2 – сложная железа; 3 – проток железы; 4 – эпителий слизистой оболочки; 5 – подслизистое нервное сплетение (Мейсснера); 6 – межмышечное нервное сплетение (Ауэрбаха); 7 – продольный слой мышечной оболочки; 8 – круговой слой мышечной оболочки; 9 – собственная пластинка слизистой оболочки; 10 – одиночный лимфатический фолликул; 11 – подслизистая основа; 12 – серозная оболочка

Наружная адвентициальная оболочка образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, покрывающей внутренние органы. Серозная оболочка (висцеральные листки брюшины или плевры) окутывает бóльшую часть органов пищеварительной системы (например, желудок, кишечник, кроме части прямой кишки) и легкие.

Внутренние органы на всем протяжении обильно снабжены железами, которые являются производными эпителия. Железы вырабатывают ферменты, необходимые для пищеварения, биологически активные вещества и слизь, которая защищает слизистую оболочку от травм и действия ферментов. Слизистая оболочка снабжена огромным количеством одноклеточных желез (бокаловидные клетки, вырабатывающие слизь), расположенных внутри эпителиального пласта, а также множеством многоклеточных желез, расположенных как в самой слизистой оболочке, так и за пределами трубчатых органов.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Жизнь человека связана с расходованием веществ и энергии, поэтому он (как и другие животные) нуждается в постоянном потреблении веществ, которые обеспечивают его энергетические и пластические потребности.

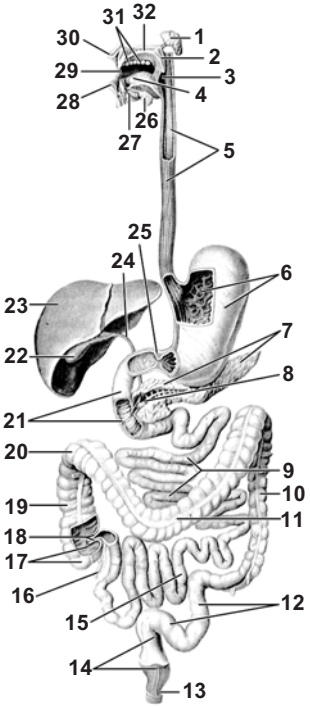
Пищеварительная система выполняет ряд сложных функций. Главные из них. 1) *Секреторная* – выработка железистыми клетками различных пищеварительных соков (слюна, желудочный, кишечный соки, сок поджелудочной железы и желчь); пищеварительные соки состоят из воды, ферментов, неорганических веществ. 2) *Моторно-эвакуаторную* функцию осуществляют мышцы пищеварительного тракта, благодаря их деятельности пища измельчается, продвигается в направлении от ротовой полости к прямой кишке и смешивается с пищеварительными соками. 3) *Всасывательная* – перенос продуктов пищеварения, а также воды, витаминов и минеральных веществ во внутреннюю среду организма. 4) *Экскреторная* (выделительная) – удаление непереваренных остатков, а также продуктов метаболизма, солей тяжелых металлов, некоторых токсинов и лекарственных веществ, а также микроорганизмов. 5) *Эндокринная* – выработка энтероэндокринными клетками и некоторыми железами (слюнные, поджелудочная) гормонов. 6) *Защитная* – защита организма от вредных веществ, микроорганизмов. 7) *Гемопоэтическая* – вырабатывающийся желудочными клетками внутренний антианемический фактор способствует всасыванию цианкобаламина, без которого невозможно созревание эритроцитов; кроме того, в слизистой оболочке желудка и тонкой кишки, а также в печени депонируется ферритин, участвующий в синтезе гемоглобина. 8) *Рецепторная* – слизистая оболочка желудочно-кишечного тракта богата рецепторами.

Голод и аппетит. Потребление человеком пищи зависит от его энергетических затрат в данный конкретный промежуток времени, климатических условий и калорийности пищи. Это кратковременная регуляция потребления пищи, которая накладывается на долговременную регуляцию, направленную на возмещение нехватки пищи в предшествующее время. Человек, который длительно голодал, возвращаясь в нормальные условия, ест значительно больше. По мере восстановления массы тела потребность в пище медленно снижается. Дефицит пищи вызывает сокращения стенки пустого желудка и снижение уровня глюкозы в крови. Эти изменения возбуждают рецепторы стенки желудка, гипоталамуса, печени, желудка, тонкой кишки и др. Сигналы поступают в мозг, вызывая общее ощущение голода. Этот механизм лежит в основе кратковременной регуляции потребления пищи. Изменения жирового обмена и снижение теплопродукции, возбуждая внутренние терморецепторы и липорецепторы, служат для долгосрочной регуляции потребления пищи. Человек начинает ощущать насыщение во время еды еще до того, как происходит всасывание. Это связано со стимуляцией рецепторов полости носа, рта, глотки, пищевода, желудка во время еды, затем в связи с всасыванием пищевых веществ возбуждаются центральные глюко-, термо- и липорецепторы. Информация обрабатывается главным образом в гипоталамусе, в результате чего и возникает ощущение насыщения. Именно в гипоталамусе находятся «центры голода и насыщения», связанные с лимбической системой.

Различают два вида аппетита: общий и избирательный. Первый представляет собой эмоциональную реакцию на пищу вообще, второй – на определенные виды пищи.

Жажда. 70 – 75% нашего тела составляет вода, причем содержание ее весьма стабильно, а колебания у здорового человека в нормальных условиях происходят в пределах ± 22% массы тела. Потеря воды более 0,5% массы тела приводит к жажде. Человек теряет воду с мочой, потом, выдыхаемым воздухом. Это приводит к уменьшению объема клеток, что в сочетании с уменьшением объема внеклеточной жидкости вызывает ощущение жажды, которая сопровождается сухостью во рту. Информация о внутриклеточном содержании солей при потере воды воспринимается специальными рецепторами (осморецепторами) гипоталамуса. Сухость во рту вызывает раздражение соответствующих рецепторов слизистой оболочки полости рта и глотки, от которых нервные импульсы также передаются в гипоталамус. Подобно чувству насыщения, ощущение утоления жажды происходит до всасывания воды и нормализации ее внутри- и внеклеточного содержания.

Пищеварительная система состоит из пищеварительной трубки, длина которой у взрослого человека достигает 8 – 10 м, и ряда расположенных вне ее стенок крупных желез (рис. 89). Трубка образует множество изгибов, петель, поэтому расстояние



Р и с. 89. *Строение пищеварительной системы:*

1 – околоушная железа; 2 – мягкое нёбо; 3 – глотка; 4 – язык; 5 – пищевод; 6 – желудок; 7 – поджелудочная железа; 8 – проток поджелудочной железы; 9 – тощая кишка; 10 – нисходящая ободочная кишка; 11 – поперечная ободочная кишка; 12 – сигмовидная ободочная кишка; 13 – наружный сфинктер заднего прохода; 14 – прямая кишка; 15 – подвздошная кишка; 16 – червеобразный отросток (аппендикс); 17 – слепая кишка; 18 – подвздошно-слепокишечный клапан; 19 – восходящая ободочная кишка; 20 – правый (печеночный) изгиб ободочной кишки; 21 – двенадцатиперстная кишка; 22 – желчный пузырь; 23 – печень; 24 – общий желчный проток; 25 – сфинктер привратника желудка; 26 – поднижнечелюстная железа; 27 – подъязычная железа; 28 – нижняя губа; 29 – полость рта; 30 – верхняя губа; 31 – зубы; 32 – твердое нёбо

по прямой от рта до заднепроходного отверстия составляет 70 – 90 см.

В переднем отделе пищеварительной системы (ротовая полость, пищевод, желудок) происходит механическое измельчение пищи, пища пережевывается, частично обрабатывается химически, всасывается вода, алкоголь и некоторые другие вещества и передвигается в *средний отдел* – тонкую кишку, где пища подвергается химической обработке, в результате чего образуются простые соединения (аминокислоты, жирные кислоты, моносахариды), которые всасываются в кровь и лимфу. *В заднем отделе* (толстая кишка) формируются каловые массы, непереваренные и непригодные к всасыванию вещества удаляются наружу, интенсивно всасывается вода, с участием бактерий происходит частичное переваривание некоторых видов клетчатки. Толстая кишка обладает и выделительной функцией.

В эпителии желудочно-кишечного тракта на всем его протяжении разбросано огромное количество эндокринных клеток, объединяющихся в *гастроэнтеропанкреатическую эндокринную систему*, которые вырабатывают гормоны и биологически активные вещества.

Полость рта – начальный отдел пищеварительной системы, в котором расположены язык и зубы. Здесь определяется вкус пищи, она пережевывается, смачивается слюной и начинается ее переваривание. Полость рта подразделяется на два отдела: преддверие рта и собственно полость рта. Слизистая оболочка сращена с альвеолярными дугами челюстей, образуя *десны*, покрывающие шейки зубов и тем самым охраняющие их. В преддверии рта

открывается множество мелких слюнных желез, а также протоки околоушных желез. *Собственно ротовая полость* ограничена сверху нёбом, которое разделяется на твердое и мягкое. Дном полости рта является *диафрагма рта*, образованная парной челюстно-подъязычной мышцей. Полость рта сообщается с полостью глотки через зев, ограниченный мягким нёбом, нёбными дужками и корнем языка.

Язык человека образован поперечнополосатой мышечной тканью и покрыт слизистой оболочкой. Язык – мышечный орган. При сокращении мышц его форма меняется. Язык участвует в процессе жевания, членораздельной речи, является органом вкуса. Чрезвычайно важна роль языка при сосании молока матери новорожденным и грудным ребенком. Губы ребенка захватывают сосок, фиксируя его; мягкое нёбо, поднимаясь, закрывает зев, язык действует как поршень, отодвигаясь назад, он создает отрицательное давление вместе с опускающейся нижней челюстью. Затем челюсть поднимается, а альвеолярные дуги сдавливают сосок, молоко заглатывается. Поэтому язык новорожденного и грудного ребенка относительно большой, толстый, широкий и занимает всю полость рта, в то же время он малоподвижен.

Слизистая оболочка языка покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием. Передний отдел спинки языка усеян множеством сосочков. У человека четыре вида сосочков: нитевидные, грибовидные, желобоватые (окруженные валом) и листовидные. На поверхности грибовидных и боковых поверхностях желобоватых сосочков в толще эпителия располагаются *вкусовые почки* – комплекс специализированных рецепторных вкусовых клеток, образующих орган вкуса.

Зубы. У большинства млекопитающих, в том числе и человека, последовательно сменяются два типа зубов: молочные и постоянные. У взрослого человека 32 постоянных зуба. Основная функция зубов – механическое измельчение пищи. Различают три типа зубов: *резцы,* служащие для захватывания и откусывания пищи; *клыки,* которые дробят, разрывают пищу; *коренные,* которые растирают, перемалывают пищу. У человека зубы участвуют в членораздельной речи, придавая своеобразную «окраску» отдельным звукам. Зубы играют важную формообразующую роль. Здоровые зубы обеспечивают нормальное функционирование всего жевательного аппарата, это предотвращает развитие возрастных изменений костей лицевого черепа. На каждой половине верхней и половине нижней челюсти, начиная от средней вертикальной линии вправо и влево расположены два резца, один клык, два малых коренных и три больших коренных зуба (рис. 90).

Каждый зуб состоит из трех частей (рис. 91). *Коронка* – это более массивный отдел зуба, выступающий над уровнем входа в альвеолу, несколько суженная *шейка* находится на границе между

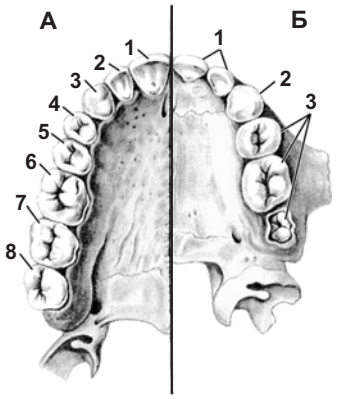


Рис. 90. *Зубы верхней челюсти:*
А – постоянные зубы: 1 – медиальный резец; 2 – латеральный резец; 3 – клык; 4 – I малый коренной зуб; 5 – II малый коренной зуб; 6 – I большой коренной зуб; 7 – II большой коренной зуб; 8 – III большой коренной зуб; Б – молочные зубы ребенка 4 лет: 1 – резцы; 2 – клык; 3 – коренные зубы

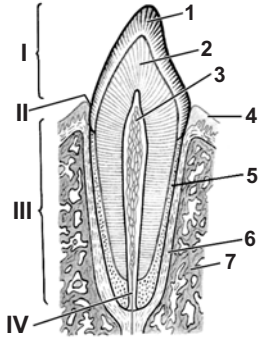


Рис. 91.
Строение зуба:
1 – эмаль; 2 – дентин; 3 – пульпа зуба; 4 – десна; 5 – цемент; 6 – периодонт; 7 – кость; I – коронка зуба; II – шейка зуба; III – корень зуба; IV – канал корня зуба

корнем и коронкой, в этом месте с зубом соприкасается слизистая оболочка десен. Каждый зуб имеет один, два или три корня. *Корень*, расположенный в зубной альвеоле, оканчивается верхушкой, на которой расположено маленькое отверстие, через которое в полость зуба входят сосуды и нервы. Внутри зуба имеется полость, заполненная зубной пульпой, богатой сосудами и нервами. Зубы укреплены в зубных альвеолах челюстей. Корни зубов плотно срастаются с поверхностью зубных ячеек посредством *периодонта* – пучков соединительнотканных волокон, которые проникают с одной стороны в кость альвеолы, с другой – в цемент корня зуба. Зуб построен, главным образом, из дентина, который в области корня покрыт цементом, а в области коронки – эмалью.

Прорезывание молочных зубов начинается на шестом-седьмом месяце жизни ребенка и заканчивается к трем годам жизни. У ребенка 20 молочных зубов. На каждой половине верхней и половине нижней челюсти ребенка расположены два резца, один клык и два больших коренных зуба. С 6 – 7 лет начинается смена молочных зубов постоянными.

Железы рта. В слизистой оболочке, подслизистой основе, толще мышц, а также между слизистой оболочкой и надкостницей твердого нёба находится множество мелких слюнных желез. В ротовую полость открываются протоки трех пар больших слюнных желез: околоушных, подчелюстных и подъязычных и множества мелких, выделяющих белковый секрет (околоушные и железы языка, расположенные в области желобоватых сосочков); слизь (нёбные и задние язычные); или смешанный секрет (губные, щечные, передние язычные, подъязычные, поднижнечелюстные).

Слюнные железы выделяют в сутки от 500,0 мл до 2 л *слюны*, состоящей

преимущественно из воды (до 99,5%), солей, ферментов (амилазы и глюкозидазы), слизи, электролитов, а также бактерицидного вещества лизоцима и иммуноглобулинов. *Наличие крупных слюнных желез характерно только для млекопитающих (и человека)*. Основная функция слюны – смачивание и частичная переработка пищи.

Глотка представляет собой воронкообразный канал, длиной у взрослого человека 11 – 12 см. Верхняя стенка глотки сращена с основанием черепа; на границе между VI и VII шейными позвонками она, суживаясь, переходит в пищевод. Полость глотки делится на три части: верхнюю – носовую, среднюю – ротовую и нижнюю – гортанную.

Поперечнополосатые мышцы глотки располагаются в двух направлениях – продольном (подниматели) и поперечном, циркулярном (сжиматели). В полости глотки имеется важный защитный аппарат – *лимфоэпителиальное кольцо*, названное по имени Н.И. Пирогова, который впервые обратил на него внимание. Сюда входят нёбные, язычная, глоточная и трубные миндалины.

В глотке человека происходит перекрест дыхательного и пищеварительного путей. При глотании мягкое нёбо обособляет носоглотку, гортань поднимается, надгортанник опускается и прикрывает вход в нее, язык отодвигается назад, пища поступает в пищевод. При дыхании корень языка прижимается к нёбу, закрывая выход из полости рта, а надгортанник поднимается, открывая вход в гортань, куда устремляется струя воздуха.

Пищевод человека – цилиндрическая трубка, длиной у взрослого человека 22 – 30 см. Расположен в грудной и брюшной полостях между глоткой и желудком. Мышечная оболочка верхней трети пищевода образована поперечнополосатыми мышечными волокнами, в средней – они постепенно замещаются гладкими, в нижней – полностью состоят из гладких мышечных волокон. Мышечная оболочка обусловливает движения пищевода и его постоянный тонус. Мышечные волокна располагаются в два слоя: внутренний кольцевой и наружный продольный. Мышцы пищевода, последовательно сокращаясь сверху вниз, проталкивают пищевой комок в желудок. При этом плотная пища проходит по пищеводу за 3 – 9 с, жидкая – за 1 – 2 с.

Желудок, расположенный непосредственно под диафрагмой в левом подреберье и надчревной области, напоминает реторту или грушу, однако форма его постоянно изменяется в зависимости от количества съеденной пищи, положения тела и т. д. Вход в желудок – его кардиальная часть, слева от нее желудок расширяется, образуя дно, которое переходит в тело. Левый выпуклый край желудка формирует большую кривизну, правый вогнутый – малую кривизну. Выход из желудка называется привратником (пилорус), он снабжен кольцевой мышцей – сфинктером. Суженная

часть желудка, примыкающая к привратнику, называется пилорической (рис. 92). Емкость желудка взрослого человека варьирует в зависимости от принятой пищи и жидкости от 1,5 до 4 л.

Слизистая оболочка желудка покрыта однослойным цилиндрическим железистым эпителием, выделяющим слизь, которая располагается в виде нескольких слоев, лежащих друг за другом, и выполняет защитную функцию. Многочисленные (около 40 млн) желудочные железы залегают в собственной пластинке слизистой оболочки почти вплотную друг к другу. Различают три группы желез: преобладают собственные (фундальные), у человека их около 35 млн, длина каждой около 0,65 мм, диаметр 30 – 50 мкм; пилорические (около 3,5 млн) и кардиальные. В собственных железах выделяют четыре типа клеток: главные вырабатывают пепсиноген и реннин; париетальные (обкладочные) – компоненты соляной кислоты и внутренний антианемический фактор; слизистые (добавочные и шеечные) – слизь; эндокринные – серотонин, эндофрины и другие биологически активные вещества. В пилорических железах имеется большое количество эндокринных клеток, вырабатывающих серотонин, эндофрины, соматостатин, гастрин (последний стимулирует секрецию соляной кислоты париетальными клетками) и другие биологически активные вещества.

Мышечная оболочка сформирована гладкой мышечной тканью, образующей три слоя: наружный – продольный, средний – циркулярный, внутренний – косой. Циркулярный слой наиболее развит в пилорическом отделе, где образует упомянутый сжиматель привратника (толщиной 3 – 5 мм), при сокращении которого закрывается выход из желудка. Деятельность мышц желудка у живого человека обусловливает его моторику, поддерживает тонус, почти стабильное давление в просвете желудка и осуществляет перемешивание и опорожнение.

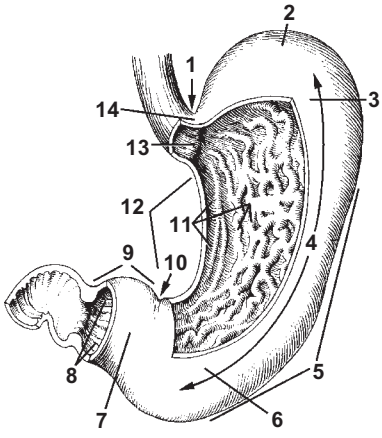


Рис. 92. *Желудок (вскрыта его передняя стенка):*
1 – кардиальная вырезка; 2 – дно желудка; 3 – передняя стенка; 4 – тело желудка; 5 – большая кривизна желудка; 6 – желудок; 7 – привратниковая пещера; 8 – канал привратника; 9 – привратниковая (пилорическая) часть; 10 – угловая вырезка; 11 – канал желудка; 12 – малая кривизна желудка; 13 – кардиальное отверстие; 14 – кардиальная часть

Однокамерный желудок служит резервуаром для проглоченной пищи, в котором пища интенсивно перемешивается и передвигается, и, что самое важное, благодаря выделению желудочного сока (в состав которого входят пепсин, реннин, липаза, соляная кислота и слизь) осуществляется частичная химическая переработка пищи. Кроме того, желудок выполняет выделительную, эндокринную и всасывательную функции (всасываются сахара, спирт, вода, соли), в стенке желудка образуется внутренний антианемический фактор, который способствует поглощению поступающего с пищей витамина B_{12}, что предотвращает развитие анемии.

В желудке продолжается расщепление углеводов амилазой слюны, осуществляется частичное расщепление белковых молекул, в том числе и коллагена, а также жиров молока. У детей до 60% жира молока расщепляется в желудке.

Тонкая кишка человека подразделяется на двенадцатиперстную (длиной 25 – 30 см), тощую (длиной 2 – 2,5 м) и подвздошную (длиной 2,5 – 3,5 м) кишки. Тощая кишка короче, а подвздошная длиннее. Диаметр тонкой кишки не превышает 5 см. Тонкая кишка образует множество петель, слизистая оболочка – многочисленные круговые складки, благодаря чему увеличивается всасывательная поверхность слизистой оболочки, размер и количество складок уменьшаются по направлению к толстой кишке. У дистального конца подвздошной кишки складки исчезают. Поверхность слизистой оболочки усеяна кишечными ворсинками и криптами. *Ворсинки* являются выростами собственной пластинки слизистой оболочки. В центре ворсинки проходит лимфатический капилляр, слепо начинающийся на ее вершине. В каждую ворсинку входит по 1 – 2 артериолы, которые распадаются на капиллярные сети, расположенные вблизи эпителиальных клеток. Из капилляров кровь собирается в венулу, проходящую вдоль оси ворсинки (рис. 93).

Поверхность ворсинок покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, в котором имеются клетки трех видов: выделяющие слизь бокаловидные, кишечные эпителиоциты с исчерченной каемкой и небольшое количество эндокринных клеток. Больше всего кишечных эпителиоцитов с исчерченной каемкой на их обращенной в просвет кишечника (апикальной) поверхности имеется на каемке, образованной огромным количеством микроворсинок

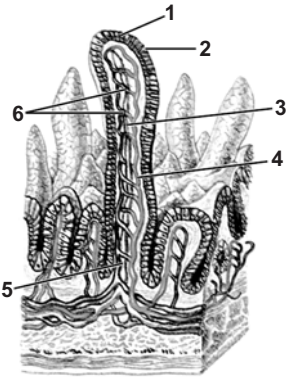


Рис. 93. *Строение ворсинки тонкой кишки: 1 – кишечные эпителиоциты (с исчерченной каемкой); 2 – бокаловидная клетка; 3 – центральный лимфатический сосуд; 4 – артериола; 5 – венула; 6 – кровеносные капилляры*

(1500 – 3000 на поверхности каждой клетки), которые увеличивают еще в 30 – 40 раз всасывающую поверхность.

Кишечные крипты (крипты Либеркюна) – углубления собственной пластинки слизистой оболочки в виде трубочек (длиной 0,25 – 0,5 мм, диаметром до 0,07 мм), устья которых открываются в просветах между ворсинками. Количество их достигает 80 – 100 на 1 мм^2.

В собственной пластинке слизистой оболочки имеется множество одиночных лимфоидных узелков диаметром 0,5 – 3 мм, а также скопления лимфоидных узелков, называемые пейеровыми бляшками. Они расположены, в основном, в подвздошной кишке. Лимфоидная ткань лучше выражена у детей. Количество одиночных узелков и их агрегатов с возрастом уменьшается. У взрослых число пейеровых бляшек достигает 30 – 40, у стариков их еще меньше. Лимфоидная ткань, расположенная в стенке кишки, выполняет защитную и кроветворную функции.

Мышечная оболочка тонкой кишки, состоящая из более мощного внутреннего циркулярного и наружного продольного слоев, осуществляет маятникообразные и перистальтические движения кишки и обеспечивает постоянное тоническое сокращение ее мускулатуры.

Двенадцатиперстная кишка имеет форму подковы, огибающей головку поджелудочной железы. Слизистая оболочка формирует, кроме круговых, и одну продольную складку, которая заканчивается большим двенадцатиперстным сосочком (фатеров), на вершине которого открываются общий желчный проток и главный проток поджелудочной железы.

Толстая кишка подразделяется на слепую с червеобразным отростком, восходящую ободочную, поперечную ободочную, нисходящую ободочную, сигмовидную ободочную и прямую. Длина толстой кишки колеблется от 1,5 до 2 м, диаметр слепой кишки достигает 7 – 8 см.

Толстая кишка отличается от тонкой диаметром, наличием отростков брюшины, заполненных жиром; типичных вздутий (гаустр) и трех продольных мышечных лент (тений), образованных наружным продольным слоем мускулатуры, который на толстой кишке не создает сплошного покрытия. Ленты идут от основания червеобразного отростка до начала прямой кишки. В толстой кишке отсутствуют пейеровы бляшки. Слизистая оболочка толстой кишки лишена ворсинок, но в ней много складок полулунной формы и значительно большее число крипт, чем в тонкой, они крупнее и шире.

Тонкая кишка впадает в стенку толстой кишки, ниже впадения слепая кишка образует мешок. Подвздошная кишка как бы вдается своим концом внутрь толстой, где имеется сложное анатомическое устройство – *илео-цекальный клапан*, снабженный

мышечным сфинктером и двумя губами. Этот клапан замыкает выход из тонкой кишки, периодически он открывается, пропуская содержимое небольшими порциями в толстую кишку; кроме того, он препятствует обратному затеканию содержимого толстой кишки в тонкую.

Слепая кишка расположена в правой подвздошной ямке, ее длина и ширина примерно равны (7 – 8 см); от задней стенки слепой кишки отходит червеобразный отросток длиной 6 – 8 см.

Слепая кишка непосредственно переходит в *восходящую ободочную кишку* длиной 14 – 18 см, которая направляется вверх. У нижней поверхности печени, изогнувшись примерно под прямым углом, она переходит в *поперечно-ободочную кишку* длиной 25 – 30 см, которая пересекает брюшную полость справа налево. В левой части брюшной полости у нижнего конца селезенки ободочная кишка вновь изгибается, поворачивает вниз и переходит в *нисходящую ободочную* кишку длиной около 10 см. В левой подвздошной ямке она образует петлю – *сигмовидную ободочную кишку* и опускается в малый таз, где загибается и, направляясь вниз и влево, переходит на уровне мыса крестца в *прямую кишку*, которая тянется до заднего прохода. Верхний тазовый отдел прямой кишки длиной 12 – 15 см расположен в полости таза; книзу кишка расширяется, образуя ампулу, диаметр которой при наполнении может увеличиваться до 30 – 40 см. Конечный отдел длиной 2,5 – 4 см, который направляется назад и вниз, называется *заднепроходным каналом*. Он проходит сквозь тазовое дно и заканчивается *задним проходом*.

Продольные мышечные волокна расположены на прямой кишке сплошным слоем, который, утолщаясь в области заднепроходного канала, образует *внутренний сфинктер заднего прохода*, состоящий из гладких мышечных волокон. Непосредственно под кожей лежит кольцеобразный *наружный сфинктер* (поперечнополосатая мышечная ткань). Оба сфинктера, в обычном состоянии замыкающие задний проход, открываются при акте дефекации. Прямая кишка до начала акта дефекации не содержит кала. Резервуаром кала является тазовый отдел толстой кишки.

В микрофлоре толстой кишки преобладают анаэробные палочки (90%), остальные аэробные: кишечная палочка, молочнокислые бактерии и др. Микроорганизмы, населяющие толстую кишку, играют важную роль в жизнедеятельности человека. Они участвуют в сбраживании углеводов, гнилостном разложении белков, расщеплении желчных пигментов. Особенно важно равновесие между процессами брожения и гниения: в результате брожения в кишечнике создается кислая среда, препятствующая избыточному гниению. Нормальная кишечная микрофлора способствует выработке организмом естественных защитных факторов; подавляет жизнедеятельность патогенных микробов; синтезирует некоторые витамины (К, Е, B_6, B_{12}); расщепляет небольшое количество клетчатки.

Печень – самая крупная железа человека. Масса печени взрослого человека составляет около 1/36 массы тела (1,5 – 2 кг), у новорожденного ребенка – 1/20 (около 135 г), и она занимает большую часть брюшной полости. Печень участвует в обмене белков, углеводов, жиров, витаминов и т. д. Среди многочисленных функций печени весьма важны защитная, обезвреживающая, желчеобразовательная и др. В утробном периоде печень является важным кроветворным органом.

Печень расположена справа под диафрагмой, лишь небольшая часть ее заходит у взрослого человека влево от средней линии. Печень покрыта соединительнотканной оболочкой (глиссонова капсула). Прослойки соединительной ткани внутри печени разделяют ее перенхиму на шестиугольные дольки призматической формы, около 1,5 мм в диаметре (классические дольки).

В отличие от других органов печень получает кровь из двух источников: артериальную – из печеночной артерии и венозную – из воротной вены. И та и другая кровь проходит через синусоидальные кровеносные капилляры, по которым кровь течет очень медленно. Воротная вена собирает кровь от желудка, тонкой кишки, поджелудочной железы, селезенки и большого сальника. Войдя в ворота печени, оба сосуда (печеночная артерия и воротная вена) разделяются на долевые, сегментарные и т. д., вплоть до междольковых вен и артерий, которые проходят в междольковых соединительнотканных прослойках вдоль боковых поверхностей классических печеночных долек, между ними вместе с желчными протоками и лимфатическими сосудами, образуя так называемые триады. От междольковых сосудов под прямым углом отходят вокругдольковые, которые окружают дольку наподобие кольца. От них начинаются синусоидальные капилляры, которые на периферии долек соединяются между собой, образуя один капилляр, следующий к центру дольки, где вливаются в центральную вену дольки. Последняя, в свою очередь, впадает в поддольковую вену. Поддольковые вены являются начальными сосудами системы печеночных вен, которые, укрупняясь, собираются в три-четыре печеночные вены, впадающие в нижнюю полую вену. Через один грамм печеночной ткани в минуту проходит около 0,85 мл крови, в течение часа вся кровь человека несколько раз проходит через синусоидальные капилляры печени. Это дало основание старым анатомам назвать печень «самой нагруженной гаванью во всей реке жизни».

Кровеносные капилляры имеют собственную стенку, образованную двумя типами клеток: эндотелиальными клетками и расположенными между ними звездчатыми клетками Купфера, имеющими длинные отростки, свободно свисающие в просвет капилляра. Эти клетки, относящиеся к системе макрофагов, обладают выраженной фагоцитарной активностью. Желчные капилляры

не имеют собственной стенки, плазматические мембраны соседних печеночных клеток образуют стенку желчного капилляра. Иными словами, желчные капилляры, по существу, являются расширенными зонами межклеточных щелей. Однако желчные капилляры не сообщаются с другими межклеточными щелями и у здорового человека желчь не проникает в кровь. Желчные капилляры начинаются слепо вблизи центральной вены и направляются к периферии дольки, где переходят в междольковые желчные протоки. У ворот печени путем слияния правой и левой ветвей, приносящих желчь из соответствующих долей печени, образуется общий печеночный проток.

Печеночные клетки (гепатоциты) располагаются в виде тяжей (печеночные трабекулы) между капиллярами двумя рядами так, чтобы плазматическая мембрана каждой из них обязательно контактировала одной своей стороной с просветом желчного капилляра, другой соприкасалась со стенкой кровеносного капилляра (рис. 94). Секреция гепатоцитов осуществляется в двух направлениях: в желчные протоки – желчь, в кровеносные капилляры – глюкозу, мочевину, белки, жиры, витамины и т. д.

Желчь вырабатывается постоянно, однако есть основание считать, что в печени существует суточный ритм: ночью преобладает синтез гликогена, днем – желчи.

Желчный пузырь является резервуаром для хранения желчи. *Пузырный проток*, соединяясь с *общим печеночным*, образует *общий желчный проток*, который направляется вниз, прободает нисходящую часть двенадцатиперстной кишки, сливаясь с протоком поджелудочной железы, и открывается на вершине

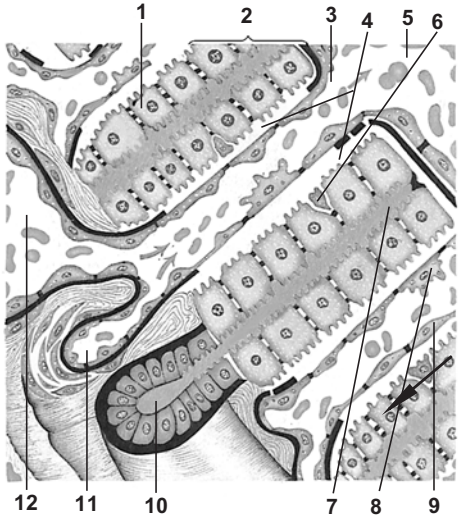


Рис. 94. *Строение печеночной балки:*

1 – гепатоцит; 2 – печеночная балка; 3 – гемокапилляр (синусоидный сосуд); 4 – вокругсинусоидное пространство (пространство Диссе); 5 – центральная вена; 6 – вокругсинусоидный липоцит; 7 – желчный капилляр; 8 – звездчатый ретикулоэндотелиоцит; 9 – эндотелиальная клетка; 10 – вокругдольковый желчный проток; 11 – вокругдольковая артерия; 12 – вокругдольковая вена (по Елисееву и др.)

большого сосочка двенадцатиперстной кишки. Одно из наиболее распространенных заболеваний желчных путей – желчнокаменная болезнь. Камни образуются у тех людей, у которых желчь перенасыщена холестерином, выпадающим в осадок в виде кристаллов. Около 90% желчных камней состоит из холестерина.

Поджелудочная железа – вторая по величине железа пищеварительного тракта (масса 60 – 100 г, длина 15 – 22 см) – перекидывается в поперечном направлении через тело первого поясничного позвонка.

Поджелудочная железа, по существу, состоит из двух желез. *Экзокринная часть* вырабатывает у человека в течение суток 1500 – 2000 мл водянистого панкреатического сока. Экзокринная часть поджелудочной железы представляет собой сложную альвеолярно-трубчатую железу, разделенную очень тонкими перегородками на дольки, в которых тесно лежат ацинусы. Главный проток поджелудочной железы (вирсунгов) проходит слева направо через железу и открывается на вершине большого сосочка двенадцатиперстной кишки после слияния с общим желчным протоком.

Эндокринная часть, продуцирующая гормоны, регулирующие углеводный и жировой обмен (инсулин, глюкагон), соматостатин и др., образована группами клеток, которые располагаются в виде островков, диаметром 0,1 – 0,3 мм в толще железистых долек (островки Лангерганса). Количество островков у взрослого человека колеблется от 200 тыс. до 1800 тыс.

В тонкой кишке продолжается химическая переработка пищи и всасывание продуктов расщепления, а также механическое перемешивание и продвижение ее в направлении толстой кишки. Эндокринные клетки вырабатывают различные гормоны и биологически активные вещества. У человека всасывающая поверхность тонкой кишки благодаря наличию складок слизистой оболочки, ворсинок и микроворсинок клеток кишечного эпителия достигает 200 м^2.

Активному пищеварению и всасыванию способствует высокий кровоток в тонкой кишке, который во время еды составляет 400 мл/мин., а на высоте пищеварения – 750 – 800 мл/мин.

Еще в начале XX века И.П. Павлов показал, что в каждом отделе пищеварительной системы вырабатываются различные ферменты, которые участвуют в расщеплении белков, жиров и углеводов. Он изучил их взаимодействие и регуляцию выделения, совместную деятельность органов пищеварения и влияние одного отдела на другой. В 1904 г. Павлов был удостоен Нобелевской премии по физиологии и медицине «за работу по физиологии пищеварения, благодаря которой было сформировано более ясное понимание жизненно важных аспектов этого вопроса».

ПИЩА И ХАРАКТЕР ПИТАНИЯ

Пища, поступающая в желудочно-кишечный тракт человека, состоит из *нутриентов* – собственно питательных веществ, которые всасываются, и *балластных*, которые выводятся. В состав продуктов питания входят белки, жиры, углеводы, клетчатка (или целлюлоза), витамины, минеральные вещества, вода. Необходимыми компонентами пищи наряду с нутриентами являются и балластные вещества.

Каждое пищевое вещество обладает определенной энергетической ценностью, или калорийностью (выражается в ккал на 100 г или по системе СИ – в кДж/100г). При окислении 1 г глюкозы выделяется 3,75 ккал (16,5 кДж) энергии, сахарозы – 4 (16,7 кДж), крахмала – 4,1 (17,1), животного жира – 9,3 (37,0), белка – 5,6 (23,4), этилового спирта – 7,1 (29,7).

В табл. 21 приведены примерные данные энергозатрат взрослых людей в возрасте от 18 до 40 лет со средней массой тела 70 кг (мужчины) и 60 кг (женщины).

После 40 лет энергозатраты, как правило, уменьшаются: от 40 до 49 лет – на 5%, от 50 до 59 лет – еще на 5%, каждые последующие 10 лет – на 10%.

12 – 15% калорийности пищи должны составлять белки (из них 50% – животные), 30 – 35% – жиры и 50 – 55% – углеводы. Суточные потребности человека в нутриентах, рекомендуемые в нашей стране, представлены в табл. 22.

Соотношение белков, жиров и углеводов в полноценном рационе должно доставлять 1 : 1,2 : 4,6, при этом 1000 ккал (4184 кДж) пищевых продуктов должны включать 30 г белка, 37 г жиров и 137 г углеводов.

Белки, поступающие в организм с пищей, используются для: 1) роста (построения клеточных структур, клеток и тканей); 2) восстановления (регенерации) структур на всех иерархических уровнях; 3) синтеза ферментов, белков, гормонов, гемоглобина, миоглобина; 4) энергетических нужд; 5) создания буферных систем, участвующих в поддержании постоянства pH внутренней среды.

Таблица 21

Энергозатраты в зависимости от характера нагрузки

Нагрузка	Энергозатраты			
	М (кДж)	Ж (кДж)	М (ккал)	Ж (ккал)
Легкая физическая нагрузка	8800	7500	2100	1800
Средняя (большинство насел.)	11300	8400	2700	2000
Тяжелая	12500	9200	3000	2200
Очень тяжелая	14600	–	3500	–

Таблица 22

Средняя суточная потребность взрослого человека в пищевых веществах и энергии
(по Покровскому)

Пищевые вещества	Потребность	Пищевые вещества	Потребность
Вода (г)	1750 – 2200	витамин Е	10 – 20 МЕ
В том числе:		витамин К	60 – 80 мкг
питьевая (включая чай, кофе и т. д.)	800-1000	тиамин (B_1)	1,5 – 2
		рибофлавин (B_2)	2 – 2,5
в супах	250-500	ниацин (РР)	15 – 20
в продуктах питания	700	витамин B_6	2 – 3
Белки(г):	80 – 100	витамин B_{12}	2 – 5 мкг
из них животные	50	холин	500 – 1000
Углеводы (г)	400 – 500	биотин	0,15 – 0,3
Клетчатка и пектины (г)	25	Минеральные вещества (мг):	
Органические кислоты (лимонная, молочная и др.) (г)	2	кальций	800 – 1000
		фосфор	1000 – 1500
Жиры (г):	80 – 100	натрий	2000 – 3000
из них растительные	20 – 25	калий	2000 – 3000
Незаменимые жирные кислоты (г)	3 – 6	селен	70 мкг
		магний	250 – 350
Энергия (ккал)	2850	железо	10 – 15
(кдж)	11 900	цинк	10 – 15
Витамины (мг):		марганец	5 – 10
аскорбиновая кислота (С)	50 – 70	хром	0,2 – 0,25
		медь	1,5 – 3
пантотеновая кислота	5 – 10	кобальт	0,1 – 0,2
		молибден	0,5
витамин Р	25	фтор	1,5 – 2,0
витамин А	3 – 4 тыс. МЕ	йод	1 – 1,3 нмоль
		Фосфолипиды (г)	5
витамин Д	100 – 200 МЕ	Холестерин (г)	0,3 – 0,6

Среди аминокислот имеются заменимые и незаменимые. Человек должен получать необходимое количество незаменимых аминокислот. К ним относятся *триптофан, лейцин, изолейцин, валин, треонин, лизин, метионин, фенилаланин.* Детям, наряду с ними, необходим и гистидин. Белки, содержащие все незаменимые аминокислоты в оптимальных количествах и соотношениях, являются *полноценными и сбалансированными.* Это белки яиц, печени, молока и молочных продуктов (кроме сливок, сметаны и сливочного масла), рыбы, мяса, птицы. Некоторые белки содержат все аминокислоты, но одни из них в избытке, а другие – в недостаточном количестве, эти белки называются *полноценными, но несбалансированными.* Это белки зерновых культур

(кроме кукурузы), сои, овощей, мяса, богатого сухожилиями и фасциями. К *неполноценным белкам,* в которых отсутствуют те или иные незаменимые аминокислоты, относятся белки бобовых растений (кроме сои), кукурузы и желатины. Эталонный белок – яичный.

Основными источниками белков являются следующие продукты: молоко и молочные продукты, мясо и рыба, птица и зернобобовые растения (фасоль, горох, чечевица, соя). Избыточный прием естественных источников белка не приводит к патологическим явлениям, кроме случаев повышенной чувствительности или аллергии.

Современная норма, установленная Всемирной организацией здравоохранения (ВОЗ), составляет 1,01 г белка на 1 кг массы тела.

Жиры (липиды) входят в состав большинства пищевых продуктов. Ими особенно богаты мясо, птица, молоко и молочные продукты, растительные масла.

В процессе пищеварения жиры расщепляются на глицерин и жирные кислоты (олеиновую, пальметиновую, стеариновую). В организме жиры могут также синтезироваться из углеводов и продуктов расщепления белков. Некоторые жирные кислоты (ненасыщенные) не могут образовываться в организме. Это олеиновая, арахидоновая, линолевая, линолиновая, которые содержатся в растительных маслах.

Рацион человека должен содержать от 80 до 100 г жиров в сутки (1,2 – 1,3 на 1 кг массы тела), в том числе 30 – 35 г растительного масла, содержащего полиненасыщенные жирные кислоты.

Полиненасыщенные жирные кислоты входят в состав клеточных мембран, миелиновых оболочек нервных волокон, участвуют в образовании простагландинов, стабилизируют стенки кровеносных сосудов, образуют с холестерином соединения, которые легко выводятся из организма. Потребность в полиненасыщенных жирных кислотах составляет 10 г в сутки (30 – 35 г растительного масла). Недостаток полиненасыщенных жирных кислот вызывает нарушения структуры и функции клеточных мембран, обмена холестерина и выработки простагландинов. Это способствует развитию атеросклероза, гипертонической болезни, преждевременному старению организма, сексуальным нарушениям у мужчин.

Пищевая ценность жиров связана, помимо энергетической, с содержанием полиненасыщенных жирных кислот, фосфолипидов, витамина F и жирорастворимых витаминов. **В животных жирах преобладают насыщенные жирные кислоты, в растительных – полиненасыщенные**. Исключением является кокосовое масло, в котором мало ненасыщенных жирных кислот и много насыщенных.

Сокращение количества потребляемых жиров с разумной заменой насыщенных жиров полиненасыщенными рекомендуется как возможное средство предупреждения атеросклероза и снижения опасности возникновения инфаркта миокарда и инсульта.

Холестерин – важный компонент клеточных мембран и цитоплазмы, участвует в создании осмотического давления клетки, в обмене желчных кислот, в синтезе гормонов коры надпочечника и половых желез. В обмене холестерина участвуют витамины (С, пиридоксин, цианкоболамин, фолиевая кислота), полиненасыщенные жирные кислоты. Предельно допустимым считается содержание холестерина 220 мг/дл крови. Холестерин переносится в организме кровью в составе белково-жировых комплексов-липопротеинов. Различают липопротеины низкой плотности (ЛПНП), очень низкой плотности (ЛПОНП) и высокой плотности (ЛПВП). Первые два типа переносят холестерин от пищеварительной системы и могут откладывать его на стенках кровеносных сосудов, приводя к развитию атеросклероза, сужению сосудов, возникновению инфарктов миокарда, если это происходит в коронарных сосудах. ЛПНП и ЛПОНП являются важнейшим фактором риска развития сердечно-сосудистых заболеваний. ЛПВП, наоборот, выводят холестерин из тканей и кровеносных сосудов.

Растения бедны холестерином (кроме масла семян и пыльцы), у позвоночных животных его содержание велико в нервной ткани, надпочечниках, эритроцитах и плазме крови. Холестерин находится в жирах, печени, яйцах, молочном жире и т.д.

Углеводы широко используются в питании человека, они обеспечивают 50 – 55% калорийности пищевого рациона, в нашей стране эта цифра достигает 70%. Это связано с экономическим развитием страны и традициями народа. Наиболее высокое содержание углеводов в растительных продуктах. Основными источниками углеводов являются растительные продукты, в которых преобладает крахмал. Из растений, широко потребляемых в нашей стране, наиболее богат углеводами (крахмалом) картофель.

Углеводы хорошо усваиваются из различных продуктах в пределах 85 – 98% от общего количества, содержащихся в них. Избыток углеводов, особенно рафинированных (сахар и кондитерские изделия), широко распространен во всем мире, особенно в нашей стране. *Потребление сахара более 6 кг в год на одного человека токсично.* **Сахар – это белый яд! Он не менее вреден, чем алкоголь и табак.** Сахар ускоряет развитие диабета у предрасположенных к нему людей, увеличивает вероятность ожирения, способствует развитию диабета, преждевременному (раннему) развитию атеросклероза, увеличивает вероятность и степень

кариеса зубов. Избыток сахара не только превращается в жир, но и усиливает превращение в жир других пищевых продуктов (белка, крахмала, пищевых жиров).

Необходимыми компонентами пищи являются не только собственно питательные вещества, **но и балластные вещества (пищевые волокна)** – клетчатка, пектины, гемицеллюлоза, лигнин, кутин, воск. Клетчатка (целлюлоза) – представляет собой сложный углевод (полисахарид), являющийся главной составной частью клеточных стенок растительных клеток. Пектины (от *греч.* pektos – свернувшийся, замерзший) тоже полисахариды, которые содержатся во всех наземных растениях, особенно много их в плодах, а также в некоторых водорослях. Балластные вещества не перевариваются в кишечнике человека. Они связывают воду, набухают (так, например, 100 г отрубей связывает 400 – 500,0 мл воды), стимулируют пищеварение, способствуют выведению из организма многих токсических веществ. Потребность в пищевых волокнах взрослого человека, который не занят тяжелым физическим трудом, составляет 25 г/сут.

В пище в малых количествах присутствуют также ***витамины,*** являющиеся сложными органическими соединениями. Витамины необходимы для нормального течения обменных процессов, они участвуют во всех биохимических реакциях, влияют на рост и развитие тела человека. Отсутствие или недостаток витаминов в пище ведет к тяжелым заболеваниям – авитаминозам.

В 1880 г. русский врач **Н.И. Лунин** предположил, что «в молоке, помимо казеина, жира, молочного сахара и солей, содержатся еще другие вещества, незаменимые для питания».

Все витамины подразделяются на жирорастворимые, водорастворимые и витаминоподобные вещества. Производные большинства водорастворимых витаминов (B_1, B_2, PP, B_3, B_6, H, B_{12}) входят в состав простетических групп многих ферментов, катализирующих реакции клеточного метаболизма. В таблице 23 приведены основные сведения о витаминах, их физиологической и биологической роли, потребностях, источниках, признаках недостаточности.

Минеральные вещества играют важную роль в нормальной жизнедеятельности организма и в сохранении здоровья (табл. 24).

Пищеварение. Механическая и химическая обработка пищи и превращение ее в усваиваемые организмом вещества называется **пищеварением.** Пища измельчается в полости рта, перемешивается в желудке и тонкой кишке с пищеварительными соками, ферменты которых расщепляют питательные вещества на более простые составляющие. Переваренные до аминокислот, моносахаридов и эмульгированных жиров питательные вещества всасываются и усваиваются организмом. Вода, минеральные вещества (соли),

Таблица 23

Биологическая роль, источник витаминов и потребности человека

Наименование	Функции	Основные источники	Суточная потребность человека	Признаки недостаточности
1	*2*	*3*	*4*	*5*
Жирорастворимые				
Ретинол (витамины А)	Входит в состав зрительного пурпура, обеспечивает акт ночного зрения, участвует в поддержании структуры эпителия, росте и формировании скелета, нормальной функции биологических мембран. Антиоксидантное и гипохолестеринемическое действие (снижение уровня холестерина в крови) – в сочетании с витаминами Е и С	Продукты животного происхождения: печень, печень трески и других рыб, молоко и молочные продукты, яйца	3000 мкг (1 МЕ = 0,3 мкг вит. А или ретинола). Кормящие женщины – в 1,5–2 раза больше; мужчины старше 50 лет – в 1,5–2 раза больше. Дети до 10 лет – 1250–1500	Куриная (ночная) слепота, конъюнктивиты, ксерофтальмия, кератомаляция, общие кожные высыпания (фолликулярный гиперкератоз), бледность и сухость кожи, ороговение волосяных фолликулов, гнойничковые поражения кожи, сухость волос, ломкость ногтей, повышенная утомляемость, снижение работоспособности
Каротины (провитамины А превращаются в витамины А в печени). 2 мкг бета-каротина эквивалентны 1 мкг ретинола		Морковь красная, шпинат, перец красный сладкий, лук зеленый, лук-порей, салат, зелень петрушки, рябина черноплодная, томаты, укроп; рыба и рыбные продукты: печень трески, сельдь жирная, шпроты, молоко, масло сливочное		

Кальциферолы (витамины Д), холекальциферол (витамины $Д_3$)	Активизирует всасывание кальция и фосфора в тонкой кишке, участвует в механизме минерализации костей; один из факторов, регулирующих обмен кальция и фосфора посредством превращения органического фосфора тканей в неорганический; стимулирует рост тела	Образуется в организме из 7-дегидрохолестерина при действии на кожу ультрафиолетовых лучей	Начиная с 3 лет – 100 МЕ, до 3 лет – 400 МЕ, беременные и кормящие женщины – 500 МЕ (1 МЕ = 0,025 мкг холекальциферола – витамина $Д_3$; 1 мкг витамина $Д_3$ соответствует 40 МЕ)	У детей развивается рахит. Повышенная раздражительность, беспокойство, общая слабость, потливость, запоздалое развитие зубов, наклонность к заболеваниям дыхательных путей, нарушение нормального процесса окостенения костей, особенно в точках роста, искривление ног; деформация грудной клетки, позвоночника и таза; задержка окостенения родничков. У взрослых – остеопороз и остеомаляция
Токоферолы (витамины Е)	Активное антиоксидантное действие, регуляция репродуктивной функции и сексуальности человека, функции яичка. Стабилизация биологических мембран; профилактика гемолиза эритроцитов; участие в процессах окислительного фосфорилирования, обмене нуклеиновых кислот и белка, нормализация функции мышечной и эндокринной систем; антиканцерогенное действие; замедление процессов старения, уменьшение вредных последствий стресса, курения и употребления алкоголя	Зародыши злаков и зеленые овощи, растительные масла: хлопковое, кукурузное, подсолнечное нерафинированное, соя, облепиха, горох, гречневая крупа, яйца, орехи	8–10 МЕ. Дети до 7 лет – 5–7 МЕ, старше – 8-10 МЕ. Кормящие женщины – 12–14 МЕ	Нарушения структуры и функции половых органов: у мужчин – сексуальные расстройства, уменьшение либидо и потенции, нарушение сперматогенеза, дегенеративные изменения извитых семенных канальцев, бесплодие; у женщин – нарушение либидо, бесплодие, наклонность к абортам. Мышечная гипотония, мышечная слабость, мышечная дистрофия, склеродермия

Продолжение табл. 23

1	2	3	4	5
Филохиноны (витамины К). У взрослого до 1,5 мг в сутки витамина K_2 синтезируется кишечной флорой	Участие в процессах свертывания крови, в продукции АТФ, анаболическое действие	Животные продукты и бактерии; цветная капуста, зеленый горошек, морковь, шпинат, томаты, мясо, листья каштана, листья крапивы	40–45 мкг, старше 50 лет – 65–80 мкг. При питании смешанной пищей полностью удовлетворяется. Новорожденные и грудные дети – 5–10 мкг, старше – 15–30 мкг	Снижение уровня протромбина у новорожденных; кровотечения изо рта, носа, мочевых путей, пупка, желудочно-кишечные, кровавая рвота; множественные кровоизлияния. У взрослых: различные кровотечения, кровоизлияния
Витамин F (группа полиненасыщенных жирных кислот: линолевая, линоленовая, арахидоновая). Не синтезируется в организме	Участие в качестве структурных элементов в построении биологических мембран, синтезе простагландинов. Нормализация структуры и проницаемости кровеносных сосудов образование с холестерином соединений, легко выводящихся из организма. Антисклеротическое действие, нормализация функции печени	Растительные масла: кукурузное, оливковое, подсолнечное, хлопковое	2 – 6 г	Атеросклероз, тромбоз коронарных сосудов. Снижение интенсивности роста, сопротивляемости организма, угнетение репродуктивной функции, нарушение сократительной функции миокарда, поражения кожи. Нарушения функции половых органов, сексуальности
Водорастворимые				
Аскорбиновая кислота (витамин С)	Активное антиоксидантное действие. Участие в окислительно-восстановительных процессах, регуляция наиболее оптимального течения тканевого обмена; предохранение гемоглобина эритроцитов от окисления; стимуляция синтеза тропоколлагена фибробластами и образование коллагеновых	Фрукты, овощи: шиповник сухой, черная смородина, цитрусовые, брусника, клюква, черноплодная рябина, яблоки, персики, черешня, земляника,	60 – 10 мг, беременные и кормящие – в 2 – 3 раза больше. Американские специалисты по питанию рекомендуют до 1 г	Цинга, цианоз губ, носа, ушей, ногтей; кровоточивость, множественные кровоизлияния; разрыхленность и синюшность десен, набухание межзубных сосочков; бледность и сухость кожи;

	структур; участие в восстановительных процессах (регенерация); стабилизация стенок капилляров; создание запасов гликогена в печени и повышение ее антитоксической функции; участие в синтезе стероидных гормонов коры надпочечников и в обмене тироксина; поддержание нормальной структуры и функции клеточных мембран; повышение защитных механизмов и сопротивляемости организма; защитное действие в отношении токсических веществ (анилин, свинец, нитрозамины, сероуглерод и др.); антиканцерогенное действие, замедление процессов старения; уменьшение вредных последствий стресса, курения и употребления алкоголя	капуста белокочанная, малина, крыжовник, щавель, шпинат, салат, зелень петрушки, картофель, свекла		гипотермия; ороговение волосяных фолликулов; боли в подошвах
Биофлавоноиды (витамин Р). Наиболее распространены катехины (из чайного листа), гесперидин (из цитрусовых), рутин (из гречихи)	Стабилизация капиллярной стенки и снижение проницаемости сосудистой стенки; активизация окислительных процессов в клетке; антигистаминное действие; усиление восстановления дегидроаскорбиновой кислоты в аскорбиновую. Усиление накпления аскорбиновой кислоты в тканях и ее экономное расходование. Имеется синергизм и параллелизм в биологическом действии витаминов С и Р	Содержатся в растительных продуктах: шиповник сухой; черная смородина; цитрусовые; черноплодная рябина; вишня; груша; айва, гранат; черешня темная; щавель; крыжовник	30 – 50 мг	Общая слабость, склонность к геморрагиям, ломкость капилляров и повышение их проницаемости

Продолжение табл. 23

1	2	3	4	5
Витамины группы В				
Тиамин (витамин B_1)	Участие в обмене: белковом, азотистом, жировом, углеводном, усиление превращения углеводов в жир; оптимальное использование белков, жиров и углеводов в организме; повышение функции желудка; нормализация работы сердца, нервной системы (особенно периферической)	Цельные зерновые продукты, из которых не удалены зародыши, оболочки и периферические части; гречневая крупа, пшено, овсяные хлопья; горох лущеный; рис; макаронные изделия, манная крупа; дрожжи; хлеб из цельного зерна; молоко и молочные продукты; мясо; печень, почки, яйцо; горошек зеленый	1,5 мг Чем выше уровень потребления углеводов, тем выше потребность	Болезнь бери-бери. Быстрая утомляемость (психическая и физическая), потеря аппетита, запор, мышечная слабость
Рибофлавин (витамин B_2)	Участие в процессах тканевого дыхания, является составной частью коферментов дыхательных ферментов; в окислительно-восстановительных процессах; в процессах роста, в обмене белков, углеводов и жиров; расщепление углеводов; нормализация функции органа зрения; усиление темновой адаптации; улучшение ночного и цветового зрения	Большинство продуктов. Дрожжи; горох, гречневая крупа, макаронные изделия; хлеб; молоко и молочные продукты; сыры; мясо; печень; почки; яйцо; бобовые	1,5 – 3,0 мг (0,07 мг на 1000 ккал). Чем выше уровень потребления углеводов и жиров, тем выше потребность	Сухость и синюшность губ, сухой язык, светобоязнь, конъюнктивит
Никотиновая кислота (ниацин,	Участие в реакциях клеточного дыхания и промежуточного обмена. Влияние на	Широко распространен в растительных и животных	17–20 мг, новорожденные и грудные дети – 56 мг, дети – 10–15 мг.	Пеллагра (диарея, дерматит), неврастения (раздражительность, бессоница, или подав-

витамин РР)	функцию пищеварительной системы – нормализация двигательной и секреторной функции желудка, функции печени и (экскреторной) поджелудочной железы. Участие в белковом обмене; улучшение использования растительных белков	продуктах. Мясо и мясные продукты; печень; почки; рыба; молоко; сухофрукты; овощи; горошек, соя, чечевица; хлеб; крупы; рисовые отруби; пшеничные отруби. Высокое содержание легкоусвояемой никотиновой кислоты в кофе	В организме человека возможен эндогенный синтез из триптофана, получаемого с пищей (1 мг витамина РР из 60 мг триптофана). 60 г белка содержат 600 мг триптофана (10 ниациновых эквивалентов). В кукурузе витамин РР находится в связанной форме и не освобождается в процессе пищеварения. Очень богаты триптофаном молоко; бобовые; мясо и мясные продукты; яйца; рыба	ленность и заторможенность); поносы; сухость и бледность кожных покровов; сухой (или отечный) обложенный язык с трещинами
Пантотеновая кислота (витамин B_5)	Участие в синтезе белков, обмене липидов; регуляция функции нервной системы и нервной трофики; функции надпочечников и половых желез; гипохолестеринемическое действие	Печень говяжья; дрожжи; яйца; рыба; овощи; фрукты; мясо; хлеб ржаной; молоко	5 – 10 мг	Наблюдаются редко. Замедление роста, похудание; повреждения кожи (дерматит): дегенеративные заболевания нервной системы; нарушения со стороны желудочно-кишечного тракта (потеря аппетита, гастроэнтероколиты, поносы, воспаления языка); снижение сопротивляемости организма в связи с нарушением синтеза антител; анемия, нарушение синтеза гемоглобина, жжение в стопах, зрительные нарушения; нарушения умственной деятельности; психическая депрессия; апатия; слабость мышц-разгибателей, сексуальные расстройства

Продолжение табл. 23

1	2	3	4	5
Пиродоксин (витамин B_6)	Участие в обмене белков и аминокислот (особенно триптофана и глутаминовой кислоты), регуляция трофической иннервации, липидного обмена, катализ превращения линолевой кислоты в высокоактивную арахидоновую; липотропное действие (тем самым антисклеротическое); участие в кроветворении; стимуляция кислотообразования желудочными железами	Печень; мясо, рыба; фрукты и овощи; молоко и молочные продукты; хлеб; установлен синтез кишечными бактериями у человека	1,5 – 3,0 мг У беременных, кормящих женщин, пожилых и стариков возрастает. Резко возрастает при алкоголизме. Новорожденные и грудные дети – 0,3–0,6 мг, дети – 1–1,5 мг	При сбалансированном питании недостаточность не возникает. В раннем детском возрасте – задержка роста, нарушение функции желудочно-кишечного тракта, повышенная возбудимость, иногда эпилептиморфные судороги, анемия. У взрослых – потеря аппетита, тошнота, глоссит, жировая инфильтрация печени. У беременных – бессонница, раздражительность, депрессия, тошнота, рвота, стоматит, дерматит (лица, шеи, волосистой части головы)
Биотин (витамин Н)	Регуляция нервной трофики; ключевая роль в жировом обмене (образовании жирных кислот), участие в углеводном обмене, обмене аминокислот, гипохолестеринемическое действие	Пивные дрожжи; почки; яйцо; яичный желток; капуста белокочанная; другие овощи; мясо; рыба; пшеничная мука; кукуруза, овсяная крупа, горох; сыр; рис полированный	30–100 мкг, новорожденные и грудные дети – 5–15 мкг	Дерматит, тошнота, отсутствие аппетита; гипотония; психомоторная заторможенность; глоссит; кератоконъюнктивит; метаболический ацидоз; анемия; гиперхолестеринемия. Авидин сырого яичного белка связывает биотин, образуя нерасщепляемое соединение

Фолацин (фолиевая кислота) (витамин B_C)	Участие в кроветворении (формировании нормальных эритроцитов), в синтезе нуклеиновых кислот, аминокислот (метионина), холина, в синтезе белка; клеточном делении; обеспечение нормального развития и функции мозга; нормальных сексуальных функций; антисклеротическое действие, снижение уровня холестерина в крови. Действие фолиевой кислоты зависит от наличия в организме витамина B_{12}	Дрожжи; печень; почки; мясо; яйца; зелень петрушки; шпинат; молоко	150 – 200 мкг; беременные и кормящие женщины – 300 мкг; новорожденные и грудные дети 20–35 мкг, дети – 50–150 мкг	Макроцитарная мегалобластическая анемия; повышение температуры, запоры или поносы; глоссит (сухой ярко-красный язык); пониженная кислотность желудочного сока, бледность слизистых оболочек; астения; нейропсихические нарушения; различные неврологические симптомы; задержка роста и полового созревания у детей, у взрослых – ослабление потенции и либидо
Цианкобаламин (витамин B_{12})	Участие в кроветворении; в синтезе миелина в нервной системе, некоторых аминокислот, пуриновых и пиримидиновых производных, нуклеиновых кислот и белка; липидном обмене; антианемическое и липотропное действие. Может усваиваться только при наличии внутреннего фактора, вырабатываемого железами желудка	Печень; почки; сельдь, скумбрия, сардины; мясо; куры, яйца	2 мкг, беременные и кормящие женщины – 2,2–2,6 мкг, новорожденные и грудные дети – 0,2–0,5 мкг, дети – 0,7–2,0 мкг	Изменения во всех органах и тканях. Астения; потеря массы тела; отсутствие аппетита; поносы; бледность слизистых; глоссит (сухой ярко-красный язык); пониженная кислотность желудочного сока; гиперхромная мегалобластическая анемия; полиневриты, расстройство чувствительности; субфебрильная температура. У детей, кроме того, замедление роста

Окончание табл. 23

1	2	3	4	5
Витаминоподобные вещества				
Липоевая кислота (витамин N)	Участие в окислительных реакциях в клетке, в обмене белков, жиров и углеводов; ростовой фактор; антиокислительное действие по отношению к аскорбиновой кислоте и токоферолам; защитное действие в отношении ряда токсических веществ, особенно солей тяжелых металлов; липотропное действие; участие в синтезе простагландинов	Большинство пищевых продуктов: мясо; молоко; капуста; рис	5 – 10 мкг	Повышение уровня пировиноградной кислоты в крови и тканях, ацидоз, неврологические нарушения
Пангамовая кислота (витамин B_{15})	Липотропное действие; участие в биосинтезе нуклеиновых кислот, фосфолипидов, улучшение тканевого дыхания, стимуляция окислительных процессов	Семена растений, рисовые отруби, пивные дрожжи, печень	2 мг	
Холин	Липотропное действие; источник лабильных метильных групп; структурный компонент фосфолипидов и ацетилхолина; участие в процессах переметилирования; влияние на белковый и липидный обмен; обезвреживание некоторых токсических веществ (селен); участие в процессах кроветворения. Липотропное действие холина повышается под влиянием полиненасыщенных жирных кислот, снижается под влиянием витаминов B_1 и PP	Печень; почки; яйца ; овсяная крупа; рис ; мясо, куры; творог, сливки; молоко; хлеб	Обычный рацион обеспечивает 1,5 – 4,0 г. Достаточное обеспечение пищи белком, витамином B_{12} и фолиевой кислотой снижает потребность в холине	Замедление процессов синтеза фосфолипидов в печени, жировая инфильтрация и цирроз печени; в детском возрасте нарушение функции почек, увеличение содержания остаточного азота в крови

Инозит	Выраженное липотропное, гипохолестеринемическое, седативное действие; стимуляция двигательной функции пищеварительного тракта. Витамин Е усиливает липотромное действие инозита	Широко распространен во всех растительных и животных продуктах, кроме печени и дрожжей. Отруби; зародыши пшеницы; апельсины; дыня; зеленый горошек; другие фрукты и овощи; сердце; мозг: мясо; яйца; рыба; цельное зерно: кукуруза, рис, пшеница, ячмень, рожь, а также гречиха; хлеб из цельного зерна; чечевица; белая фасоль; фисташки	1,0 – 1,5 г	
Карнитин	Участие в окислении и синтезе высших жирных кислот	Мясо и мясопродукты	При смешанном питании потребность полностью удовлетворяется	
S-метилметионин (витамин U)	Противоязвенное, противогистаминное и противоатеросклеротические действие, липотропное действие; донатор лабильных метильных групп	Капуста белокочанная; свекла; кольраби; зелень петрушки. Длительная тепловая обработка полностью разрушает витамин U		

Таблица 24

Физиологическая роль, суточная потребность организма и источники поступления основных минеральных веществ

Элементы	Физиологическая роль и суточная потребность	Источники
1	*2*	*3*
Натрий	Содержится преимущественно во внеклеточной жидкости и плазме крови. Играет роль в процессах возбуждения, создании величины осмотического давления жидкостей внутренней среды, распределении и выведении воды из организма; участвует в функции бикарбонатной буферной системы. Суточная потребность 2 – 3 г, а в виде NaCl – 2 – 4 г.	Поваренная соль, сыры, рыба и рыбные консервы, хлеб, грибы, мясо, молоко, творог, яйца
Калий	Содержится преимущественно внутри клеток, а также в жидкостях внутренней среды. Играет важную роль в процессах реполяризации после возбуждения в нервных волокнах, сокращении мышц, в том числе миокарда. Суточная потребность 2 – 3 г.	Овощи (картофель), горох, чечевица, соя, мясо, сухофрукты (абрикосы, изюм), орехи, мясо, молоко, творог, рыба, хлеб
Кальций	Структурный компонент тканей зубов и костей (до 99% общего количества кальция в организме). Участвует в регуляции функций и метаболизма клеток, процессов возбуждения клеток, синаптической передаче, свертывании крови, сокращении мышц. Суточная потребность 0,8 – 1,2 г.	Молоко и молочные продукты, сыры, рыба, щи, зеленые овощи, шпроты, сардины, чеснок, кресс-салат, яйца
Хлор	Содержится во внеклеточной и внутриклеточной жидкостях. Участвует в процессах возбуждения и торможения, в проведении нервных импульсов, в синаптической передаче, образовании соляной кислоты желудочного сока. Суточная потребность 2 – 4 г.	Поваренная соль, растительная и животная пища, жидкости, потребляемые при питье
Фосфор	Содержание в клетках в 40 раз выше, чем во внеклеточной среде. До 80% содержится в костях и зубах. В составе фосфолипидов содержится в клеточных мембранах, липопротеинах. Необходимый элемент макроэргических соединений (АТР) и их производных, циклических нуклеотидов, коферментов, играющих важнейшую роль в метаболизме и регуляции физиологических функций. Суточная потребность 800–1200 мг.	Молоко, свежая рыба, сыры, соя, мясо, яйца, орехи, горох, злаки, морепродукты
Железо	Около 66% содержится в гемоглобине крови. Содержится в скелетных мышцах, печени, селезенке, костном мозге, в составе ферментов. Основная функция – связывание кислорода. Суточная потребность 10 – 15 мг.	Икра паюсная, кетовая, мясо, печень, свежая рыба, яйца, сухофрукты, орехи, крупа гречневая, горох, пшено

Окончание табл. 24

1	2	3
Йод	Входит в состав гормонов щитовидной железы. Суточная потребность 1 – 3 нмоль	Морепродукты, рыбий жир, йодированная пищевая соль
Магний	Содержится в костной ткани, скелетных мышцах и нервной системе. Входит в состав многих ферментов и коферментов. Необходим для функции клеточных мембран, сокращения миокарда и гладких мышц. Суточная потребность 250 – 350 мг.	Какао, шоколад, соя, миндаль, овес, кукуруза, горох, хлеб из цельного зерна, гречневая крупа, мясо, молоко, творог
Медь	Содержится в печени, селезенке, играет роль в процессах всасывания железа, синтеза гемоглобина, входит в состав ряда ферментов и пигментов. Суточная потребность 2 – 5 мг.	Яйца, печень, почки, рыба, шпинат, виноград, сухие овощи
Фтор	Содержится в тканях зуба, необходим для их сохранения. Входит в состав некоторых ферментов. Суточная потребность около 1,5 мг. При передозировке токсичен	Пищевые продукты, фторированные зубные пасты и NaCl
Сера	Входит в состав аминокислот, белков (инсулин) и витаминов (B_1), участвует в обезвреживании токсинов в печени. Суточная потребность 1 г.	Мясо, печень, рыба, яйца
Цинк	Важный компонент ряда мужских половых гормонов. Необходим для процессов роста. Суточная потребность 15–20 м г.	Мясо (особенно говядина, индейка), бобы, крабы, яичный желток, цельное зерно пшеницы, отруби, семечки тыквы и подсолнечника, устрицы
Кобальт	Входит в состав витамина B_{12}, необходим для нормального эритропоэза. Содержится в печени, костной ткани. Суточная потребность предположительно 100 – 200 мкг.	Печень
Марганец	Входит в состав некоторых ферментных систем, способствует нормальному функционированию половой системы и кровеносных сосудов. Суточная потребность 5–10 мг.	Орехи, пряности (имбирь, корица, лавровые листья, тимьян), чай, ячмень, рожь, гречиха, пшеница
Селен	Способствует нормальному функционированию мужской половой системы. Мощный антиоксидант. Стабилизирует нуклеиновые кислоты, стимулирует функцию органов иммунной системы, увеличивает выработку антител, повышает сопротивляемость организма, оказывает противоопухолевое действие. Суточная потребность 70 мкг.	Каменная и морская соль, цельное неочищенное зерно, отруби, чеснок, кукуруза, дрожжи, грибы, морепродукты, почки, печень, сердце, яйца

витамины усваиваются в их натуральном виде. Пищеварение осуществляется в пищеварительной трубке при участии ферментов, выделяемых пищеварительными железами. Пищеварение в желудке и тонкой кишке называется полостным пищеварением. Переваривание пищи происходит также непосредственно на поверхности микроворсинок эпителиальных клеток тонкой кишки. Такое пищеварение называют *контактным,* или *мембранным, пищеварением.* Дело в том, что на поверхности микроворсинок и клеточной мембраны эпителиоцитов имеется наиболее высокая концентрация пищеварительных ферментов. Мембранное пищеварение является как бы заключительной фазой переваривания пищи, после чего расщепленные белки и углеводы, эмульгированные жиры всасываются в кровеносные и лимфатические капилляры.

Регуляция пищеварения осуществляется тремя путями: *рефлекторная регуляция* с участием центральной нервной системы; *гуморальная регуляция* с участием биологически активных пептидов, синтезирующихся энтероэндокринными клетками желудочно-кишечного тракта и переносящихся кровью к железам и мышцам пищеварительной системы; *паракринная регуляция* – биологически активные вещества, вырабатываемые клетками желудочно-кишечного тракта, диффундируют в тканевую жидкость и влияют на рядом лежащие структуры.

Расщепление (переваривание) белков, жиров, углеводов происходит с помощью *пищеварительных ферментов (соков).* Эти ферменты содержатся в слюне, желудочном соке, кишечном соке, в желчи и панкреатическом соке, которые являются, соответственно, продуктами секреции слюнных, желудочных, тонкокишечных и толстокишечных желез, а также печени и поджелудочной железы. В течение суток в пищеварительную систему поступает примерно 1,5 л слюны, 2,5 л желудочного сока, 2,5 л кишечного сока, 1,2 л желчи, 1 л сока поджелудочной железы.

Ферменты являются важнейшими составляющими секретов пищеварительных желез. Благодаря пищеварительным ферментам белки расщепляются до аминокислот, жиры – до глицерина и жирных кислот, углеводы – до моносахаридов. Пищеварительные ферменты представляют собой белки. Ферменты служат ускорителями (катализаторами) биологических реакций – расщепления пищевых веществ. Выделяют ферменты, расщепляющие белки – протеазы, расщепляющие жиры – липазы, расщепляющие углеводы – амилазы. Для расщепления необходимы определенные условия – температура тела и реакция среды (кислая или щелочная).

Еще в начале XX в. И.П. Павлов показал, что в каждом отделе пищеварительной системы вырабатываются различные ферменты, которые участвуют в расщеплении белков, жиров и углеводов.

Он изучил их взаимодействие и регуляцию выделения, совместную деятельность органов пищеварения и влияние одного отдела на другой.

Пищеварение в полости рта. Механическая и химическая обработка пищи начинается в полости рта. Здесь пища измельчается, увлажняется и смешивается со слюной, а также анализируются ее вкусовые качества. Очень важно тщательное пережевывание пищи.

В ответ на раздражения вкусовых, тактильных и температурных рецепторов, которые расположены в слизистой оболочке языка и стенок полости рта, крупные и мелкие железы выделяют слюну. В полости рта начинается переваривание углеводов, формируется пищевой комок. Средняя длительность пребывания пищи в полости рта составляет 15 – 20 с.

Слюна представляет собой мутноватую жидкость слабой щелочной реакции, которая содержит 98,5–99,5 % воды и 1,5–0,5 % сухого вещества, основную часть его составляет слизь (муцин). Чем больше в слюне слизи, тем она более вязкая и густая. Слизь способствует склеиванию частиц пищи, формированию пищевого комка, а также облегчает его проглатывание – прохождение из полости рта через зев в глотку. Помимо муцина в слюне содержатся ферменты (амилаза, мальтаза), лизоцим и другие вещества. Под действием фермента амилазы в щелочной среде начинается расщепление углеводов до дисахаридов (мальтозы). Фермент мальтаза расщепляет мальтозу до моносахаридов (глюкозы).

Слюна растворяет молекулы вкусовых веществ, которые попадают во вкусовые почки в растворенном виде. Кроме того, благодаря содержанию лизоцима слюна дезинфицирует полость рта.

Выделение слюны происходит рефлекторно. При этом она выделяется не только при непосредственном воздействии пищи на нервные окончания в стенках полости рта (безусловно-рефлекторно), а также в ответ на обонятельные, зрительные, слуховые и другие воздействия (запах, цвет, разговор о еде) – условно-рефлекторно.

В начале XX в. **И.П. Павлов** обнаружил, что, как только пища попадает в рот собаки, начинает рефлекторно вырабатываться слюна. Когда собака просто видит пищу, то также автоматически начинается слюноотделение, но в этом случае рефлекс значительно менее постоянен и зависит от дополнительных факторов, таких как голод или переедание. Если сочетать пищу с звуковым или зрительным сигналом, то после нескольких повторений слюна начинает вырабатываться в ответ на сигнал даже без пищи. Павлов назвал это явление *условным рефлексом*. Таким образом, один только вид или запах пищи действует как сигнал для образования слюны.

В основе условного рефлекса лежит формирование новых или модификация существующих нервных связей, происходящих в индивидуальной жизни животных и человека под влиянием изменений внешней среды. Эти временные связи тормозятся при отмене подкрепления.

При воздействии пищи на расположенные в стенках полости рта механические, химические, температурные рецепторы нервные импульсы от них по нервным волокнам поступают в слюноотделительные центры мозга. Из мозга к слюнным железам направляются ответные сигналы по симпатическим и парасимпатическим волокнам вегетативной нервной системы. В симпатических эффекторных нервных окончаниях высвобождается норадреналин, под влиянием которого секреторные клетки слюнных желез выделяют небольшое количество густой слюны. В парасимпатических нервных окончаниях высвобождается ацетилхолин, благодаря которому слюнные железы выделяют большое количество жидкой слюны.

Один из важнейших физиологических процессов – *жевание* осуществляет механическое измельчение пищи, ее смешивание со слюной, а также рефлекторное воздействие на секреторную и двигательную функции пищеварительной системы. Акт жевания осуществляется благодаря координированной деятельности челюстей, зубов, жевательных и мимических мышц, некоторых мышц шеи, языкв, мягкого нёба. Жевание регулируется рефлекторно с участием коры полушарий большого мозга.

Глотание пережеванной и смоченной слюной пищи – это сложный рефлекторный акт. Образованный в полости рта пищевой комок движениями языка, губ и щек попадает на корень языка. В слизистой оболочке языка и мягкого нёба имеется большое количество чувствительных нервных окончаний. Их раздражение пищей передается в продолговатый мозг к нейронам центра глотания (двойное ядро языкоглоточного и блуждающего нервов). Из этого ядра нервные импульсы по двигательным (выносящим) нервным волокнам поступают к мышцам мягкого нёба (стенок зева) и глотки и вызывают акт глотания. В этот момент вход в носовую полость закрывается мягким нёбом, надгортанник закрывает вход в гортань, задерживается дыхание. Если человек во время еды разговаривает, то вход из глотки в гортань не закрывается, и пища может попасть в просвет гортани в дыхательные пути. Вот почему во время еды нельзя разговаривать.

Из ротовой полости пищевой комок движением корня языка через зев попадает вначале в ротовую часть глотки. В это время продольные мышцы глотки поднимают глотку, как бы натягивают ее на пищевой комок. Одновременно круговые мышцы (констрикторы глотки), сокращаясь, проталкивают пищу из глотки

в пищевод. Сокращения круговых и продольных мышц пищевода продвигают пищу в желудок. Весь путь от ротовой полости до желудка твердая пища проходит за 6 – 8 с, а жидкая – за 2 – 3 с.

Пищеварение в желудке. Пища, поступившая из пищевода в желудок, находится в нем до 4–6 ч. В желудке пища перемешивается с желудочным соком и под его действием переваривается. *Желудочный сок*, вырабатываемый железами желудка, представляет собой бесцветную жидкость, имеющую кислую реакцию благодаря присутствию соляной кислоты (HCl). Содержание соляной кислоты в желудочном соке составляет примерно 0,5 %, кислотность (pH) его варьирует от 0,9 до 1,5. Желудочный сок содержит пищеварительные ферменты – пепсин, гастриксин, липазу. Под влиянием соляной кислоты пепсиноген превращается в активный пепсин. Соляная кислота образуется уже в полости желудка из выделяемых клетками желез ионов H^+ и Cl^-. В желудочном соке много слизи – муцина. Благодаря наличию соляной кислоты желудочный сок обладает высокими бактерицидными (противомикробными) свойствами. Поскольку железы желудка выделяют в течение суток 1,5 – 2,5 л желудочного сока, то пища в желудке смешивается с соком и превращается в жидкую кашицу – химус.

Ферменты пепсин и гастриксин переваривают (расщепляют) белки до крупных частиц – полипептидов, еще не способных всосаться в капилляры желудка. Пепсин также створаживает казеин молока, который в желудке подвергается гидролизу. Эмульгированные жиры молока расщепляет липаза. Слизь (муцин) предохраняет слизистую оболочку желудка от самопереваривания. При попадании в желудок алкоголя (спирта) действие слизи ослабляется, и тогда создаются благоприятные условия для образования язв слизистой оболочки, для возникновения воспалительных явлений – гастрита.

Цефалическая фаза. Выделение желудочного сока происходит не только во время еды, но при ощущении запаха пищи, ее виде, даже при разговоре о еде. В этих случаях желудочный сок выделяется в результате условно-рефлекторной деятельности организма (цефалическая фаза). Секрецию вызывает гормон гастрин, который синтезируют G-клетки желудочных желез.

Желудочная фаза. Выделение желудочного сока начинается уже через 5–10 мин. после начала еды. Стимулами являются растяжение желудка и химическое влияние компонентов пищи. Секреция желудочных желез продолжается все время, пока пища находится в желудке. Количество, состав желудочного сока и скорость его выделения зависят от количества, качества и консистенции пищи.

Белковая пища является наиболее эффективным возбудителем желудочной секреции, максимум достигается во время второго часа. Самым слабым возбудителем желудочной секреции является углеводная пища (в том числе хлеб). Жиры вначале тормозят, а затем возбуждают желудочную секрецию. Переваривающая активность желудочного сока наиболее высокая в ответ на поступление белковой пищи, она ниже – при жировой и самая низкая – при углеводной. Стресс и сильные эмоции усиливают желудочную секрецию; страх и депрессии угнетают ее. Основным стимуляторами выделения желудочного сока является гормон, выделяемый G-клетками пилорических желез и всосавшиеся в кровь продукты переваривания пищи.

Кишечная фаза. Растяжение тонкой кишки, продукты переваривания белков и гормоны, продуцируемые эндокринными клетками слизистой оболочки тонкой кишки (в первую очередь энтероокситин), у живого человека обусловливают моторику желудка, поддерживает тонус, почти стабильное давление в просвете желудка и осуществляет перемешивание и опорожнение.

Выделяют два вида мышечных сокращений стенок желудка: перистолу и перистальтику. *Перистолой* называют способность желудка плотно охватывать находящиеся в нем пищевые массы. Этому способствует тоническое сокращение мускулатуры в стенках желудка. При перистоле слизистая оболочка желудка плотно соприкасается с пищей. Выделяемый желудочный сок сразу же смачивает прилежащую к его стенкам пищу. *Перистальтика* – это ритмичные, чередующиеся волнообразные сокращения мускулатуры желудка.

Перемешивание в желудке происходит благодаря перистальтике, которая начинается в верхней части, в области кардии, откуда распространяется со скоростью 10 – 40 см/с по направлению к привратнику, интервал между сокращениями около 20 с. Химус удаляется отдельными порциями из желудка. Благодаря сокращению мышц дистальной части желудка (антральный отдел) последняя как бы отделяется от остального желудка, а канал пилоруса укорачивается.

После приема смешанной пищи вначале эвакуация происходит быстро, а затем постепенно замедляется. Эвакуация пищи из желудка в двенадцатиперстную кишку происходит отдельными порциями и обусловлена, главным образом, сокращениями мышечной оболочки желудка, а пилорический жом препятствует ее обратному забрасыванию в желудок. Пища находится в желудке различное время. Скорость эвакуации связана с количеством, составом и степенью измельчения пищи в ротовой полости. Так, плохо пережеванная пища дольше задерживается в желудке, чем кашицеобразная или жидкая. Эвакуация содержимого желудка

начинается, когда содержимое желудка становится жидким (или полужидким). Быстрее всего удаляются из желудка углеводы (через 1,5 – 2 часа), медленнее белки, дольше всего задерживаются в желудке жиры (четыре и более часов). Жидкая и хорошо переработанная пища эвакуируется быстрее, чем плотная и плохо пережеванная.

Если пилорический сфинктер расслаблен и отверстие в двенадцатиперстную кишку открыто, то пища поступает из желудка в двенадцатиперстную кишку. Если отверстие закрыто, то пищевая кашица снова отбрасывается из привратника в глубь желудка и продолжает перевариваться. После поступления порции пищи в двенадцатиперстную кишку ее слизистая оболочка раздражается кислым содержимым и механическим воздействием пищи. Пилорический сфинктер при этом рефлекторно закрывает отверстие, ведущее из желудка в кишку. После появления в двенадцатиперстной кишке щелочной реакции в связи с выделением в нее желчи и панкреатического сока в кишку из желудка поступает новая порция пищевой кашицы с ее кислой реакцией. Таким образом, пищевая кашица порциями из желудка выбрасывается в двенадцатиперстную кишку.

Моторика желудка регулируется гормонами желудочно-кишечного тракта (в первую очередь, мотилин, вырабатываемый эндокринными клетками слизистой оболочки верхних отделов тонкой кишки, и вещество Р), интрамуральными нервными сплетениями и блуждающими нервами. Растяжение стенок желудка вызывает раздражение рецепторов биполярных нейронов, расположенных в подслизистом сплетении, которое передается клеткам межмышечного сплетения. Блуждающие нервы усиливают тонус желудка, его перистальтику и регулируют опорожнение. При попадании в желудок недоброкачественной пищи, сильно раздражающих веществ происходит обратная перистальтика (антиперистальтика). При этом возникает рвота, которая является защитной рефлекторной реакцией организма. Сокращения мускулатуры возникают и у пустого желудка. Это «голодные сокращения», появляющиеся через каждые 60 – 80 мин. Считают, что такого рода сокращения желудка вызываются чувством голода.

Пищеварение в тонкой кишке. *Кишечное пищеварение* начинается уже в двенадцатиперстной кишке, которая играет особую роль в пищеварении. В просвет двенадцатиперстной кишки выделяются не только секреты ее собственных желез, но и желчь, а также панкреатический сок. *Секрет желез двенадцатиперстной кишки* содержит слизь, защищающую слизистую оболочку, а также ферменты, расщепляющие белок, и энтерокиназу, превращающую неактивный фермент поджелудочного сока трипсиноген в активный трипсин.

Панкреатический сок (секрет поджелудочной железы) бесцветный, имеет щелочную реакцию (pH 7,3–8,7). Он содержит различные ферменты, переваривающие белки, жиры, углеводы. Ферменты трипсин и химотрипсин расщепляют белки до аминокислот; липаза и липолитическая субстанция расщепляют жиры до глицерина и жирных кислот; амилаза, гликозидаза, галактозидаза и мальтаза расщепляют углеводы до моносахаридов; рибонуклеазы расщепляют РНК до мономеров. Ферменты, расщепляющие белки (пептидазы), секретируются в неактивной форме, их активация происходит под влиянием энтерокиназы, выделяемой клетками слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки.

Секреция сока поджелудочной железы происходит рефлекторно в ответ на сигналы, идущие от рецепторов слизистой оболочки полости рта, а также на раздражение слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки кислой пищевой кашицей, поступающей из желудка.

Секреция сока поджелудочной железы начинается условнорефлекторно уже при мыслях о пище, взгляде на нее, обстановке еды. Поступление пищи в ротовую полость, раздражение рецепторов органа вкуса и обоняния, поступление пищи в желудок и раздражение его рецепторов рефлекторно усиливают секрецию сока поджелудочной железы, которая достигает максимума при поступлении химуса в двенадцатиперстную кишку. Белковая и углеводная пища увеличивает секрецию сока поджелудочной железы в первые два часа с максимумом во время второго часа после еды, причем секреция длится от 4 – 5 часов (белковая пища) до 9 – 10 часов (хлеб); при приеме жирной пищи (включая молоко) секреция длится около пяти часов (максимум в течение третьего часа). Секрецию пищеварительных ферментов поджелудочной железы стимулируют также гормоны секретин и холецистокинин, выделяемые эндокринными клетками слизистой оболочки двенадцатиперстной и начального отдела тощей кишки в ответ на химические и механические раздражения пищей. В поджелудочную железу эти гормоны поступают с кровью из сосудов двенадцатиперстной кишки.

Желчь, образующаяся в печени в промежутке между приемами пищи, поступает в желчный пузырь в жидком виде, концентрируется там в 7 – 8 раз (вода всасывается слизистой оболочкой желчного пузыря). Поступающая в двенадцатиперстную кишку желчь выделяется из желчного пузыря. Желчь, имеющая золотисто-желтый цвет, содержит желчные кислоты, желчные пигменты, холестерин и другие вещества. В течение суток образуется 0,5 – 1,2 л желчи, ее pH = 7,8 – 8,6; содержание воды достигает 95 – 98%. В желчи имеются соли желчных кислот, билирубин, холестерин, жирные кислоты, лецитин, минеральные элементы.

Однако в связи с ритмом питания нет необходимости в постоянном поступлении желчи в двенадцатиперстную кишку. Этот процесс регулируется гуморальными и нервно-рефлекторными механизмами.

Желчь эмульгирует жиры до мельчайших капель и способствует их всасыванию, активирует пищеварительные ферменты, замедляет гнилостные процессы, усиливает перистальтику тонкой кишки.

Желчеобразование и поступление желчи в двенадцатиперстную кишку стимулируются присутствием пищи в желудке и двенадцатиперстной кишке, а также видом и запахом и регулируется нервным и гуморальным путями. Натощак желчь накапливается в желчном пузыре, во время приема пищи выделяется благодаря сокращению гладких мышц стенки желчного пузыря. Гормон холецистокинин, выделяемый клетками слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки в ответ на поступление в кишку химуса, содержащего жиры, стимулирует панкреатическую секрецию (ферменты), сокращения желчного пузыря. Блуждающий нерв (парасимпатическая нервная система) стимулирует сокращение желчного пузыря.

Во время пищеварения секреция желчи и ее выделение в просвет кишечника резко увеличивается; вне его сфинктер Одди закрыт, и желчь накапливается в желчном пузыре, где она концентрируется. Уже через 3 – 12 минут после начала еды рефлекторно усиливается секреция желчи. Особенно интенсивно выделяется желчь при поедании смешанной пищи, большое количество выделяется в ответ на потребление жира, молока, мяса, яичных желтков. Из желчного пузыря желчь выделяется в двенадцатиперстную кишку благодаря сокращению мышц желчного пузыря и расслаблению сфинктера общего желчного протока. Желчь нейтрализует кислую реакцию химуса, инактивирует пепсин, компоненты желчи эмульгируют жиры, содержащиеся в пищевых продуктах, тем самым облегчая действие ферментов, расщепляющих жиры, и стимулируют всасывание продуктов переработки жиров.

Из двенадцатиперстной кишки (благодаря ее перистальтике) пищевая кашица продвигается в тощую, а затем в подвздошную кишку. Выделяемый кишечными железами в ответ на механические и химические раздражения *кишечный сок* (до 2,5 л в сутки) расщепляет пептиды (белки) до аминокислот, сахара (поли- и дисахариды) – до глюкозы и фруктозы. В кишечном соке содержится более 22 пищеварительных ферментов, в том числе энтерокиназа (активатор трипсиногена поджелудочной железы), пептидаза, липаза, амилаза и фосфатаза, сахараза и др.

Пищеварение происходит как в просвете тонкой кишки (*полостное пищеварение*), так и на поверхности микроворсинок

щеточной каемки кишечного эпителия (*пристеночное, или мембранное, пищеварение*).

Благодаря движениям тонкой кишки кислый химус, поступающий из желудка, перемешивается с щелочными соками поджелудочной железы, печени и кишечных желез, причем кишечное содержимое постоянно контактирует со слизистой оболочкой тонкой кишки. В течение суток у человека выделяется до 2,5 л кишечного сока. Его многочисленные ферменты, расщепляющие белки, жиры, углеводы, происходят из разрушенных слущенных эпителиальных клеток слизистой оболочки кишечника. В результате непрерывного процесса регенерации клетки восстанавливаются.

В эпителиальном покрове тонкой кишки расположено больше всего столбчатых эпителиоцитов (90%). На их апикальной поверхности имеется каемка, образованная огромным количеством покрытых гликокаликсом параллельных микроворсинок (1500 – 3000 на поверхности каждой клетки) длиной до 2 мкм, шириной около 100 нм каждая, которые увеличивают в 30 – 40 раз всасывающую поверхность этих клеток. Однако роль микроворсинок не ограничивается всасыванием. В них обнаружено большое количество ферментов, участвующих в расщеплении (пристеночное пищеварение) пищевых продуктов. Это пептидазы, расщепляющие белки, поли-, олиго-, три- и дипептиды (трипептидаза, аминопептидаза, аминополипептидаза); ферменты, расщепляющие углеводы (амилаза, глюкозидаза, дисахараза, мальтаза, изомальтаза, лактаза). Гликокаликс состоит из сети мукополисахаридов, в ячейках которой располагаются адсорбированные ферменты поджелудочной железы, а у основания гликокаликса – ферменты, связанные с мембраной клетки. Первые расщепляют пищевые вещества до олигомеров, вторые – до мономеров. В мембрану встроены интегральные белки – переносчики, осуществляющие перенос веществ. Транспорт веществ осуществляется в двух направлениях: от поверхности, обращенной в просвет, к поверхности, обращенной к капиллярам (всасывание), и наоборот (экскреция).

Форма ворсинок постоянно меняется. Ритмично сокращаясь с частотой 6 – 8 раз в минуту, они округляются в связи с сокращением миоцитов, кровь из сосудов изгоняется. После этого ворсинки медленно увеличиваются до исходной величины, а капиллярная сеть заполняется кровью. Каждая ворсинка сокращается независимо от других. При усиленном всасывании движения ворсинок наиболее активны. При голодании они резко заторможены. Выпрямляясь, ворсинки вступают в более тесный контакт с химусом, облегчается проникновение продуктов расщепления белков, жиров, углеводов, воды, минеральных веществ

в энтероциты с исчерченной каемкой. Вещества проходят через гликокаликс, плазмалемму, цитозоль и выделяются из клетки через клеточную мембрану, покрывающую базальную и боковые (ниже клеточных контактов) части клетки. Мембранное (пристеночное) пищеварение, открытое отечественным ученым А.М. Уголевым (1967), осуществляется ферментами, адсорбированными гликокаликсом и погруженными в него, а также ферментами, связанными с мембраной эпителиоцитов.

Активному пищеварению и всасыванию способствует интенсивный кровоток в тонкой кишке, который во время еды составляет 400 мл/мин., а на высоте пищеварения – 750 – 800 мл/мин.

Переваривание и всасывание белков. Переваривание белков начинается в желудке. Пепсин гидролизует 10 – 15% белков пищи. Эндопептидазы (трипсин, химотрипсин) расщепляют белки до полипептидов; экзопептидазы отщепляют аминокислоты. Под влиянием эндо- и экзопептидаз панкреатического сока и ферментов щеточной каемки эритроцитов полипептиды и олигопептиды расщепляются до аминокислот, которые транспортируются через мембрану в цитозоль клеток эпителий. Часть олигопептидов подвергается внутримембранному перевариванию, расщепляясь до аминокислот, часть поступает в цитозоль и расщепляется пептидазами цитозоля. Около 50 – 60% расщепленных белков пищи всасываются слизистой оболочкой двенадцатиперстной кишки, около 30% – остальными участками тонкой кишки. У новорожденного ребенка многие неизмененные белки всасываются путем эндоцитоза. Между микроворсинками цитолемма инвагинируется, образуя удлиненные канальцы, куда поступают белки, затем от этих канальцев отшнуровываются микровезикулы. Некоторые из этих белков перерабатываются лизосомными ферментами, другие выделяются из клетки в неизмененном виде, например, иммуноглобулины.

Переваривание и всасывание жиров. Под влиянием панкреатических липаз эмульгированные жиры расщепляются до желчных кислот, холестерина, лизолецитина, глицерола и жирных кислот с длинными, средними и короткими цепями. Последние два вида соединений всасываются клетками в неизменном виде. Остальные образуют с желчными кислотами смешанные мицеллы (микрочастицы, в которых находятся в кишечнике жирные кислоты и моноглицериды), которые контактируют с цитолеммой энтероцита в промежутках между микроворсинками, после чего содержимое мицелл переносится через мембрану. В гладком эндоплазматическом ретикулуме энтероцитов происходит ресинтез жиров, которые в комплексе Гольджи, соединяясь с липопротеинами, образуют липопротеины очень низкой плотности и хиломикроны, выделяющиеся из клетки в расширенные

межклеточные пространства и поступающие через базальную мембрану в соединительную ткань, откуда они проникают в лимфатические капилляры ворсинок.

Переваривание и всасывание углеводов. Под влиянием α-амилазы слюнных желез, панкреатической амилазы, ферментов щеточной каемки, связанных с мембраной (амилаза, глюкозидаза, дисахаридазы, сахараза, мальтаза, изомальтаза, лактаза), полисахариды расщепляются в конечном итоге на глюкозу, галактозу и фруктозу. Около 60% углеводов пищи составляет растительный крахмал. Всасываются лишь моносахариды. В двенадцатиперстной кишке происходит очень быстрый гидролиз крахмала под действием панкреатической амилазы. Расщепление до моносахаридов осуществляют олигосахаразы, локализованные на поверхности микроворсинок щеточной каемки.

Различные участки тонкой кишки по-разному участвуют во всасывании: жиры всасываются преимущественно в верхней половине тонкой кишки, белки – в средней трети, вода – в подвздошной кишке. Окончательное переваривание пищи и всасывание продуктов происходит по мере продвижения пищевых масс в направлении от двенадцатиперстной кишки в подвздошную кишку и далее, в слепую кишку. Движение пищевых масс осуществляется благодаря сокращению циркулярного и продольного мышечных слоев и стенок тонкой кишки. Выделяют два вида движений тонкой кишки: перистальтические и маятникообразные. Перистальтика в виде сократительных волн возникает в начальных отделах тонкой кишки, затем эти волны пробегают до слепой кишки. При этом пищевые массы перемешиваются с кишечным соком (это ускоряет процесс переваривания) и продвигаются в сторону толстой кишки. При маятникообразных движениях мышечные слои тонкой кишки то сокращаются на коротком участке, то расслабляются. При этом пищевые массы передвигаются в просвете кишки то в одном, то в другом направлениях. В результате происходит интенсивное перемешивание пищевых масс.

Пищеварение в толстой кишке. Из тонкой кишки невсосавшиеся в ее кровеносные и лимфатические капилляры остатки пищи через подвздошно-слепокишечное отверстие поступают в толстую кишку. В толстой кишке формируются каловые массы, в ней происходит реабсорбция воды, электролитов и водорастворимых витаминов. Толстая кишка обильно заселена микрофлорой, которая сбраживает углеводы и осуществляет гнилостное разложение белков. Мышечная оболочка толстой кишки осуществляет непропульсивную перистальтику и ритмическую сегментацию, благодаря чему содержимое перемешивается два–три раза в день, от слепой кишки в анальном направлении распространяются

мощные волны сокращения, благодаря которым каловые массы перемещаются в сигмовидную кишку. Парасимпатические нервы усиливают, а симпатические тормозят моторику толстой кишки. Волнообразные сокращения сигмовидной ободочной кишки перемещают каловые массы в прямую кишку, растяжение которой вызывает нервные импульсы. Последние передаются по тазовым нервам в центр дефекации, расположенный в сером веществе крестцовых сегментов спинного мозга. По парасимпатическим волокнам импульсы направляются к внутреннему гладкомышечному сфинктеру заднего прохода. Поперечнополосатый наружный сфинктер расслабляется и сокращается произвольно. Центр дефекации у детей первых двух лет жизни не контролируется корой головного мозга.

ПОЛОСТЬ ЖИВОТА. БРЮШИНА И БРЮШИННАЯ ПОЛОСТЬ

Брюшная полость ограничена сверху диафрагмой, внизу продолжается в полость таза, выход из которой закрыт диафрагмой таза. Задняя стенка брюшной полости образована поясничным отделом позвоночника и мышцами (квадратные мышцы поясницы и подвздошно-поясничные мышцы), передняя и боковые – мышцами живота. Изнутри брюшная полость выстлана внутрибрюшной фасцией, к которой прилежат жировая ткань и брюшина. Пространство, ограниченное спереди брюшиной и внутрибрюшной фасцией, называется *забрюшинным*. В нем располагаются некоторые органы (почки, надпочечники, поджелудочная железа и другие) и жировая клетчатка, значительное количество которой находится на задней брюшной стенке возле расположенных там внутренних органов.

Серозная оболочка, которая выстилает брюшную полость, покрывает расположенные в ней внутренние органы и ограничивает полость брюшины – брюшинную полость, называется брюшиной.

В брюшине различают два листка: один – *париетальная брюшина* – выстилает стенки брюшной полости, другой – *висцеральная брюшина* – покрывает органы. Общая площадь брюшины у взрослого человека 1,6 – 1,75 м. Оба листка брюшины переходят непрерывно со стенок брюшной полости на органы и с органов на стенки брюшной полости, ограничивая брюшинную полость (рис. 95), которая представляет собой узкую щель. В ней находится небольшое количество серозной жидкости, которая пропотевает из кровеносных капилляров и смачивает брюшину, что облегчает движение органов и предотвращает их трение.

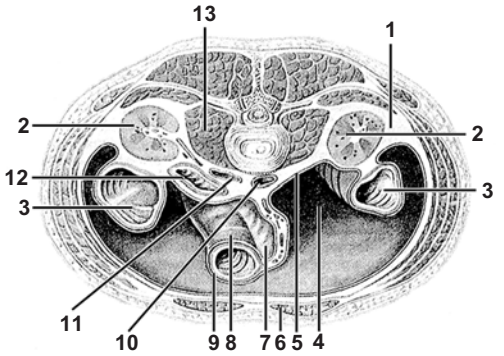


Рис. 95. *Горизонтальный (поперечный) распил туловища между телами II и III поясничных позвонков:*
1 – забрюшинное пространство; 2 – почка; 3 – ободочная кишка; 4 – брюшинная полость; 5 – париетальная брюшина; 6 – прямая мышца живота; 7 – брыжейка тонкой кишки; 8 – тонкая кишка; 9 – висцеральная брюшина; 10 – аорта; 11 – нижняя полая вена; 12 – двенадцатиперстная кишка; 13 – поясничная мышца (по Синельникову)

У женщин полость брюшины открытая – она сообщается с внешней средой через маточные трубы, полость матки и влагалище. У мужчин полость брюшины замкнутая. Она увлажнена небольшим количеством серозной жидкости, что облегчает движение органов и предотвращает их трение.

Париетальная брюшина покрывает переднюю стенку брюшной полости, вверху переходит на нижнюю поверхность диафрагмы, а затем на заднюю и боковые стенки брюшной полости и на внутренние органы, а внизу – на стенки и органы полости таза.

На задней стенке брюшной полости брюшина покрывает органы, лежащие ретроперитонеально (забрюшинно), и переходит на другие органы, лежащие мезо- и интраперитонеально.

Органы, покрытые брюшиной только с одной стороны (поджелудочная железа, большая часть двенадцатиперстной кишки, почки, надпочечники, ненаполненный мочевой пузырь, аорта, нижняя полая вена, другие сосуды, нервы и лимфатические узлы), лежат вне брюшины, забрюшинно *(ретро-,* или *экстраперитонеально).* Другие органы покрыты брюшиной только с трех сторон и называются *мезоперитонеально* лежащими органами (восходящая и нисходящая ободочные кишки, средняя часть прямой кишки, наполненный мочевой пузырь, матка). Третья группа органов покрыта брюшиной со всех сторон и занимает *внутрибрюшинное, интраперитонеальное,* положение (желудок, тонкая кишка, слепая кишка с червеобразным отростком, который имеет собственную брыжейку, поперечная и сигмовидная ободочные кишки, начальный отдел прямой кишки, селезенка, печень). Два листка брюшины, которые идут от париетальной брюшины, покрывающей заднюю брюшную стенку, к интраперитонеально расположенному органу, образуют его брыжейку (например, брыжейки тонкой, поперечной ободочной, сигмовидной ободочной кишок).

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Дыхательная система – это совокупность органов, осуществляющих процесс дыхания.

Полость носа, носовая часть глотки, гортань, трахея, бронхи различных калибров, включая бронхиолы, являются воздухоносными путями. В них воздух согревается, очищается от различных частиц и увлажняется. Альвеолярные ходы и альвеолы являются собственно респираторными отделами, в которых и происходит газообмен (рис. 96). У человека один из органов дыхательной системы – гортань – выполняет две функции: воздухоносную и голосообразовательную.

Нормальное дыхание происходит через полость носа, где расположен орган обоняния, который анализирует качество вдыхаемого воздуха. **Полость носа** выстлана изнутри слизистой оболочкой, которую можно разделить на две резко отличающиеся по строению и функции части: дыхательную и обонятельную. В полость носа выделяется секрет многочисленных желез, которые в течение суток вырабатывают около 500 мл жидкости. Слизь не только обволакивает частицы, но и увлажняет вдыхаемый воздух. Слизистая оболочка носа выполняет еще одну функцию – она согревает воздух.

Гортань. Сложное строение гортани связано именно с голосообразованием. Снаружи ее положение заметно по выступу, называемому «кадыком» («адамово яблоко»), более развитому у мужчин и образованному соединением обеих пластинок щитовидного хряща.

Рост и функция гортани связаны с развитием половых желез. Перед наступлением половой зрелости у мальчиков рост ее быстро ускоряется и размеры стремительно увеличиваются. В это время изменяется голос мальчиков.

Скелет гортани образован несколькими подвижно соединенными между собой гиалиновыми и эластическими хрящами (рис. 97). Самый крупный из гортанных хрящей – гиалиновый *щитовидный*. Наиболее важны в функциональном отношении гиалиновые *черпаловидные хрящи*, от основания которых вперед отходит голосовой отросток, состоящий из эластического хряща; назад и кнаружи –

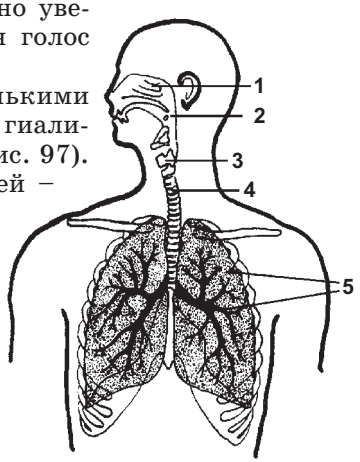


Рис. 96. *Дыхательная система:*
1 – полость носа; 2 – глотка; 3 – гортань; 4 – трахея; 5 – бронхиальное дерево и легкие

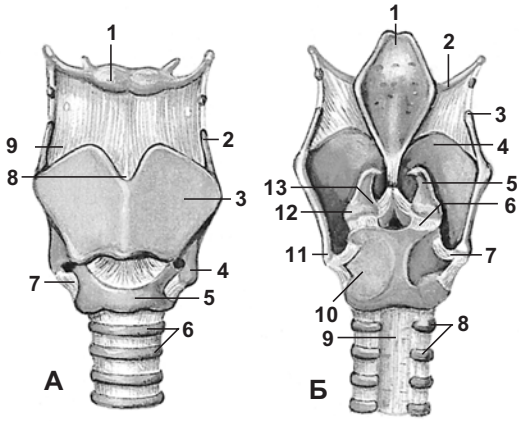


Рис. 97. *Хрящи, связки и суставы гортани:*
А – вид спереди: 1 – тело подъязычной кости; 2 – верхний рог щитовидного хряща; 3 – пластинка щитовидного хряща; 4 – нижний рог щитовидного хряща; 5 – дуга перстневидного хряща; 6 – хрящи трахеи; 7 – перстнещитовидный сустав; 8 – верхняя щитовидная вырезка; 9 – щитоподъязычная мембрана; Б – вид сзади: 1 – надгортанник; 2 – большой рог подъязычной кости; 3 – верхний рог щитовидного хряща; 4 – пластинка щитовидного хряща; 5 – черпаловидный хрящ; 6 – правый перстнечерпаловидный сустав; 7 – правый перстнещитовидный сустав; 8 – хрящи трахеи; 9 – перепончатая стенка; 10 – пластинка перстневидного хряща; 11 – нижний рог щитовидного хряща; 12 – мышечный отросток черпаловидного хряща; 13 – голосовой отросток черпаловидного хряща

мышечный отросток. К последнему прикрепляются мышцы, двигающие черпаловидный хрящ в перстнечерпаловидном суставе. При этом изменяется положение голосового отростка, к которому прикрепляются голосовые связки. Сверху гортань покрыта *надгортанником*, состоящим из эластического хряща. Надгортанник расположен впереди входа в гортань. В основании гортани лежит гиалиновый *перстневидный хрящ*, его дуга обращена вперед, а пластинка – назад.

Хрящи соединяются между собой посредством связок и суставов. Важнейшие из них – *перстнечерпаловидные суставы*, в которых черпаловидный хрящ вращается вокруг вертикальной оси, а также немного в стороны, и *перстнещитовидные суставы*, в которых щитовидный хрящ наклоняется вперед, удаляясь своей вырезкой от пластинки перстневидного и черпаловидных хрящей, или выпрямляется, приближаясь к последним.

Под слизистой оболочкой гортани лежит фиброзно-эластическая мембрана. Часть ее, расположенная между щитовидным, черпаловидным и перстневидным хрящами, называется *эластическим конусом*. От внутренней поверхности угла щитовидного хряща к голосовым отросткам черпаловидных хрящей идут более плотные края конуса, образующие *голосовые связки*, состоящие главным образом из эластических волокон. Голосовые складки образованы слизистой оболочкой, голосовой мышцей и описанной голосовой связкой.

Колебания голосовых связок при прохождении через них выдыхаемого воздуха создают звук, который в зависимости от натяжения связок и ширины голосовой щели может меняться.

Человек сознательно регулирует этот процесс. Несмотря на сходство в строении гортани человека и человекообразных обезьян, они не в состоянии этого делать, поэтому и не могут издавать музыкальных звуков. Лишь гиббоны способны воспроизводить звуки, напоминающие музыкальные. Следует подчеркнуть, что *в гортани происходит лишь голосообразование*. В членораздельной же речи принимают участие околоносовые пазухи, губы, язык, мягкое нёбо, мимические мышцы.

Изменение положения хрящей гортани, натяжение голосовых связок, ширина голосовой щели регулируется работой поперечнополосатых *мышц гортани,* которые регулируют ширину голосовой щели. Основная роль в этом принадлежит мышцам, начинающимся на перстневидном хряще и прикрепляющимся к мышечным отросткам черпаловидных.

Трахея на уровне V грудного позвонка разделяется на два бронха, образуя бифуркацию. В просвете трахеи на месте бифуркации имеется полулунный выступ – *киль* (рис. 98). Стенка трахеи состоит из слизистой оболочки, подслизистой основы, волокнисто-мышечно-хрящевой и адвентициальной оболочек. *Волокнисто-мышечно-хрящевая оболочка* трахеи образована 16 – 20 гиалиновыми хрящами, каждый из которых представляет собой дугу, открытую кзади, занимающую приблизительно две трети окружности трахеи. Хрящи, покрытые надхрящницей, соединены между собой кольцевыми связками. Отсутствие хрящей на задней стенке весьма важно, благодаря этому пищевой комок, проходящий по пищеводу, лежащему непосредственно позади трахеи, не испытывает сопротивления с ее стороны. Вместе с тем трахея благодаря наличию в ее стенке хрящей, связанных плотной фиброзной тканью перепончатой части, очень упруга и эластична. Трахея

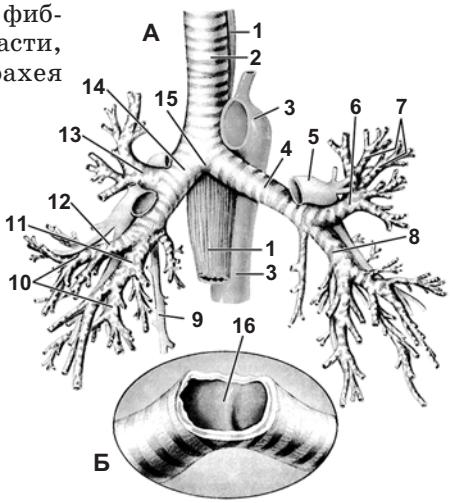


Рис. 98. *Трахея и бронхи:*
А – вид спереди: 1 – пищевод; 2 – трахея; 3 – аорта; 4 – левый главный бронх; 5 – левая легочная артерия; 6 – левый верхний долевой бронх; 7 – сегментарные бронхи верхней доли левого легкого; 8 – левый нижний долевой бронх; 9 – непарная вена; 10 – сегментарные бронхи нижней и средней долей правого легкого; 11 – правый нижний долевой бронх; 12 – правый средний долевой бронх; 13 – правый верхний долевой бронх, 14 – правый главный бронх; 15 – бифуркация трахеи; Б – область бифуркации трахеи; трахея удалена, виден киль трахеи (16)

противостоит значительному давлению извне, сохраняя просвет постоянно открытым, и может растягиваться, изменяя свои продольные и поперечные размеры.

Бронхи. Бронхиальное дерево состоит из ветвящихся бронхов, просвет которых постепенно уменьшается. *Главные бронхи* не делятся дихотомически, от них отходят *вторичные,* или *долевые,* бронхи. От правого – три: верхний, средний и нижний долевые, от левого – два: верхний и нижний долевые, делящиеся на более мелкие *третичные, или сегментарные, бронхи* (справа – 10, слева – 9), которые уже разделяются дихотомически. При этом *площадь сечения вышележащего бронха меньше, чем сумма площадей сечений его ветвей*. Главные бронхи являются бронхами первого порядка, долевые – второго, а сегментарные – бронхами третьего порядка. В дальнейшем бронхи делятся на *субсегментарные* (первой, второй, третьей генерации – всего 9 – 10), *междольковые, внутридольковые*.

Диаметр самых мелких разветвлений воздухопроводящих путей – *бронхиол* – от 0,5 до 1 мм. Имеется около 20 их генераций, последняя – *терминальные бронхиолы* – делится на 14 – 16 *дыхательных (респираторных*) бронхиол каждая. В стенках бронхиол, в отличие от бронхов, отсутствуют хрящи.

Легкие по форме напоминают конус с закругленной верхушкой, выступающей над первым ребром. На медиальной (средостенной) поверхности каждого легкого расположены *ворота легкого*, через которые проходят бронх, сосуды и нервы, окруженные соединительной тканью, образующие корень легкого. Каждое легкое разделяется глубокими щелями на *доли*: правое – на три, левое – на две. Каждому сегментарному бронху соответствует *бронхолегочный сегмент*. Сегменты образованы легочными дольками (один сегмент достигает примерно 80 долек), разделенными междольковыми соединительнотканными перегородками. *Долька* представляет собой участок легочной ткани, вентилируемый претерминальной (дольковой) бронхиолой, сопровождаемой конечными ветвлениями легочных артериол и венул, лимфатических сосудов и нервов. В верхушку каждой дольки входит *претерминальная дольковая бронхиола*, которая разветвляется на 3 – 7 мельчайших *концевых (терминальных) бронхиол* диаметром около 0,5 – 0,15 мм каждая.

Функциональной единицей легкого является *ацинус*. *Это система разветвлений одной концевой бронхиолы, делящейся на 14 – 16 дыхательных (респираторных) бронхиол первого порядка, которые дихотомически делятся на респираторные бронхиолы второго порядка. Последние, в свою очередь, также дихотомически разветвляются на респираторные бронхиолы третьего порядка, образующие 2 – 3 генерации альвеолярных ходов (до 1500), несущих на себе до 20 000 альвеолярных мешочков и альвеол*

(рис. 99). В одной легочной дольке насчитывается около 50 ацинусов. Стенки терминальных и дыхательных бронхиол окружены густой сетью эластичных волокон и связаны с эластическими волокнами легочной паренхимы. Между спиральными пучками эластических волокон имеются пучки гладких мышечных клеток. Благодаря этому при вдохе бронхиолы не спадаются. Уже на стенках дыхательных бронхиол имеются бухтообразные выпячивания – альвеолы. Диаметр альвеолярных ходов около 100 мкм. Вход в каждую альвеолу альвеолярного хода окружен пучками гладких мышечных клеток. Следует особо подчеркнуть, что *альвеолы, альвеолярные мешочки и ходы являются не морфологическими структурами, а пространствами, содержащими воздух*.

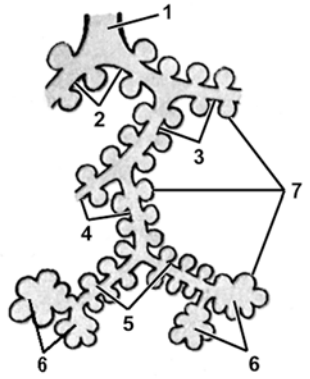


Рис. 99. *Строение ацинуса легкого:*
1 – терминальная бронхиола; 2 – дыхательная бронхиола первого порядка; 3 – дыхательная бронхиола второго порядка; 4 – дыхательная бронхиола третьего порядка; 5 – альвеолярные ходы; 6 – альвеолярные мешочки; 7 – альвеолы

Альвеолы напоминают пузырьки неправильной формы, они разделяются межальвеолярными перегородками толщиной 2 – 8 мкм. В каждой перегородке, обычно являющейся одновременно стенкой двух (иногда и более) альвеол, расположена густая сеть кровеносных капилляров, эластических, ретикулярных и коллагеновых волокон и клеток соединительной ткани. Форма альвеол многоугольная, вход в альвеолу округлый. Количество альвеол в обоих легких человека достигает 600 – 700 млн, а общая их поверхность колеблется в пределах от 40 м^2 при выдохе до 120 м^2 при вдохе. Диаметр альвеол новорожденного ребенка в среднем равен 150 мкм, взрослого – 280 мкм, в старости объем альвеол увеличивается за счет исчезновения некоторых межальвеолярных перегородок. Их диаметр достигает 300 – 350 мкм.

Альвеолы выстланы изнутри клетками двух типов: респираторными (дыхательными, чешуйчатыми) альвеолоцитами и большими (гранулярными) альвеолоцитами (рис. 100). Преобладают *дыхательные альвеолоциты*, которые выстилают около 87,5% поверхности альвеол. Это уплощенные клетки толщиной 0,1 – 0,2 мкм. Лишь в области залегания ядра, которое выбухает в просвет альвеолы, они утолщены. Такое строение в наибольшей степени способствует газообмену. *Большие (гранулярные) альвеолоциты* – крупные округлые клетки с большим округлым ядром, лежащие на базальной мембране и выступающие в просвет альвеолы. В каждой клетке находится от 2 до 10 окруженных

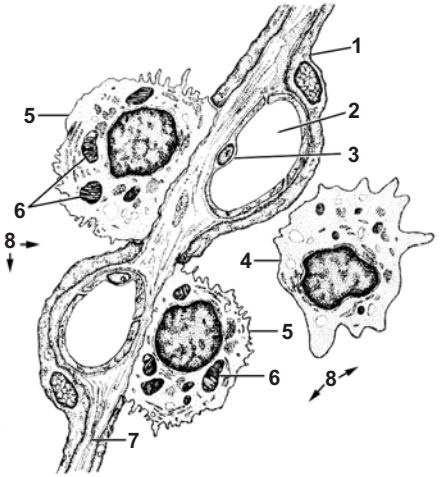


Рис. 100. *Строение межальвеолярной перегородки:*
1 – поверхностный альвеолоцит; 2 – просвет кровеносного капилляра; 3 – эндотелиальная клетка; 4 – альвеолярный макрофаг; 5 – большой альвеолоцит; 6 – осмиофильные тельца; 7 – эластическое волокно; 8 – просвет альвеол

мембраной слоистых округлых осмиофильных пластинчатых телец, богатых фосфолипидами. Тельца, выделяющиеся из больших альвеолоцитов, по современным воззрениям вырабатывают основную часть сурфактанта – вещества липопротеиновой природы, выстилающего изнутри альвеолы в виде пленки. *Основная функция сурфактанта – поддержание поверхностного натяжения альвеолы, ее способности к раздуванию при вдохе и противодействие спадению при выдохе.* Особенно важна роль сурфактанта при первом вдохе у новорожденного ребенка. Сурфактант препятствует пропотеванию жидкости в просвет альвеол и обладает бактерицидностью. Обычно большие альвеолоциты располагаются группами по две-три клетки. Считается, что большие альвеолоциты являются также источником восстановления клеточной выстилки альвеол. В выстилке альвеол обнаруживается еще один вид клеток – *альвеолярные макрофаги*, имеющие моноцитарное происхождение, относящиеся к фагоцитарной системе и активно фагоцитирующие частицы и сурфактант. Макрофаги могут мигрировать в просвет альвеол и в ткань межальвеолярных перегородок.

Воздушно-кровяной барьер (аэрогематический), через который происходит газообмен, очень тонок (в среднем 0,2 – 0,5 мкм). Он образован тонкой (90 – 95 нм) цитоплазмой дыхательных альвеолоцитов, базальной мембраной, на которой они лежат, сливающейся с базальной мембраной кровеносных капилляров

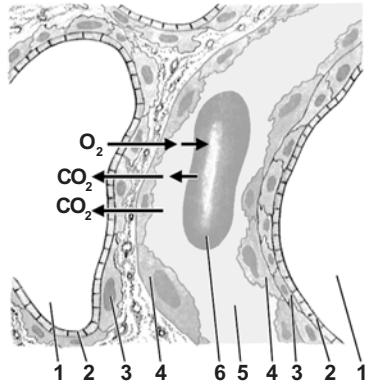


Рис. 101. *Аэрогематический барьер в легком:*
1 – просвет альвеол; 2 – сурфактант; 3 – альвеолоцит; 4 – эндотелиоцит; 5 – просвет капилляра; 6 – эритроцит в просвете капилляра; стрелками показан путь кислорода и углекислого газа через аэрогематический барьер (между кровью и воздухом)

(толщина общей мембраны 90 – 100 нм) и цитоплазмой эндотелиоцитов (толщиной 20 – 30 нм), образующих стенку капилляра. Каждый капилляр граничит с одной или несколькими альвеолами (рис. 101).

Плевра. Подобно брюшине, плевра состоит из двух листков: париетального и висцерального. Висцеральный листок плотно срастается с легочной тканью. Париетальная (пристеночная) плевра представляет собой сплошной листок, который срастается с внутренней поверхностью грудной полости и средостением, образуя замкнутый мешок, содержащий легкое, покрытое висцеральной плеврой.

Полость плевры – узкая замкнутая щель между париетальной и висцеральной плеврой, в которой находится небольшое количество серозной жидкости, увлажняющей листки, тем самым облегчая их движение при дыхании.

Средостение. Между правой и левой плевральными полостями располагается комплекс органов, называемых средостением. Спереди оно ограничено грудиной, сзади – грудным отделом позвоночного столба, верхней границей является верхняя апертура грудной клетки, нижней – диафрагма. В средостении располагаются сердце, аорта, легочные артерии и вены, вилочковая железа, пищевод, трахея, главные бронхи, кровеносные и лимфатические сосуды, лимфатические узлы, симпатические стволы, нервы и др.

ФУНКЦИЯ ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Дыхание – это процесс вентиляции легких и газообмена, сопровождающийся поглощением кислорода и выделением углекислого газа. Дыхательная система выполняет важнейшую функцию – газообмен, без которого невозможна жизнь, ибо превращение энергии в организме происходит в результате окислительного распада питательных веществ с участием кислорода. Удаление углекислого газа – одного из конечных продуктов дыхательного обмена – еще одна важнейшая функция газообмена. Перенос кислорода в организме включает следующие этапы: легочное (внешнее) дыхание – поступление кислорода в альвеолы *(легочная вентиляция)* и диффузия кислорода из альвеол в кровь капилляров малого круга; транспорт кислорода кровеносной системой; тканевое дыхание – диффузия кислорода из капилляров в ткани.

Удаление и выведение углекислого газа происходит в обратном порядке. Легочное дыхание осуществляется путем чередования вдоха, во время которого атмосферный воздух, насыщенный кислородом, поступает в альвеолы, и выдоха, при котором воздух, обогащенный углекислым газом, удаляется в окружающую среду.

Вдох осуществляется благодаря сокращению главных (наружных межреберных мышц и диафрагмы) и вспомогательных дыхательных мышц (грудино-ключично-сосцевидная, большая и малая грудные, и лестничные). В акте *выдоха* участвуют внутренние межреберные мышцы и диафрагма (главные), а также мышцы брюшного пресса.

Выдох осуществляется при расслаблении мышц вдоха и сокращении мышц выдоха (внутренние межреберные мышцы, мышцы передней брюшной стенки). Приподнятая и расширенная при вдохе грудная клетка в силу своей тяжести и при действии ряда мышц живота опускается. Мышцы воздействуют на реберно-позвоночные суставы, поднимая и опуская ребра. Диафрагма уплощается во время вдоха и поднимается во время выдоха (куполы выдаются в грудную клетку). В зависимости от преобладания при дыхании поднятия ребер или уплощения диафрагмы различают грудной (реберный) и брюшной (диафрагмальный) тип дыхания. Первый тип преобладает у женщин, второй у мужчин. Однако с возрастом в связи с уменьшением подвижности грудной клетки увеличивается роль брюшного дыхания. Брюшное дыхание преобладает у работников физического труда, певцов. У беременных женщин по мере увеличения срока беременности возрастает роль грудного дыхания.

Дыхательные движения передаются от грудной клетки к легким через плевральную полость, в которой давление меняется. Так, перед вдохом давление в плевральной полости 756 мм рт. ст., а во время выдоха оно увеличивается до 758 мм рт. ст. Иными словами, давление в плевральной полости отрицательное (атмосферное давление 760 мм рт. ст.). Вместе с тем, при нормальном вдохе давление снижается до 758 мм рт. ст, а при выдохе повышается до 762 мм рт. ст. При вдохе давление в легких понижается и становится ниже атмосферного (на 3 – 4 мм рт. ст.). Поэтому воздух через дыхательные пути из внешней среды устремляется в легкие.

При выдохе растянутые легкие благодаря своей эластичности уменьшаются в объеме. При этом давление в легких резко возрастает, и воздух покидает легкие. Так происходит выдох. При кашле, чиханье, быстром выдохе участвуют мышцы живота, брюшного пресса, ребра (грудная клетка) опускаются, диафрагма резко поднимается.

Легочная вентиляция меняется в зависимости от функционального состояния организма. Интенсивность легочной вентиляции определяется глубиной вдоха и частотой дыхательных движений. Няд показателей определяют морфофункциональное состояние дыхательной системы. Одним из наиболее информативных показателей легочной вентиляции служит минутный объем воздуха (МОВ),

который оценивается по объему воздуха, вдыхаемого или выдыхаемого за одну минуту. У взрослого здорового человека частота дыхания в покое составляет 12 – 16 в 1 мин., МОВ – 6 – 10 л · мин$^{-1}$ при работе он возрастает до 30 – 100 л · мин$^{-1}$. В течение жизни человек делает около 700 млн вдохов и вдыхает 300 – 350 млн л воздуха.

Дыхательный объем – количество воздуха, которое человек вдыхает и выдыхает при спокойном дыхании (около 500 мл). *Резервный объем вдоха* – количество воздуха, которое человек может дополнительно вдохнуть после нормального вдоха (около 1500 мл). *Резервный объем выдоха* – количество воздуха, которое человек может дополнительно выдохнуть после спокойного выдоха (около 1 500 мл). *Остаточный объем* – количество воздуха, остающееся в легких после максимального выдоха (около 1200 мл).

Жизненная емкость легких (ЖЕЛ) – наибольшее количество воздуха, которое можно выдохнуть после максимального вдоха. ЖЕЛ складывается из дыхательного объема и резервных объемов вдоха и выдоха. ЖЕЛ – один из важнейших показателей, позволяющих судить о подвижности легких и грудной клетки. ЖЕЛ зависит от возраста, пола, физической активности, размеров тела и т. д. После 40 лет ЖЕЛ уменьшается тем больше, чем меньше физическая активность человека. Как правило, у женщин ЖЕЛ на 20 – 25% меньше, чем у мужчин. Так, например, у «среднего» взрослого здорового мужчины в возрасте 20 – 30 лет ЖЕЛ составляет 4,8 л, у женщины – 3,6 л; в возрасте 50 – 60 лет соответственно 3,8 и 3,0 л. У молодого мужчины ЖЕЛ в норме можно определить по формуле: ЖЕЛ (л) = рост (м) × 2,5; у женщины ЖЕЛ (л) = рост (м) × 2,0.

Резерв вдоха – максимальное количество воздуха, которое можно вдохнуть после спокойного выдоха. *Функциональная остаточная емкость* – количество воздуха, остающееся в легких после спокойного выдоха. *Общая емкость легких* – количество воздуха, содержащееся в легких на высоте максимального вдоха. Общая емкость легких равна сумме ЖЕЛ и остаточного объема.

Из 500 мл выдыхаемого воздуха (дыхательный объем) только 360 мл проходит в альвеолы и отдает кислород в кровь. Остальные 140 мл остаются в воздухоносных путях и в газообмене не участвуют. Поэтому воздухоносные пути называют «мертвым пространством».

Легочные объемы можно измерить с помощью спирометра. Наиболее распространен водный спирометр, который представляет собой цилиндр, помещенный дном кверху в резервуар с водой. Воздух, попавший в этот цилиндр, не сообщается с внешней средой, а сам цилиндр уравновешивается противовесом. Исследуемый берет в рот широкую трубку с загубником, которая соединена

с пространством внутри цилиндра. Во время выдоха объем воздуха в цилиндре увеличивается, и он всплывает; при вдохе же цилиндр погружается. Эти перемещения могут быть измерены при помощи калиброванной шкалы или зарегистрированы посредством писчика на барабане кимографа (в последнем случае получают так называемую *спирограмму*). В настоящее время существует множество модификаций спирометра.

Газообмен в легких. В легких происходит газообмен между поступающим в альвеолы воздухом и протекающей по капиллярам кровью. Интенсивному газообмену между воздухом альвеол и кровью способствует малая толщина описанного *аэрогематического барьера*. Альвеолярный воздух – это воздух, находящийся в альвеолах, он отличается от атмосферного по концентрации содержащихся в нем газов. В покое поглощение организмом взрослого «среднего» человека кислорода из альвеолярного воздуха составляет от 250 до 300 мл · мин$^{-1}$, а выделение углекислого газа – от 200 до 250 мл · мин$^{-1}$. Кислород в процессе диффузии проходит из просвета альвеолы в кровеносные капилляры через аэрогематический барьер, плазму крови и мембрану эритроцита. Общее расстояние не превышает 5 мкм. CO_2 диффундирует в обратном направлении. Диффузия осуществляется благодаря градиенту парциальных давлений O_2 и CO_2 в альвеолярном воздухе и в крови.

В таблице 25 представлены парциальное давление и концентрация газов в различных средах организма.

Транспорт газов кровью. Гемоглобин (Hb) представляет собой хромопротеид, молекула которого состоит из четырех полипептидных цепей, в состав каждой из них входит *гем* – протопорфирин, в центре которого находится ион двухвалентного железа. Содержание Hb в крови здорового взрослого человека составляет в среднем 158 г/л у мужчин и 140 г/л у женщин. Однако этот показатель колеблется в зависимости от возраста, состояния здоровья, географических условий (высота над уровнем моря) и т. д. Уменьшение содержания Hb ниже 130 г/л (мужчины) и

Таблица 25

Парциальное давление и концентрация газов в различных средах (мм рт. ст.)

Среда	O_2	CO_2
Вдыхаемый воздух	160 (21%)	0,3 (0,04%)
Выдыхаемый воздух	(16%)	(4,5%)
Альвеолы	105 (14%)	40 (5,5%)
Артериальная кровь	105	40
Венозная кровь	40	45
Клетки	40	45

120 г/л (женщины) называется анемией (от *греч.* a, an – начальная часть слова со значением отрицания, haima – кровь). У здорового человека среднее содержание Hb в одном эритроците составляет около $31 \cdot 10^{12}$ г (31 пг). Благодаря свойству гемоглобина вступать в соединение с кислородом и углекислым газом кровь способна поглощать эти газы в значительном количестве. В 100 мл артериальной крови содержится до 20 мл кислорода и до 52 мл углекислого газа. Одна молекула гемоглобина способна присоединить к себе четыре молекулы кислорода, образуя неустойчивое соединение *оксигемоглобин*. Известно, что 1 мл гемоглобина связывает 1,34 мл кислорода. В 100 мл крови содержится 15 г гемоглобина. Сразу после диффузии в эритроциты кислород связывается с гемоглобином, в результате чего образуется *оксигемоглобин* (HbO_2), который диффундирует к центру эритроцита, при этом валентность железа не меняется. Один г гемоглобина связывает 1,34 мл O_2.

В тканях организма в результате непрерывного обмена веществ, интенсивных окислительных процессов расходуется кислород и образуется углекислый газ. При поступлении крови в ткани гемоглобин отдает клеткам кислород. Образовавшийся углекислый газ переходит (диффундирует) из тканей в кровь и присоединяется к гемоглобину. При этом образуется непрочное соединение – *карбгемоглобин*. Быстрому соединению гемоглобина с углекислым газом способствует находящийся в эритроцитах фермент карбоангидраза.

CO_2 диффундирует из эритроцитов только после его освобождения из химической связи. Во время прохождения через легочные капилляры эритроциты захватывают кислород, и в них увеличивается напряжение O_2, в то же время напряжение CO_2 в крови снижается. Следует подчеркнуть, что у здорового человека напряжение дыхательных газов в крови становится практически таким же, как их парциальные давления в альвеолах. Окись углерода (CO) обладает гораздо большим сродством к гемоглобину, чем кислород (в 350 раз). Hb + CO <=> HbCO *(карбоксигемоглобин),* распад которого происходит значительно медленнее, чем оксигемоглобина. Поэтому даже при малом содержании в воздухе окиси углерода (CO) гемоглобин соединяется не с кислородом, а с окисью углерода. При этом снабжение организма кислородом, его транспорт к клеткам, тканям нарушается, прекращается. Человек в этих условиях задыхается и может погибнуть из-за непоступления кислорода в ткани.

pH артериальной крови человека колеблется в узких пределах – от 7,37 до 7,43. В регуляции *кислотно-щелочного равновесия* участвует ряд механизмов: буферные свойства крови, газообмен в легких и выделительная функция почек.

Буферные системы, (от *англ.* to buff – смягчать толчки) – это совокупность веществ, сохраняющих постоянство pH крови. В первую очередь, к ним относится бикарбонатная система, которая состоит из относительно слабой угольной кислоты, образующейся при гидратации CO_2, и сопряженного основания – бикарбоната:

$$CO_2 + H_2O <=> H_2CO_3 <=> H^+ + HCO_3^-$$

Эта система тесно связана с дыхательной, которая, поддерживая постоянное напряжение CO_2 в крови, обеспечивает высокое содержание буферных систем. Кроме того, буферную функцию выполняют фосфатная система, белки плазмы, буферные основания.

Напряжение O_2 *и* CO_2 *в артериальной крови является основным, конечным результатом внешнего дыхания.* Сложная работа дыхательной системы призвана приспосабливать внешнее дыхание к постоянно меняющимся условиям внешней и внутренней среды организма. Эта деятельность регулируется нервной системой. *В продолговатом мозге расположены центры вдоха и выдоха.* Попеременные раздражения нейронов этих центров обусловливают ритмичные чередования вдоха и выдоха. К дыхательным центрам постоянно поступают сигналы о степени растяжения легких. Вдох и выдох запускаются по принципу отрицательной обратной связи.

Важную роль в регуляции дыхания (также по принципу обратной связи) играют pH артериальной крови, напряжение в ней CO_2 и O_2. Так, например, увеличение напряжения CO_2 в артериальной крови (гиперкапния) приводит к повышению минутного объема дыхания. Как правило, при этом возрастают как дыхательный объем, так и частота дыхательных движений. Если снижается pH артериальной крови по сравнению с нормальным уровнем, вентиляция легких увеличивается. Снижение напряжения O_2 в артериальной крови (гипоксия) сопровождается увеличением вентиляции легких. При этом газы крови и pH могут воздействовать на нейроны дыхательных центров как непосредственно, так и путем возбуждения особых рецепторов – хеморецепторов, которые расположены в стенках некоторых крупных сосудов (общей сонной артерии, дуги аорты).

Физическая активность приводит к увеличению вентиляции легких, т. к. сокращающиеся мышцы используют больше кислорода. Кроме того, на дыхательные центры действуют сильные температурные воздействия, температура тела, различные гормоны, боль.

МОЧЕПОЛОВОЙ АППАРАТ

Мочеполовой аппарат объединяет две системы органов, анатомически и физиологически различных, однако тесно связанных между собой топографически и по своему происхождению.

МОЧЕВЫЕ ОРГАНЫ

Почка человека и других млекопитающих имеет бобовидную форму с закругленными верхним и нижним полюсами (рис. 102). Масса почки – 120 – 200 г. На вогнутом медиальном крае почки находится углубление – почечные ворота, которые ведут в небольшую *почечную пазуху*, где расположены нервы, кровеносные сосуды, почечная лоханка, чашки, начало мочеточника. Почки прилежат к задней стенке брюшной полости и расположены вне брюшины.

После удаления содержимого на внутренней поверхности почечной пазухи можно различить от 5 до 15 (чаще 7 или 8) *почечных сосочков*. На вершине каждого сосочка – от 10 до 20 и более сосочковых отверстий. Это устья мочевых канальцев (решетчатое поле). Каждый сосочек обращен внутрь полости *малой почечной чашки*. Иногда в одну чашку обращены два или три сосочка, соединенных вместе; количество малых чашек чаще всего 7 – 8. Несколько малых образуют одну *большую чашку*, которых у человека 2 – 3. Большие чашки, сливаясь друг с другом, образуют одну общую полость – *почечную лоханку*, которая, постепенно суживаясь, переходит в *мочеточник*.

На фронтальном разрезе почки различают наружное, более светлое корковое и внутреннее, более темное мозговое вещество. На свежих препаратах в *корковом веществе* видны две части: свернутая – мелкие зерна и красные точки, представляющие собой почечные тельца, а также радиальная исчерченность (лучистая часть) – это отростки мозгового вещества, проникающие в корковое. У человека *мозговое вещество* расположено в виде 7 – 10 пирамид, исчерченных продольно благодаря наличию канальцев. Основание

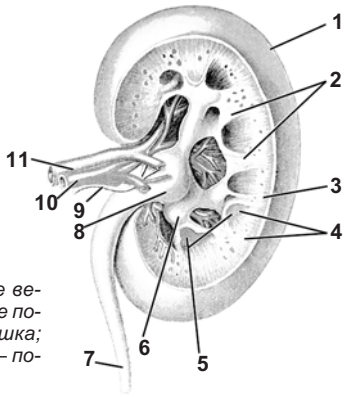


Рис. 102. *Правая почка. Фронтальный (продольный) разрез. Вид сзади:*
1 – капсула почки; 2 – почечные столбы; 3 – корковое вещество; 4 – мозговое вещество (пирамиды); 5 – малые почечные чашки (вскрыты); 6 – большая почечная чашка; 7 – мочеточник; 8 – почечная лоханка; 9 – нерв; 10 – почечная артерия; 11 – почечная вена

каждой пирамиды направлено к поверхности почки, а почечный сосочек – к лоханке. Между пирамидами заходят прослойки коркового вещества – почечные столбы.

Почечная артерия является ветвью брюшной аорты. В течение суток через почки человека проходит около 1500 – 1700 л крови. Вступив в ворота почки, артерия делится на две ветви, которые последовательно разветвляются на все более мелкие сосуды. В корковое вещество отходят многочисленные междольковые артерии, направленные перпендикулярно коре почки. От каждой междольковой артерии отходит большое количество приносящих артериол клубочков; последние распадаются на клубочковые кровеносные капилляры («чудесная сеть» – сосудистый клубочек почечного тельца), извиваются и переходят в артериальные выносящие сосуды, которые вновь распадаются на капилляры, питающие канальцы. Из вторичной капиллярной сети кровь оттекает в венулы, продолжающиеся в междольковые вены, впадающие затем в дуговые и далее в междолевые вены. Последние, сливаясь, образуют почечную вену. Мозговое вещество питается кровью, которая, в основном, не прошла через клубочки, а значит, не очистилась от шлаков. *В почках имеются две системы капилляров: одна из них (типичная) лежит на пути между артериями и венами, другая – сосудистый клубочек – соединяет два артериальных сосуда.*

Основной морфологической и функциональной единицей строения почки является **нефрон** (рис. 103). Нефрон – это почечное тельце и система канальцев, длина которых в каждом нефроне 50 – 55 мм, а всех нефронов – около 100 км. В каждой почке более 1 млн нефронов, которые функционально связаны с кровеносными сосудами. Мальпигиево тельце образовано «чудесной сетью», окруженной капсулой клубочка. *Капсула клубочка* имеет форму двустенной чаши. Кровь, текущая в капиллярах клубочка, отделена от полости канальца лишь двумя слоями клеток – капиллярной стенкой (цитоплазма окончатых эндотелиоцитов, образующих стенку капилляров, имеет множество пор и напоминает сито) и интимно сросшимся с ней эпителием внутренней части капсулы. Из крови в просвет капсулы через этот барьер и поступают вещества мочи. Внутренняя часть капсулы образована эпителиальными клетками – подоцитами, напоминающими спрутов. Это крупные клетки неправильной формы, имеющие несколько больших широких отростков (цитотрабекулы), от которых отходит множество мелких отростков – цитоподий. Щели, разделяющие цитоподии, соединяются с просветом капсулы. В течение суток в просвет капсул фильтруется около 100 л первичной мочи. Ее путь таков: кровь → → эндотелий капилляров → базальная мембрана, лежащая между эндотелиальными клетками и отростками подоцитов → щели между цитоподиями → полость капсулы.

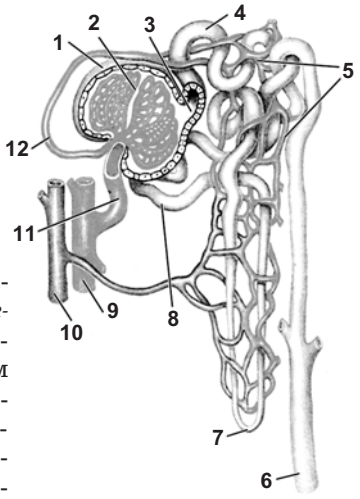


Рис. 103. *Строение и кровоснабжение нефрона (схема):*

1 – капсула клубочка (Шумлянского – Боумена); 2 – клубочек почечного тельца; 3 – просвет капсулы клубочка; 4 – проксимальная часть канальца нефрона; 5 – кровеносные капилляры; 6 – собирательная трубочка; 7 – петля нефрона; 8 – дистальная часть канальца нефрона; 9 – артерия; 10 – вена; 11 – приносящая клубочковая артериола; 12 – выносящая клубочковая артериола

Из полости капсулы моча поступает в *проксимальный отдел канальца нефрона* длиной около 14 мм и диаметром 50 – 60 мкм, образованный одним слоем высоких цилиндрических каемчатых клеток, на апикальной поверхности которых имеется щеточная каемка, состоящая из множества микроворсинок. Около 85% натрия и воды, а также белок, глюкоза, аминокислоты, кальций, фосфор из первичной мочи всасываются именно в проксимальных отделах. Проксимальный отдел переходит в тонкую нисходящую часть *петли Генле* (около 15 мкм в диаметре). Через выстилающие ее плоские клетки всасывается вода; восходящая часть – толстая (диаметр около 30 мкм), в ней происходит дальнейшая потеря натрия и накопление воды.

В коротком *дистальном отделе* происходит дальнейшее выделение натрия в тканевую жидкость и всасывание большого количества воды. Процесс всасывания воды продолжается и в собирательных трубочках. Всасывание воды в дистальной части и собирательных трубочках регулируется антидиуретическим гормоном задней доли гипофиза. В результате этого количество окончательной мочи по сравнению с количеством первичной резко уменьшается (до 1,5 л в сутки), в то же время возрастает концентрация веществ, не подвергающихся обратному всасыванию.

Почки являются не только органами выделения, но и своеобразной железой внутренней секреции. Между приносящей и выносящей артериолами клубочка в зоне перехода восходящего колена петли Генле в дистальный отдел находится участок, называемый *плотным пятном*. В стенке канальца обнаруживается скопление множеств ядер. В участках стенок приносящей и реже выносящей артериол, прилежащих к плотному пятну, под эндотелиальными клетками находятся особые, богатые гранулами *юкстагломерулярные клетки*, которые вырабатывают белок – ренин, участвующий в регуляции кровяного давления, а также почечный эритропоэтический фактор, который стимулирует образование эритроцитов.

Моча из сосочковых отверстий поступает в малые, затем в большие почечные чашки и лоханку, переходящую в мочеточник. Стенки почечных чашек, лоханки, мочеточников и мочевого пузыря в основном построены одинаково: они состоят из слизистой оболочки, покрытой переходным эпителием, мышечной и адвентициальной оболочек.

Мочеточники человека – цилиндрические трубки диаметром 6 – 8 мм располагаются забрюшинно. Мочеточники входят в мочевой пузырь, косо прободая его стенку. Моча передвигается по мочеточникам благодаря ритмическим перистальтическим сокращениям его толстой мышечной оболочки, которая у детей развита слабо.

Мочевой пузырь взрослого человека лежит позади лобкового симфиза, его емкость у взрослого – до 1 л. Основу стенки пузыря составляют гладкие мышцы. Наиболее развит круговой слой, который в области внутреннего отверстия мочеиспускательного канала образует сжиматель мочевого пузыря. Кроме него, у человека имеется поперечнополосатый наружный сжиматель мочеиспускательного канала.

Слизистая оболочка выстлана переходным эпителием. Клетки его поверхностного слоя в пустом мочевом пузыре округлые, при наполнении пузыря и растяжении стенки они уплощаются и истончаются. Однако эпителий остается непроницаемым для мочи и надежно предохраняет мочевой пузырь от ее всасывания. В нижней части пузыря расположено внутреннее отверстие мочеиспускательного канала. Волокна внутреннего мышечного слоя окружают устья мочеточников.

Моча накапливается в мочевом пузыре со скоростью около 50 мл в 1 ч. Первые короткие позывы к мочеиспусканию появляются при накоплении в пузыре 150 – 250 мл мочи, после накопления 250 – 500 мл начинается его опорожнение. При наполненном пузыре возбуждаются рецепторы растяжения, лежащие в его стенке. Это приводит к активации парасимпатических крестцовых нейтронов, иннервирующих гладкие мышцы пузыря, они сокращаются, а под влиянием симпатических (внутренний сфинктер) и соматических (наружный сфинктер) импульсов они расслабляются. Сокращение мышц брюшного пресса также способствует увеличению давления внутри пузыря.

Способность контролировать мочеиспускание появляется в конце первого года жизни и закрепляется в течение второго, приобретая устойчивый характер к концу второго года.

Мочеиспускательный канал женщины представляет собой короткую щелевидную трубку длиной 3 – 6 см, которая расположена позади лобкового симфиза. Наружное отверстие находится в преддверии влагалища, впереди и выше отверстия последнего и окружено поперечнополосатым наружным сфинктером.

Мужской мочеиспускательный канал будет описан в дальнейшем в разделе «Мужские половые органы».

Функция почек. Почки очищают кровь от многих вредных веществ и некоторых необходимых для жизнедеятельности организма. Так, например, с мочой выводятся конечные продукты обмена (мочевина, мочевая кислота, креатинин), многие лекарства, ионы натрия, кальция, неорганический фосфат, вода. Почки участвуют в поддержании кислотно-щелочного, водного и электролитного состава, осмотического давления, постоянства ионного состава и pH внутренней среды организма. Иными словами, почки поддерживают относительное постоянство состава крови и жидкостей организма.

В течение суток человек потребляет примерно 2,5 л воды, в том числе 1500 мл в жидком виде и около 650 мл с твердой пищей. Кроме того, в процессе распада белков, жиров и углеводов образуется еще около 400 мл воды. Из организма вода выводится главным образом через почки – 1,5 л в сутки, а также через легкие, кожу и частично с калом.

На деятельность почек влияют гормоны коры надпочечников (минералокортикоиды и глюкокортикоиды); антидиуретический гормон (вазопрессин), выделяемый клетками гипоталамуса, он усиливает обратное всасывание воды из первичной мочи в канальцах нефрона; гормон паращитовидных желез и тиреокальцитонин.

Образование мочи в почках. Моча образуется в почечных клубочках путем фильтрации жидкости из клубочковых капилляров в просвет капсулы нефрона. Образовавшаяся таким образом моча течет по канальцам нефронов в сторону почечных чашек. В образовании мочи в нефронах почки выделяют две фазы. Первая фаза – *фильтрационная,* это образование первичной мочи в почечных тельцах. Во вторую фазу *(реабсорбционную)* в канальцах нефронов происходит обратное всасывание воды и других веществ – образуется концентрированная, так называемая *вторичная моча.* В начальную часть нефронов, в просвет их капсул, фильтуется вода и растворенные в ней вещества. Через описанный клубочковый фильтр, имеющий толщину около 0,2 мкм, свободно проходят вещества с молекулярной массой не более 5 500.

Путь, который проходят фильтрующиеся вещества, представляется следующим образом: кровь → фенестрированный эндотелий капилляров → трехслойная мембрана, лежащая между эндотелиальными клетками и подоцитами → фильтрационные щели между цитоподиями → полость капсулы.

Ультрафильтрация происходит с связи с разностью давления в капиллярах клубочков и капсуле нефрона. В клубочковых

капиллярах давление крови очень высокое (60 – 70 мм рт. ст. по сравнению с 30 мм рт. ст. в капиллярах других органов). Созданию высокого давления в капиллярах почечных клубочков способствует заметная разница в диаметре сосудов, приносящих кровь в клубочки (приносящих артериол) и уносящих из них кровь (выносящих артериол). Приносящие артериолы клубочков имеют в 2 раза больший диаметр, чем выносящие артериолы. Таким образом, капиллярная сеть клубочка, функцией которого является удаление из плазмы крови веществ, подлежащих выведению из организма, находится между двумя артериальными сосудами. Количество образующейся первичной мочи достигает 150 – 180 л в сутки, из 10 л протекающей через почки крови отфильтровывается 1 л первичной мочи. Первичная моча содержит все компоненты плазмы крови, кроме высокомолекулярных белков.

Во вторую фазу образования мочи – реабсорбционную – в канальцах нефронов происходит обратное всасывание (реабсорбция) из первичной мочи в кровь аминокислот, глюкозы, витаминов, большей части воды и солей. В итоге в течение суток из 150 – 180 л первичной мочи образуется 1,5 л конечной мочи.

Около 85% ионов натрия, воды, а также белок, глюкоза, аминокислоты, ионы кальция, калия, магния, сульфат, бикарбонат, фосфат, аскорбиновая кислота из первичной мочи всасываются в кровь из проксимальных отделов канальцев. После реабсорбции жидкости из проксимального извитого канальца в петлю Генле попадает около 15% первичной мочи, которая изотонична плазме крови.

В закругленном сегменте петли Генле, расположенном в сосочке пирамиды, фильтрат становится гипертоническим. Через стенку восходящей части тонкого канальца наружу диффундируют Na^+ и Cl^-, внутрь – мочевина.

Из дистального прямого канальца выделяются Na^+ и Cl^-, в результате чего повышается осмотическое давление тканевой жидкости мозгового вещества, поэтому моча, поступающая в дистальный извитой каналец, становится гипотонической. Таким образом, петля Генле действует как концентрирующая противоточная система.

В дистальном отделе происходит дальнейшее выделение в тканевую жидкость Na^+, K^+, Ca^{2+}, Cl^- и большого количества воды. Всасывание воды зависит от действия антидиуретического гормона, или вазопрессина, вырабатываемого нейросекреторными клетками гипоталамуса. Наряду с реабсорбцией электролитов происходит и пассивная секреция K^+. Минералокортикоид альдостерон увеличивает реабсорбцию натрия и секрецию K^+ и H^+.

Из восходящей части петли Генле поступает гипотоническая моча, которая в дистальном извитом канальце становится изотонической. Из дистального извитого канальца моча поступает в собирательные почечные трубочки.

Контролируемый антидиуретическим гормоном (АДГ) процесс всасывания воды продолжается и в собирательных трубочках. В результате этого количество окончательной мочи по сравнению с количеством первичной резко снижается (до 1,5 л в сутки), в то же время возрастает концентрация веществ, не подвергающихся обратному всасыванию.

При недостатке воды повышается осмотическое давление крови, это приводит к раздражению расположенных в гипоталамусе осморецепторов, которые передают информацию нейросекреторным клеткам ядер гипоталамуса, вырабатывающим АДГ. АДГ усиливает проницаемость эпителия дистальных извитых канальцев и собирательных трубочек, в результате чего выделяется меньшее количество концентрированной мочи.

При избытке воды происходит обратная реакция. Реабсорбция примерно 15% воды зависит от действия антидиуретического гормона *(факультативная реабсорбция),* реабсорбция же большей части воды (около 85%) не зависит от данного гормона. Глюкокортикоиды регулируют выведение воды через клубочковый фильтрационный барьер. Гормон паращитовидных желез и тиреокальцитонин регулируют выведение кальция и неорганического фосфата: тиреокальцитонин угнетает канальцевую реабсорбцию фосфата, повышает скорость выведения фосфата, кальция и хлористого натрия; паратгормон оказывает аналогичное влияние на фосфаты, уменьшает скорость выведения кальция, тормозит реабсорбцию Na^+ и HCO_3^- и секрецию H^+ клетками проксимальных извитых канальцев.

Итак, почки являются органами выделения, которые регулируют постоянство ионного состава и объема межклеточной жидкости).

Во вторичной моче уже нет сахара, аминокислот, многих солей. В то же время во вторичной моче резко повышена концентрация сульфатов, фосфатов, мочевины, мочевой кислоты и других веществ, которые не всасываются из канальцев нефронов в кровь. Так, концентрация мочевины во вторичной моче в 67 раз больше, чем в крови, креатинина – в 75 раз больше, а сульфатов – в 90 раз больше, чем в крови.

Образовавшаяся в почках моча из почечных чашек, а затем из лоханки поступает в мочеточники. По мочеточникам, благодаря перистальтическим движениям их стенок, моча по каплям проводится в мочевой пузырь, где она накапливается до наполнения

пузыря. Наружный и внутренний сфинктеры мочеиспускательного канала в это время сокращены, выход из мочевого пузыря закрыт.

Опорожнение мочевого пузыря происходит рефлекторно. При накоплении в мочевом пузыре 250 – 300 мл мочи она начинает заметно давить на стенки пузыря с силой около 12 – 15 см вод. ст. Из-за этого давления возникает позыв к мочеиспусканию. Генерированные в рецепторах стенок пузыря нервные импульсы направляются в центр мочеиспускания, расположенный в крестцовом отделе спинного мозга. Из этого центра по волокнам парасимпатических тазовых нервов к стенкам мочевого пузыря и сфинктерам мочеиспускательного канала поступают сигналы. Эти сигналы вызывают одновременное сокращение мускулатуры стенок мочевого пузыря и раскрытие сфинктеров мочеиспускательного канала. При этом моча изгоняется из мочевого пузыря.

Высшие центры мочеиспускания находятся в лобных долях полушарий большого мозга, они также регулируют процесс мочеиспускания. Условно-рефлекторная задержка на некоторое время позыва к мочеиспусканию вырабатывается в процессе воспитания ребенка. У новорожденных детей произвольная задержка мочеиспускания отсутствует. Способность регулировать произвольное мочеиспускание проявляется лишь к концу первого года жизни ребенка. На втором году жизни эта способность становится устойчивой. Влияние автономной (вегетативной) нервной системы обеспечивает не только выделение мочи из организма. Нервные импульсы могут усиливать или замедлять образование мочи, увеличивать или уменьшать выведение с мочой содержащихся в крови веществ.

Физические и химические свойства мочи. Моча представляет собой жидкость светло-желтого цвета. В моче содержится 95% воды и 5% твердых веществ. Это мочевина (2%), мочевая кислота (0,05%), креатинин (0,075%) и другие вещества, в том числе соли калия, натрия. В течение суток из организма с мочой выводится 25 – 30 г мочевины и до 25 г неорганических веществ. При заболеваниях почек, при кратковременных физических перегрузках в моче может появиться белок, которого в моче не должно быть. Реакция мочи зависит от пищи. При употреблении преимущественно мясной пищи моча имеет кислую реакцию, при овощной пище – щелочную или нейтральную. Появление в моче крови (красный, розовый ее цвет) может быть в результате повреждения слизистой оболочки, кровоизлияний в органах мочевой системы. Употребление в пищу свежей моркови, свеклы также может привести к окрашиванию мочи в розовый цвет.

МУЖСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Мужские половые органы состоят из половой железы – яичка с его оболочками и придатками, расположенными в мошонке, семявыносящих путей, вспомогательных половых желез и полового члена (рис. 104).

Внутренние мужские половые органы. Мужские половые железы человека (**яички**) выполняют две важнейшие функции: в них образуются сперматозоиды и половые гормоны, влияющие на развитие первичных и вторичных половых признаков. Железы яйцевидной формы, расположены в мошонке.

Яичко покрыто плотной соединительнотканной белочной оболочкой. От нее внутрь органа радиально отходят перегородочки, разделяющие яичко на множество долек (100 – 300), в которых располагается по одному-два *извитых семенных канальца*. Длина каждого канальца 50 – 80 см. Общая длина всех канальцев одного яичка достигает 300 – 400 м. У половозрелого мужчины стенка извитого семенного канальца яичка выстлана слоем сперматогенного эпителия, который состоит из сперматогенных клеток, находящихся на разных стадиях развития, и поддерживающих эпителиоцитов (сустентоцитов, или клеток Сертоли). Соседние клетки Сертоли соединены между собой плотными контактами, благодаря чему сперматогенные клетки располагаются в двух ярусах. В наружном базальном слое возле кровеносных капилляров залегают сперматогонии. Во внутреннем

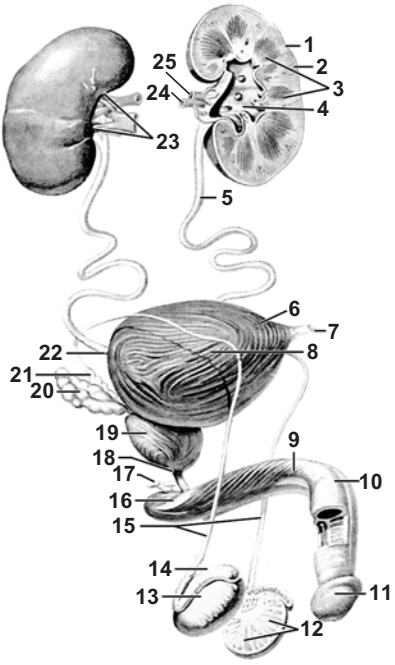


Рис. 104. *Мочеполовой аппарат мужчины:*

1 – почка; 2 – корковое вещество почки; 3 – почечные пирамиды; 4 – почечная лоханка; 5 – мочеточник; 6 – верхушка мочевого пузыря; 7 – срединная пупочная связка; 8 – тело мочевого пузыря; 9 – тело полового члена; 10 – спинка полового члена; 11 – головка полового члена; 12 – дольки яичка; 13 – яичко; 14 – придаток яичка; 15 – семявыносящие протоки; 16 – корень полового члена; 17 – бульбоуретральная железа; 18 – перепончатая часть мочеиспускательного канала; 19 – предстательная железа; 20 – семенной пузырек; 21 – ампула семявыносящего протока; 22 – дно мочевого пузыря; 23 – почечные ворота; 24 – почечная артерия; 25 – почечная вена

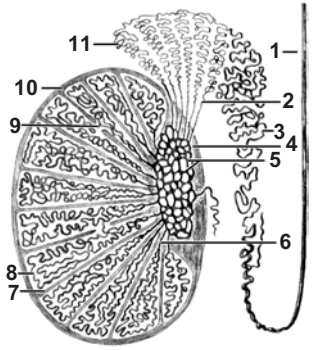
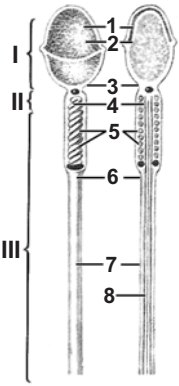


Рис. 105. *Схема строения яичка и его придатка:*
1 – семявыносящий проток; 2 – выносящие канальцы яичка; 3 – проток придатка; 4 – средостение яичка; 5 – сеть яичка; 6 – прямые семенные канальцы; 7 – 9 – сообщения между семенными канальцами различных долек; 10 – белочная оболочка; 11 – долька придатка яичка (по Алмазову и Сутулову)

адлюминальном слое находятся сперматоциты, сперматиды и сперматозоиды. Клетки Сертоли вместе с другими структурами стенки канальца формируют гематотестикулярный барьер, препятствующий проникновению токсических веществ и антител из крови к сперматогенному эпителию, способствуют сохранению микроокружения развивающихся клеток. Являясь микроокружением сперматогенных клеток, клетки Сертоли участвуют в сперматогенезе. Под влиянием фолликулостимулирующего гормона гипофиза клетки Сертоли синтезируют андрогенсвязывающий белок (АСБ), который переносит мужские половые гормоны к сперматогенным клеткам. Периодически контакты гематотестикулярного барьера открываются, пропуская дифференцирующиеся клетки в адлюминальную область.

Вблизи средостения канальцы постепенно выпрямляются, переходят в прямые и впадают в сеть яичка, расположенную в средостении. Канальцы сети открываются в 15 – 20 выносящих канальцев яичка, которые прободают его белочную оболочку и, извиваясь, входят в его придаток (рис. 105). В извитых семенных канальцах постоянно происходит образование огромного количества мужских половых клеток – сперматозоидов.

У здорового взрослого мужчины в 1 мл^3 спермы содержится около 100 млн сперматозоидов, а во время одного семяизвержения выделяется 300 – 400 млн.



Сперматозоид человека имеет головку, шейку и хвост (рис. 106). Головка яйцевидной формы содержит ядро, обладающее, как и ядро яйцеклетки, одним (гаплоидным) набором хромосом (23 хромосомы). На переднем полюсе головки под плазматической мембраной расположена акросома. Содержащиеся в ней ферменты при оплодотворении растворяют плотную оболочку яйцеклетки и способствуют проникновению сперматозоида в яйцеклетку. В шейке

Рис. 106. *Строение сперматозоида:*
I – головка; II – шейка; III – хвост; 1 – оболочка; 2 – акросома; 3 – ядро; 4 – проксимальная центриоль; 5 – митохондрии; 6 – дистальная центриоль; 7 – оболочка хвоста; 8 – осевая нить (по Елисееву и соавт.)

сперматозоида расположено множество митохондрий, обеспечивающих сперматозоид энергией для движения.

В яичке имеется еще одна разновидность клеток – *интерстициальные эндокриноциты* (клетки Лейдига), которые располагаются между семенными канальцами вблизи капилляров. Клетки Лейдига активно синтезируют мужской половой гормон – тестостерон (андроген), который оказывает разностороннее действие на различные чувствительные к нему клетки мужского организма, стимулируя их рост и функциональную активность. К ним относятся клетки простаты, семенных пузырьков, желез крайней плоти, почек, кожи и др. Под влиянием андрогенов во внутриутробном периоде происходит дифференцировка и последующее развитие половых органов, а затем половое созревание и возникновение вторичных половых признаков. Мужские половые гормоны влияют на половое поведение (либидо и потенцию). Андрогены стимулируют синтез белка и ускоряют рост тканей. Очень важным является их воздействие на сперматогенез: низкая концентрация гормона активирует этот процесс, высокая – тормозит. В яичках синтезируется и небольшое количество женских половых гормонов – эстрогенов. Андрогены и эстрогены вместе с другими гормонами регулируют рост и развитие опорно-двигательного аппарата, они в определенном возрасте останавливают рост костей в длину.

К яичку по заднему краю плотно прирастает **придаток яичка**, который представляет собой систему канальцев, заполненных созревшими сперматозоидами. Выносящие канальцы яичка, извиваясь, направляются из сети яичка к придатку, образуя его головку. Каждый выносящий каналец формирует дольку придатка. Все выносящие канальцы впадают в единственный очень длинный штопорообразно закрученный проток придатка. Он достигает 4 – 6 м в длину, его диаметр около 5 мм. Придаток является не только хранилищем сперматозоидов, здесь они становятся способными к оплодотворению. Проток придатка переходит в семявыносящий проток, который входит в состав семенного канатика.

Семявыносящий проток проходит через паховый канал, а далее по боковой стенке таза вниз и назад, направляясь ко дну мочевого пузыря, где оба протока сближаются. Конечный отдел семявыносящего протока у человека расширяется, образуя ампулу. В конечном отделе каждого семявыносящего протока его стенка как бы выпячивается, образуя боковые выросты – **семенные пузырьки** размерами $5 \times 2 \times 1$ см (рис. 107). Их складчатая слизистая оболочка вырабатывает густой желтоватый секрет, который смешивается со спермой и разжижает ее, питает и активирует сперматозоиды. Заостренный выделительный проток каждого семенного пузырька соединяется с конечным отделом семявыносящего протока и образует **семявыбрасывающий проток** длиной

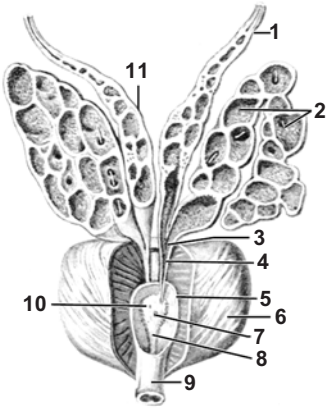


Рис. 107. *Семенные пузырьки. Предстательная железа. Семенные пузырьки и ампулы семявыносящих протоков вскрыты. Часть предстательной железы удалена и вскрыт мочеиспускательный канал (предстательная часть):*

1 – семявыносящий проток; 2 – семенные пузырьки; 3 – выделительный проток; 4 – семявыбрасывающий проток; 5 – предстательная часть мужского мочеиспускательного канала; 6 – предстательная железа; 7 – предстательная маточка; 8 – семенной холмик; 9 – перепончатая часть мочеиспускательного канала; 10 – устье семявыбрасывающего протока; 11 – ампула семявыносящего потока

около 2 см, который прободает предстательную железу и открывается в предстательную часть мужского мочеиспускательного канала узким отверстием, расположенным у основания семенного холмика.

Предстательная железа (простата). Форма предстательной железы напоминает каштан, своим основанием связанный с мочевым пузырем, масса простаты взрослого мужчины – 18 – 22 г. Простата развивается параллельно с яичками. Кастрация приводит к атрофии предстательной железы. Предстательная железа – это железисто-мышечный орган, железистое вещество которого состоит из 30 – 60 простатических желез. Пучки гладких мышечных клеток образуют вместе с прослойками соединительной ткани широкие толстые перегородки, отделяющие друг от друга простатические железы. Предстательная железа окружает начальную часть мочеиспускательного канала.

Устья многочисленных проточков простатических желез открываются в мочеиспускательный канал. Эпителий желез и их проточков вырабатывает жидкий беловатый секрет. Сокращение мышечного аппарата в момент семяизвержения (эякуляции) способствует выбрасыванию секрета из простатических желез в мочеиспускательный канал. Простата обладает эндокринной функцией. Она вырабатывает простагландины и другие биологически активные вещества.

Бульбоуретральные железы (куперовы) – парные округлые железы величиной с горошину каждая расположены между пучками мышц мочеполовой диафрагмы. Железы вырабатывают вязкий секрет, который предохраняет слизистую оболочку мочеиспускательного канала от раздражающего действия мочи.

Вещества, секретируемые предстательной железой, куперовыми железами и семенными пузырьками, добавляются к сперме во время ее продвижения по семявыбрасывающему протоку и

мочеиспускательному каналу, разжижают ее, повышают жизнеспособность сперматозоидов и активизируют их.

Сперма – густая, беловатая или сероватая вязкая жидкость со специфическим запахом, напоминающим запах свежих каштанов. В состав спермы входит вода, слизь, сахар (фруктоза), основания, огромное количество биологически активных веществ, включая простагландины. Последние вызывают сокращение гладких мышц матки и маточных труб. Около 30% семенной жидкости – это секрет предстательной железы, около 65 – 70% – семенных пузырьков. Во время одного семяизвержения выбрасывается 3 – 5 мл спермы.

Наружные мужские половые органы. Мошонка – это отвисающее книзу выпячивание брюшной стенки, расположенное между корнем полового члена и промежностью. У здорового мужчины мошонка благодаря наличию гладких мышц сокращена и приподнята. *Мошонка – это как бы «физиологический термостат», поддерживающий температуру яичек более низкой, чем температура тела, что является необходимым условием нормального сперматогенеза.*

Мужской половой член (penis, fallos) выполняет две функции. Он служит для выведения мочи и для совокупления (введения в женское влагалище). Его корень прикреплен к лобковым костям и скрыт под кожей; подвижная часть – тело – оканчивается утолщенной головкой, на вершине которой располагается наружное отверстие мочеиспускательного канала. У основания головки кожа образует циркулярную свободную складку – *крайнюю плоть*, скрывающую головку. Уздечка, расположенная на нижней поверхности головки, соединяет крайнюю плоть с кожей головки. Между крайней плотью и кожей головки имеется небольшое пространство (мешок), куда выделяется секрет многочисленных желез крайней плоти, образующих беловатую смегму. Это пространство открывается отверстием, через которое при отодвигании крайней плоти проходит головка полового члена.

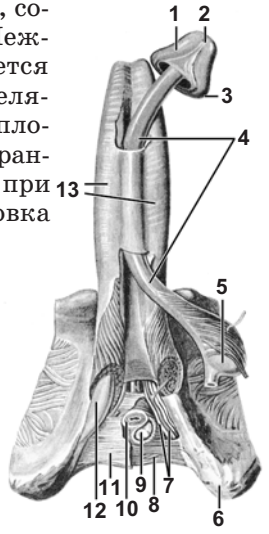


Рис. 108. *Строение полового члена:*
1 – головка полового члена; 2 – наружное отверстие мочеиспускательного канала; 3 – венец головки; 4 – губчатое тело полового члена; 5 – луковица полового члена; 6 – седалищный бугор; 7 – артерия и вена полового члена; 8 – глубокая поперечная мышца; 9 – бульбоуретральная железа; 10 – сфинктер мочеиспускательного канала; 11 – нижняя фасция мочеполовой диафрагмы; 12 – ножка полового члена; 13 – пещеристые тела полового члена (покрыты фасцией)

Половой член сформирован двумя пещеристыми и одним губчатым телами. Два *пещеристых тела* полового члена цилиндрической формы сходятся под лобковым симфизом и далее срастаются, образуя на нижней поверхности желобок, где залегает *губчатое тело полового члена*, заканчивающееся впереди головкой, задний конец губчатого тела образует луковицу, расположенную в толще мышц промежности (рис. 108).

Пещеристые и губчатое тела покрыты лишенной мышечных волокон плотной соединительнотканной белочной оболочкой. От внутренней поверхности оболочки отходят отростки (трабекулы), которые разветвляются в ткани губчатого и пещеристых тел и переплетаются между собой. Между ними образуется система ячеек (лакун, каверн), которые представляют собой широкие кровеносные капилляры.

Кровь к пещеристым телам доставляет в основном глубокая артерия полового члена, которая распадается на ветви, идущие по трабекулам. При спокойном состоянии полового члена они извитые, что дало повод называть их завитковыми, или улитковыми. Артерии открываются непосредственно в ячейки (каверны). Просвет этих артерий широкий, а их стенки имеют толстую мышечную оболочку, помимо этого, внутренняя оболочка артерий утолщена за счет добавочных пучков гладких мышечных волокон, которые закрывают просвет при сокращении сосудистой стенки. В стенках вен также хорошо развит мышечный слой. Основную роль в эрекции играют гладкие мышечные клетки артерий, артериол и синусоидных капилляров. В покое при отсутствии эрогенной стимуляции гладкие мышцы сокращены, поэтому стенки завитковых артерий полового члена умеренно сокращены, и сами артерии извитые. Межкавернозные вены и вены, проходящие под белочной оболочкой пещеристых тел, открыты, и кровь легко оттекает по ним. В результате психогенных влияний, идущих из коры головного мозга в спинной, а также рефлекторных – вследствие раздражения чувствительных нервных окончаний, расположенных в коже половых органов и эрогенных зон, возбуждаются парасимпатические нейроны крестцового отдела спинного мозга (центр эрекции). Нервный импульс, возникающий в них, передается по тазовым нервам к половым органам. В результате этого расслабляются гладкие мышцы трабекул пещеристых тел полового члена и губчатого тела и завитковых артерий. Последние выпрямляются, и кровь устремляется в ячейки (каверны) – они расширяются. Во время эрекции благодаря кровенаполнению пещер стенки вен сдавлены, что препятствует оттоку крови из сосудистых полостей. При эрекции резко увеличиваются размеры полового члена, он выпрямляется, становится плотным. Кожа полового члена, слизистая оболочка мочеиспускательного канала,

белочная оболочка и трабекулы очень богаты чувствительными нервными окончаниями.

Мужской мочеиспускательный канал – это узкая трубка длиной у новорожденного 5 – 6 см, у взрослого 16 – 22 см. В нем различают три части: предстательную, прободающую предстательную железу; самую короткую перепончатую, проходящую через диафрагму таза, и самую длинную губчатую, залегающую в губчатом теле полового члена.

ЖЕНСКИЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

Женские половые органы, как и мужские, подразделяются на внутренние (яичники, маточные трубы, матка и влагалище), расположенные в полости малого таза, и наружные (женская половая область и клитор), видимые снаружи (рис. 109).

Внутренние женские половые органы. Яичник – важнейшая парная железа, которая подобно яичку выполняет две функции: образование яйцеклеток и выработку женских половых гормонов, которые выделяются в кровь. Яичник, расположенный непосредственно ниже входа в малый таз, имеет овальную форму. У новорожденной девочки масса яичника не превышает 0,15 г, у нерожавшей женщины его масса 5 – 6 г, в возрасте 40 – 50 лет начинается атрофия яичников, их масса уменьшается почти в два раза.

Один край яичника свободный, другой прикреплен к брыжейке. Здесь в орган входят сосуды и нервы, поэтому он называется воротами яичника.

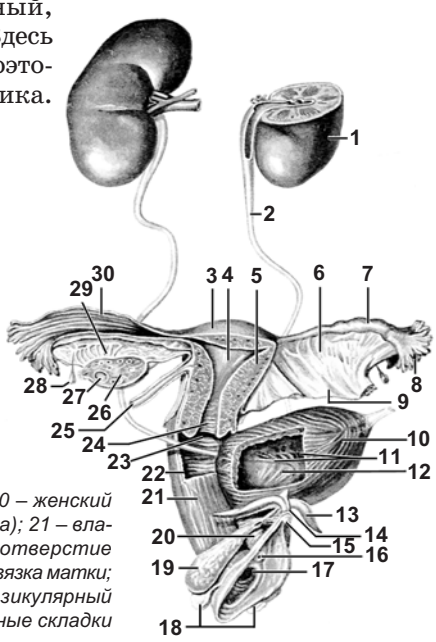


Рис. 109. *Мочеполовой аппарат женщины:*

1 – почка; 2 – мочеточник; 3 – дно матки; 4 – полость матки; 5 – тело матки; 6 – брыжейка маточной трубы; 7 – ампула маточной трубы; 8 – бахромки трубы; 9 – брыжейка матки (широкая связка матки); 10 – мочевой пузырь; 11 – слизистая оболочка мочевого пузыря; 12 – устье мочеточника; 13 – ножка клитора; 14 – тело клитора; 15 – головка клитора; 16 – наружное отверстие мочеиспускательного канала (уретры); 17 – отверстие влагалища; 18 – большая железа преддверия (бартолиниева железа); 19 – луковица преддверия; 20 – женский мочеиспускательный канал (женская уретра); 21 – влагалище; 22 – влагалищные складки; 23 – отверстие матки; 24 – канал шейки матки; 25 – круглая связка матки; 26 – яичник; 27 – фолликул яичника; 28 – везикулярный привесок; 29 – придаток яичника; 30 – трубные складки

Яичник покрыт соединительнотканной оболочкой, под ней располагается корковое вещество, состоящее из плотной волокнистой соединительной ткани, в которой находятся многочисленные фолликулы – первичные (яйцеклетка – овогония, окруженная одним слоем яичниковых фолликулоцитов), растущие (созревающие), атретические, а также желтые тела и рубцы. Мозговая часть яичника образована соединительной тканью, в которой проходят сосуды и нервы.

С наступлением половой зрелости раз в месяц начинается созревание одного овоцита первого порядка, которое заканчивается образованием зрелой гаплоидной яйцеклетки. Развивающиеся фолликулы преобразуются в *зрелые пузырчатые фолликулы яичника* (граафовы пузырьки) в результате сложных процессов овогенеза, которые происходят циклически каждые 28 дней. При этом первичный фолликул растет, клетки фолликулярного эпителия интенсивно размножаются, располагаются в виде многих слоев, вокруг фолликула развивается соединительнотканная оболочка (тека), клетки начинают вырабатывать жидкость фолликула, содержащую гормоны эстрогены, которая раздвигает их. Одновременно растет и яйцеклетка, вокруг нее образуется блестящая оболочка.

Яйцеклетка (овоцит, ооцит) человека (и других млекопитающих) относится к маложелтковым с равномерным распределением желточных включений. Яйцеклетка покрыта блестящей оболочкой, которая окружена слоем питающих их фолликулярных клеток, вырабатывающих женские половые гормоны, выполняющих по отношению к овоциту трофическую, защитную и барьерную функции. Яйцеклетка, окруженная слоем фолликулярных клеток, оттесняется к одному из полюсов фолликула (яйценосный холмик), в связи с накоплением жидкости образуется быстро увеличивающаяся в размерах полость – граафов пузырек, стенка которого из-за избытка жидкости разрывается, и яйцеклетка, окруженная блестящей оболочкой и тремя-четырьмя тысячами фолликулярных клеток, выходит в свободную брюшную полость, откуда попадает в маточную трубу, где и созревает (рис. 110).

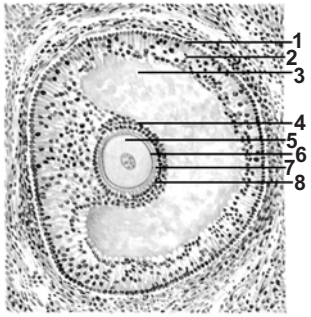


Рис. 110. *Строение пузырчатого фолликула яичника (граафова пузырька):*
1 – наружная оболочка покрышки фолликула; 2 – внутренняя оболочка покрышки фолликула; 3 – полость фолликула с фолликулярной жидкостью; 4 – яйценосный холмик; 5 – яйцеклетка; 6 – блестящая зона; 7 – лучистый венец; 8 – фолликулярные клетки

В полость лопнувшего пузырька изливается кровь, сгусток крови быстро замещается соединительной тканью, здесь развивается *желтое тело*. Клетки фолликулярного эпителия размножаются, в них накапливается пигмент. Они превращаются в лютеоциты, продуцирующие гормон прогестерон. Если яйцеклетка не была оплодотворена, желтое тело функционирует 12 – 14 дней. Оно называется циклическим (менструальным) желтым телом. Если наступает беременность, желтое тело сохраняется в течение всей беременности (желтое тело беременности). Как только прекращается функционирование желтого тела (менструального или беременности), оно атрофируется, в нем разрастается соединительная ткань. На месте желтого тела остается соединительнотканный рубец – беловатое тело. Итак, в течение примерно 40 лет половой зрелости у женщины созревает и выделяется около 400 – 500 яйцеклеток. Все прочие дегенерируют.

В яичниках образуются женские половые гормоны: эстрогены и прогестерон, а также небольшое количество мужских половых гормонов – андрогенов. Эстрогены обеспечивают развитие наружных женских половых органов, вторичных половых признаков, рост и развитие опорно-двигательного аппарата, развитие тела по женскому типу, влияют на психику и поведение. Прогестерон оказывает влияние на слизистую оболочку матки, готовя ее к внедрению (имплантации) оплодотворенного яйца, росту и развитию плода, развитию плаценты, молочных желез.

Маточная труба – па́рная, цилиндрической формы, расположена в верхнем крае широкой связки матки. В трубе различают четыре части: маточную, которая проходит через стенку матки и открывается в полость маточным отверстием; короткий перешеек, лежащий вблизи матки; длинную ампулу и ее расширенную воронку, открывающуюся в брюшную полость вблизи яичника – брюшное отверстие. Последнее ограничено бахромкой трубы, одна из которых – яичниковая бахромка – длиннее других. *Оплодотворение яйцеклетки происходит в маточной трубе, откуда она переходит в полость матки.*

Матка – полый толстостенный орган грушевидной формы. Узкая полость матки примерно треугольной формы, вверху сообщается с трубами, а внизу через канал шейки матки – с влагалищем. Масса матки новорожденной девочки 2 – 2,5 г, у нерожавшей женщины 40 – 50 г, у много раз рожавшей – в 1,5 – 2 раза больше. Интенсивный рост матки начинается в начале периода полового созревания.

Стенка матки состоит из трех слоев: эндометрия (слизистая оболочка), миометрия (мышечная оболочка) и периметрия (серозная оболочка, или брюшина). Листки брюшины, покрывающие

матку со всех сторон, переходят в правую и левую широкие связки матки.

В слизистой оболочке различают два слоя: толстый поверхностный функциональный, который отторгается во время менструации, и глубокий – базальный. *Миометрий* образован гладкой мышечной тканью, в нем залегают мощные венозные сплетения. При беременности гладкие мышечные клетки гипертрофируются, их размеры увеличиваются в 5 – 10 раз в длину и в 3 – 4 раза в ширину, соответственно увеличиваются и размеры матки. Резко возрастает количество кровеносных сосудов и капилляров. Непосредственно после родов масса матки достигает 1 – 1,5 кг, постепенно происходит ее обратное развитие, которое заканчивается через 6 – 8 недель после родов. Кровоснабжение матки обильное, артерии мышечной оболочки спирально закручены, от них отходят артерии, направляющиеся в эндометрий, где они разветвляются на спиральные, питающие поверхностный функциональный слой, и прямые, питающие базальный слой; и те и другие разветвляются на артериолы и затем на капилляры.

Влагалище представляет собой уплощенную трубку длиной 7 – 9 см, которая соединяет полость матки с наружными половыми органами женщины. Влагалище направлено косо вверх примерно под углом в 45°. Наружное отверстие влагалища открывается в его преддверие. У девственниц оно закрыто девственной плевой, которая является складкой слизистой оболочки, обычно кольцевидной формы. В эпителии влагалища происходят циклические изменения в соответствии с фазами овариально-менструального цикла.

Большая часть слизистой оболочки влагалища относительно слабо иннервирована и имеет мало чувствительных окончаний. Лишь вход во влагалище обладает огромным количеством нервных окончаний.

Клетки поверхностного слоя эпителия богаты гликогеном, который у здоровой женщины под влиянием обитающих во влагалище микробов распадается с образованием молочной кислоты. Это придает влагалищной слизи кислую реакцию и обусловливает ее бактерицидность по отношению к патогенным микробам.

Стенки влагалища весьма эластичны, они легко расслабляются и сокращаются, поэтому полость меняет размеры и форму. Во время родов влагалище пропускает новорожденного, при половом акте влагалище легко приспосабливается к различным размерам мужского полового члена.

Наружные женские половые органы. *Женская половая область*, или *вульва,* включает лобок («холм Венеры»), большие и малые половые губы, клитор и преддверие влагалища (рис. 111). У женщин в области лобка и больших половых губ хорошо выражена

подкожная жировая клетчатка. Кожа лобка богата чувствительными нервными окончаниями. *Большие половые губы* ограничивают половую щель. *Малые половые губы* лежат кнутри от больших и отделены от них бороздами. Передние верхние края малых губ раздваиваются, окаймляя клитор, верхние части образуют крайнюю плоть клитора, нижние – его уздечку.

Клитор, длиной 2,5 – 3,5 см, подобно мужскому половому члену, состоит из двух пещеристых тел, разделенных перегородкой, и головки. Строение пещеристых тел клитора аналогично таковому полового члена. Ножки клитора прикрепляются к нижним ветвям лобковых костей. Чтобы увидеть клитор, следует слегка отодвинуть вверх его крайнюю плоть. Клитор – наиболее важная эрогенная зона женщины.

Преддверие влагалища – это щель между малыми половыми губами, куда открываются наружные отверстия мочеиспускательного канала и влагалище, протоки множества малых и двух больших желез преддверия (бартолиниевы). Луковица преддверия также состоит из пещеристой ткани, которая расположена симметрично по бокам от нижнего конца влагалища (аналог губчатого тела мужского полового члена).

Наружные половые органы, особенно клитор и преддверие влагалища, имеют обильную иннервацию и множество различных чувствительных нервных окончаний. Наружные половые органы вместе с влагалищем составляют единый совокупительный аппарат, предназначенный для введения мужского полового члена и спермы и выведения плода.

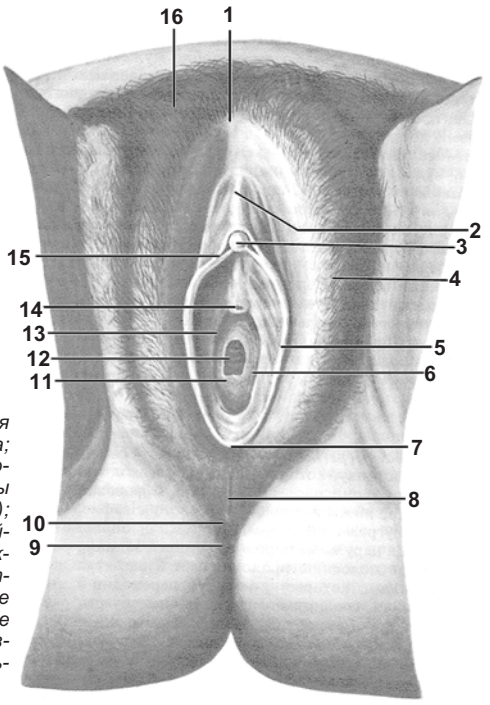


Рис. 111. *Наружные женские половые органы:*
1 – передняя спайка губ; 2 – крайняя плоть клитора; 3 – головка клитора; 4 – большая половая губа; 5 – малая половая губа; 6 – устье большой железы преддверия (бартолиниева железа); 7 – уздечка половых губ; 8 – задняя спайка губ; 9 – задний проход; 10 – промежность; 11 – девственная плева; 12 – отверстие влагалища; 13 – преддверие влагалища; 14 – наружное отверстие мочеиспускательного канала; 15 – уздечка клитора; 16 – лобок (по Синельникову)

Молочная железа

Молочная железа, являющаяся видоизмененной потовой железой, расположена на передней поверхности большой грудной мышцы. У девственниц масса ее около 150 –200 г, у кормящей женщины – 300 – 400 г, у мужчин она недоразвита. У новорожденной девочки имеется лишь недоразвитая система протоков. В предпубертатном периоде у девочек быстро растет жировая ткань, к моменту половой зрелости железа становится округлой, но увеличение ее происходит в основном за счет жировой ткани.

На передней поверхности железы в центре находится пигментированный сосок (на его поверхности открываются 10 – 15 млечных пор), окруженный также пигментированным околососковым кружком (ареола). Кожа околососкового поля и особенно соска богато иннервируется. У взрослой женщины железа состоит из 15 – 20 долей, между которыми располагается жировая и рыхлая волокнистая соединительная ткань. Каждая доля – это сложная альвеолярная железа, выводной проток которой направляется радиально к соску. Не доходя до соска, проток, расширяясь, образует млечный синус. Однако концевые отделы железы некормящей женщины представляют собой лишь млечные альвеолярные протоки. Под влиянием эстрогена и прогестерона с конца пятого и до конца шестого месяцев беременности на их концах формируются альвеолы, образованные одним слоем цилиндрических клеток. В дальнейшем до родов образование альвеол резко замедляется, но клетки секретируют, и образуемая ими жидкость (молозиво) растягивает альвеолы, в результате чего железа продолжает набухать. Этот процесс продолжается до и в первые 1 – 2 дня после родов.

Во время кормления грудью альвеолы молочных желез продуцируют молоко. Секреция молока стимулируется лактотропным гормоном гипофиза. После окончания периода кормления постепенно происходит обратное развитие молочной железы, лишь сохраняются некоторые альвеолы.

ГАМЕТОГЕНЕЗ

Половые клетки, слияние которых дает новый организм, объединяют термином *гаметы.* Женская гамета называется *яйцеклеткой,* мужская – *сперматозоидом.* Все остальные клетки, не принимающие непосредственного участия в образовании гамет, получили название *соматических клеток. Гаметогенез* – поэтапное «сотворение» высокоспециализированных клеток, способных дать начало новому организму. Обычно гаметогенез делят на четыре стадии: 1) образование первичных половых клеток (ППК) и миграция их в гонады; 2) размножение половых клеток в гонадах путем митоза; 3) уменьшение числа хромосом в каждой клетке

в два раза в результате мейоза; 4) окончательное созревание и дифференцировка гамет, превращение их в сперматозоиды и яйцеклетки, которые способны оплодотворять или быть оплодотворенными.

Первичные половые клетки впервые можно обнаружить среди эндодермальных клеток желточного мешка с третьей недели беременности. На пятой неделе путем амебоидного движения они мигрируют в область зачатка гонад, не содержавших до этого момента собственно половых клеток.

Попав в гонады, половые клетки начинают энергично делиться, и их численность резко увеличивается. Клетки делятся *митотически.* Митоз обеспечивает передачу двум дочерним клеткам совершенно одинаковых наборов хромосом, содержащих наследственную информацию. Митотически делящиеся женские половые клетки называют *оогониями,* а соответствующие мужские – *сперматогониями.*

Характер митотической активности половых клеток в мужских и женских гонадах сильно различается. Активное митотическое деление половых клеток у плодов женского пола наблюдается со второго по пятый месяц внутриутробного развития. Их число увеличивается с нескольких тысяч до 7 млн. К началу седьмого месяца часть оогоний перестают делиться митотически и входят в профазу первого деления *мейоза,* остальные подвергаются дегенерации – *атрезии.* На этом заканчивается пролиферативная стадия развития половых клеток у девочек. У плодов мужского пола сперматогонии развиваются из первичных половых клеток, мигрирующих в семенники. На ранних стадиях эмбрионального развития после достижения половой зрелости сперматогонии начинают быстро размножаться митотически, при этом часть их потомков становятся стволовыми, т. е. сохраняют способность к непрерывным неограниченным делениям, другие сперматогонии проходят ограниченное число последовательных митозов, после чего приступает к мейозу. Этот процесс продолжается в течение всего времени, пока у мужчины происходит сперматогенез, что может длиться до глубокой старости. Сперматогонии составляют стволовой пул половых клеток, которые периодически переходят в митоз и образуют клон синхронно развивающихся мужских гамет (половых клеток). Конечной стадией этого процесса являются зрелые сперматозоиды.

Одно из основных условий, необходимых для сохранения вида при наличии полового процесса, – это сохранение постоянного числа хромосом из поколения в поколение. Это обеспечивает **мейоз** – тип клеточного деления, при котором происходит уменьшение (редукция) числа хромосом вдвое: из *диплоидного (2n)* в *гаплоидный (1n).* Вместе с тем именно благодаря мейозу создаются новые комбинации генетического материала путем различных сочетаний материнских и отцовских генов. Необходимо помнить, что геном каждой клетки состоит наполовину из отцовских,

наполовину из материнских хромосом: 46 хромосом каждого человека объединяются в 23 пары *гомологичных хромосом,* в каждой из которых одна хромосома отцовская, другая – материнская. Гомологичные хромосомы в паре одинаковы по размеру, по форме, в одинаковых участках содержат гены, определяющие одинаковые признаки организма, но конкретные формы этих генов (аллели) могут быть различными. Взаимодействие аллельных генов (полное и неполное доминирование, полимерия, эпистаз и др.) определяет проявление признаков.

Сперматогенез. *Сперматогонии,* лежащие непосредственно на базальной мембране извитых семенных канальцев, проходят несколько последовательных стадий митотического деления. Общее количество сперматогоний в яичке человека составляет около 1 млрд. Различают две основные категории сперматогоний: А и В. Некоторые сперматогонии А, которые делятся митотически, остаются стволовыми, т. е. сохраняют способность к делению и поддерживают свою популяцию. Остальные дифференцируются в сперматогоний В, которые делятся митотически, дифференцируются в сперматоциты первого порядка и вступают в мейоз.

В результате первого деления мейоза образуются две дочерние клетки *сперматоциты второго порядка,* каждый из которых содержит гаплоидный набор (23) d-хромосом (d-хромосома – хромосома после репликации ДНК, которая состоит из двух дочерних молекул ДНК). Вторичные сперматоциты расположены ближе к просвету канальца. Во втором делении мейоза образуются две сперматиды. Таким образом, в результате деления одной сперматогонии образуются четыре сперматиды, каждая из которых обладает гаплоидным набором хромосом.

В ходе сложного процесса спермиогенеза сперматиды дифференцируются в зрелые сперматозоиды. Дифференцирующие сперматиды лежат в углублениях плазматической мембраны клеток Сертоли. При спермиогенезе комплекс Гольджи формирует акросому, содержащую протеолитические ферменты (в основном гиалуронидазу и трипсиноподобный акрозин), которые при контакте с яйцеклеткой разрушают ее прозрачную зону.

Сложный процесс сперматогенеза регулируется гормонами. После полового созревания гипоталамус начинает выделять гонадотропный рилизинг-гормон, под влиянием которого гипофиз секретирует фолликулостимулирующий (ФСГ) и лютеинизирующий гормон (ЛГ), воздействующий на клетки Лейдига. Последние выделяют большое количество тестостерона. Под влиянием фолликулостимулирующего гормона гипофиза клетки Сертоли синтезируют андрогенсвязывающий белок (АСБ), который переносит мужские половые гормоны к сперматогенным клеткам.

Морфофункциональное состояние яичка регулируется гормонами аденогипофиза – *фолликулостимулирующего (ФСГ),*

лютеинизирующего (ЛГ), причем уровень гормонов постоянный, имеются лишь незначительные колебания. Половое созревание и соответствующие изменения в извитых семенных канальцах, описанные выше, связаны с секрецией ЛГ, который влияет на клетки Лейдига, вызывая в них синтез и секрецию тестостерона (Т). Уровень его в крови у взрослого мужчины постоянный. Под действием Т развиваются вторичные половые признаки. Секреция ЛГ, в свою очередь, регулируется *гонадотропин-рилизинг-гормоном (ГТРГ)* гипофизотропной зоны гипофиза. Между содержанием Т и ГТРГ имеется отрицательная обратная связь. ГТРГ стимулирует и синтез ФСГ аденогипофизом. ФСГ связывается со специфическими рецепторами клеток Сертоли, которые в результате сложной цепной реакции синтезируют *андрогенсвязывающий белок (АСБ).* Последний, связываясь с тестостероном, образует комплекс АСБ-Т, непосредственно влияющий на сперматогенез. Кроме того, клетки Сертоли вырабатывают полипептид *ингибин,* который тормозит секрецию ГТРГ и ФСГ.

Оогенез. Первичные женские половые клетки – огонии (от греч, oon – яйцо, gone – рождение) – попадают в яичник из энтодермы желточного мешка. В отличие от мужских половых клеток, период размножения женских протекает во внутриутробном периоде, в результате чего образуются *примордиальные фолликулы,* расположенные в корковом веществе яичника вблизи его поверхности. Каждый из них содержит примордиальную женскую половую клетку – оогонию, покрытую одним слоем плоских клеток фолликулярного эпителия, клетки которого на ранних стадиях не отличаются от стромальных. В конце 3-го месяца внутриутробного развития оогонии после многократного митотического деления превращаются в *ооциты первого порядка (первичные ооциты),* которые остаются в этом состоянии вплоть до периода полового созревания.

Первичный фолликул представляет собой первичный ооцит диаметром 25 – 30 мкм, покрытый двумя (и более) слоями фолликулярных эпителиоцитов.

В пубертатный период и у половозрелой женщины обычно циклически созревает один фолликул, однако несколько первичных фолликулов превращаются во вторичные. *Вторичный фолликул* представляет собой растущий первичный ооцит, покрытый несколькими слоями фолликулярных эпителиоцитов, образовавшихся благодаря их митотическому делению. Вокруг цитолеммы ооцита формируется *прозрачная оболочка* (зона) (рис. 112).

Одновременно соединительная ткань, окружающая фолликул, образует его теку (от греч. theca– ячейка).

В период активного роста вторичный фолликул превращается в *третичный,* или *пузырчатый (везикулярный), фолликул,* который представляет собой ооцит, покрытый прозрачной оболочкой и множеством фолликулярных эпителиоцитов, между

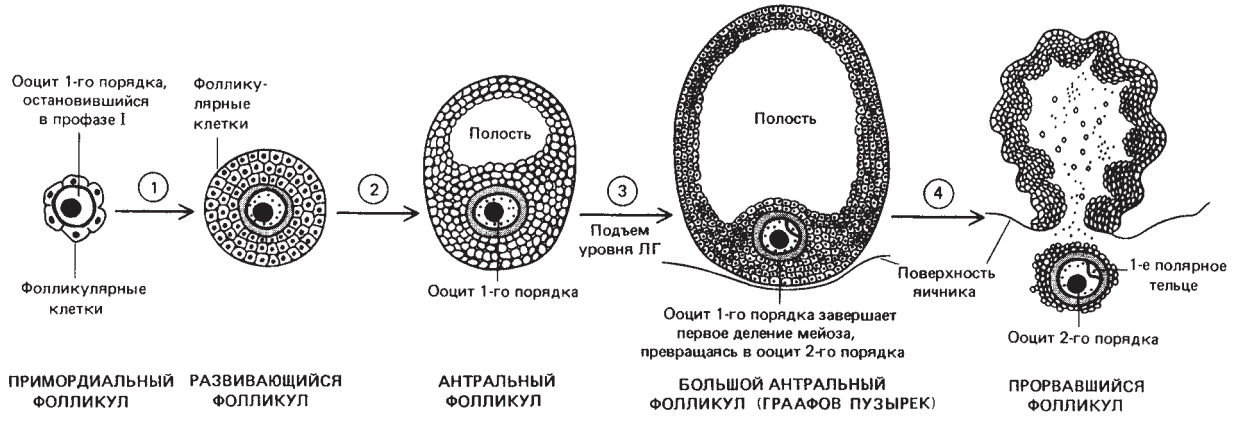


Рис. 196. Стадии развития ооцита человека:

1. До рождения небольшая доля примордиальных фолликулов последовательно начинает расти (развивающиеся фолликулы). 2. После периода непрерывного роста в некоторых развивающихся фолликулах накапливается жидкость (антральные фолликулы). 3. С наступлением половой зрелости раз в лунный месяц волна выделяемого гипофизом лютеинизирующего гормона (ЛГ) побуждает один антральный фолликул к созреванию; ооцит первого порядка, находящийся в этом фолликуле, завершает первое деление мейоза, образуя полярное тельце и превращаясь в ооцит второго порядка. 4. Ооцит второго порядка вместе с полярным тельцем и частью окружающих фолликулярных клеток освобождается в тот момент, когда фолликул разрывается на поверхности яичника. Ооцит второго порядка претерпевает второе деление мейоза только в том случае, если он будет оплодотворен (по Альбертсу и соавт.)

которыми имеется полость *(фолликулярная пещера),* заполненная фолликулярной жидкостью. Вокруг прозрачной зоны расположен один слой фолликулярных клеток, образующих *лучистый венец.* Фолликулярные клетки, отделенные от последнего фолликулярной жидкостью пещеры, *образуют зернистый слой,* в клетках которого обнаруживают различные стадии митоза. Фолликул окружен сформированной текой. Накапливающаяся фолликулярная жидкость оттесняет окруженный фолликулярными клетками ооцит в сторону. В период большого роста происходят интенсивный рост цитоплазмы и ядра ооцита и накопление в цитоплазме РНК и желтка. *Зрелый пузырчатый фолликул (граафов пузырек),* достигающий в диаметре 1 см, покрыт соединительнотканной оболочкой *(текой) фолликула,* в которой выделяют *наружную теку,* образованную плотной соединительной тканью, и *внутреннюю,* богатую кровеносными и лимфатическими капиллярами. К внутренней оболочке прилежит *зернистый слой.* В одном участке этот слой утолщен, здесь находится *яйценосный холмик,* в котором залегает *яйцеклетка – ооцит,* окруженный *прозрачной зоной* и *лучистым венцом.* Внутри зрелого фолликула яичника имеется полость, содержащая фолликулярную жидкость. В период созревания первичный ооцит проходит стадии мейоза 1, в результате чего образуются крупный вторичный ооцит, обладающий гаплоидным набором d-хромосом и большей частью желтка, и маленькое полярное тельце, обладающее аналогичным набором хромосом.

Фолликулярные эпителиоциты продуцируют эстрогены. Женская половая клетка во время оогенеза, подобно мужским, защищена от вредных воздействий гематофолликулярным барьером, образованным толстой базальной мембраной, фолликулярными клетками и прозрачной оболочкой.

В обоих яичниках новорожденной девочки около 2 млн ооцитов первого порядка. К началу полового созревания в яичниках

Таблица 26

Примерная продуктивность яичников женщины
(по Мерк, Шарп и Доум)

Параметр	Примерное количество
Максимальное количество ооцитов в обоих яичниках плода	7–20 млн
Количество ооцитов у новорожденной девочки	2 млн
Количество ооцитов к моменту менархе	200–400 тыс.
Количество ооцитов, вступающих в рост в течение репродуктивного периода	8000
Количество овуляторных менструальных циклов на протяжении репродуктивного периода	300–400
Количество фолликулов, вступающих в рост в одном цикле	3–30
Число яйцеклеток, освобождающихся в норме при каждой овуляции	1 (редко 2)

остается около 300 тыс. первичных ооцитов, большинство из которых также гибнет в течение периода половой зрелости. У женщины созревает лишь 300 – 400 яйцеклеток (табл. 26).

Созревание ооцитов приостанавливается на стадии метафазы II мейотического деления. Уже в просвете трубы после оплодотворения завершается мейоз, в результате чего образуется яйцеклетка, обладающая гаплоидным набором s-хромосом.

Несмотря на принципиальное сходство генетических процессов при сперматогенезе и оогенезе, между ними существуют значительные различия. На рис. 113 показан ряд параллелей между двумя этими процессами. Во-первых, это касается продолжительности периода митотического размножения сперматогоний, что отмечено выше. Во-вторых, у индивидуумов женского пола первое деление мейоза начинается в период внутриутробного развития, впервые завершается к моменту полового созревания, а последний – накануне менопаузы. У мальчиков мейоз начинается только с достижением половой зрелости и сохраняется в течение всей половой зрелости мужчины. В-третьих, образование зрелых половых клеток у женщин происходит циклически с периодом примерно 28 дней, в то время как у мужчин это происходит непрерывно. В-четвертых, в отличие от сперматогоний, каждая из которых в результате мейоза дает четыре функционально полноценных сперматозоида, из оогонии получается только одна яйцеклетка. После первого деления мейоза в одну дочернюю клетку отходит большая часть цитоплазмы, а во вторую, называемую *направительным тельцем,* мало. Аналогично происходит во время второго деления мейоза. Направительные тельца дегенерируют. В-пятых, мужская и женская половые клетки сильно отличаются по строению и функции: сперматозоид – маленькая подвижная клетка, очень богатая митохондриями, которые снабжают его энергией для движения, в то время как яйцеклетка – самая большая клетка человеческого организма (диаметр 150–200 мкм), содержащая не только значительные запасы питательных веществ, но и матричные РНК, которые будут использоваться на ранних стадиях развития зародыша. Яйцеклетка окружена питающими ее фолликулярными клетками и образует специализированную структуру – фолликул (граафов пузырек).

Овариально-менструальный цикл. Женский репродуктивный цикл относится к инфрадианным ритмам человека (ритм с периодом более суток).

У женщин созревание и выделение яйцеклетки из пузырчатого фолликула яичника происходит циклически. Этот процесс называется *овуляцией.* Овуляция сопровождается значительными изменениями всей половой системы. Если оплодотворение яйцеклетки не происходит, наблюдается отторжение поверхностного функционального слоя слизистой оболочки матки и разрыв сосудов, наступает кровотечение из половых путей – *менструация.* Повторяющиеся в определенном ритме кровянистые

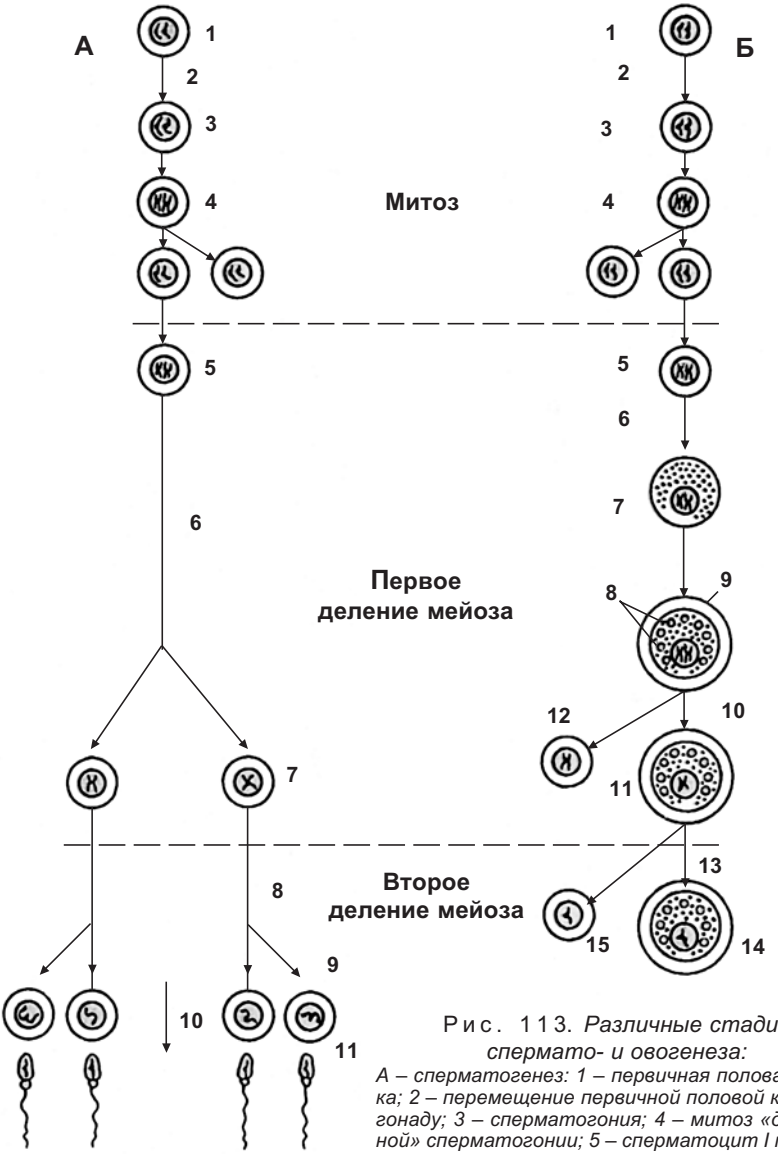


Рис. 113. *Различные стадии спермато- и овогенеза:*

А – сперматогенез: 1 – первичная половая клетка; 2 – перемещение первичной половой клетки в гонаду; 3 – сперматогония; 4 – митоз «диплоидной» сперматогонии; 5 – сперматоцит I порядка; 6 – первое деление мейоза (мейоз I); 7 – сперматоцит II порядка; 8 – второе деление мейоза (мейоз II); 9 – сперматида; 10 – дифференцировка сперматид; 11 – зрелый сперматозоид; Б – овогенез: 1 – первичная половая клетка; 2 – перемещение первичной половой клетки в гонаду; 3 – овогония; 4 – митоз «диплоидной» овогонии; 5 – овоцит I порядка; 6 – первое деление мейоза (мейоз I) с остановкой в профазе; 7, 8 – созревание овоцита II порядка; 9 – кортикальные гранулы; 10 – завершение мейоза I; 11 – овоцит II порядка; 12 – первое полярное тельце; 13 – второе деление мейоза (мейоз II); 14 – второе полярное тельце; 15 – зрелая яйцеклетка

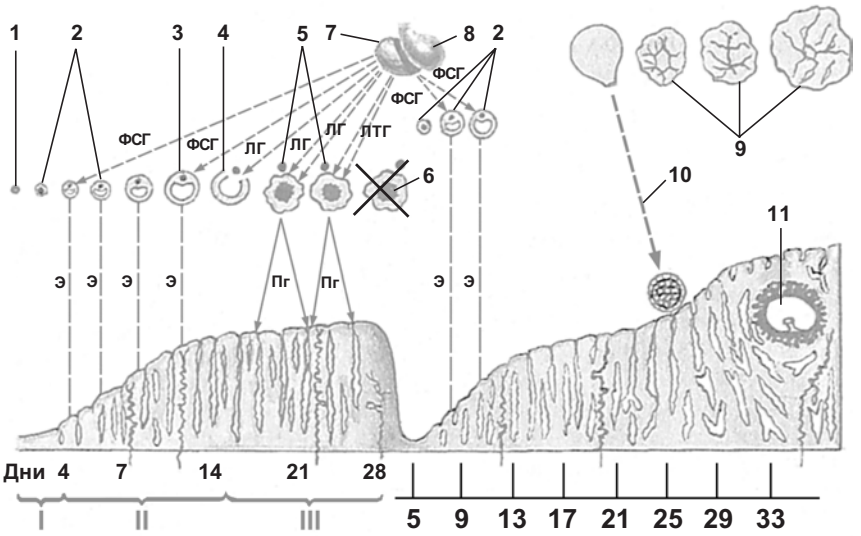


Рис. 114. *Овариально-менструальный цикл:*

I – менструальная фаза; II – постменструальная фаза; III – предменструальная фаза; 1 – примордиальный фолликул в яичнике; 2 – первичные (растущие) фолликулы; 3 – вторичный фолликул (граафов пузырек); 4 – овуляция; 5 – желтое тело в стадии расцвета; 6 – обратное развитие желтого тела; 7 – передняя доля гипофиза; 8 – задняя доля гипофиза; 9 – желтое тело беременности; 10 – оплодотворение; 11 – имплантированный зародыш. Стрелками показано действие фоллитропина (ФСГ) на растущие фолликулы, лютропина (ЛГ) – на овуляцию и образование желтых тел, лактотропина (пролактина, ЛТГ) – на сформированное желтое тело, действие эстрогена (Э), стимулирующее рост эндометрия,– на матку (постменструальная, или пролиферативная, фаза), прогестерона (Пг) – на эндометрий (предменструальная фаза)

выделения из влагалища получили название *менструального цикла*. Менструальные циклы являются характерным признаком нормальной деятельности женской половой системы.

Менструации начинаются в период полового созревания обычно в возрасте 12 – 14 лет *(менархе)*, иногда немного раньше (в 9 – 10) или позже (15 – 16 лет). средняя продолжительность нормального менструального цикла (от первого дня предыдущей до первого дня последующей менструации) составляет 21 – 35 дней, в большинстве случаев (75% женщин) – 28 дней, что соответствует лунному месяцу. Регулярный менструальный цикл обычно нарушается после 45 лет в связи с угасанием гормональной и репродуктивной функции яичников, при этом интервал между менструациями увеличивается и, наконец, наступает последняя овуляция, т. н. менопауза.

Регуляция менструального цикла осуществляется при участии гипоталамуса, гипофиза и яичников. Особенностью этих взаимосвязей является то, что на индивидуальный базовый ритм ГТРГ, ЛГ и ФСГ накладываются 28-дневный ритм по фазам

менструального цикла. Генератором этого менструального ритма являются яичники.

В менструальном цикле различают три фазы (рис. 114). В первую *фолликулярную* фазу менструального цикла в яичниках происходят рост и созревание фолликулов, один из которых – *доминантный, или лидирующий,* – достигает преовуляторной стадии. В фоликулярной фазе цикла происходит постоянное повышение частоты и амплитуды пульсов ЛГ и ФСГ, особенно начиная с 7 – 8-го дня цикла, когда выделяется доминирующий фолликул. Увеличение секреции эстрадиола является характерным для фолликулярной фазы. Влияя на клетки-мишени в половых органах, этот гормон обеспечивает подготовку их к возможной беременности.

В результате деления клеток под влиянием эстрогенов толщина эндометрия в матке достигает (по данным УЗИ) 1 см. Данная фаза получила название *фазы пролиферации.*

Одновременно повышение концентрации эстрадиола в крови является условием осуществления овуляции. Когда фолликул готов к разрыву, из аденогипофиза в кровяное русло выбрасывается большое количество ЛГ. Разрыв стенки фолликула и выход зрелой яйцеклетки в брюшную полость, которые происходят в середине менструального цикла под влиянием пикового выброса ЛГ, получили название *овуляции.* В этот момент ооцит уже содержит гаплоидный набор хромосом, состоящий из 22 соматических и одной Х-половой хромосомы, однако каждая хромосома содержит по-прежнему две молекулы ДНК (хроматиды). Повторим: *образование собственно зрелой половой клетки (гаметы) произойдет лишь после того, как в яйцеклетку проникнет сперматозоид.* После этого мужская (сперматозоид) и женская гаметы соединяются под одной клеточной оболочкой и возникнет первая клетка нового организма – *зигота.* Если оплодотворение не произойдет, цикл развития женской половой клетки останется незавершенным.

После овуляции наступает вторая, *лютеиновая* фаза менструального цикла, во время которой на месте лопнувшего фолликула из фолликулярных клеток образуется и новая эндокринная железа – *желтое тело.* Продолжительность функционирования этой железы, если не произошло оплодотворение, около 14 дней, затем происходит ее регресс. Рубец, образовавшийся на месте желтого тела, называется *беловатым телом.* Желтое тело подавляет рост и созревание других фолликулов. Главный гормон желтого тела – *прогестерон* – подготавливает слизистую оболочку матки к имплантации зародыша: слизистая оболочка утолщается, количество кровеносных сосудов в ней увеличивается, усиливается секреция молочных желез. Эта фаза состояния эндометрия получила название *секреторной.* У женщины эндометрий находится в состоянии наибольшей готовности к приему зародыша спустя примерно 7 суток после овуляции, т. е. именно в то время, когда в случае оплодотворения яйца должна произойти

имплантация. Толщина эндометрия к этому времени достигает одного сантиметра.

Если наступает беременность, у желтого тела начинается продолжительный период роста, в результате которого оно может достичь диаметра 2 – 3 см. Сохранение желтого тела в этом случае обеспечивается *хорионическим гонадотропином человека (ХГЧ),* секретируемым клетками зародыша и плацентой.

Если беременность не наступила, в конце лютеиновой фазы менструального цикла наступает *менструация* (менструальное кровотечение), во время которой отторгается функциональный слой эндометрия. Менструация обычно длится 3 – 5 дней и является следствием снижения уровня гормонов яичника (эстрогенов и прогестерона) в крови, нарушения кровообращения в эндометрии (расширение и тромбоз вен, спазм артерий, очаговые некрозы); повышения внутрисосудистого фибринолиза, угнетение процессов свертывания крови в сосудах эндометрия; повышения содержания простагландинов в матке и усиления сократительной активности миометрия. Кровопотеря в норме не превышает 150 мл. Менструация фактически завершает женский репродуктивный цикл, однако традиционно с нее принято начинать отсчет дней цикла.

Половое созревание. В период полового созревания, который у девушек протекает в возрасте 9 – 13, у юношей в возрасте 11 – 15 лет, в организме происходят важнейшие морфофизиологические и психологические изменения, развиваются вторичные половые признаки, начинаются менструации (у девушек) и семяизвержения (у мальчиков). Все эти преобразования связаны с резким усилением синтеза и секреции гипоталамусом гонадотропин-рилизинг факторов, которые стимулируют выработку передней долей гипофиза фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов. Последние влияют на синтез и выделение половыми железами половых гормонов. Уровень тестостерона у юношей повышается в 10 – 20 раз, уровень эстрогена у девушек возрастает в 8 – 10 раз. В это время половые гормоны стимулируют рост костей, который особенно выражен в 12 лет у девушек и в 14 – у юношей.

У девушек в период полового созревания развиваются молочные железы. Это начинается с появления небольших бугорков, затем увеличиваются соски и околососковые поля, молочная железа растет и округляется. Вслед за формированием молочных желез начинается оволосение лобка по женскому типу, появляются волосы в подмышечных впадинах, растут внутренние половые органы, щелочная среда во влагалище сменяется кислой, меняется форма таза. Средние сроки начала менструации 11,5 – 12,5 лет; 100 лет тому назад эти сроки колебались в пределах 16 – 17 лет. Более раннее начало менструаций связано с акселерацией. У большинства девушек появляются выделения из влагалища.

У юношей процесс полового созревания начинается с увеличения яичек и их придатков, полового члена, простаты, семявыносящих протоков, семенных пузырьков. Очень важным проявлением полового созревания являются поллюции (ночные семяизвержения) у юношей, которые оказывают и серьезное психологическое влияние. Вначале оволосение лобка начинается по женскому типу, набухают грудные железы, к концу периода (15 – 16 лет) начинается рост волос на лице, теле, в подмышечных впадинах, на лобке – по мужскому типу, пигментируется кожа мошонки, еще больше увеличиваются половые органы. Все это – хорошо видимые доказательства превращения юноши в мужчину. Затем появляются волосы на конечностях, потом на животе и позже всего на груди. Доказано, что степень оволосения тела зависит от уровня мужского полового гормона тестостерона в организме.

Таблица 27

Последовательность появления признаков полового созревания у обоих полов

Возраст (годы)	Мальчики	Девочки
9–10	–	Рост костей таза, округление ягодиц. Увеличение сосков
10–11	Начало роста яичек и полового члена	Начало роста молочных желез. Рост волос на лобке
11–12	Активность секреции предстательной железы	Рост наружных и внутренних половых органов. Изменения эпителия и мазков влагалища
12–13	Рост волос на лобке (сначала по женскому типу)	Пигментация сосков. Увеличение молочных желез
13–14	Быстрый рост яичек и полового члена. Уплотнение околососковой области	Рост волос в подмышечных впадинах. Начало менструации (в среднем 13,5 лет, колебания от 9 до 17 лет). Первые менструации несколько лет могут быть без овуляции
14–15	Рост волос в подмышечной области, пушок на верхней губе. Начало изменения голоса	Самая ранняя нормальная беременность
15–16	Зрелые сперматозоиды (в среднем – 15 лет, колебания – от 11 лет 3 мес. до 17 лет)	Угри. Более низкий голос. Менструации принимают регулярный характер. Остановка роста скелета
16–17	Волосы на лице и туловище. Мужской тип оволосения на лобке. Угри	
21	Остановка роста скелета	

Тестостерон оказывает серьезное влияние на рост гортани, в связи с чем меняется тембр голоса. Это происходит в 13 – 14 лет. В связи с акселерацией ломка голоса наступает на 4 – 5 лет раньше, чем 100 лет тому назад.

В таблице 27 приведены сведения об изменениях в организме, связанных с половым созреванием.

Половая принадлежность. Различают несколько понятий в области половой принадлежности: 1) *собственно биологический пол* (генетический, гонадный, гаметный и гормональный); 2) *род* – психологические и культурные характеристики индивидуума; 3) *ядро родовой сущности* – убежденность человека в его принадлежности именно к этому, а не другому полу складывается в раннем детстве (до двух лет) и сохраняется в течение всей жизни человека.

Генетический пол зависит от наличия или ротсутствия Y-хромосомы. Во всех соматических клетках человека имеется по 46 хромосом (диплоидный набор), среди которых 44 соматические и две половые; клетки женского организма имеют две половые X-хромосомы, мужского – одну X и одну Y-хромосому. Половые клетки имеют по одной половой хромосоме: яйцеклетки – только X, сперматозоиды – X или Y. Именно Y-хромосома, которой обладают только мужчины, направляют развитие индифферентных половых желез по мужскому пути, превращая их в яички. В 1990 г был открыт на Y-хромосоме ген SRY, ответственный за этот процесс. В конце восьмой недели эмбрионального развития ген SRY экспрессирует специальный белок H-Y-антиген, способствующий формированию извитых семенных канальцев и образованию клеток Лейдига. Последние начинают продуцировать тестостерон и антимюллеров гормон, влияющие на формирование мужских половых органов, т. е. превращение индифферентных половых желез в яички. Продукция тестостерона у плода человека начинается примерно в конце третьего месяца. Под влиянием тестостерона формируются мужские половые органы. Если на ранних этапах развития блокировать секрецию тестостерона, у животного с генотипом XY развиваются половые органы самки (мужской псевдогермафродитизм). Если же на ранних стадиях плоду XX имплантировать тестостерон, развиваются более или менее характерные мужские половые органы (женский псевдогермафродитизм).

Развивающееся яичко продуцирует важный гормон – АМГ (антимюллеров гормон), препятствующий сохранению мюллеровых протоков, из которых образуются матка, маточные трубы и влагалище. А секретируемый тестостерон способствует сохранению вольфовых протоков и формированию из них протоков придатка яичка, семявыносящих протоков, семенных пузырьков

и семявыбрасывающих протоков, а также развитию наружных мужских половых органов. Именно мужские половые гормоны влияют на развитие нервной системы. Они вызывают маскулинизацию, их отсутствие – феминизацию.

На Х-хромосоме открыт ген DSS, который направляет развитие индифферентной половой железы в яичник. Этот ген играет у эмбрионов ХХ такую же роль, как ген SRY у эмбриона ХУ.

Генетический пол определяет **истинный**, или **гонадный пол** (греч. gone – семя), т.[т]е. пол, обусловленный строением половой железы (яичка или яичника). В свою очередь, истинный пол представляет **гаметный пол**, т. е. способность желез порождать сперматозоиды или яйеклетки, и **гормональный пол**, или способность вырабатывать мужские (андрогены) или женские (эстрогены) половые гормоны.

Половые гормоны определяют **морфологический пол**, т. е. развитие мужских или женских половых органов и вторичных половых признаков. Они же (половые гормоны) определяют **мозговой**, или **церебральный, пол**, т. е. половой диморфизм головного мозга.

Гражданский пол – это пол, официально зарегистрированный при рождении.

Очень важно ощущение человеком своей половой принадлежности, половой самоидентификации, идентичности. *Гендер* (синоним понятия «пол») подчиняется закономерностия осознания человеком своей сущности вообще и включает положительное свойство принадлежности к определенной мужской или женской половине человечества и отрицательное свойство исключения из той или иной группы. Гендерная роль – это внешнее проявление и демонстрация поведения, которое позволяет окружающим судить о гендерной идентичности. Иными словами, гендерная роль – это социальное выражение гендерной идентичности (табл. 28).

В организме и мужчин, и женщин вырабатываются одни и те же половые гормоны: мужские – андрогены (тестостерон) и женские (эстрогены и прогестерон), но у мужчин преобладают первые (их уровень в шесть раз выше, чем у женщин), а у женщин – вторые.

Генетический и гормональный пол определяет биологическую, психологическую и социальную жизнь человека, его половое воспитане, половое самосознание, половое поведение, половую роль и выбор полового партнера.

Имеются определенные половые различия головного мозга, которые также обусловлены действием половых гормонов, в частности, тестостерона во внутриутробном периоде. Тестостерон влияет на скорость роста развивающегося мозга и ответственен за различия в строении мозга у женщин и мужчин.

Таблица 28

Пол человека

Пол	Признаки	Характеристика	
		Мужской пол	Женский пол
Генетический	хромосомы	XY	XX
Гонадный	половая железа	яичко (семенник)	яичник
Гаметный	половая клетка	сперматозоид	яйцеклетка
Гормональный	гормоны	андрогены	эстрогены
Морфологический (телесный)	Морфологические		
	длина тела	больше	меньше
	масса тела	больше	меньше
	туловище	короче	длиннее
	(размеры относительные)		
	конечности	длиннее	короче
	плечи	шире	уже
	таз	уже	шире
	грудная клетка	длиннее, шире	короче, уже
	живот	короче	длиннее
	масса мышц	больше	меньше
	подкожная жировая клетчатка	меньше	больше
	кожа	толще	тоньше
	волосы	больше на лице, туловище, конечностях, обильные на лобке и животе до пупка	на лице отсутствуют, меньше на туловище, отсутствуют на животе
	молочные железы	неразвиты	развиты
Церебральный (мозговой)	половой диморфизм головного мозга		
Гражданский	официальная регистрация при рождении	мужчина	женщина

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ, РОСТА И СТРОЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА

Закономерности строения тела человека обусловлены его эмбриональным развитием. Исходя из этого, необходимо ознакомиться с основными этапами развития человеческого зародыша.

Зародыш (эмбрион) – организм, развивающийся внутри яйцевых оболочек или в теле матери на ранних стадиях развития, начинающихся зачатием и завершающихся вылуплением из яйца, или рождением. В акушерстве зародышем называют организм лишь в течение 8 недель, когда происходят основные изменения его

строения (эмбриональный период). Остальная, бóльшая часть внутриутробного развития, с 9-й по 38 – 39-ю недели, называется *плодным,* или *фетальным периодом,* а сам организм – плодом (лат. fetus – оплодотворенный, носящий в себе плод).

Оплодотворение яйцеклетки происходит в маточной трубе, после чего возникает качественно новая структура: одноклеточный зародыш – зигота. Оплодотворение – видоспецифичный процесс, через прозрачную зону яйцеклетки может пройти только сперматозоид того же вида, что и яйцеклетка. Перед оплодотворением сперматозоид подвергается сложному и пока не расшифрованному процессу капацитации под влиянием секрета женских половых путей. Лишь после этого сперматозоид связывается с гликопротеидом прозрачной зоны, что инициирует акросомальную реакцию. В результате акросомальной реакции выделяется содержимое акросомы, которое лизирует прозрачную зону. Пройдя через нее, сперматозоид контактирует с плазматической мембраной яйцеклетки боковой поверхностью своей головки. Мембраны обеих гамет сливаются, после чего сливаются ядра, образуя диплоидное ядро. *Сперматозоид не только вносит свою ДНК в яйцеклетку, но и активирует метаболизм.* После оплодотворения содержимое кортикальных гранул высвобождается, изменяется конфигурация гликопротеинов прозрачной зоны и мембрана яйцеклетки становится непроницаемой для других сперматозоидов. В первые дни после оплодотворения развитие зародыша происходит в маточной трубе. В результате *дробления зиготы,* которое длится 3 – 4 дня и происходит в полости маточной трубы, образуется *бластула* (*греч.* blastos – росток) – пузырек, в котором различают заполненную жидкостью полость – *бластоцель* (*греч.* koilos – полый), окруженную многочисленными клетками – *бластомерами* (*греч.* meros – доля) двух видов: крупных темных и мелких светлых. Из последних формируется стенка пузырька – *трофобласт* (*греч.* trophe – питание), дающий в дальнейшем начало внешнему слою оболочек зародыша. Скопление более крупных бластомеров получило название *эмбриобласта* – «зачатка зародыша» (*греч.* embryon – зародыш), который прилежит к трофобласту изнутри, образуя *зародышевый узелок* (рис. 115). Из него развиваются зародыш и внезародышевые части (кроме трофобласта). *Зародыш, имеющий вид пузырька, на 6 – 7-й день беременности внедряется (имплантируется) в слизистую оболочку матки.* Вначале дефект эндометрия закрывается коагуляционной фибриновой пробкой, затем эпителий регенерирует и зародыш оказывается внутри функционального слоя эндометрия. На 2-й неделе развития эмбриобласт расщепляется на две пластинки, между которыми образуется щель – будущий амниотический пузырек *(первая стадия гаструляции).* Одна из пластинок, образованная высокими призматическими клетками, прилежащая к трофобласту, образует *эпибласт,* дающий начало *эктодермальной пластинке*

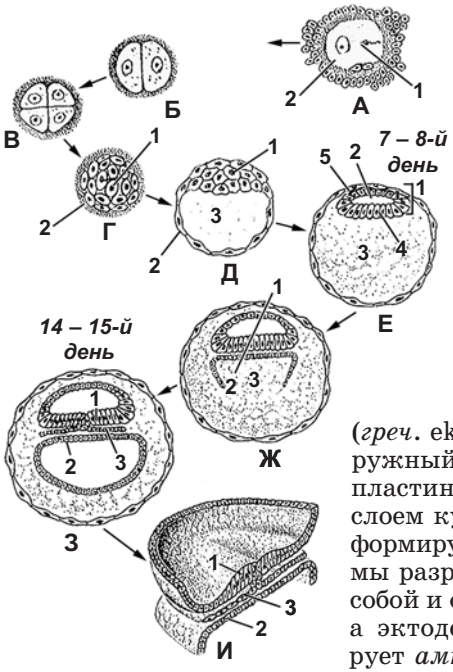


Рис. 115. *Дробление зиготы и образование зародышевых листков:*

А – оплодотворение: 1 – сперматозоид; 2 – яйцеклетка; Б, В – дробление зиготы; Г – морулобластула: 1 – эмбриобласт, 2 – трофобласт; Д – бластоциста: 1 – эмбриобласт (зародышевый узелок); 2 – трофобласт; 3 – полость амниона; Е – бластоциста: 1 – эмбриобласт; 2 – полость амниона; 3 – бластоцель; 4 – эмбриональная энтодерма; 5 – амниотический эпителий; Ж, З, И: 1 – эктодерма; 2 – энтодерма; 3 – мезодерма (по Крстичу, с изменениями)

(*греч.* ektos – вне, derma – кожа) – наружный зародышевый листок. Вторая пластинка – *гипобласт,* образованный слоем кубических клеток, из которых формируется *энтодерма.* Края энтодермы разрастаются, соединяются между собой и образуют *желточный пузырек,* а эктодермальная пластинка формирует *амниотический пузырек.*

С 15 – 17-го дня развития (3-я неделя беременности) начинают развиваться трехслойный зародыш и осевые органы *(вторая стадия гаструляции).* Из трех слоев зародыша развиваются все ткани будущего организма. Клетки наружной (эктодермальной) пластинки зародышевого щитка смещаются к заднему его концу, в результате чего возникает утолщение – *первичная полоска,* направленная кпереди. Краниальная часть первичной полоски имеет небольшое возвышение – *первичный (гензеновский) узелок,* а сама полоска по срединной линии слегка вогнута *(первичная бороздка).* Клетки эктодермальной пластинки, лежащие впереди первичного узелка, погружаются в промежуток между наружной (эктодермальной) и внутренней (энтодермальной) пластинками, образуя *хордальный (головной) отросток,* который дает начало спинной струне – *хорде* (*греч.* chorde – струна). Клетки первичной полоски, прорастая по обе стороны между наружной и внутренней пластинками зародышевого щитка и вперед по бокам от хорды, образуют средний зародышевый листок – *мезодерму.* Зародыш становится трехслойным. На 3-й неделе развития из эктодермы начинает формироваться *нервная трубка.* От задней части внутренней (энтодермальной) пластинки во внезародышевую мезодерму *(амниотическую ножку)* впячивается *аллантоис* (*греч.* allantoides – колбасовидный). По ходу аллантоиса от зародыша через амниотическую ножку к ворсинкам хориона прорастают кровеносные (пупочные) сосуды.

На 3 – 4-й неделе развития тело зародыша обособляется от внезародышевых органов (желточного мешка, аллантоиса, амниотической ножки). Зародышевый щиток изгибается и становится выпуклым, формирующаяся глубокая продольная борозда – *туловищная складка* – отграничивает его края от амниона. Тело зародыша из плоского щитка превращается в объемное, эктодерма покрывает зародыш со всех сторон, а энтодерма, оказавшаяся внутри тела зародыша, свертывается в трубку – зачаток будущей кишки. Узкое отверстие, сообщающее эмбриональную кишку с желточным мешком и образующими его элементами, в дальнейшем превращается в пупочное кольцо (рис. 116). Из энтодермы возникают эпителий и железы желудочно-кишечного тракта, из эктодермы – нервная система, эпидермис и его производные, эпителиальная выстилка анального отдела прямой кишки, влагалища, ротовой полости.

Эмбриональная (первичная) кишка вначале замкнута, у ее переднего и заднего концов имеются впячивания эктодермы – ротовая ямка (будущая ротовая полость) и клоакальная (заднепроходная) ямка (бухты). Ротовую ямку от первичной кишки отделяет двухслойная (глоточная) перепонка (мембрана), заднепроходную ямку – заднепроходная (анальная) перепонка. На 4 – 5-й неделе прорывается передняя (глоточная) перепонка, на 3-м месяце – задняя. *Амнион,* заполненный жидкостью, окружает зародыш, предохраняя его от различных повреждений, рост желточного мешка постепенно замедляется, он редуцируется.

Дифференцировка (*лат.* differens – различие) мезодермы начинается в конце 3-й недели развития. Из мезодермы возникает *мезенхима.* Дорсальная часть мезодермы, которая расположена по бокам от хорды, подразделяется на сегменты тела – *сомиты,* число пар которых на 34-й день развития достигает 43 – 44. В сомитах различают три части: переднемедиальную – *склеротом,* из которого развиваются кости и хрящи скелета; латерально расположен

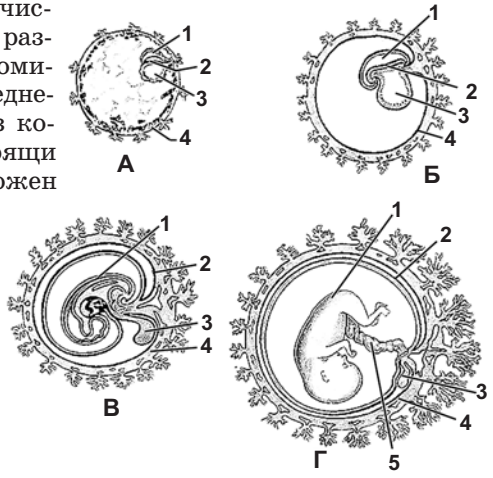


Рис. 116. *Положение эмбриона и зародышевых оболочек на ранних стадиях развития человека:*
А – 2 – 3-я нед.; Б – 4-я нед.: 1 – полость амниона; 2 – тело эмбриона; 3 – желточный мешок, 4 – трофобласт; В – 6-я нед.; Г – плод 4 – 5-го мес.: 1 – тело эмбриона (плода); 2 – амнион; 3 – желточный мешок; 4 – хорион; 5 – пупочный канатик

миотом, из которого формируется поперечнополосатая скелетная мускулатура; кнаружи лежит *дерматом,* из которого возникает собственно кожа (рис. 117).

Из вентральной несегментированной части мезодермы – *спланхнотома* – образуются еще две пластинки: прилежащая к первичной кишке медиальная (висцеральная) называется *спланхноплеврой,* прилежащая к стенке тела зародыша латеральная (наружная) пластинка – *соматоплеврой.* Из этих пластинок развивается мезотелий серозных оболочек, а пространство между ними превращается в полости (брюшинную, плевральную и перикардиальную). Из мезенхимы спланхноплевры образуются все слои пищеварительной трубки, кроме эпителия, который имеет энтодермальное происхождение. Из мезенхимы спланхнотома образуются клетки крови, гладкая мышечная ткань, кровеносные и лимфатические сосуды, соединительная ткань. Мезенхима спланхнотомов является также источником развития сердечной поперечнополосатой мышечной ткани, коркового вещества надпочечника и эпителия половых желез (яичек, яичников).

На границе между сомитами и спланхнотомами из мезодермы образуются *нефротомы,* из которых развиваются эпителий почек и семявыносящих путей.

На 4-й неделе из эктодермы формируются зачатки органа слуха (вначале слуховые ямки, затем слуховые пузырьки) и зрения (будущие хрусталики над возникающими из боковых выпячиваний головного мозга глазными пузырями). В это же время преобразуются висцеральные отделы головы, группирующиеся вокруг ротовой бухты, которую спереди охватывают лобный и верхнечелюстной отростки. Каудальнее последних видны контуры нижнечелюстной и гиоидной (подъязычной) висцеральных дуг.

На передней поверхности туловища зародыша выделяются сердечный, а за ним печеночный бугры. Углубление между этими буграми указывает на место образования поперечной перегородки – одного из зачатков диафрагмы.



Рис. 117. *Тело эмбриона в поперечном разрезе:*
1 – нервная трубка; 2 – хорда; 3 – аорта; 4 – склеротом; 5 – миотом; 6 – дерматом; 7 – первичная кишка; 8 – вторичная полость тела (целóм)

Каудальнее печеночного выроста находится брюшной стебелек, включающий крупные кровеносные сосуды и соединяющий эмбрион с внезародышевыми оболочками (пупочный канатик).

К концу 1-го месяца развития заканчивается закладка основных органов зародыша, который имеет длину 6,5 мм. На 5 – 8-й неделе у зародыша развиваются органы – сердце, легкие, усложняется строение кишечной трубки, формируются

висцеральные и жаберные дуги, образуются капсулы органов чувств; нервная трубка полностью замыкается и расширяется в головном конце (будущий головной мозг). В возрасте около 31 – 32 дней (5-я неделя) длина зародыша составляет 7,5 мм. На 25-й день начинает биться сердце со скоростью 140 ударов в минуту. На 5 – 8-й неделе у зародыша развиваются органы, появляются зачатки вначале верхних, а затем нижних конечностей в виде кожных складок, в которые позднее врастают закладки костей, мышц, сосудов и нервов. На 6-й неделе заметны закладки наружного уха, с конца 6 – 7-й недели – пальцев рук, а затем ног.

В конце 2-го – начале 3-го лунного месяца развития плода можно различить относительно огромную голову, на которой видны рот, нос, глаза и уши, туловище и конечности, на которых возникают движения, начинают образовываться ногти и индифферентные наружные половые органы, которые возможно дифференцировать на 4-м лунном месяце. На 5-м месяце развивается кожный покров, покрытый пушком, начинают функционировать сальные железы, начинает развиваться подкожная основа. В течение 9-го месяца интенсивно формируется подкожная основа, пушок выпадает, его замещают настоящие волосы, уплотняются хрящи носа и ушной раковины, удлиняются ногти, выходя за пределы кончиков пальцев.

Установлены три группы факторов, детерминирующих ход развития зародыша: 1) генетические факторы; 2) взаимодействия частей зародыша; 3) воздействие внешних по отношению к зародышу факторов (механических – давление, физических – температура, лучистая энергия, химических – лекарственные вещества и др.). Все эти факторы тесно связаны между собой. Изменение этой связи и внешних условий может привести к нарушению развития отдельных частей зародыша.

Особенности строения, роста и развития человека. В онтогенезе человека различают два основных периода: внутриутробный, или пренатальный, и внеутробный, или постнатальный. Кроме того, выделяют периоды жизни человека (табл. 29).

При оценке площади поверхности отдельных участков тела взрослого человека можно применять «правило девятки», согласно которому поверхность головы и шеи составляет 9% поверхности тела, верхние конечности (каждая 9%) – 18%; нижние (каждая 18%) – 36%, передняя часть туловища – 18%, задняя часть – 18%, промежность – 1%, ладонь и пальцы – 1%. Большинство антропометрических показателей имеют значительные индивидуальные колебания. Площадь поверхности тела и его отдельных фрагментов, пропорции зависят от возраста человека (рис. 118).

Развитие человека происходит в течение всей его жизни, начиная от образования зиготы и кончая смертью. Рост же (увеличение массы) заканчивается к 20 – 25 годам.

Рост и развитие человека характеризуются целым рядом закономерностей.

Таблица 29

Периоды жизни человека

Периоды	Возраст
1. Эмбриональный	0 – 8 недель
2. Переходный	8 – 16 недель
3. Плодный (фетальный)	4 – 10 месяцев
4. Новорожденный	1 – 10 дней
5. Грудной возраст	10 дней – 1 год
6. Раннее детство	1 – 3 года
7. Первое детство	4 – 7 лет
8. Второе детство	8 – 12 (мальчики) 8 – 11 (девочки)
9. Подростковый возраст	13 – 16 (мальчики) 12 – 15 (девочки)
10. Юношеский возраст	17 – 21 (юноши) 16 – 20 (девушки)
11. Зрелый возраст, I период	22 – 35 (мужчины) 21 – 35 (женщины)
12. Зрелый возраст, II период	36 – 60 (мужчины) 36 – 55 (женщины)
13. Пожилой возраст	61 – 74 (мужчины) 56 – 74 (женщины)
14. Старческий возраст	75 – 90 лет (мужчины и женщины)
15. Долгожители	90 лет и старше

1. *Генетическая детерминированность.* Рост и развитие зависят от генома человека, однако взаимодействие совокупности генов друг с другом и с различными факторами внешней среды может в той или иной мере влиять на фенотип.

2. *Стадийность.* Рост и развитие индивидуума протекают стадийно. При этом последовательность стадий также детерминирована. Однако временны́е границы между отдельными стадиями варьируют. Активность процесса различная на разных стадиях, что дает основание некоторым исследователям говорить о цикличности. На каждой стадии в организме происходят количественные и качественные изменения, что обусловливает необратимость процесса.

3. *Каждый период онтогенеза человека проявляется характерными морфофизиологическими особенностями.* Длина тела и его масса являются интегральными показателями, позволяющими судить о физическом развитии человека. Как правило, увеличение длины тела у мужчин заканчивается в возрасте 18 – 20 лет, у женщин – 16 – 18 лет. Впоследствии до 60 – 65 лет длина тела не изменяется, а после этого в связи с укорочением (уплощением) межпозвоночных дисков, изменением осанки тела и уплощением сводов стопы длина тела уменьшается примерно на 1 – 1,5 мм в год. В конце 1-го лунного месяца беременности длина зародыша

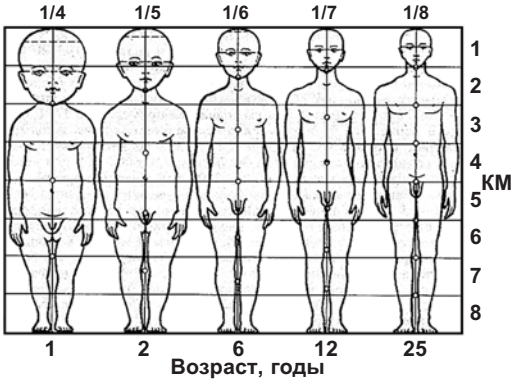


Рис. 118. *Изменение пропорции отделов тела в процессе роста:*
КМ – средняя линия; по вертикальной оси справа цифрами показано соответствие отделов тела детей и взрослых, по верхней горизонтальной оси – отношение длины головы к длине тела (по Андронеску)

составляет около 7 мм, в конце 2-го – 20 – 30 мм, а масса тела 35 г, в конце 6-го – длина тела 30 см, а масса 600 – 700 г, в конце 9-го – длина 47 см, масса – 2000 – 2500 г. В течение первого года жизни ребенка происходит наибольшее увеличение длины тела (на 21 – 25 см), в периоды раннего и первого детства скорость роста быстро уменьшается, в начале периода второго детства скорость роста стабилизируется (4,5 – 5,5 см в год), а в конце – резко возрастает. В подростковом возрасте годичная прибавка длины тела у мальчиков составляет в среднем 5,8 см, у девочек – 5 – 5,7 см. При этом у девочек интенсивный рост наблюдается в возрасте от 10 до 13 лет, а у мальчиков – в подростковом возрасте, далее рост замедляется.

Масса тела удваивается к 5 – 6-му месяцу после рождения, утраивается к году и увеличивается примерно в 4 раза к двум годам. Увеличение длины и массы тела идет примерно одинаковыми темпами. Максимальная годичная прибавка массы тела имеет место в подростковом возрасте: у девочек на 13-м, а у мальчиков на 15-м году жизни. Масса тела увеличивается до 20 – 25 лет. Обычно стабильная масса тела сохраняется до 40 – 46 лет. Следует стремиться к тому, чтобы в течение всей жизни масса тела человека сохранялась в пределах цифр 19 – 20-летнего возраста.

За последние 100 – 150 лет наблюдается *акселерация* – ускорение морфофункционального развития и созревания всего организма детей и подростков, которая в большей степени проявляется в экономически развитых странах. У мужчин акселерация выражена в большей степени. Так, масса тела новорожденных детей возросла в среднем на 100 – 300 г, годовалых – на 1500 – 2000 г, а длина их тела – на 5 см. Длина тела детей в периоды второго детства и в подростковом возрасте увеличилась на 10 – 15 см, а взрослых мужчин – на 6 – 8 см. Сократился период увеличения длины тела человека – в конце прошлого века рост продолжался до 23 – 26 лет, в настоящее время у мужчин – до 18 – 19, у женщин – до

16 – 17 лет. Ускорились прорезывание молочных и постоянных зубов, психическое развитие, половое созревание. В конце XX в. по сравнению с его началом средний возраст прихода менструаций у девочек снизился с 16,5 до 12 – 13 лет, а наступление менопаузы сместилось с 43 – 45 до 48 – 50 лет. Комплекс изменений у взрослого человека называют «секулярным трендом» (вековая традиция).

При описании тела человека в целом и отдельных его частей и органов мы приведем данные о возрастных особенностях их строения. В этом разделе будут представлены лишь основные морфофункциональные характеристики человека в различные возрастные периоды.

У *новорожденного* голова округлая, большая ($^1/_4$ всей длины тела против $^1/_8$ у взрослого), шея и грудь короткие, живот длинный, ноги короткие, руки длинные (см. рис. 118). Окружность головы на 1 – 2 см больше окружности груди, мозговой отдел черепа относительно больше лицевого. Форма грудной клетки бочкообразная. Позвоночник лишен изгибов, лишь незначительно выражен крестцовый мыс. Таз весьма подвижен, кости, составляющие тазовую кость, не сращены между собой. Внутренние органы крупнее, чем у взрослого человека. Так, например, масса печени новорожденного ребенка составляет $^1/_{20}$ массы тела, в то время как у взрослого $^1/_{50}$. Длина кишечника в 2 раза больше длины тела, у взрослого человека – в 4 – 4,5 раза. Масса мозга новорожденного составляет 13 – 14 % массы тела, а у взрослого человека лишь около 2 %. Большими размерами отличаются надпочечники и тимус.

Физическое развитие ребенка происходит не постепенно, а скачкообразно. Периоды роста не соответствуют описанным периодам жизни человека (табл. 30).

В *грудном возрасте* тело ребенка растет наиболее быстро. Примерно с 6 месяцев начинается прорезывание молочных зубов. За первый год жизни размеры ряда органов и систем достигают размеров, характерных для взрослого (глаз, внутреннее ухо, центральная нервная система). В течение первых лет жизни быстро растут и развиваются опорно-двигательный аппарат, пищеварительная, дыхательная системы.

В *период раннего детства* прорезываются все молочные зубы и происходит первое «округление», т. е. увеличение массы тела опережает рост тела в длину, быстро прогрессирует психическое развитие ребенка и, что самое главное, речь, память. Ребенок начинает ориентироваться в пространстве. В течение 2 – 3-го годов жизни рост в длину превалирует над увеличением массы тела. В конце периода *первого детства* начинается прорезывание постоянных зубов. В связи с быстрым развитием мозга, масса которого к концу периода достигает уже 1100 – 1200 г, быстро развиваются умственные способности, каузальное мышление, длительно сохраняется способность узнавания, ориентации во времени, в днях недели.

Таблица 30

Периоды роста человека

Период жизни и активного роста	Возраст, годы	Соотношение длины головы и длины тела
Грудной	1-й год	Длина головы в 4 раза меньше длины тела
Первое округление (первый рост в ширину)	2 – 4	Длина головы в 5 раз меньше длины тела
Первое вытягивание (в длину)	5 – 7	Длина головы в 6 раз меньше длины тела
Второе округление (второй рост в ширину)	8 – 10	Длина головы в 6,5 раза меньше длины тела
Второе вытягивание (в длину)	11 – 15	Длина головы в 7 раз меньше длины тела
Созревание	16 – 20	Длина головы в 8 раз меньше длины тела
Зрелый возраст	20 – 24	То же

В раннем и в первом детстве половые отличия (кроме первичных половых признаков) почти не выражены.

В *период второго детства* вновь преобладает рост в ширину, однако в это время начинается половое созревание, а к концу периода усиливается рост тела в длину, темпы которого больше у девочек. В 10 лет происходит первый перекрест – длина и масса тела у девочек превышает таковую у мальчиков. Прогрессирует психическое развитие детей. Развивается ориентация в отношении месяцев года и календарных лет. Пожалуй, самым важным является начало полового созревания, более раннее у девочек, что связано с усилением секреции женских половых гормонов: у них в 8 – 9 лет начинает расширяться таз и округляться бедра, увеличивается секреция сальных желез и оволосение лобка. У мальчиков в 10 – 11 лет начинается рост гортани, яичек и полового члена, который к 12 годам увеличивается на 0,5 – 0,7 см.

В *подростковом возрасте* быстро растут и развиваются половые органы, усиливаются вторичные половые признаки. У девочек увеличивается количество волос на коже лобковой области, появляются волосы в подмышечных впадинах, увеличиваются размеры половых органов, молочных желез, щелочная реакция влагалищного секрета становится кислой, появляются менструации, меняется форма таза. У мальчиков быстро увеличиваются яички и половой член, вначале оволосение лобка развивается по женскому типу, набухают грудные железы. К концу подросткового периода (15 – 16 лет) начинается рост волос на лице, теле, в подмышечных впадинах, на лобке – по мужскому типу, пигментируется кожа мошонки, еще больше увеличиваются половые органы, возникают первые эякуляции. В подростковом возрасте

рост тела в длину превалирует над ростом в ширину. В 13 – 14 лет происходит второй перекрест кривых роста мальчиков и девочек, после чего мальчики растут быстрее, чем девочки. В подростковом возрасте развивается механическая и словесно-логическая память.

Юношеский возраст совпадает с периодом созревания. В этом возрасте рост и развитие организма в основном завершается, и все аппараты и системы органов практически достигают морфофункциональной зрелости.

Строение тела в *зрелом возрасте* изменяется мало, а в *пожилом* и *старческом* прослеживаются характерные для этих возрастов перестройки, которые изучает специальная наука геронтология (*греч.* geron – старик). Временные границы старения варьируют в широких пределах у различных индивидуумов. В старческом возрасте происходит снижение адаптационных возможностей организма, изменение морфофункциональных показателей всех аппаратов и систем органов, среди которых важнейшая роль принадлежит иммунной, нервной и кровеносной системам.

Старение – генетически детерминированный процесс. Следует особо подчеркнуть, что активный образ жизни, регулярные занятия физической культурой замедляют процесс старения, однако это возможно в пределах, обусловленных наследственными факторами.

Половые признаки отличают мужчину от женщины. Они делятся на первичные (половые органы) и вторичные (развитие волос на лобке, развитие молочных желез, изменение голоса и др.).

Приводим некоторые антропометрические показатели в зависимости от возраста (табл. 31).

Телосложение определяется генетическими (наследственными) факторами, влиянием внешней среды, социальными условиями. Выделяют три типа телосложения человека: мезоморфный, брахиморфный и долихоморфный. При *мезоморфном* (*греч.* mesos – средний, morphe – вид, форма) типе телосложения (нормостеники) анатомические особенности приближаются к усредненным параметрам нормы (с учетом возраста, пола и т. д.). Для *брахиморфного* (*греч.* brachys – короткий) типа телосложения (гиперстеники) характерно преобладание поперечных размеров, упитанность, не очень высокий рост. Сердце относительно больших размеров расположено поперечно благодаря высоко стоящей диафрагме. Это приводит к укорочению легких; петли тонкой кишки расположены преимущественно горизонтально. Лица *долихоморфного* (*греч.* dolichos – длинный) типа телосложения (астеники) отличаются стройностью, легкостью, преобладанием продольных размеров, относительно более длинными конечностями, слабым развитием мышц и жира, сравнительно тонкими узкими костями. Их внутренности опущены, диафрагма расположена ниже, поэтому легкие длиннее, а сердце расположено почти вертикально.

Таблица 31

Некоторые половые отличия

Показатель	Возрастной период									
	новорожденные		8 лет		10 лет		12 лет		14 лет	
	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж
Длина тела, см	50,8	50,0	126,3	126,4	136,3	137,3	143,9	147,8	157,0	157,3
Масса тела, кг	3,5	3,4	26,1	25,6	32,9	31,8	35,8	38,5	46,1	49,1
Площадь поверхности тела, $см^2$	2200	2200	8690	8690	9610		10 750		12 290	

Показатель	Возрастной период											
	16 лет		18 лет		18 – 20 лет		22 года		24 года		24 – 60 лет	
	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж	м	ж
Длина тела, см	169,8	160,2	172,3	161,8	173,6	162,8	174,7	162,7	174,7	162,8	174,5	162,6
Масса тела, кг	59,1	56,1	67,6	56,8	70,2	57,1	71,8	57,3	71,9	57,5	57,7	56,7
Площадь поверхности тела, $см^2$	14 300		15 850		16 800		17 255		17 535		18 000	16 000

Примечание: м – мужской пол, ж – женский пол. Использованы данные из книг «Человек. Морфобиологические данные» (1977) и «Морфология человека»/ Под ред. Б. А. Никитюка, В. П. Чтецова.– М.: Медицина, 1990.

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Жизнедеятельность организма возможна лишь при условии доставки каждой клетке питательных веществ, кислорода, воды и удаления выделяемых клеткой продуктов обмена веществ. Эту задачу выполняет сосудистая система, представляющая собой систему трубок, содержащих кровь и лимфу, и сердце – центральный орган, обусловливающий движения этой жидкости.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Сердце и кровеносные сосуды образуют замкнутую систему, по которой кровь движется благодаря сокращениям сердечной мышцы и гладких миоцитов стенок сосудов. Кровеносные сосуды представлены *артериями, несущими кровь от сердца, венами, по которым кровь течет к сердцу, и микроциркуляторным руслом*, состоящим из артериол, капилляров и венул. Кровеносные сосуды отсутствуют лишь в эпителиальном покрове кожи и слизистых оболочек, в волосах, ногтях, роговице глаз и суставных хрящах.

Стенка **артерии** состоит из трех оболочек: внутренней, средней и наружной. *Внутренняя оболочка* образована эндотелием, который выстилает просвет сосуда, подэндотелиальным слоем и внутренней эластической мембраной. *Средняя оболочка* артерии состоит из расположенных спирально гладких миоцитов, между которыми проходит небольшое количество коллагеновых и эластических волокон, и наружной эластической мембраны, образованной продольными толстыми переплетающимися волокнами. *Наружная оболочка* образована рыхлой волокнистой соединительной тканью (рис. 119).

В зависимости от развития различных слоев стенки артерии подразделяются на сосуды мышечного (преобладают), смешанного (мышечно-эластического) и эластического типов. В стенке *артерий мышечного типа* хорошо развита средняя оболочка. Наиболее тонкие артерии мышечного типа – артериолы, имеющие диаметр менее 100 мкм, – переходят в капилляры.

К *артериям смешанного типа* относятся такие артерии как сонная и подключичная. В средней оболочке их стенки примерно равное количество эластических волокон и миоцитов. К *артериям эластического типа* относятся аорта и легочный ствол, в которые кровь поступает под большим давлением и с большой скоростью из сердца. Средняя оболочка образована концентрическими эластическими окончатыми мембранами, между которыми залегают миоциты.

Дистальная часть сердечно-сосудистой системы – **микроциркуляторное русло.** Оно является путем местного кровотока, где обеспечивается взаимодействие крови и тканей. Микроциркуляторное

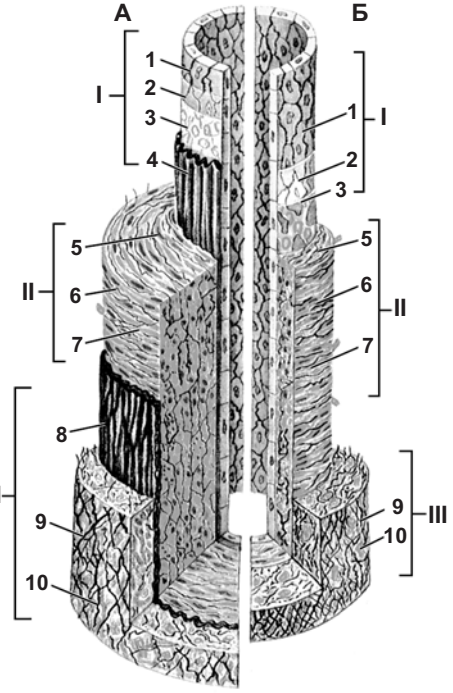


Рис. 119. *Схема строения стенки артерии (А) и вены (Б) мышечного типа среднего калибра:*
I – внутренняя оболочка: 1 – эндотелий; 2 – базальная мембрана; 3 – подэндотелиальный слой; 4 – внутренняя эластическая мембрана; II – средняя оболочка: 5 – гладкие мышечные клетки; 6 – эластические волокна; 7 – коллагеновые волокна; III – наружная оболочка: 8 – наружная эластическая мембрана; 9 – волокнистая (рыхлая) соединительная ткань; 10 – кровеносные сосуды (по Елисееву и др.)

русло (рис. 120) начинается самым мелким артериальным сосудом – *артериолой* и заканчивается *венулой*. Стенка артериолы содержит лишь один ряд миоцитов. От артериол отходят прекапилляры и истинные *капилляры*, в устьях которых находятся гладкомышечные прекапиллярные сфинктеры, регулирующие кровоток. Истинные капилляры вливаются в посткапилляры (посткапиллярные венулы). Посткапилляры образуются из слияния двух или нескольких капилляров. По мере слияния посткапилляров образуются венулы. Их калибр широко варьирует и в обычных условиях равен 25 – 50 мкм. Венулы вливаются в вены. К микроциркуляторному руслу относятся также и лимфатические капилляры.

Наиболее важный отдел кровеносной системы – это капилляры, именно они осуществляют обмен веществ и газообмен. Общая обменная поверхность капилляров взрослого человека достигает 1000 м^2. Кровеносные **капилляры** имеют стенки, образованные одним слоем уплощенных эндотелиальных клеток – эндотелиоцитов, сплошной или прерывистой базальной мембраной и редкими удлиненными

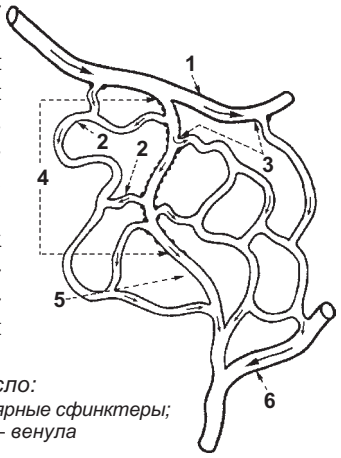


Рис. 120. *Микроциркулярное русло:*
1 – артериола; 2 – истинные капилляры; 3 – прекапиллярные сфинктеры; 4 – метаартериола; 5 – основной канал; 6 – венула

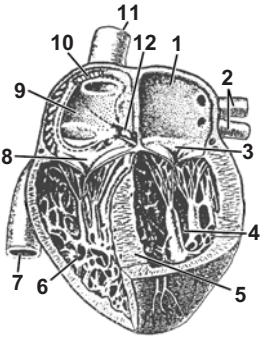
перикапиллярными клетками, перицитами. Перициты (клетки Руже) представляют собой удлиненные многоотростчатые клетки, расположенные вдоль длинной оси капилляра. Их отростки прободают базальный слой и подходят к эндотелиоцитам. Каждый эндотелиоцит контактирует с отростками перицитов. В свою очередь, к каждому перициту подходит окончание аксона симпатического нейрона. Перицит передает эндотелиальной клетке импульс, в результате чего она набухает или теряет жидкость. Это и приводит к периодическим изменениям просвета капилляра. Цитоплазма эндотелиальных клеток может иметь поры, или фенестры (пористый эндотелиоцит). Базальный слой может быть сплошным, отсутствовать или быть пористым.

Посткапиллярные венулы диаметром 8 – 30 мкм, являющиеся конечным звеном микроциркуляторного русла, впадают в *собирательные венулы* (диаметром 50 – 100 мкм), от них кровь оттекает в мелкие *собирательные вены* (диаметром 100 – 300 мкм), которые, сливаясь между собой, укрупняются.

Стенка **вены** также состоит из трех оболочек. Различают два типа вен – мышечный и безмышечный. В стенках *безмышечных вен* отсутствуют гладкие мышечные клетки (например, вены твердой и мягкой мозговой оболочек, сетчатки глаз, костей, селезенки и плаценты). Они плотно сращены со стенками органов и поэтому не спадаются. В стенках *вен мышечного типа* имеются гладкие мышечные клетки. На внутренней оболочке большинства средних и некоторых крупных вен имеются клапаны, которые пропускают кровь лишь в направлении к сердцу, препятствуя обратному току крови в венах и тем самым предохраняя сердце от излишней затраты энергии на преодоление колебательных движений крови, постоянно возникающих в венах. Вены верхней половины тела не имеют клапанов.

Сердце, расположенное асимметрично в средостении, представляет собой полый мышечный орган, разделенный внутри на четыре полости: правое и левое предсердия и правый и левый желудочки (рис. 121). Предсердия разделены межпредсердной, желудочки – межжелудочковой перегородками.

Правое предсердие кубической формы, в него впадают верхняя и нижняя полые вены и венечный синус сердца. Кпереди и вправо полость предсердия продолжается в *правое ушко*. Кровь из правого предсердия при его сокращении поступает в правый желудочек через *правое предсердно-желудочковое отверстие*, по краю которого расположен *предсердно-желудочковый (атриовентрикулярный) трехстворчатый клапан*, состоящий из трех створок, образованных складками эндокарда и покрытых эндотелием. От свободных краев створок начинаются *сухожильные хорды*, прикрепленные концами к трем *сосочковым мышцам*, расположенным на внутренней поверхности правого желудочка.



Р и с. 121. *Вскрытое сердце человека:*
1 – левое предсердие; 2 – легочные вены (показаны лишь две); 3 – левый предсердно-желудочковый клапан (двухстворчатый); 4 – левый желудочек; 5 – межжелудочковая перегородка; 6 – правый желудочек; 7 – нижняя полая вена; 8 – правый предсердно-желудочковый клапан; 9 – правое предсердие; 10 – синусно-предсердный узел; 11 – верхняя полая вена; 12 – предсердно-желудочковый узел

Эти мышцы вместе с сухожильными хордами удерживают клапаны и при сокращении (систоле) желудочка препятствуют обратному току крови в предсердие. Передневерхний отдел желудочка продолжается в *легочный ствол*.

При сокращении желудочка кровь выталкивается в легочный ствол через *отверстие легочного ствола*, в области которого находится одноименный *клапан*. Клапан состоит из трех полулунных заслонок, свободно пропускающих кровь из желудочка в легочный ствол. Соприкасаясь своими концами, они, подобно наполненным карманам, закрывают отверстие и препятствуют обратному току крови. Это происходит после опорожнения желудочка.

В л е в о е п р е д с е р д и е открываются четыре *легочные вены* (по две с каждой стороны), кпереди и влево выпячивается *левое ушко*. Л е в ы й ж е л у д о ч е к имеет форму конуса, его миокард в 2 – 3 раза толще, чем у правого желудочка. Это связано с большой работой, производимой левым желудочком. Из полости левого предсердия в левый желудочек ведет левое *предсердно-желудочковое отверстие* овальной формы, снабженное *левым предсердно-желудочковым (атриовентрикулярным) двухстворчатым клапаном (митральным)*. Из желудочка кровь направляется в *отверстие аорты*, снабженное *клапаном*, состоящим из трех полулунных заслонок, имеющих такое же строение, как и клапан легочного ствола. На внутренней поверхности левого желудочка, подобно правому, имеются две *сосочковые мышцы*, от которых отходят тонкие *сухожильные хорды*, прикрепляющиеся к створкам левого предсердно-желудочкового клапана.

Стенка сердца состоит из трех слоев: наружного, или эпикарда, среднего – миокарда, внутреннего – эндокарда. Э н д о к а р д, покрытый эндотелием, выстилает изнутри камеры сердца и его клапаны. Преобладающая часть сердечной стенки – м и о к а р д, т. е. мышечный слой, образованный сердечной исчерченной (поперечнополосатой) мышечной тканью.

Последовательное сокращение и расслабление различных отделов сердца связано с его строением и наличием проводящей

системы, по которой распространяется импульс. *Проводящая предсердно-желудочковая система* сердца состоит из синусно-предсердного узла (Киса-Флака), который является водителем ритма (пейсмекером), предсердно-желудочкового узла (Ашоффа-Тавара), предсердно-желудочкового пучка (пучка Гиса), его ножек и разветвлений (волокна Пуркинье). Проводящая система образована сердечными проводящими волокнами, богато иннервируемыми нервами вегетативной нервной системы. Предсердия связаны между собой синусно-предсердным узлом, а предсердия и желудочки – предсердно-желудочковым пучком.

Две артерии, *правая и левая венечные*, ветви которых широко анастомозируют между собой, снабжают сердце кровью.

Перикард – это замкнутый мешок, в котором различают два слоя: наружный – фиброзный перикард и внутренний – серозный перикард, который, в свою очередь, делится на два листка: висцеральный, или эпикард, и париетальный, сращенный с внутренней поверхностью серозного перикарда, выстилающий его изнутри. Между висцеральным и париетальным листками находится щелевидная *перикардиальная полость*, содержащая небольшое количество серозной жидкости, которая смачивает обращенные друг к другу поверхности серозных листков.

ФУНКЦИИ СЕРДЦА

Автоматизм (*греч.* automatos – самодействующий, самопроизвольный) **сердца**. Миокард, являясь мышечной тканью, обладает свойствами возбудимости, проводимости и сократимости. Как мы писали выше, проводящая система сердца обеспечивает последовательные сокращения и расслабления его отделов. Причем это происходит автоматически. Автоматизм сердца – это его способность ритмически сокращаться под влиянием возникающих в нем самом (в клетках его проводящей системы) импульсов. Генератором этих импульсов является *синусно-предсердный узел*, в клетках которого возникает потенциал действия, передающийся соседним клеткам проводящей системы, а с них – через вставочные диски на рабочие кардиомиоциты. Возбуждение распространяется по миокарду. Вначале сокращаются предсердия, а затем желудочки. При этом миокард сокращается, когда сила импульса достигает пороговой величины по закону «все или ничего». Согласно этому закону, возбудимая ткань дает максимальную ответную реакцию («все») при пороговом или надпороговым раздражении, но если сила раздражения ниже пороговой, ответа нет («ничего»). Начав сокращаться, миокард уже не отвечает на другие стимулы, пока в нем не начнется процесс расслабления. Здоровый миокард сокращается в течение всей жизни человека и не испытывает при этом утомления. Это связано с **рефрактерностью**

(*фр*. refractaire – невосприимчивость). Период абсолютной рефрактерности – это интервал времени, во время которого миокард не отвечает ни на какие импульсы.

Миокард является **возбудимой** тканью. Его клетки обладают потенциалом покоя, генерируют потенциал действия. Возбуждение, которое возникло в любом участке миокарда, передается всем его волокнам. Поэтому в ответ на адекватное раздражение происходит возбуждение всех его волокон. Проводящая система обеспечивает генерацию возбуждения и его проведение к кардиомиоцитам. Клетки синусно-предсердного узла генерируют нервные импульсы, частота которых в покое составляет около 70 в 1 мин., от него возбуждение распространяется в предсердно-желудочковый узел, где задерживается на короткое время, а далее передается на предсердно-желудочковый пучок, по его ножкам и разветвлениям со скоростью около 2 м/с. От окончаний волокон Пуркинье импульс распространяется со скоростью около 1 м/с. Деятельностью сердца управляют сердечные центры, расположенные в продолговатом мозге и мосте, которые действуют через вегетативную нервную систему. Симпатические нервы оказывают положительное влияние (учащение сердечных сокращений и увеличение их силы), парасимпатические – отрицательное (урежение сердечных сокращений и уменьшение их силы). Кора головного мозга регулирует деятельность сердечных центров через гипоталамус.

Сокращение кардиомиоцитов обеспечивает **нагнетательную** функцию сердца. Движение крови по сосудам происходит главным образом благодаря нагнетательной функции сердца и сокращению мышц. Сердце – это насос, нагнетающий кровь в сосуды.

Кровь течет из аорты, в которой давление высокое (в среднем 100 мм рт. ст.), через систему сосудов, в которых давление прогрессивно уменьшается через капилляры, где давление очень низкое (15 – 25 мм рт. ст.). Из капилляров кровь поступает в венулы (давление 12 – 15 мм рт. ст.), затем в вены (давление 3 – 5 мм рт. ст.). В полых венах, по которым венозная кровь оттекает в правое предсердие, давление всего 1 – 3 мм рт. ст., а в самом предсердии – около 0 мм рт. ст. Соответственно уменьшается с 50 см/с в аорте до 0,07 см/с в капиллярах и венулах.

В работе сердца чередуются сокращение (систола) и расслабление (диастола).

Во время общего расслабления сердца (д и а с т о л а) кровь из полых и легочных вен поступает соответственно в правое и левое предсердия. После этого наступает сокращение (с и с т о л а) предсердий. Процесс сокращения начинается у места впадения верхней полой вены в правое предсердие и распространяется по обоим предсердиям, в результате чего кровь из предсердий через предсердно-желудочковые отверстия нагнетается в желудочки.

Затем в стенках сердца начинается волна сокращений желудочков, которая распространяется на оба желудочка, и кровь нагнетается в отверстия легочного ствола и аорты, в это время предсердно-желудочковые клапаны закрываются. После этого наступает пауза.

Систола предсердий длится 0,1 с, систола желудочков – 0,3 с, общая пауза – 0,4 с. Эти три фазы составляют **сердечный цикл** – совокупность электрических, механических и биохимических процессов, происходящих в сердце в течение одного полного цикла сокращения и расслабления. Итак, во время одного сердечного цикла предсердия сокращаются 0,1 с и отдыхают 0,7 с; желудочки соответственно 0,3 с и 0,5 с. В течение суток сердце сокращается 8 часов и 16 часов отдыхает.

В связи с изменением давления в полостях сердца клапаны сердца, легочной артерии и аорты открываются или закрываются. В начале систолы желудочков предсердно-желудочковые клапаны закрываются, а полулунные клапаны аорты и легочной артерии открываются. В период диастолы желудочков происходит систола предсердий, предсердно-желудочковые клапаны открываются и желудочки заполняются кровью. Возвращению крови из аорты и легочного ствола препятствуют полулунные клапаны.

Частота сердечных сокращений в минуту составляет в возрасте одного года около 125 ударов в 1 мин., в два года – 105, в три года – 100, в четыре – 97, в возрасте от пяти до десяти – 90, с 10 до 15 – 75 – 78, с 15 до 50 – 70, с 50 до 60 – 74, с 60 до 80 – 80. Несколько любопытных цифр: в течение суток сердце бьется около 108 000 раз, в течение жизни – 2 800 000 000 –3 100 000 000 раз; через сердце проходит 225 – 250 млн л крови.

Сердце приспосабливается к постоянно изменяющимся условиям жизни человека. В покое желудочки взрослого человека выталкивают в сосудистую систему около 5 л крови в минуту. Этот показатель – *минутный объем кровообращения* (МОК) – при тяжелой физической работе возрастает в 5 – 6 раз. Соотношение между МОК в покое и при максимально напряженной мышечной работе говорит о функциональных резервах сердца, а значит, о функциональных резервах здоровья. В то же время кровоток через сосуды самого сердца достигает 5% общего МОК. При интенсивной физической работе этот показатель возрастает в 3 – 4 раза. Количество крови, выбрасываемое каждым желудочком во время систолы, составляет от 70 до 100 мл – это *ударный, или систолический, объем крови.* Этот показатель также увеличивается при физической нагрузке.

Средняя масса сердца взрослого человека составляет 300 – 320 г (0,5% массы тела), в то же время в покое сердце потребляет около 25 – 30 мл O_2 в минуту – около 10% общего потребления O_2 в покое. При интенсивной мышечной деятельности потребление O_2 сердцем возрастает в 3 – 4 раза. В зависимости от нагрузки коэффициент полезного действия (КПД) сердца составляет от

15 до 40%. Напомним, что КПД современного тепловоза достигает 14 – 15%.

Биоэлектрическая активность сердца регистрируется с помощью *электрокардиографии*, полученная кривая называется *электрокардиограммой* (ЭКГ). Нормальная ЭКГ состоит из нескольких зубцов и комплекса колебаний, который Эйнтховен назвал P, QRS и T. Небольшой зубец P отражает электрическую активность предсердий, а быстрый высокоамплитудный комплекс QRS и более медленный зубец T – электрическую активность желудочков (рис. 122).

КРОВОСНАБЖЕНИЕ ТЕЛА ЧЕЛОВЕКА

У человека большой и малый круги кровообращения разобщены (рис. 123).

Малый, или легочный, круг кровообращения начинается в правом желудочке сердца, из которого выходит *легочный ствол*, разделяющийся на *правую и левую легочные артерии*, а последние разветвляются в легких соответственно ветвлению бронхов на артерии, переходящие в капилляры. В капиллярных сетях, оплетающих альвеолы, кровь отдает углекислый газ и обогащается кислородом. Артериальная кровь поступает из капилляров в вены, которые укрупняются и по две с каждой стороны впадают в левое предсердие, где и заканчивается малый круг кровообращения.

Большой, или телесный, круг кровообращения служит для доставки всем органам и тканям тела питательных веществ и кислорода. Он начинается в левом желудочке сердца, куда из левого предсердия поступает артериальная кровь. Из левого желудочка выходит аорта, от которой отходят артерии, идущие ко всем органам и тканям тела и разветвляющиеся в их толще вплоть до артериол и капилляров, последние переходят в венулы и далее в вены. Через стенки капилляров происходит обмен веществ и газообмен между кровью и тканями тела. Протекающая в капиллярах артериальная кровь отдает питательные вещества и кислород и получает продукты обмена и углекислоту. Вены сливаются в два

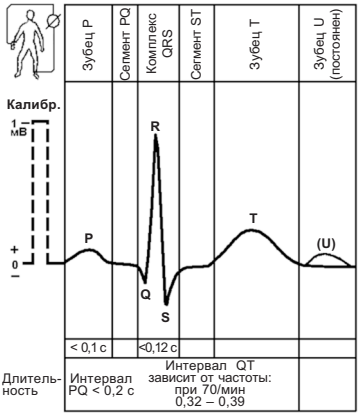


Рис. 122. *Нормальная ЭКГ человека, полученная путем биполярного отведения от поверхности тела в направлении длинной оси сердца (по Антони)*

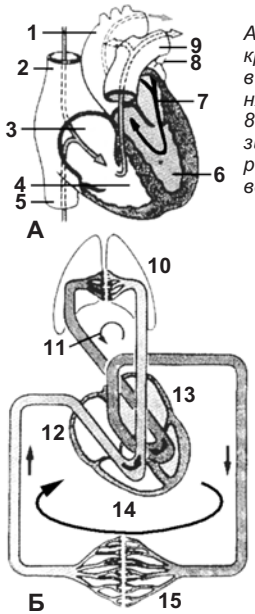


Рис. 123. *Схема системы кровообращения:*
А – камеры сердца и большие сосуды, вид спереди (направление кровотока указано стрелками): 1 – аорта; 2 – верхняя полая вена; 3 – правое предсердие; 4 – правый желудочек; 5 – нижняя полая вена; 6 – левый желудочек ; 7 – левое предсердие; 8 – легочные вены; 9 – легочная артерия; Б – схема взаимосвязи обеих половин сердца с большим и малым кругами кровообращения: 10 – легкие; 11 – легочное кровообращение; 12 – правое сердце; 13 – левое сердце; 14 – большой круг кровообращения; 15 – остальные органы (по Антони)

крупных ствола – верхнюю и нижнюю полые вены, которые впадают в правое предсердие сердца, где и заканчивается большой круг кровообращения.

Дополнением к большому кругу является **третий (сердечный) круг кровообращения**, обслуживающий само сердце. Он начинается выходящими из аорты венечными артериями сердца и заканчивается венами сердца. Последние сливаются в венечный синус, впадающий в правое предсердие.

Аорта, расположенная слева от средней линии тела, своими ветвями кровоснабжает все органы и ткани (рис. 124). Она начинается расширением – *луковицей аорты*, от которой отходят правая и левая венечные артерии. Луковица переходит в *восходящую часть аорты*. Изгибаясь влево, *дуга аорты* переходит в *нисходящую часть аорты*. От выпуклой стороны дуги отходят три крупных сосуда: справа – плечеголовной ствол, слева – левые общая сонная и подключичная артерии.

Плечеголовной ствол делится на правые общую сонную и подключичную артерии.

Общая сонная артерия (правая и левая) делится на наружную сонную артерию, разветвляющуюся вне полости черепа, и внутреннюю сонную артерию, проходящую внутрь черепа и направляющуюся к мозгу. *Подключичная артерия* и ее ветви кровоснабжают шейный отдел спинного мозга, частично головной мозг, отчасти мышцы шеи, груди и живота, а также верхнюю конечность.

Нисходящая часть аорты делится на две части: грудную и брюшную. *Грудная часть* снабжает кровью внутренние органы, находящиеся в грудной полости, и ее стенки. *Брюшная часть аорты* кровоснабжает брюшные внутренности и стенки живота.

Брюшная аорта разделяется на две *общие подвздошные артерии*, каждая из них делится на две артерии: внутреннюю подвздошную артерию и наружную подвздошную.

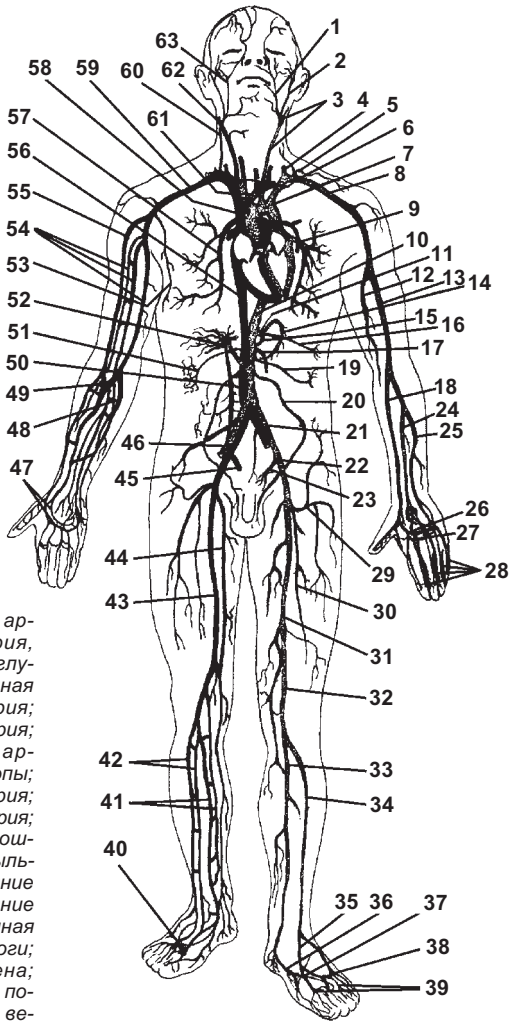


Рис. 124. *Кровеносная система человека (общая схема):*

1 – лицевая артерия; 2 – поверхностная височная артерия; 3 – общая сонная артерия, наружная сонная артерия; 4 – щитошейный ствол; 5 – реберно-шейный ствол; 6 – плечеголовной ствол; 7 – дуга аорты; 8 – подмышечная артерия; 9 – левые легочные вены; 10 – грудная часть аорты; 11 – чревный ствол; 12 – глубокая артерия плеча; 13 – плечевая артерия; 14 – левая поджелудочная артерия; 15 – общая печеночная артерия; 16 – селезеночная артерия; 17 – верхняя брыжеечная артерия; 18 – лучевая артерия; 19 – почечная артерия; 20 – нижняя брыжеечная артерия; 21 – общая подвздошная артерия; 22 – наружная подвздошная артерия; 23 – внутренняя подвздошная артерия; 24 – передняя межкостная артерия; 25 – локтевая артерия; 26 – глубокая ладонная дуга; 27 – поверхностная ладонная дуга; 28 – общие ладонные пальцевые артерии; 29 – латеральная артерия, огибающая бедренную кость; 30 – глубокая артерия бедра; 31 – бедренная артерия; 32 – подколенная артерия; 33 – задняя большеберцовая артерия; 34 – передняя большеберцовая артерия; 35 – тыльная артерия стопы; 36 – медиальная подошвенная артерия; 37 – латеральная подошвенная артерия; 38 – дугообразная артерия; 39 – подошвенные плюсневые артерии; 40 – тыльная венозная сеть стопы; 41 – задние большеберцовые вены; 42 – передние большеберцовые вены; 43 – бедренная вена; 44 – большая подкожная вена ноги; 45 – внутренняя подвздошная вена; 46 – общая подвздошная вена; 47 – поверхностная и глубокая ладонные венозные дуги; 48 – медиальная подкожная вена руки; 49 – промежеточная вена локтя; 50 – верхняя брыжеечная вена; 51 – почечная вена; 52 – воротная вена; 53 – латеральная грудная вена; 54 – плечевые вены; 55 – латеральная подкожная вена руки; 56 – нижняя полая вена; 57 – легочный ствол; 58 – правая плечеголовная вена; 59 – подключичная вена; 60 – левая плечеголовная вена; 61 – наружная яремная вена; 62 – внутренняя яремная вена; 63 – лицевая вена

Внутренняя подвздошная артерия питает органы и стенки таза. *Наружная подвздошная артерия* кровоснабжает нижнюю конечность.

Вены большого круга кровообращения разделяются на три системы: система верхней полой вены; система нижней

полой вены, включающая систему воротной вены печени; система вен сердца, образующих венечный синус сердца. Главный ствол каждой из этих вен открывается самостоятельным отверстием в полость правого предсердия. Вены системы верхней и нижней полых вен анастомозируют между собой. *Верхняя полая вена* собирает кровь из верхней половины тела, головы, шеи, верхней конечности и грудной полости. *Нижняя полая вена* собирает кровь из нижних конечностей, стенок и внутренностей таза и живота. Протоки нижней полой вены соответствуют парным ветвям аорты (за исключением печеночных).

Воротная вена собирает кровь из непарных органов брюшной полости: селезенки, поджелудочной железы, большого сальника, желчного пузыря и пищеварительного тракта, начиная с кардиального отдела желудка и кончая верхним отделом прямой кишки. В отличие от всех прочих вен, воротная вена, войдя в ворота печени, вновь распадается на все более мелкие ветви, вплоть до синусоидальных капилляров печени, которые впадают в центральную вену дольки. Из центральных вен образуются поддольковые вены, которые, укрупняясь, собираются в печеночные вены, впадающие в нижнюю полую вену.

ФУНКЦИЯ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Кровь непрерывно движется по замкнутой сосудистой системе в определенном направлении благодаря ритмичным сокращениям сердца – мышечного насоса, перекачивающего кровь из артерий в вены. У здорового человека количество притекающей к сердцу крови равно количеству оттекающей. Скорость тока (крови по артериям, капиллярам, венам различная и зависит от ширины просвета этих сосудов. По капиллярам большого круга (кровообращения кровь течет медленно – со скоростью 0,5 мм в 1 с. Медленное движение крови по капиллярам способствует обмену веществ между кровью и прилежащими к капиллярам тканями. Эти обменные процессы совершаются на огромной площади – 6300 м^2. Такова общая поверхность стенок капилляров в теле человека.

Наиболее быстро кровь движется в аорте – 50 см в 1 с, что в 1000 раз быстрее, чем в капиллярах. Скорость тока крови в венах в 2 раза меньше, чем в артериях, поскольку суммарная ширина просвета вен в 2 раза больше, чем у артерий.

Из крови в ткани диффундирует кислород, питательные вещества, гормоны. Из тканей в кровь через тонкие стенки капилляров выводятся продукты обмена веществ.

Важнейшее условие тока крови по сосудам – различное давление в венах и артериях (давление крови в аорте 120, а в венах – 3–8 мм рт. ст.). Кровь из области высокого давления движется в область низкого давления.

Давление крови в сосудах (*кровяное давление*) – это давление, которое оказывает кровь на стенки кровеносных сосудов. Кровяное давление зависит от силы, с которой кровь выбрасывается в аорту при систоле желудочков, и от сопротивления мелких сосудов (артериол, капилляров) току крови. Артериальное давление (АД) – это важнейший показатель, отражающий деятельность сердечно-сосудистой системы в целом. Стабильность АД поддерживается многими механизмами гомеостаза.

Максимальное давление во время систолы называется *систолическим давлением,* минимальное во время диастолы – *диастолическим,* разница между ними составляет *пульсовое давление.* У человека традиционно АД исследуют с помощью ртутного манометра, поэтому его выражают в миллиметрах ртутного столба (в настоящее время существует множество модификаций аппаратов для определения АД). Для измерения АД по методу Рива-Роччи нижнюю треть плеча оборачивают надувной резиновой манжетой аппарата, в которую с помощью ручной резиновой груши накачивают воздух. Для выпуска воздуха служит клапан, поэтому можно установить давление на любом уровне и измерить его с помощью манометра, соединенного с манжетой. Стетоскоп накладывают на кожу передней локтевой области в зоне прохождения плечевой артерии. В результате нагнетания воздуха в манжету плечевая артерия сдавливается. Затем медленно открывают клапан, воздух начинает выходить из нее, поэтому давление в манжете уменьшается. Когда оно становится ниже систолического, кровь проходит через артерию и начинают прослушиваться короткие четкие звуки, пульсовые удары – определяется систолическое давление. Давление в манжете, при котором звуки пульсовых ударов вновь быстро исчезают, соответствует диастолическому. У человека в возрасте от 20 до 40 лет систолическое давление составляет 100 – 120 мм рт. ст., диастолическое – 70 – 80 мм рт. ст.

У детей из-за более выраженной эластичности стенок артерий давление крови ниже, чем у взрослых людей. В пожилом и старческом возрасте при уменьшении эластичности стенок сосудов давление повышается. Разность между максимальным и минимальным давлением называют пульсовым давлением. Его величина в норме составляет 40 – 50 мм рт. ст.

Колебания кровотока, связанные с систолой и диастолой, создают пульсовую волну. Колебания эти возникают благодаря сокращениям сердца. При систоле левого желудочка кровь с силой выбрасывается в аорту и растягивает ее стенки. При диастоле стенки аорты, обладающие эластичностью, упругостью, возвращаются в исходное положение. Растяжение и сокращение стенок аорты и вызывают их ритмичные колебания. Частота сердечных сокращений (пульса) у взрослого человека в условиях покоя

составляет от 60 до 80 ударов в одну минуту. Пульс исследуется путем простого прощупывания лучевой артерии в области лучезапястного сустава, при этом обращают внимание на частоту пульса, его ритм (ритмичный, аритмичный), высоту (высокий, низкий), напряжение (твердый, мягкий). Частота пульса зависит от физической работы и эмоционального состояния, высота – от ударного объема, напряжение – от артериального давления. Общий объем крови в сосудах у мужчин составляет в среднем 75 – 77 мл/кг массы тела (около 5,4 л), у женщин – 65 мл/кг (около 4,5 л). У взрослого человека лишь около 9% всей крови находится в сосудах малого круга кровообращения, около 84% – в сосудах большого круга кровообращения и около 7% – в полостях сердца.

Движение крови по венам. По венам кровь возвращается к сердцу. Движение крови по венам обеспечивается не силой сердечных сокращений, а другими факторами. Давление крови, создаваемое сердцем, в начальных отделах вен (в венулах) низкое, всего 10 – 15 мм рт. ст. Поэтому движению крови по тонкостенным венам в сторону сердца способствуют: 1) сокращение близлежащих к венам скелетных мышц, которые сдавливают вены и этим проталкивают кровь к сердцу; 2) наличие у вен клапанов, которые препятствуют обратному току крови и пропускают ее только в сторону сердца; 3) отрицательное при дыхательных движениях давление в грудной полости, что оказывает присасывающее действие и помогает движению крови по венам к сердцу.

Регуляция функций сердечно-сосудистой системы. Работа сердца, тонус стенок кровеносных сосудов и поддержание постоянства кровяного давления регулируются вегетативной нервной системой, неподконтрольной нашему сознанию. В стенках аорты, сонных и других артерий, крупных вен имеются чувствительные нервные окончания – барорецепторы, воспринимающие давление крови, и хеморецепторы, улавливающие изменения состава крови. Кровеносные сосуды в здоровом организме находятся в несколько напряженном состоянии, которое называют сосудистым тонусом. Нервные импульсы о состоянии сосудов, их тонуса поступают по сердечным нервам в сосудодвигательный центр, расположенный в продолговатом мозге. Сосудодвигательные центры имеются в сером веществе спинного мозга. Все эти центры контролируются из соответствующих отделов гипоталамуса (промежуточного мозга). При понижении давления крови в сосудах импульсы из сосудодвигательных центров усиливают сокращения сердца, повышают тонус сосудистых стенок, сосуды суживаются, и давление крови в них выравнивается. При повышении давления сила и частота сердечных сокращений уменьшаются, тонус сосудов также уменьшается, сосуды расширяются, и давление

нормализуется. Благодаря рефлекторным механизмам осуществляется саморегуляция сосудистого тонуса и уровня давления крови в сосудах.

В регуляции сосудистого тонуса (и, соответственно, давления крови в сосудах) участвуют также гуморальные механизмы. Изменения в химическом составе крови влияют на возбудимость и проводимость нервных импульсов в сердце, на силу и частоту сердечных сокращений. При всплеске эмоций (радость, страх, гнев) в кровь выбрасываются гормоны надпочечников (адреналин и норадреналин), усиливающие работу сердца и суживающие сосуды. Гормон гипофиза вазопрессин также суживает сосуды. Сосудорасширяющее действие оказывают ацетилхолин, гистамин и другие биологически активные вещества.

В экстремальных ситуациях, например при больших кровопотерях, тонус сосудов поддерживается выбросом крови из так называемых кровяных депо (кожа, печень и др.). В то же время при потере более 30 % крови биологические механизмы не в состоянии обеспечить непрерывный ток крови, и организм может погибнуть.

ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Лимфатическая система, осуществляющая дренаж, по которому тканевая жидкость оттекает в кровеносное русло, состоит из разветвленных в органах и тканях лимфатических капилляров (лимфокапилляров), лимфокапиллярных сетей, лимфатических сосудов, стволов и протоков, по которым лимфа оттекает в вены. По пути следования лимфатических сосудов лежат лимфатические узлы, относящиеся к органам иммунной системы. Тканевая жидкость (жидкость в межклеточных пространствах различных тканей) образуется в результате фильтрации из капилляров. Она содержит воду, вещества, поступающие из крови, и продукты обмена. Лимфа (*греч*. lympha – чистая вода) образуется из тканевой жидкости. В норме у взрослого человека за сутки вырабатывается около 2 л лимфы, в которой содержится около 20 г/л белка и огромное количество лимфоцитов. Движение лимфы осуществляется благодаря мышечным сокращениям; в тех лимфатических сосудах, где имеются гладкие миоциты, лимфа движется благодаря их сокращениям. Клапаны препятствуют обратному току лимфы.

Лимфа образуется из тканевой жидкости, в ней содержится около 20 г/л белка. За сутки у взрослого человека образуется около 2 л лимфы. Скорость тока лимфы мала, однако она возрастает в 10 – 15 раз при физической нагрузке, так как именно мышечные сокращения в основном способствуют движению лимфы.

ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

Иммунитет (*лат.* immunitas – освобождение от чего-либо) – защита организма от генетически чужеродных организмов и веществ, к которым относятся микроорганизмы, вирусы, черви, различные белки, клетки, в том числе и измененные собственные. При этом особенно важно, что иммунная система уничтожает и свои собственные клетки, которые изменились генетически. А это происходит постоянно. Известно, что при клеточном делении, которое постоянно происходит в организме человека, одна из миллиона образовавшихся клеток мутантная, т. е. генетически чужеродна. В организме человека благодаря мутациям в каждый конкретный момент должно быть около 10 – 20 млн генетически чужеродных клеток. Их совместное неправильное функционирование должно было бы быстро привести к гибели организма. Почему же этого не происходит? Механизмы иммунитета удивительно точны. Они способны отличить чужеродную клетку, содержащую всего один нуклеотид, отличающийся от генома собственного организма. Ф. Бернет постулировал положение (названное «аксиомой Бернета»): **центральным биологическим механизмом иммунитета является распознавание своего и чужого.**

Основоположниками иммунологии – науки об иммунитете – являются **Луи Пастер, Илья Мечников и Пауль Эрлих.** В 1881 г. Л. Пастер разработал принципы создания вакцин из ослабленных микроорганизмов с целью предупреждения развития инфекционных заболеваний. И. Мечников создал клеточную (фагоцитарную) теорию иммунитета. П. Эрлих открыл антитела и создал гуморальную теорию иммунитета, установив, что антитела передаются ребенку с грудным молоком, создавая пассивный иммунитет. Эрлих разработал метод изготовления дифтерийного антитоксина, благодаря чему были спасены миллионы детских жизней. В 1908 г. И. Мечников и П. Эрлих были удостоены Нобелевской премии за работы по теории иммунитета.

Доказано наличие иммунологических различий индивидуумов в пределах одного вида. Известно, что организм отторгает пересаженные чужеродные ткани. В 40-х гг. XX в. было доказано, что этот процесс опосредован иммунологическими механизмами. Однако отторжение происходит не сразу и зависит от другого феномена – **иммунологической толерантности. Иммунологическая толерантность (***лат.* tolerantia – терпение) – **распознавание и специфическая терпимость** (напомним, что механизмы иммунитета, распознавая чужеродное, нетерпимы к нему).

Органы кроветворения и иммунной системы тесно связаны между собой общностью происхождения, строения и функции. **Лимфоцит является основной структурной и функциональной**

единицей иммунной системы. Одно из важнейших достижений в области иммунологии – открытие двух независимых популяций лимфоцитов: тимусзависимых (Т-лимфоцитов) и независимых от тимуса (В-лимфоцитов), которые функционируют совместно.

Родоначальницей всех клеток крови и иммунной (лимфоидной) системы считают полипотентную стволовую клетку костного мозга, которая не является окончательно дифференцированной, т. е. не способна выполнять определенную специализированную функцию. Стволовые клетки костного мозга обладают способностью делиться до 100 раз. При делении одна из дочерних клеток остается стволовой, другая дифференцируется. Однако стволовые клетки дифференцируются лишь в определенном направлении и передают свои признаки следующим клеточным поколениям. Иными словами, детерминация обусловлена генетически. В костном мозге, в его кроветворной (миелоидной) ткани, из стволовых клеток образуются клетки-предшественницы, из которых путем деления и дифференцировки в трех направлениях образуются в конечном итоге форменные элементы, поступающие в кровь: эритроциты, лейкоциты, тромбоциты.

Кроветворение у человека начинается в конце второй – начале третьей недели эмбриогенеза в стенке желточного мешка (эмбриональный гемопоэз), где впервые появляются кровяные островки. Начиная с 7 – 8-й недели эмбрионального развития кроветворение продолжается в печени. Кроветворение в печени продолжается до конца внутриутробного периода. В эмбриональном периоде в течение короткого времени кроветворение происходит также в селезенке и лимфатических узлах.

Кроветворение в костном мозге, который закладывается на втором месяце эмбрионального развития, начинается на 12-й неделе эмбриогенеза и продолжается в течение всей жизни человека. *Кроветворным органом у человека после его рождения является только костный мозг.*

Иммунная система объединяет органы и ткани, обеспечивающие защиту организма от генетически чужеродных клеток или веществ, поступающих извне или образующихся в организме. К органам иммунной системы (лимфоидным органам), по современным данным, относятся все органы, которые участвуют в образовании клеток, осуществляющих защитные реакции организма: лимфоцитов, плазматических клеток. Иммунные органы построены из лимфоидной ткани, которая представляет собой ретикулярную строму и расположенные в ее петлях клетки лимфоидного ряда: лимфоциты различной степени зрелости, молодые и зрелые плазматические клетки, а также макрофаги и другие клеточные элементы. К органам иммунной системы относят: костный мозг, тимус, скопления лимфоидной ткани, расположенные в стенках полых органов пищеварительной, дыхательной систем и мочеполового аппарата (миндалины,

лимфоидные (пейеровы) бляшки тонкой кишки, одиночные лимфоидные узелки в слизистых оболочках внутренних органов), лимфатические узлы, селезенку (рис. 125). Костный мозг и тимус, в которых из стволовых клеток дифференцируются лимфоциты, относятся к *центральным органам иммунной системы*, остальные являются *периферическими органами иммуногенеза* – в эти органы лимфоциты выселяются из центральных органов иммуногенеза.

Центральные органы иммунной системы расположены в хорошо защищенных от внешних воздействий местах. Периферические органы иммунной системы расположены на путях возможного внедрения в организм генетически чужеродных веществ или на путях следования таких веществ, образовавшихся в самом организме.

Стволовые клетки, поступающие из костного мозга в кровь, уже на 7 – 8-й неделе эмбрионального развития заселяют тимус, где осуществляется дифференцировка *Т-лимфоцитов* (*тимусзависимых*). *В-лимфоциты* (*бурозависимые*, не зависящие в своей дифференцировке от тимуса) развиваются из стволовых клеток в самом костном мозге, который в настоящее время рассматривается у человека в качестве аналога бурсы (сумки) Фабрициуса (клеточного скопления в стенке клоачного отдела кишки у птиц). Обе эти популяции лимфоцитов (Т- и В-лимфоциты) с током крови поступают из тимуса и костного мозга в периферические органы иммунной системы.

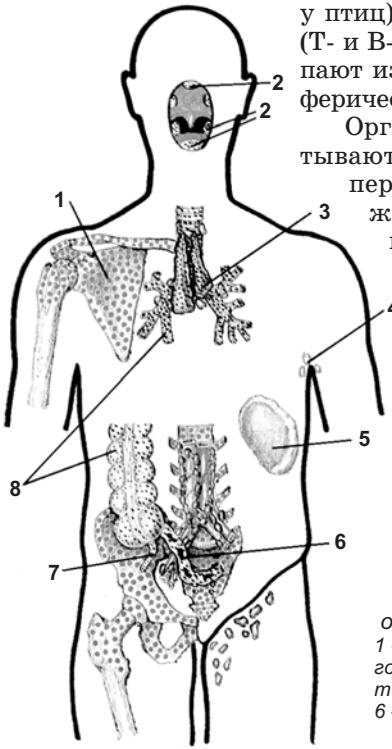


Рис. 125. *Схема расположения центральных и периферических органов иммунной системы у человека:*
1 – костный мозг; 2 – миндалины лимфоидного глоточного кольца; 3 – тимус; 4 – лимфатические узлы (подмышечные); 5 – селезенка; 6 – лимфоидная (пейерова) бляшка; 7 – аппендикс; 8 – лимфоидные узелки

Органы иммунной системы вырабатывают иммунокомпонентные клетки, в первую очередь лимфоциты, а также плазмоциты (плазматические клетки), включают их в иммунный процесс, распознают и уничтожают проникшие в организм или образовавшиеся в нем клетки и другие чужеродные вещества, «несущие на себе признаки генетически чужеродной информации». **Антигены** (*греч.* anti – приставка, обозначающая противоположность, genos – род, происхождение) –

это вещества, которые несут признаки генетической чужеродности. При их введении в организм развиваются специфические иммунологические реакции, в нем образуются нейтрализующие их защитные вещества – **антитела**, являющиеся иммуноглобулинами (*гуморальный иммунитет*), или специфически реагирующие лимфоциты (*клеточный иммунитет*). Т-лимфоциты обеспечивают осуществление клеточного (в основном) и гуморального иммунитета; они уничтожают чужеродные, а также собственные измененные или погибшие клетки. В-лимфоциты выполняют функции гуморального иммунитета. Производные В-лимфоцитов – плазматические клетки – синтезируют и выделяют в кровь и в секреты желез антитела, которые способны вступать в соединение с соответствующими антигенами и нейтрализовать их. Антитела связываются с антигенами, что дает возможность поглощать их фагоцитами. Антитела специфичны. Известно, что после некоторых инфекционных заболеваний, например дифтерии, человек не заболевает повторно. У него возникает активный иммунитет. Но если перелить ребенку, не болевшему дифтерией, сыворотку крови человека, переболевшего ею, то первый становится невосприимчивым к дифтерии, т. е. у него возникает пассивный иммунитет.

Большинство из имеющихся в организме лимфоцитов являются рециркулирующими (многократно циркулирующими) между различными средами обитания: органы иммунной системы, где эти клетки образуются, лимфатические сосуды, кровь, вновь органы иммунной системы и т. д. При этом считают, что в костный мозг и тимус лимфоциты повторно не попадают. Общая масса лимфоцитов в теле взрослого человека равна примерно 1500 г ($6 \div 10^{12}$ клеток). У новорожденного общая масса лимфоцитов в среднем составляет 150 г.

Большинство циркулирующих лимфоцитов – это малые лимфоциты диаметром около 8 мкм. Именно малый лимфоцит является главной иммунокомпетентной клеткой. Основное свойство клеток иммунной системы – их способность взаимодействовать с огромным количеством антигенов. В настоящее время общепринята точка зрения, согласно которой каждый В-лимфоцит программируется в кроветворной миелоидной ткани, а каждый Т-лимфоцит – в корковом веществе тимуса. В процессе программирования на цитолемме появляются белки-рецепторы, комплементарные определенному антигену. Связывание данного антигена с рецептором вызывает каскад реакций, которые приводят к пролиферации данной клетки и образованию множества потомков, реагирующих только с данным антигеном.

Одним из важнейших свойств иммунной системы является иммунологическая память. В результате первой встречи запрограммированного лимфоцита с определенным антигеном образуются две категории клеток: эффекторные, которые немедленно

выполняют специфическую функцию – секретируют антитела или реализуют клеточные реакции, и клетки памяти, которые циркулируют длительное время. При повторном поступлении данного антигена они быстро превращаются в лимфоциты-эффекторы, которые вступают в реакцию с антигеном. При каждом делении запрограммированного лимфоцита после его встречи с антигеном количество клеток памяти увеличивается.

В результате реакции с антигеном *Т-лимфоциты* активизируются, увеличиваются, делятся. Каждая из дочерних клеток дифференцируется в определенную субпопуляцию. Различают пять субпопуляций Т-лимфоцитов, каждая из которых обусловливает определенный ответ. *Т-клетки – киллеры* (*англ.* to kill – убивать), при встрече со специфической чужеродной клеткой вызывают ее гибель. *Т-супрессоры* подавляют иммунный ответ В-лимфоцитов и других Т-лимфоцитов на антигены. В-лимфоциты являются предшественниками плазматических клеток, синтезирующих и секретирующих антитела. Однако для осуществления ответа В-лимфоцитов на антиген необходима их кооперация с *Т-клетками – хелперами* (*англ.* to help – помогать), которые выделяют Т-хелперный фактор. В-лимфоцит активируется лишь при наличии Т-хелперного фактора. Иными словами, для осуществления иммунного ответа совершенно необходима кооперация Т- и В-лимфоцитов. Однако для реализации иммунного ответа недостаточно лишь Т- и В-лимфоцитов. Согласно современной трехклеточной схеме кооперации *образование антител осуществляется благодаря совместной функции макрофага, Т- и В-лимфоцитов*. При этом макрофаг передает антиген В-лимфоциту, но лишь после воздействия Т-хелперного фактора лимфоцит начинает размножаться и дифференцироваться в плазматическую клетку.

Один В-лимфоцит производит сотни плазматических клеток. *Плазматические клетки* – это микроскопические фабрики, каждая из которых вырабатывает огромное количество антител, готовых сразиться со строго определенным антигеном. **Антитела – это иммуноглобулины** (Ig). Известно пять типов Ig: IgA, IgD, IgE, IgG и IgM. Около 75% всех Ig – это IgG, которые вместе с IgM воздействуют на бактерии и вирусы, IgA защищают слизистые оболочки пищеварительной, дыхательной, мочевой и половой систем, IgE участвуют в аллергических реакциях. Увеличение содержания IgM в организме свидетельствует об остром, недавно начавшемся заболевании; увеличение IgG – о хроническом процессе.

Помимо этого, лимфоциты вырабатывают лимфокины, среди них **интерферон**, который образуется под воздействием вируса. Интерферон, в свою очередь, стимулирует неинфицированные клетки к выработке противовирусных белков. При этом интерферон активен не только против вируса, вызвавшего его образование, но и против других вирусов. Кроме того, интерферон способствует увеличению числа Т-лимфоцитов.

Макрофаги вырабатывают **интерлейкин I**, который также способствует увеличению количества Т-лимфоцитов, последние, в свою очередь, вырабатывают **интерлейкин II**, активирующий В-лимфоциты. Как оказалось, интерлейкин II эффективен против злокачественных опухолей.

Итак, основная функция иммунной системы – это нейтрализация, разрушение или удаление генетически чужеродных веществ, попадание которых в организм и вызывает развитие иммунного ответа. Иммунитет специфичен.

Длительность жизни циркулирующих Т-лимфоцитов достигает 4 – 6 месяцев. В отличие от них, В-лимфоциты рециркулируют медленнее, но продолжительность их жизни исчисляется несколькими неделями.

КОСТНЫЙ МОЗГ

Костный мозг – это одновременно орган кроветворения и иммунной системы. Выделяют красный костный мозг, который у взрослого человека располагается в ячейках губчатого вещества плоских и коротких костей, эпифизов длинных костей, и желтый костный мозг, заполняющий костномозговые полости диафизов длинных (трубчатых) костей. Общая масса костного мозга у взрослого человека равна примерно 2,5 – 3 кг (4,5 – 4,7% массы тела). Около половины его составляет красный костный мозг, остальное – желтый.

Красный костный мозг состоит из стромы и кроветворных клеток на разных стадиях развития. В нем содержатся стволовые кроветворные клетки – предшественницы всех клеток крови и лимфоцитов. Ретикулярная ткань в виде ретикулярных клеток и волокон образует трехмерный каркас костного мозга. В его петлях находятся молодые и зрелые клетки крови, макрофаги, тучные и другие клетки. Костный мозг располагается в виде шнуров цилиндрической формы вокруг артериол. Шнуры отделены друг от друга синусоидными капиллярами, стенки которых образованы эндотелиальными клетками, лежащими на тонкой базальной мембране. Созревшие клетки крови проникают в просветы синусоидов через временные миграционные поры, образующиеся в цитоплазме эндотелиальных клеток только в момент прохождения клеток.

У новорожденного ребенка красный костный мозг занимает все костномозговые полости. Жировые клетки в красном костном мозге впервые появляются после рождения (1 – 6 месяцев). После 4 – 5 лет красный костный мозг в диафизах трубчатых костей постепенно начинает замещаться желтым костным мозгом. К 20 – 25 годам *желтый костный мозг* полностью заполняет костномозговые полости диафизов трубчатых костей. Желтый костный мозг представлен в основном жировой тканью, которая заместила ретикулярную. Что касается костномозговых полостей плоских

костей, то в них жировые клетки составляют до 50% объема костного мозга. В старческом возрасте костный мозг приобретает слизеподобную консистенцию (желатиновый костный мозг).

ТИМУС

Тимус является центральным органом иммунной системы, в котором из кроветворных стволовых клеток созревают и дифференцируются Т-лимфоциты, ответственные за реакции клеточного и гуморального иммунитета. Поступающие в вилочковую железу из костного мозга с током крови стволовые клетки, пройдя ряд промежуточных стадий, превращаются в конечном итоге в Т-лимфоциты. В дальнейшем Т-лимфоциты поступают в кровь и лимфу, покидают с их током тимус и заселяют тимусзависимые зоны периферических органов иммунной системы (селезенки, лимфатических узлов). Тимус секретирует также вещества, влияющие на дифференцировку Т-лимфоцитов.

Тимус, располагающийся за грудиной в передней части верхнего средостения, состоит из двух вытянутых в длину асимметричных по величине долей – правой и левой, сросшихся друг с другом в средней их части или тесно соприкасающихся на уровне их середины. Тимус достигает максимальных размеров к периоду полового созревания. Его масса в 10 – 15 лет составляет в среднем 37,5 г. После 16 лет масса тимуса постепенно уменьшается и в 16 – 20 лет равняется в среднем 25,5 г, а в 21 – 35 лет – 22,3 г. Лимфоидная ткань тимуса не исчезает полностью даже в старческом возрасте. Она сохраняется, но в значительно меньшем количестве, чем в детском и подростковом возрасте. Масса тимуса в 50 – 90 лет равна 13,4 г. В паренхиме тимуса рано появляется жировая ткань. Если у новорожденного соединительная ткань составляет только 7% массы тимуса, то в 20 лет доля соединительной и жировой ткани достигает 40%, а у лиц старше 50 лет – до 90%.

Паренхима тимуса состоит из более темного, расположенного по периферии долек *коркового вещества* и более светлого *мозгового*, занимающего центральную часть долек. С возрастом зона коркового вещества становится тоньше, преобладающим постепенно становится мозговое вещество. Строма тимуса представлена сетью ретикулярных клеток и ретикулярных волокон, а также эпителиоретикулоцитов звездчатой формы, соединяющихся между собой с помощью отростков. В петлях этой сети находятся лимфоциты тимуса (тимоциты), а также небольшое количество плазматических клеток, макрофагов, гранулоцитов. В корковом веществе лимфоциты лежат более плотно, чем в мозговом. Характерным для *мозгового вещества* является наличие в нем слоистых телец тимуса (телец Гассаля), плотных, образованных концентрически лежащими, измененными, сильно уплощенными эпителиальными клетками.

ЛИМФОИДНАЯ ТКАНЬ СТЕНОК ОРГАНОВ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ И ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМ

Миндалины – нёбная и трубная (парные), язычная и глоточная (непарные), расположенные в области зева, корня языка и носовой части глотки – образуют защитное кольцо в области глотки. Они представляют собой скопления диффузной лимфоидной ткани, содержащие небольшие плотные – лимфоидные – узелки (фолликулы), расположенные в собственной пластинке слизистой оболочки.

В толще слизистой оболочки и подслизистой основы органов пищеварительной системы (глотки и пищевода, желудка, тонкой и толстой кишки, желчного пузыря), а также органов дыхания (гортани, трахеи, крупных бронхов) имеются *одиночные лимфоидные узелки*. Они располагаются как сторожевые посты на протяжении всей длины указанных органов, на различном расстоянии друг от друга и на различной глубине.

Групповые лимфоидные узелки червеобразного отростка (аппендикса) в период их максимального развития (после рождения и до 16 – 17 лет) располагаются в слизистой оболочке и в подслизистой основе на всем его протяжении. Групповые узелки состоят из одиночных узелков, общее количество которых в стенке аппендикса у детей и подростков достигает 450 – 550 штук. После 30 – 40 лет число узелков заметно уменьшается. У людей старше 60 лет лимфоидные узелки в стенке червеобразного отростка встречаются редко.

Групповые (обобщенные) лимфоидные узелки, или – как их называли ранее – пейеровы бляшки, располагающиеся главным образом в стенке подвздошной кишки, имеют вид плоских образований преимущественно овальной или круглой формы, чуть-чуть выступающих в просвет кишки. Количество их в детском возрасте достигает 50, в 16 – 17 лет составляет 33 – 37. После 40 лет оно не превышает 20, а после 60 лет – 16. Групповые лимфоидные узелки построены из одиночных узелков, между которыми располагаются тонкие пучки соединительнотканных волокон.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ

Лимфатические узлы являются органами иммунной системы, лежащими на пути следования лимфы от органов и тканей к лимфатическим протокам и лимфатическим стволам. К выпуклой стороне каждого лимфатического узла подходит 4 – 6 и более приносящих лимфатических сосудов. После прохождения через лимфатический узел лимфа выходит из него через 2 – 4 выносящих лимфатических сосуда, которые направляются или к следующему лимфатическому узлу этой же или соседней группы узлов,

или к крупному коллекторному сосуду – протоку или стволу. Лимфатические узлы располагаются группами, состоящими из двух узлов и более. К одним узлам лимфа поступает по лимфатическим сосудам непосредственно от органов и тканей. К другим лимфа следует после прохождения ее через один из предыдущих узлов.

Величина лимфатических узлов колеблется от 0,5 – 1 мм до 7,5 см. Они имеют овальную, округлую или бобовидную форму. Реже встречаются узлы лентовидной и сегментарной формы. Каждый лимфатический узел покрыт соединительнотканной капсулой, от которой внутрь узла отходят ответвления соединительной ткани различной длины – капсулярные трабекулы (перекладины). В том месте, где из лимфатического узла выходят выносящие лимфатические сосуды, узел имеет небольшое вдавление – ворота, от которого в паренхиму лимфатического узла отходят воротные (хиларные) трабекулы.

Внутри лимфатического узла между трабекулами находится строма, содержащая ретикулярные волокна и ретикулярные клетки, образующие трехмерную сеть, в петлях которой располагаются клеточные элементы лимфоидного ряда. В паренхиме различают корковое и мозговое вещество. Корковое вещество занимает периферические отделы узла, более светлое мозговое вещество лежит ближе к воротам узла в его центральной части. В *корковом веществе* располагаются лимфоидные узелки округлой формы диаметром 0,5 – 1 мм, представляющие собой скопления лимфоидных клеток, главным образом В-лимфоцитов. Вокруг лимфоидных узелков располагается диффузная лимфоидная ткань. Кнутри от узелков, непосредственно на границе с мозговым веществом, находится полоса лимфоидной ткани, получившая название тимусзависимой паракортикальной зоны (околокорковое вещество), содержащей преимущественно Т-лимфоциты.

Паренхима *мозгового вещества* представлена мякотными тяжами, которые соединяются друг с другом, образуя сложные переплетения. Между мякотными тяжами располагаются мозговые промежуточные синусы. Мякотные тяжи являются зоной скопления В-лимфоцитов (как и лимфоидные узелки); здесь находятся также плазматические клетки, макрофаги. Паренхима лимфатического узла пронизана густой сетью каналов – лимфатическими синусами, по которым поступающая в узел лимфа течет от подкапсульного (краевого) синуса к воротному. Непосредственно под капсулой узла, между капсулой и паренхимой, находится подкапсульный (краевой) синус. В него впадают приносящие лимфатические сосуды, несущие лимфу или от органа, для которого этот узел является регионарным, или от предыдущего лимфатического узла. От подкапсульного синуса в паренхиму узла вдоль капсульных трабекул уходят промежуточные синусы коркового и мозгового вещества. Последние достигают ворот лимфатического узла и

впадают в воротный синус, из которого берут начало выносящие лимфатические сосуды. В воротный синус впадает также подкапсульный (краевой) синус, охватывающий паренхиму органа по периферии и заканчивающийся в области ворот узла.

Слой клеток, образующих стенки синусов, обращенные к лимфоидной ткани, прерывист, через них легко могут проникать из коркового и мозгового вещества в лимфу и в обратном направлении лимфоциты, макрофаги и другие активно передвигающиеся клетки. В просвете синусов имеется мелкопетлистая сеть, образованная ретикулярными волокнами и клетками. В петлях этой сети могут задерживаться поступающие в лимфатический узел вместе с лимфой инородные частицы (угольная, табачная пыль), микроорганизмы, опухолевые клетки. Частицы пыли переносятся макрофагами в паренхиму узла и там откладываются; остатки разрушающихся клеток, попавшие в ток лимфы, уничтожаются; опухолевые клетки могут дать начало в лимфатическом узле вторичной опухоли (метастазу).

СЕЛЕЗЕНКА

Селезенка находится на пути тока крови к печени. Она располагается в брюшной полости, в левом подреберье, на уровне между IX – XI ребрами. Масса селезенки у взрослого мужчины составляет 192 г, у женщины – 153. Селезенка выполняет многочисленные функции. Во внутриутробном периоде в ней образуются эритроциты и лимфоциты. После рождения селезенка не является кроветворным органом, лишь при некоторых патологических состояниях в ней происходит кроветворение. В селезенке осуществляются важные иммунологические реакции. Антигены, циркулирующие в крови, попадают в паренхиму селезенки, активируют лимфоциты, способствуя их превращению в плазматические клетки, продуцирующие антитела. Макрофаги селезенки фагоцитируют форменные элементы крови, и в первую очередь эритроциты. При переваривании эритроцитов освобождающееся из гемоглобина железо всасывается в кровь и повторно используется в костном мозге. Часть разрушенного гемоглобина превращается макрофагами в билирубин. В селезенке депонируется кровь и накапливаются клетки крови, включая тромбоциты.

Строма селезенки образована ретикулярной тканью, в петлях которой расположены клетки крови, образующие паренхиму селезенки – ее пульпу. Различают белую и красную пульпы. *Белая пульпа* представляет собой типичную лимфоидную ткань, из которой состоят лимфоидные узелки (фолликулы) селезенки и лимфатические периартериальные влагалища, располагающиеся внутри красной пульпы, которые в виде муфт

окружают пульпарные артерии или начальные отделы центральных артерий селезенки. Каждое лимфатическое влагалище представляет собой периартериальную ретикулярную ткань, густо заполненную лимфоцитами. *Красная пульпа* занимает примерно 75 – 85% всей массы селезенки. В петлях ретикулярной ткани красной пульпы расположены лимфоциты, зернистые и незернистые лейкоциты, макрофаги, эритроциты, в том числе распадающиеся, и другие клетки. Образованные этими клетками селезеночные тяжи залегают между венозными синусами.

НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ СОПРОТИВЛЯЕМОСТЬ ОРГАНИЗМА

Наряду с иммунитетом организм человека обладает неспецифической сопротивляемостью, которая зависит от многочисленных факторов. К ним относится непроницаемость здоровой кожи и слизистых оболочек для микроорганизмов; непроницаемость гистогематических барьеров; наличие бактерицидных веществ в биологических жидкостях организма (слюна, слеза, спинномозговая жидкость, кровь); выделение вирусов почками; фагоцитарная система (макрофаги и микрофаги – нейтрофильные гранулоциты); гидролитические ферменты; интерферон; лимфокины; система комплемента и др. Неспецифические защитные факторы обеззараживают даже вещества, с которыми организм ранее не встречался, специфические – начинают действовать после первичного контакта с антигеном.

Система комплемента – это группа белков, которые циркулируют в крови. В обычных условиях они неактивны, при активации они участвуют в защитных реакциях. Факторы комплемента (C_1, C_2, C_3 ... C_9) функционируют координированно. Один из белков-комплементов присоединяется к бактерии, затем к нему присоединяется второй, ко второму третий и т. д. Затем они нарушают целостность клеточной стенки бактерии, в результате чего она погибает. Комплемент связывается с комплексом антиген-антитело, в результате чего антитела осуществляют свое разрушающее действие (гемолитическое, бактериолитическое, цитотоксическое). Кроме того, факторы комплемента могут разрушать молекулярную структуру антигенов, изменять их поверхность, так что они склеиваются между собой. Комплемент стимулирует приток нейтрофилов и макрофагов в очаг поражения. Фагоциты (нейтрофилы и макрофаги) пожирают инородные объекты, первые – от 5 до 20, вторые – до 100. Кроме того, макрофаги уничтожают и мертвых нейтрофилов.

ЭНДОКРИННЫЙ АППАРАТ

Эндокринные железы не имеют выводных протоков и выделяют вырабатываемые ими гормоны (*греч.* hormao – побуждаю, привожу в движение) или инкреты непосредственно в кровь или лимфу.

Гормоны отличаются от других биологически активных веществ рядом свойств. 1. Действие гормонов носит дистантный характер – иными словами, органы, на которые гормоны действуют, расположены далеко от железы. 2. Действие гормонов строго специфично. Некоторые гормоны действуют лишь на определенные клетки-мишени, другие – на множество различных клеток. 3. Гормоны обладают высокой биологической активностью. 4. Гормоны действуют только на живые клетки. Гормоны участвуют в регуляции гомеостаза (постоянства внутренней среды), в обмене веществ, влияют на рост, дифференцировку, размножение; обеспечивают ответную реакцию организма на изменения внешней среды. Эндокринные железы анатомически и топографически разобщены (рис. 126).

Принято деление эндокринных желез на *зависимые* и *не зависимые от передней доли гипофиза*. К первым относятся щитовидная железа, надпочечник (корковое вещество) и половые железы. Взаимоотношения между передней долей гипофиза и зависящими от нее железами строятся по типу прямых и обратных связей. Тропные (*греч.* tropos – направление) гормоны передней доли гипофиза активируют деятельность указанных желез, а их гормоны, в свою очередь, воздействуют на нее, угнетая образование и выделение соответствующего гормона. Прочие железы (паращитовидная, эпифиз, панкреатические островки, мозговое вещество надпочечников, параганглии) не подчинены непосредственному влиянию передней доли гипофиза.

Все многообразие действия гормонов можно свести к трем важнейшим функциям: обеспечение роста и развития организма, обеспечение адаптации организма к постоянно меняющимся условиям внешней среды, обеспечение гомеостаза.

В организме человека имеются три сложные системы управления функциями: нервная, гуморальная и эндокринная, которые тесно связаны между собой и осуществляют единую нейрогуморально-гормональную регуляцию. Центральная нервная система, в том числе

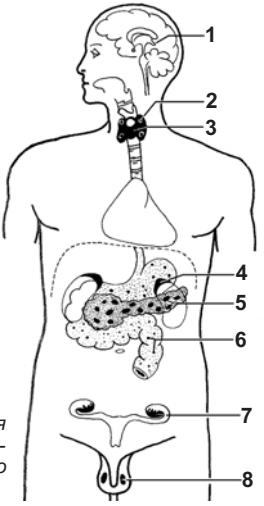


Рис. 126. *Эндокринные железы:*
1 – гипофиз; 2 – паращитовидные железы; 3 – щитовидная железа; 4 – надпочечники; 5 – эндокринная часть поджелудочной железы; 6 – эндокринные клетки желудочно-кишечного тракта; 7 – яичник; 8 – яичко

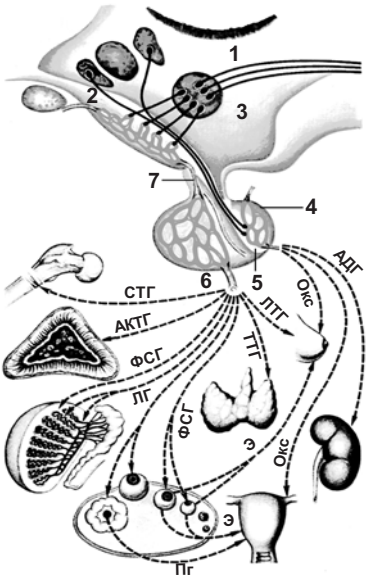


Рис. 127. *Схема взаимовлияний органов гипоталамо-гипофизарной системы:*
1 – гипоталамус (темным цветом выделены ядра); 2 – первичная капиллярная сеть; 3 – таламус; 4 – задняя доля гипофиза; 5 – промежуточная (средняя) доля гипофиза; 6 – передняя доля гипофиза со вторичной капиллярной сетью; 7 – портальная (воротная) вена гипофиза. Гормоны гипофиза и направление их действия: АДГ – стимулирует реабсорбцию воды из первичной мочи в почках (уменьшает диурез) и одновременно повышает артериальное давление крови; Окс – вызывает сокращение матки и отдачу молока молочными железами; ЛТГ – активирует выработку молока в молочных железах; ТТГ – активирует продукцию и секрецию тиреоидного гормона щитовидной железой; ФСГ – активирует рост фолликулов в яичниках и выработку ими эстрогенов, стимулирует сперматогенез в семенниках; ЛГ – стимулирует овуляцию, образование желтого тела и продукцию в нем прогестерона, стимулирует продукцию тестостерона в семенниках; АКТГ – стимулирует функцию клеток пучковой и сетчатой зон коры надпочечников; СТГ – стимулирует рост организма в целом и его отдельных органов (в том числе рост скелета); Э – установление половых циклов; Пг – влияет на преобразование эндометрия в лютеиновой фазе менструального цикла (по Алешину, по Елисееву и др., с изменениями)

ее высший отдел – кора головного мозга, регулирует функции желез внутренней секреции. Это осуществляется как путем непосредственной иннервации желез, так и благодаря регуляции гипоталамусом деятельности гипофиза.

Гипоталамус является высшим центром регуляции эндокринных функций, он объединяет нервные и эндокринные регуляторные механизмы в общую нейроэндокринную систему, координирует нервные и гормональные механизмы регуляции функций внутренних органов (рис. 127). *Гипоталамус образует с гипофизом единый функциональный комплекс, в котором первый играет регулирующую, а второй эффекторную роль.* Гипоталамус выделяет две группы веществ, которые воздействуют на клетки передней доли гипофиза: рилизинг-факторы, или либерины, стимулирующие синтез и выделение ими гормонов (кортиколиберин, люлиберин, соматолиберин, тиреолиберин и фоллиберин), статины тормозят синтез и выделение гормонов (дофамин и соматостатин). Гипофиз отвечает на поступающие в него из гипоталамуса сигналы выработкой своих тропных гормонов, которые направляются к периферическим эндокринным железам. Кроме того, супраоптическое и паравентрикулярное ядра гипоталамуса вырабатывают вазопрессин и окситоцин, которые по разветвлениям аксонов нейросекреторных клеток поступают в заднюю долю гипофиза, откуда разносятся кровью. В табл. 32 приведены сведения об эндокринных железах и их гормонах.

Таблица 32

Эндокринные железы и их гормоны

Железы внутренней секреции	Название гормонов, состав	Характер действия
1	*2*	*3*
Гипофиз а) передняя доля	Соматотропный, СТГ (регулируется соматостатином и соматолиберином)	Рост костей, мышц, органов. Анаболическое действие. Увеличение относительного содержания в организме белка и воды, снижение жиров
	Лактотропный, пролактин, ЛТГ	Пролиферация роста молочных желез и секреции молока
	Тиреотропный, ТТГ (регулируется тиреолиберином)	Стимуляция выработки тироксина щитовидной железой
	Меланостимулирующий, МСГ	Синтез меланина, распределение гранул пигмента, пигментация кожи
	Фолликулостимулирующий, ФСГ (регулируется фоллиберином)	У женщин: стимуляция роста фолликулов, секреции эстрогенов и овуляции. У мужчин: опосредованная стимуляция сперматогенеза, стимуляция развития семявыносящих канальцев
	Лютеинезирующий, ЛГ (регулируется люлиберином)	У женщин: стимуляция овуляции, образование желтого тела. Развитие и созревание половых клеток, секреция половых гормонов
	Гормон, стимулирующий интерстициальные эндокриноциты	У мужчин: стимуляция синтеза и выделения тестостерона
	Адренокортикотропный, АКТГ (регулируется кортиколиберином)	Регуляция образования и секреции гликокортикоидов коры надпочечников, мобилизация жира из жировой ткани
б) задняя доля гормоны вырабатываются нейросекреторными клетками ядер гипоталамуса и транпортируюися по их аксонам в заднюю долю гипофиза и разносятся кровью	Окситоцин	Сокращение матки. Сокращение миоэпителиальных клеток ацинусов молочных желез, выделение молока; усиление тонуса гладких мышц желудочно-кишечного тракта
	Антидиуретический (АДГ), вазопрессин	Реабсорбция воды в почечных канальцах (антидиуретическое действие). Сосудосуживающее действие (повышение кровяного давления)
Щитовидная	Тироксин (тетрайодтиронин, трийодтиронин) (регулируется ТТГ)	Обеспечение роста, умственного и физического развития; стимуляция энергетического обмена, синтеза белка и окислительного катаболизма жиров и углеводов, поглощения кислорода и метаболизма всех клеток; повышение чувствительности клеток к катехоламинам; активация натриевого насоса
	Тиреокальцитонин	Регуляция метаболизма кальция и фосфора, снижение уровня кальция в крови

Окончание табл. 32

1	2	3
Паращитовидная	Паратгормон	Регуляция метаболизма кальция и фосфора, повышение уровня кальция в крови
Поджелудочная	Инсулин	Регуляция обмена углеводов, белков, жиров, снижение уровня сахара в крови
	Глюкагон	Стимуляция распада гликогена, повышение уровня сахара в крови
	Соматостатин	Регуляция выделения инсулина и глюкагона клетками островков поджелудочной железы; торможение двигательной активности и секреции двенадцатиперстной кишки
Надпочечники		
а) корковый слой	Гидрокортизон (кортизол) (регулируется АКТГ)	Регуляция обмена углеводов, белков, жиров, катаболическое действие, противовоспалительное действие, повышение устойчивости к инфекции
	Альдостерон	Регуляция минерального обмена и водно-солевого равновесия, увеличение активного транспорта натрия через клеточные мембраны, повышение реабсорбции натрия и воды в канальцах нефрона. Аналогичное влияние на клетки потовых, слюнных и кишечных желез. Участие в адаптации организма к повышенной температуре окружающей среды
	Андрогены	См.: гормоны половых желез
б) мозговой слой (не зависит от гипофиза)	Адреналин и норадреналин (катехоламины)	Симпатическая стимуляция. Увеличение частоты силы сердечных сокращений и кровотока в мышцах, мозге, миокарде. Увеличение вентиляции легких, доставки кислорода к мышцам, сердцу и мозгу. Повышение содержания глюкозы и жирных кислот в крови
Яичники	Эстрадиол, эстрон (регулируется ФСГ)	Половая дифференцировка у эмбриона, развитие половых органов, вторичных половых признаков, половое поведение. Обеспечение пролиферативной фазы эпителия слизистой оболочки матки. Анаболическое действие
	Прогестерон (регулируется ЛГ)	Подготовка слизистой оболочки матки к имплантации зародыша. Нормальное протекание беременности. Катаболический эффект
Семенники (яички)	Тестостерон (регулируется ЛГ)	Половая дифференцировка у эмбриона, развитие половых органов, вторичных половых признаков, половое поведение. Анаболическое действие
Эпифиз	Мелатонин	Выработка и концентрация пигмента в пигментных клетках, влияние на репродуктивную функцию
	Серотонин	Регуляция двигательной активности желудочно-кишечного тракта, выделение слизи. Серотонинергические нейроны головного мозга участвуют в регуляции поведения, сна, терморегуляции

ГИПОФИЗ

Гипофиз является важнейшей железой внутренней секреции, которая регулирует деятельность целого ряда эндокринных желез. Он расположен в гипофизарной ямке турецкого седла клиновидной кости. Воронка соединяет гипофиз с гипоталамусом. Масса гипофиза у мужчин 0,5 – 0,6 г, у женщин 0,6 – 0,7 г. Будучи анатомически единым, гипофиз делится на две доли, имеющие различное происхождение: передняя доля (аденогипофиз), которая крупнее (70 – 80% всей массы), и задняя доля (нейрогипофиз).

Передняя доля образована эпителиальными перекладинами, между ними располагаются тонкие соединительнотканные прослойки, в которых лежат синусоидные капилляры. Задняя доля образована мелкими многоотростчатыми клетками питуицитами и аксонами клеток ядер гипоталамуса, которые вырабатывают гормоны вазопрессин и окситоцин. По этим аксонам гормоны транспортируются в заднюю долю гипофиза, откуда разносятся кровью.

Секреция гормонов гипофизозависимых желез регулируется по принципу обратной связи: при снижении концентрации определенного гормона в крови соответствующие клетки гипоталамуса вырабатывают либерин, который поступает по разветвлениям аксонов в переднюю долю гипофиза. В ответ на это клетки передней доли гипофиза выделяют тропный гормон, стимулирующий образование гормона клетками конкретной железы. И наоборот, повышение содержания гормона в крови является сигналом для клеток гипоталамуса прекратить выработку либерина, клетки гипофиза отвечают на это замедлением секреции и освобождением тропного гормона, что приводит к подавлению секреции гормона эндокринной железой. Иными словами, *уровень гормона в крови регулируется по принципу обратной связи*.

ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа расположена на шее впереди гортани и верхнего отдела трахеи. В ней различают две доли и перешеек. Масса железы взрослого человека составляет 20 – 30 г, в старческом возрасте меньше. Железа покрыта снаружи фиброзной капсулой, от которой внутрь железы отходят перегородки трабекулы, которые, разветвляясь, разделяют ее на дольки. Паренхима железы состоит из пузырьков-*фолликулов*, являющихся основными структурными и функциональными единицами. Стенка фолликула образована одним слоем тироцитов, лежащих на базальной мембране. Форма тироцита зависит от его функционального состояния: чем клетка выше, тем активнее в ней происходят синтетические процессы. В полости фолликула содержится густой вязкий коллоид щитовидной железы. Тироциты вырабатывают белковый

компонент тиреоглобулина, кроме того, они захватывают йод. Йодирование молекул происходит в полости фолликула, в коллоиде. Под влиянием тиреотропного гормона передней доли гипофиза усиливается синтез гормона, поглощение клетками йода и йодирование, а также расщепление тиреоглобулина. Коллоид захватывается псевдоподиями тироцитов, поступает из фолликула в клетку, подвергается воздействию лизосомальных ферментов, в результате чего освобождаются три- и тетрайодтиронин, которые проходят через тироциты и поступают в капилляры.

В стенках фолликулов наряду с тироцитами между ними в базальной мембране имеются более крупные, светлые *околофолликулярные клетки* (их верхушка не достигает просвета фолликула), продуцирующие гормон *тиреокальцитонин*, участвующий в регуляции обмена кальция и фосфора. Этот гормон является антагонистом гормона паращитовидной железы. Он тормозит всасывание кальция из костей и уменьшает содержание кальция в крови.

НАДПОЧЕЧНИК

Надпочечники располагаются забрюшинно в толще околопочечного жирового тела на уровне XI – XII грудных позвонков, причем правый несколько выше левого. Масса одного надпочечника взрослого человека около 8 – 13 г. Беременность вызывает некоторое увеличение массы желез.

Будучи анатомически единым, надпочечник, по существу, состоит из двух желез, представленных корковым и мозговым веществами.

В **корковом веществе** различают три зоны: клубочковую (наружную), пучковую (среднюю) и сетчатую (на границе с мозговым слоем). Указанные зоны достаточно четко отделены друг от друга анатомически и, по современным воззрениям, вырабатывают различные гормоны: *клубочковая* – минералокортикоиды (альдостерон), *пучковая* – глюкокортикоиды (гидрокортизон, кортизон и кортикостерон), *сетчатая* – андрогены, эстрогены и прогестерон (последние в небольшом количестве). Передняя доля гипофиза регулирует глюкокортикоидную и андрогенную функции (АКТГ).

Мозговое вещество продуцирует небольшое количество адреналина и норадреналина, и лишь при воздействии на организм сильных раздражителей секреция резко усиливается.

ПАРАЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Две пары мелких желез располагаются на задней поверхности долей щитовидной железы. Железы образованы паратироцитами, которые продуцируют белковый паратиреоидный гормон, регулирующий уровень кальция и опосредованно фосфора в крови, тем самым

оказывая влияние на возбудимость нервной и мышечной систем. После удаления паращитовидных желез уровень кальция в крови снижается, а фосфора повышается. Гормон действует на кости, вызывая усиление функции остеокластов, которые производят деминерализацию костной ткани, выделение Ca^{2+} в кровь, тем самым поддерживается определенный уровень Ca^{2+} в крови. Избыток фосфора, также выделяющийся при этом из кости, удаляется почками. Вместе с тем гормон способствует уменьшению выделения кальция почками и увеличению его всасывания в кишечнике. Антагонистом паратиреоидного гормона является тиреокальцитонин, вырабатываемый околофолликулярными клетками щитовидной железы. Секреция обоих гормонов контролируется уровнем кальция в крови. Его снижение приводит к возбуждению секреции паратиреоидного гормона и соответственно к выделению кальция в кровь. Повышение уровня кальция активизирует околофолликулярные клетки щитовидной железы, они выделяют тиреокальцитонин, который усиливает фиксацию кальция, тем самым понижая его уровень в крови.

ШИШКОВИДНОЕ ТЕЛО

Эпифиз располагается в бороздке между верхними холмиками четверохолмия и прикреплен поводками к обоим зрительным буграм. Эпифиз округлой формы, масса его у взрослого человека не превышает 0,2 г.

Эпифиз покрыт снаружи соединительнотканной капсулой, от которой внутрь железы отходят соединительнотканные трабекулы, разделяющие ее на дольки, состоящие из клеток двух типов: железистых пинеалоцитов и глиальных. Функция пинеалоцитов имеет четкий суточный ритм: ночью синтезируется мелатонин, днем – серотонин. Этот ритм связан с освещенностью, при этом свет вызывает угнетение синтеза мелатонина. Воздействие осуществляется при участии гипоталамуса. В настоящее время считают, что эпифиз регулирует функцию половых желез, в первую очередь половое созревание, а также выполняет роль «биологических часов», которые регулируют циркадианные ритмы.

ПАНКРЕАТИЧЕСКИЕ ОСТРОВКИ

Поджелудочная железа состоит из экзокринной и эндокринной частей. Экзокринная часть описана в разделе «Органы пищеварения». Эндокринная часть образована группами панкреатических островков (островки Лангерганса), которые сформированы клеточными скоплениями, богатыми капиллярами. Общее количество островков колеблется в пределах 1 – 2 млн, а диаметр каждого 100 – 300 мкм. Клетки островков содержат множество покрытых мембраной гранул. Преобладают β-клетки (60 – 80%),

которые секретируют инсулин; наряду с ними имеются α-клетки (10 – 30%), вырабатывающие глюкагон; D-клетки (около 10%), которые синтезируют соматостатин. Последний угнетает выработку гипофизом гормона роста и синтез ферментов клетками экзокринной части поджелудочной железы, а также выделение инсулина и глюкагона β- и α-клетками. Открытие инсулина **Ф. Бантингом и Ч. Бестом** (1922) спасло миллионы жизней больных сахарным диабетом. За это открытие оба ученых были удостоены Нобелевской премии. Инсулин оказывает многостороннее влияние на организм, главным является снижение содержания сахара в крови. При повышении концентрации сахара в крови секреция инсулина β-клетками усиливается, и количество сахара уменьшается: это является стимулом для α-клеток, в которых активируется синтез глюкагона. Последний способствует распаду гликогена в печеночных клетках и выходу сахара в кровь.

ДИФФУЗНАЯ НЕЙРОЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА (APUD-СИСТЕМА)

В организме человека имеются клетки, продуцирующие вещества, обладающие гормональным действием. Эти клетки разбросаны в организме в виде клеточных групп или отдельных клеток. Все они объединены в APUD-систему, к которой относятся парафолликулярные клетки щитовидной железы, клетки мозгового вещества надпочечников, нейросекреторные клетки гипоталамуса, пинеалоциты эпифиза, паратиреоциты околощитовидных желез, эндокриноциты передней доли гипофиза, плаценты, поджелудочной железы, желудочно-кишечного тракта. APUD-система дополняет и связывает между собой нервную и эндокринную системы, осуществляя весьма чувствительный контроль гомеостаза.

ГОМЕОСТАЗ

Гомеостаз (*греч.* homoios – такой же, сходный, stasis – стабильность, равновесие) – это совокупность скоординированных реакций, обеспечивающих поддержание или восстановление постоянства внутренней среды организма. *Мозг использует для поддержания гомеостаза две основные системы: вегетативную и эндокринную.* Напомним, что главная функция вегетативной нервной системы – это сохранение постоянства внутренней среды организма, которое осуществляется благодаря изменению активности симпатической и парасимпатической частей вегетативной нервной системы. Последняя, в свою очередь, контролируется гипоталамусом, а гипоталамус – корой головного мозга. Эндокринная система регулирует функцию всех органов и систем посредством своих гормонов. Причем сама эндокринная система находится под контролем гипоталамуса и гипофиза.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система обеспечивает интеграцию всех частей организма в единое целое, осуществляет умственную деятельность, связь организма с внешней средой (ощущения), управляет движениями, регулирует все функции, включая человеческую сексуальность и репродукцию (продолжение рода). *Все функции, включая умственную деятельность, осуществляют группы нервных клеток, связанных между собой многочисленными синапсами.* Напомним, что структурно-функциональной единицей нервной системы является нейрон. Основная его функция – получение, переработка, проведение и передача информации.

Нервную систему подразделяют на центральную и периферическую. К центральной нервной системе относят спинной и головной мозг, к периферической – отходящие от них парные спинномозговые и черепные нервы с корешками, их ветви, нервные окончания и ганглии (нервные узлы, образованные телами нейронов).

Существует еще одна классификация, согласно которой единую нервную систему также условно подразделяют на две части: соматическую (анимальную) и вегетативную (автономную). Первая иннервирует главным образом тело (кости, скелетные мышцы, кожу) и обеспечивает связь организма с внешней средой. Вегетативная (автономная) нервная система иннервирует все внутренности, железы (в том числе и эндокринные), гладкие мышцы органов и кожи, сосуды и сердце, а также обеспечивает обменные процессы во всех органах и тканях.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА (ЦНС)

СПИННОЙ МОЗГ

Спинной мозг, расположенный в позвоночном канале, разделен на две половины. На его боковых поверхностях симметрично входят задние (афферентные) и выходят передние (эфферентные) корешки спинномозговых нервов. Участок спинного мозга, соответствующий каждой паре корешков, называется *сегментом*. В пределах спинного мозга выделяют сегменты шейные (I – VIII), грудные (I – XII), поясничные (I – V), крестцовые (I – V) и копчиковые (I – III). Длина спинного мозга в среднем 45 см у мужчин и 41 – 42 см у женщин, масса 34 – 38 г (рис. 128).

На поперечном разрезе спинного мозга видно расположенное внутри серое вещество и окружающее его со всех сторон белое (рис. 129).

Серое вещество образовано телами нервных клеток, которых в спинном мозге насчитывают около 13 млн, началом их отростков, клетками глии. Клетки, имеющие одинаковое строение и выполняющие одинаковые функции, образуют ядра серого вещества.

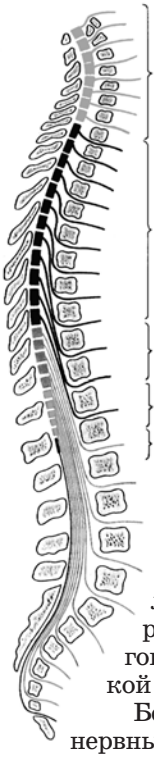


Рис. 128. *Топография сегментов спинного мозга:*
1 – шейные сегменты (C_I – C_{VIII}); 2 – грудные сегменты (Th_I – Th_{XII}); 3 – поясничные сегменты (L_I – L_V); 4 – крестцовые сегменты (S_I – S_V); 5 – копчиковые сегменты (Co_I – Co_{III})

В сером веществе различают передние, задние, а в грудном (от I грудного до II – III поясничного сегментов) и боковые столбы. На поперечном разрезе видны одноименные рога. В передних столбах (передних рогах) серого вещества залегают двигательные нейроны, образующие *ядра*, являющиеся *двигательными соматическими центрами*. Их аксоны выходят в составе передних корешков, а затем спинномозговых нервов и направляются на периферию, иннервируя скелетные мышцы. В задних – залегают ядра, образованные мелкими вставочными нейронами, к которым в составе задних, или чувствительных, корешков направляются аксоны клеток, расположенных в спинномозговых узлах. Отростки вставочных нейронов осуществляют связь с нервными центрами головного мозга, а также с несколькими соседними сегментами, с нейронами, расположенными в передних рогах своего сегмента, выше и ниже лежащих сегментов, т. е. связывают афферентные нейроны спинномозговых узлов с нейронами передних рогов. В боковых рогах расположены центры симпатической части вегетативной нервной системы.

Белое вещество спинного мозга представлено отростками нервных клеток. Совокупность этих отростков составляет три *системы пучков (тракты,* или *проводящие пути)* спинного мозга: 1) короткие пучки *ассоциативных волокон*, связывающие сегменты спинного мозга, расположенные на различных уровнях; 2) *восходящие (афферентные, чувствительные) пучки,* направляющиеся к центрам большого мозга и мозжечка; 3) *нисходящие (эфферентные, двигательные) пучки,* идущие от головного мозга к клеткам передних рогов спинного мозга.

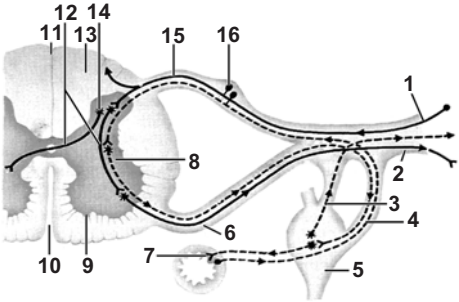


Рис. 129. *Спинной мозг (поперечный разрез) и рефлекторная дуга:*
1 – афферентное нервное волокно; 2 – эфферентное нервное волокно; 3 – серая (соединительная) ветвь; 4 – белая (соединительная) ветвь; 5 – узел симпатического ствола; 6 – передний корешок спинномозгового нерва; 7 – нервные окончания; 8 – латеральный (боковой) рог; 9 – передний рог спинного мозга; 10 – передняя срединная щель; 11 – задняя срединная борозда; 12 – вставочный нейрон; 13 – белое вещество; 14 – задний рог; 15 – задний корешок спинномозгового нерва; 16 – спинномозговой узел; сплошной линией показана рефлекторная дуга соматической нервной системы, пунктирной – вегетативной нервной системы

ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг располагается в полости мозгового черепа, форма которого определяется формой мозга, некоторыми этническими особенностями, полом и возрастом. Масса мозга взрослого человека около 1500 г (от 1100 до 2000, т. е. диапазон крайних индивидуальных значений очень велик).

Головной мозг подразделяют на три основных отдела: ствол, мозжечок и конечный мозг (полушария большого мозга). *Ствол* – филогенетически самая древняя часть головного мозга – включает продолговатый мозг, мост, средний и промежуточный мозг. Именно отсюда выходят черепные нервы. Самая развитая, крупная и функционально значимая часть мозга – это *полушария большого мозга.* Отделы полушарий, образующие его кору (плащ), в филогенетическом отношении наиболее новые. В плане эмбриогенеза в головном мозге выделяют передний мозг, который подразделяют на конечный и промежуточный, средний, задний и продолговатый (рис. 130).

Передний мозг. **Конечный мозг**, управляющий всей деятельностью организма, состоит из двух полушарий, которые очень хорошо развиты у человека разумного. Масса полушарий составляет около 78% общей массы головного мозга, а площадь поверхности коры полушарий человека достигает около 220 тыс. мм^2, что зависит от наличия большого количества борозд и извилин. Особого развития у человека достигают лобные доли, их поверхность составляет около 29% всей поверхности коры, а масса – более 50% массы головного мозга. Полушария большого мозга отделены друг от друга продольной щелью, в глубине которой видно соединяющее их мозолистое тело, образованное белым веществом, т. е. волокнами. Каждое полушарие состоит из пяти долей: *лобной, теменной, височной, затылочной и островковой*. Поперечная щель большого мозга отделяет затылочные доли полушарий от мозжечка.

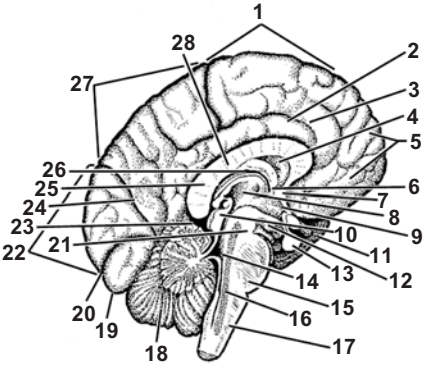


Рис. 130. *Головной мозг. Медиальная поверхность полушария:*
1 – парацентральная долька; 2 – поясная извилина; 3 – поясная борозда; 4 – прозрачная перегородка; 5 – верхняя лобная борозда; 6 – межталамическое сращение; 7 – передняя спайка; 8 – таламус; 9 – гипоталамус; 10 – четверохолмие; 11 – зрительный перекрест; 12 – сосцевидное тело; 13 – гипофиз; 14 – IV желудочек; 15 – мост; 16 – ретикулярная формация; 17 – продолговатый мозг; 18 – червь мозжечка; 19 – затылочная доля; 20 – шпорная борозда; 21 – ножка мозга; 22 – клин; 23 – водопровод среднего мозга; 24 – затылочно-височная борозда; 25 – сосудистое сплетение; 26 – свод; 27 – предклинье; 28 – мозолистое тело

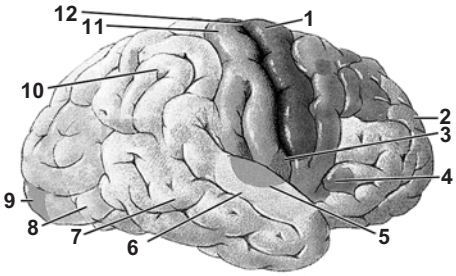


Рис. 131. *Корковые центры анализаторов:*
1 – ядро двигательного анализатора; 2 – лобная доля; 3 – ядро вкусового анализатора; 4 – двигательный центр речи (Брока); 5 – ядро слухового анализатора; 6 – височный центр речи (Вернике); 7 – височная доля; 8 – затылочная доля; 9 – ядро зрительного анализатора; 10 – теменная доля; 11 – ядро чувствительного анализатора; 12 – срединная щель

Сзади и книзу от затылочных долей расположены мозжечок и продолговатый мозг, переходящий в спинной.

Кора полушарий большого мозга образована серым веществом, которое лежит по периферии (на поверхности) полушарий. Толщина коры различных участков полушарий колеблется от 1,3 до 5 мм. Количество нейронов в шестислойной коре у человека достигает 10 – 14 млрд. Каждый из них связан с помощью синапсов с тысячами других нейронов. Располагаются они правильно ориентированными «колонками».

Различные рецепторы воспринимают энергию раздражения и передают ее в виде нервного импульса в кору головного мозга, где происходит анализ всех раздражений, которые поступают из внешней и внутренней среды. В коре головного мозга располагаются центры (корковые концы анализаторов, которые не имеют строго очерченных границ), регулирующие выполнение определенных функций (рис. 131). В коре постцентральной извилины и верхней теменной дольки залегают *ядра коркового анализатора чувствительности* (температурной, болевой, осязательной, мышечного и сухожильного чувства) противоположной половины тела. Причем вверху расположены проекции нижних конечностей и нижних отделов туловища, а внизу проецируются рецепторные поля верхних частей тела и головы. Пропорции тела весьма искажены (рис. 132), ибо на представительство в коре кистей, языка, лица и губ приходится значительно большая площадь, чем на туловище и ноги, что соответствует их физиологической значимости.

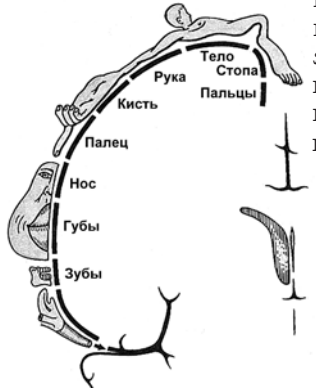


Рис. 132. *Корковый центр общей чувствительности (чувствительный «гомункулюс»; из Пенфилда и Расмуссена). Изображения на поперечном срезе мозга (на уровне постцентральной извилины) и относящиеся к ним обозначения показывают пространственное представительство поверхности тела в коре большого мозга*

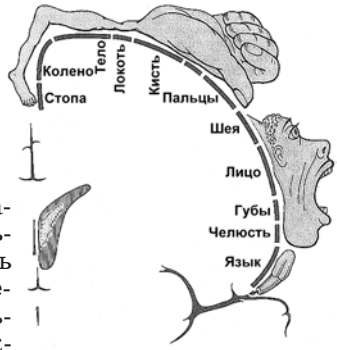


Рис. 133. *Двигательная область коры (двигательный «гомункулюс»; из Пенфилда и Расмуссена). Изображение двигательного «гомункулюса» отражает относительные размеры областей представительства отдельных участков тела в коре предцентральной извилины большого мозга*

Ядро двигательного анализатора находится главным образом в предцентральной извилине («двигательная область коры»), и здесь пропорции частей тела человека, как и в чувствительной зоне, весьма искажены (рис. 133). Размеры проекционных зон различных частей тела зависят не от их действительной величины, а от функционального значения. Так, зоны кисти в коре полушарий большого мозга значительно бóльшие, чем зоны туловища и нижней конечности, вместе взятые. Двигательные области каждого из полушарий, весьма специализированные у человека, связаны со скелетными мышцами противоположной стороны тела. Если мышцы конечностей изолированно связаны с одним из полушарий, то мышцы туловища, гортани и глотки – с двигательными областями обоих полушарий. От двигательной коры нервные импульсы направляются к нейронам спинного мозга, а от них – к скелетным мышцам.

В коре височной доли находится *ядро слухового анализатора*. К каждому из полушарий подходят проводящие пути от рецепторов органа слуха как левой, так и правой стороны.

Ядро зрительного анализатора располагается на медиальной поверхности затылочной доли. Причем ядро правого полушария связано проводящими путями с латеральной (височной) половиной сетчатки правого глаза и медиальной (носовой) половиной сетчатки левого глаза; левого – с латеральной половиной сетчатки левого и медиальной половиной сетчатки правого глаза.

Благодаря близкому расположению *ядер обонятельного* (лимбическая система, крючок) и *вкусового анализаторов* (самые нижние отделы коры постцентральной извилины) чувства обоняния и вкуса тесно связаны между собой. Ядра вкусового и обонятельного анализаторов обоих полушарий связаны проводящими путями с рецепторами как левой, так и правой стороны.

Описанные корковые концы анализаторов осуществляют анализ и синтез сигналов, поступающих из внешней и внутренней среды организма, составляющих *первую сигнальную систему* действительности (И.П. Павлов). В отличие от первой, *вторая сигнальная система имеется только у человека и тесно связана с членораздельной речью*.

На долю корковых центров приходится лишь небольшая площадь коры больших полушарий, преобладают участки, непосредственно не выполняющие чувствительные и двигательные

функции. Эти области называются *ассоциативными*. Они обеспечивают связи между различными центрами, участвуют в восприятии и обработке сигналов, объединении получаемой информации с эмоциями и информацией, заложенной в памяти. Современные исследования позволяют считать, что в ассоциативной коре расположены чувствительные центры высшего порядка.

Речь и мышление человека осуществляются при участии всей коры полушарий большого мозга. В то же время в коре полушарий большого мозга человека имеются зоны, являющиеся центрами целого ряда специальных функций, связанных с речью. *Двигательные анализаторы устной и письменной речи* располагаются в областях коры лобной доли вблизи ядра двигательного анализатора. *Центры зрительного и слухового восприятия речи* находятся вблизи ядер анализаторов зрения и слуха. При этом речевые анализаторы у «правшей» локализуются лишь в левом полушарии, а у «левшей» – в большинстве случаев тоже слева. Однако они могут располагаться справа или в обоих полушариях. По-видимому, *лобные доли являются морфологической основой психических функций человека и его разума*. При бодрствовании наблюдается более высокая активность нейронов лобных долей. Определенные области лобных долей (так называемая префронтальная кора) связаны многочисленными связями с различными отделами лимбической нервной системы, что позволяет считать их корковыми отделами лимбической системы. Префронтальная кора играет наиболее важную роль в эмоциях.

Кора левого полушария отвечает за вербальные (*лат.* verbalis – словесный) *операции и речь*. Левое полушарие ответственно за понимание речи, а также за выполнение движений и жестов, связанных с языком; за математические расчеты, абстрактное мышление, интерпретацию символических понятий. *Кора правого полушария* контролирует выполнение невербальных функций, она управляет интерпретацией зрительных образов, пространственных взаимоотношений. Кора правого полушария дает возможность распознавать предметы, но не позволяет выразить это словами. Кроме того, правое полушарие распознает звуковые образы и воспринимает музыку. *Оба полушария* ответственны за сознание и самосознание человека, его социальные функции.

Базальные (подкорковые, центральные) ядра и белое вещество конечного мозга. В толще образованного нервными волокнами белого вещества имеются скопления серого, складывающегося в отдельно лежащие ядра, которые залегают ближе к основанию мозга. Они получают информацию об активности двигательной системы (*полосатое тело, ограда и миндалевидное тело*), управляют движениями и регулируют мышечный тонус.

В толще белого вещества под мозолистым телом располагаются *боковые желудочки*, которые являются полостями полушарий большого мозга.

Промежуточный мозг, расположенный под мозолистым телом, состоит из таламуса, эпиталамуса, метаталамуса и гипоталамуса. *Таламус* (зрительный бугор) – парный, образованный главным образом серым веществом, является подкорковым центром всех видов чувствительности, в нем насчитывают несколько десятков ядер, которые получают информацию от всех органов чувств и передают ее в кору головного мозга. Таламус связан с лимбической системой, ретикулярной формацией, гипоталамусом, мозжечком, базальными ганглиями. Таламус принимает участие в высших интегративных процессах головного мозга. Таким образом, таламус фильтрует информацию, поступающую от всех рецепторов, осуществляет ее предварительную обработку и после этого направляет ее в различные области коры. Кроме того, таламус осуществляет связи между корой, с одной стороны, мозжечком и базальными ганглиями – с другой. Иными словами, через таламус сознание контролирует автоматические движения. Обращенные друг к другу медиальные поверхности обоих зрительных бугров образуют боковые стенки полости промежуточного мозга – III желудочек. *Эпиталамус* включает эпифиз (шишковидное тело), являющийся железой внутренней секреции. *Метаталамус* образован парными медиальным и латеральным коленчатыми телами, лежащими позади каждого зрительного бугра. Медиальное коленчатое тело, наряду с нижними холмиками пластинки крыши среднего мозга (четверохолмия), является подкорковым центром слухового анализатора, а латеральное вместе с верхними холмиками – подкорковым центром зрительного анализатора. Ядра коленчатых тел связаны с корковыми центрами зрительного и слухового анализатора.

Гипоталамус располагается кпереди от ножек мозга и включает в себя ряд структур: расположенную кпереди зрительную и обонятельную части. К последней относится собственно подбугорье, или гипоталамус, в котором расположены центры вегетативной части нервной системы. В гипоталамусе имеются нейроны обычного типа и нейросекреторные клетки. И те и другие вырабатывают белковые секреты и медиаторы, однако в нейросекреторных клетках преобладает белковый синтез, а нейросекрет выделяется в лимфу и кровь. Эти клетки трансформируют нервный импульс в нейрогормональный.

Гипоталамус контролирует деятельность эндокринной системы человека благодаря тому, что его нейроны секретируют нейрогормоны (вазопрессин и окситоцин), а также факторы, стимулирующие или угнетающие выработку гормонов гипофизом. Иными словами, гипоталамус, масса которого не превышает 5% мозга, является центром регуляции эндокринных функций, он объединяет нервные и эндокринные регуляторные механизмы в общую нейроэндокринную систему. Гипоталамус образует с гипофизом единый функциональный комплекс, в котором первый играет регулирующую, второй – эффекторную роль.

В гипоталамусе залегают также нейроны, которые воспринимают все изменения, происходящие в крови и спинномозговой жидкости (температуру, состав, содержание гормонов и т. д.). Гипоталамус связан с корой большого мозга и лимбической системой. В гипоталамус поступает информация из центров, регулирующих деятельность дыхательной и сердечно-сосудистой систем. В гипоталамусе расположены центры жажды, голода, центры, регулирующие эмоции и поведение человека, сон и бодрствование, температуру тела и т. д. Центры коры большого мозга корректируют реакции гипоталамуса, которые возникают в ответ на изменения внутренней среды организма. В последние годы из гипоталамуса выделены обладающие морфиноподобным действием энкефалины и эндорфины. Считают, что они влияют на поведение (оборонительные, пищевые, половые реакции) и вегетативные процессы, обеспечивающие выживание человека. Итак, *гипоталамус регулирует все функции организма, кроме ритма сердца, кровяного давления и спонтанных дыхательных движений, которые регулируются продолговатым мозгом.*

Сосцевидные тела, образованные серым веществом, являются подкорковыми центрами обонятельного анализатора. Кпереди от них расположен *серый бугор,* в котором залегают ядра вегетативной нервной системы. Они оказывают влияние на эмоциональные реакции человека (агрессия, ярость), а также учащение или замедление сердцебиений, повышение или понижение кровяного давления.

К ***среднему мозгу*** относят ножки мозга и крышу. *Ножки мозга* – это белые округлые довольно толстые тяжи, выходящие из моста и направляющиеся вперед в полушария большого мозга. В ножках залегают группы нейронов, выделяющиеся своим черным цветом (черное вещество), поскольку они богаты пигментом меланином. Другие пигментированные образования в ножках – это красные ядра. Черное вещество и красные ядра участвуют в регуляции мышечного тонуса и подсознательных автоматических движений.

В *крыше среднего мозга* различают пластинку в виде четверохолмия. Два верхних холмика, как уже указывалось выше, являются подкорковыми центрами зрительного анализатора, а нижние – слухового анализатора. В углублении между верхними холмиками лежит шишковидное тело (см. раздел «Эндокринная система»). *Четверохолмие – это рефлекторный центр различного рода движений, возникающих, главным образом, под влиянием зрительных и слуховых раздражений.* Именно здесь происходит переключение импульсов на нижележащие структуры мозга. Сильвиев водопровод – узкий канал длиной 2 см, который соединяет III и IV желудочки. Вокруг водопровода располагается центральное серое вещество, в котором заложены ретикулярная формация, ядра III и IV пар черепных нервов и др.

К **заднему мозгу** относятся мост, расположенный центрально, и лежащий позади него мозжечок. У человека **мост** (варолиев

мост) достигает наибольшего развития, он выглядит в виде поперечно лежащего утолщенного валика. Мост состоит из множества нервных волокон, связывающих кору большого мозга со спинным мозгом и с корой полушарий мозжечка. Между волокнами залегают ретикулярная формация, ядра V, VI, VII, VIII пары черепных нервов.

Мозжечок очень хорошо развит у человека в связи с прямохождением и трудовой деятельностью. Его масса у взрослого человека 120 – 160 г и составляет 8 – 12% массы головного мозга. В мозжечке различают *два полушария* и непарную срединную часть – *червь*. Поверхности полушарий и червя разделяют поперечные параллельные борозды, между которыми расположены узкие длинные листки мозжечка. Благодаря этому его поверхность у взрослого человека составляет в среднем 850 $см^2$. Мозжечок состоит из серого и белого вещества. Белое вещество, проникая между серым, как бы ветвится, образуя белые полоски, напоминая на срединном разрезе фигуру ветвящегося дерева – «древо жизни».

Кора мозжечка состоит из серого вещества толщиной 1 – 1,5 мм. Кроме того, в толще белого вещества имеются скопления серого – четыре пары ядер. Волокна, связывающие мозжечок с другими отделами мозга, образуют три пары мозжечковых ножек: нижние направляются к продолговатому мозгу, средние – к мосту, верхние – к четверохолмию.

Мозжечок играет основную роль в поддержании равновесия тела, мышечного тонуса и координации движений. Из спинного мозга мозжечок получает информацию о положении частей тела и глаз. Мозжечок как бы согласовывает деятельность спинного мозга и двигательной коры по осуществлению как тонких, так быстрых и последовательных движений. Он постоянно координирует сигналы, идущие к мышцам от двигательных зон коры, на основании информации, получаемой мозгом от органов зрения, слуха и проприорецепторов. Кора большого мозга управляет функциями мозжечка.

Продолговатый мозг является непосредственным продолжением спинного мозга. Он построен из белого и серого вещества. В последнем расположены многочисленные ядра, в том числе IX – XII пар черепных нервов, олив, центры дыхания и кровообращения, ретикулярная формация. Белое вещество образовано нервными волокнами, которые составляют все чувствительные и двигательные проводящие пути. Большая часть их перекрещивается в продолговатом мозге, так что левое полушарие связано с правой половиной тела, и наоборот. *Центры продолговатого мозга регулируют кровяное давление, сердечный ритм и спонтанные дыхательные движения.*

На медиальной и нижней поверхностях полушарий выделяют ряд образований, относящихся к **лимбической системе**, которая располагается по краям полушарий. К ним относят в основном структуры обонятельного мозга – наиболее древней части полушарий. В описаниях морфологов так называемую лимбическую

систему представляют в виде «анатомического эмоционального кольца», в состав которого входят различные образования мозга. Это *корковые структуры*: гиппокамп, парагиппокампова извилина, поясная извилина, структуры обонятельного мозга (обонятельные луковицы, обонятельные бугорки), области коры над миндалиной, а также частично кора лобной, островковой и височной долей; *подкорковые структуры* (миндалина, ядра перегородки, передние ядра таламуса), гипоталамус, сосцевидные тела. Все лимбические структуры связаны между собой и с другими отделами мозга. Особенно богаты связи с гипоталамусом. *Кора лобных долей регулирует деятельность лимбической системы*. Через лимбическую систему проходят сигналы, направляющиеся от всех органов чувств в кору полушарий, а также в обратном направлении. Она обусловливает эмоциональный настрой человека и мотивации, т. е. побуждение к действию, поведение, процессы научения и памяти, а также обеспечивает общее улучшение приспособления организма к постоянно изменяющимся условиям внешней среды.

Ретикулярная формация (*лат*. rete – сеть) представляет собой совокупность клеток, клеточных скоплений и нервных волокон, расположенных на всем протяжении ствола мозга (продолговатый мозг, мост, средний и промежуточный мозг) и в центральных отделах спинного мозга. Ретикулярная формация получает информацию от всех органов чувств, внутренних и других органов, оценивает ее, фильтрует и передает в лимбическую систему и кору большого мозга. Она регулирует уровень возбудимости и тонуса различных отделов центральной нервной системы, включая кору большого мозга, играет важную роль в сознании, мышлении, памяти, восприятии, эмоциях, сне, бодрствовании, вегетативных функциях, целенаправленных движениях, а также в механизмах формирования целостных реакций организма. Ретикулярная формация прежде всего выполняет функцию фильтра, который позволяет важным для организма сенсорным сигналам активировать кору мозга, но не пропускает привычные для него или повторяющиеся сигналы.

ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Периферическая нервная система образована узлами (спинномозговыми, черепными и вегетативными), нервами (31 пара спинномозговых и 12 пар черепных) и нервными окончаниями. Последние представлены рецепторами, воспринимающими раздражения внешней и внутренней среды, а также эффекторами, передающими нервные импульсы исполнительным органам. Каждый нерв состоит из миелинизированных и немиелинизированных нервных волокон. Снаружи нерв окружен соединительнотканной оболочкой – эпиневрием, в который входят питающие его сосуды. Нерв состоит из пучков, которые, в свою очередь, покрыты периневрием, а отдельные волокна – эндоневрием (рис. 134).

В зависимости от выполняемой функции различают нервы чувствительные, двигательные и преимущественно смешанные. В периферической нервной системе человека преобладают смешанные нервы, содержащие те и другие, а также симпатические волокна. *Чувствительные нервы* сформированы отростками (дендритами) нервных клеток чувствительных узлов черепных нервов или спинномозговых узлов. *Двигательные нервы* состоят из отростков (аксонов) нервных клеток, лежащих в двигательных ядрах черепных нервов или в ядрах передних столбов спинного мозга. *Вегетативные нервы* образованы отростками клеток вегетативных ядер черепных нервов или боковых столбов спинного мозга.

Черепные нервы. От ствола головного мозга отходят 12 пар черепных нервов (рис. 135). В их состав входят афферентные, т. е. «приходящие», эфферентные, т. е. «уходящие», а также вегетативные волокна. Черепные нервы имеют собственные названия и порядковые номера, обозначаемые римскими цифрами. Чувствительные нервы: обонятельный, зрительный, преддверно-улитковый. *Обонятельные нервы* (I) состоят из отростков рецепторных клеток, располагающихся в слизистой оболочке обонятельной области полости носа, а *зрительные* (II) – из отростков ганглиозных клеток сетчатой оболочки глаза. *Преддверно-улитковый нерв* (VIII) образован центральными отростками нейронов, залегающими в преддверном и улитковом узлах. Периферические отростки клеток последних формируют нервы, заканчивающиеся соответственно в вестибулярной части перепончатого лабиринта внутреннего уха (орган равновесия) и в спиральном органе улиткового протока (орган слуха).

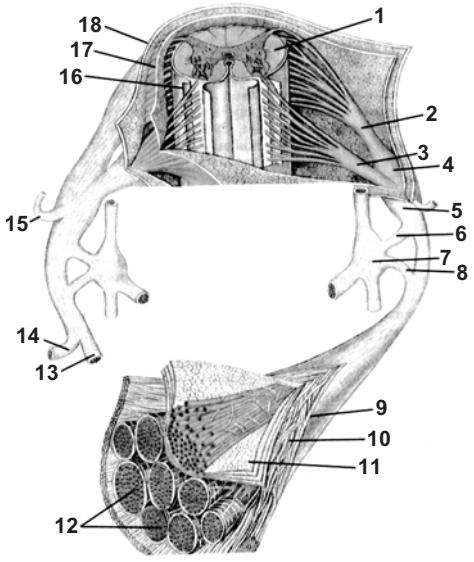


Рис. 134. *Строение спинномозгового нерва:*
1 – спинной мозг; 2 – задний корешок спинномозгового нерва; 3 – передний корешок спинномозгового нерва; 4 – спинномозговой узел; 5 – спинномозговой нерв; 6 – белая соединительная ветвь; 7 – узел симпатического ствола; 8 – серая соединительная ветвь; 9 – эпиневрий; 10 – перинев рий (волокнистая часть); 11 – эпителиальная часть перинев рия; 12 – пучки нервных волокон; 13 – передняя ветвь спинно-мозгового нерва; 14 – задняя ветвь спинномозгового нерва; 15 – менингеальная ветвь спинномозгового нерва; 16 – мягкая оболочка спинного мозга; 17 – паутинная оболочка спинного мозга; 18 – твердая оболочка спинного мозга (по Крстичу, с изменениями)

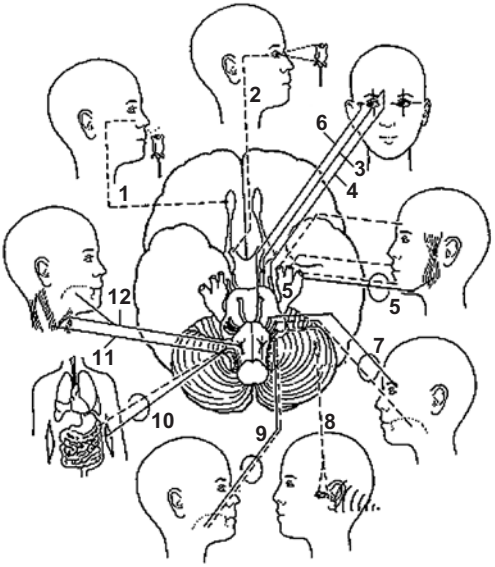


Рис. 135. *Расположение и функции 12 пар черепно-мозговых нервов:*
1 – обонятельный; 2 – зрительный; 3 – глазодвигательный; 4 – блоковый; 5 – тройничный; 6 – отводящий; 7 – лицевой; 8 – слуховой: улитковая ветвь, вестибулярная ветвь; 9 – языкоглоточный; 10 – блуждающий; 11 – добавочный; 12 – подъязычный. - - - - чувствительные волокна, —— двигательные волокна (по Годфруа)

Двигательные нервы: глазодвигательный, блоковый, отводящий (VI), добавочный (XI), подъязычный (XII). *Глазодвигательный* (III), *блоковый* (IV) *и отводящий* (VI) *нервы* иннервируют мышцы глазного яблока и мышцу, поднимающую верхнее веко. В составе *глазодвигательного нерва* проходят также парасимпатические волокна, которые иннервируют мышцы глазного яблока, суживающие зрачок, и ресничную. *Добавочный нерв* (XI) иннервирует грудино-ключично-сосцевидную и трапециевидную мышцы. *Подъязычный нерв* (XII) иннервирует мышцы языка.

Смешанные нервы: тройничный, лицевой, языкоглоточный, блуждающий. *Тройничный нерв* (V) осуществляет чувствительную иннервацию твердой мозговой оболочки, кожи и слизистых оболочек головы, передних 2/3 языка, слюнных желез, двигательную иннервацию жевательных мышц и некоторых мышц шеи.

В состав *лицевого нерва* (VII) входят двигательные ветви, иннервирующие мимические мышцы и смешанный нерв, осуществляющий вкусовую иннервацию передних 2/3 языка, и парасимпатическую слезной и слюнных желез.

В составе *языкоглоточного нерва* (IX) проходят двигательные, чувствительные и парасимпатические волокна. Нерв осуществляет чувствительную иннервацию слизистой оболочки задней трети языка, глотки, а также иннервирует мышцы глотки и околоушную слюнную железу.

Блуждающий нерв (X) осуществляет парасимпатическую иннервацию органов шеи, грудной и брюшной полостей (до сигмовидной ободочной кишки), а также содержит чувствительные и двигательные волокна, которые иннервируют кожу головы, слизистые оболочки головы и шеи, мышцы глотки и мягкого нёба.

Спинномозговые нервы. Спинномозговые нервы (31 пара) формируются из двух корешков, отходящих от спинного мозга –

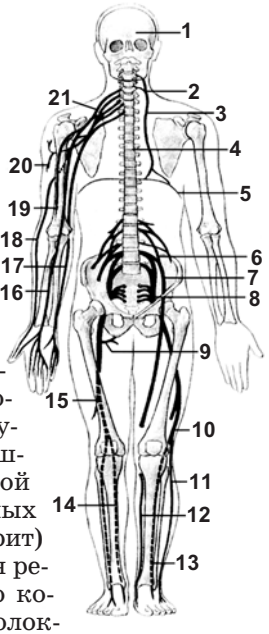


Рис. 136. *Спинномозговые нервы:*
1 – головной мозг в полости черепа; 2 – шейное сплетение (C_{I-IV}); 3 – диафрагмальный нерв; 4 – спинной мозг в позвоночном канале; 5 – диафрагма; 6 – поясничное сплетение (L_{I-IV}); 7 – бедренный нерв; 8 – крестцовое сплетение ($L_{IV,V}$–S_{I-IV}); 9 – мышечные ветви седалищного нерва; 10 – общий малоберцовый нерв; 11 – поверхностный малоберцовый нерв; 12 – подкожный нерв; 13 – глубокий малоберцовый нерв; 14 – большеберцовый нерв; 15 – седалищный нерв; 16 – срединный нерв; 17 – локтевой нерв; 18 – лучевой нерв; 19 – мышечно-кожный нерв; 20 – подмышечный нерв; 21 – плечевое сплетение (C_{V-VIII}–Th_I)

переднего (эфферентного) и заднего (афферентного), которые, соединяясь между собой в межпозвоночном отверстии, образуют ствол спинномозгового нерва. Это 8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 1 копчиковый нерв. Спинномозговые нервы соответствуют сегментам спинного мозга. К заднему корешку прилежит чувствительный спинномозговой узел, образованный телами крупных афферентных Т-образных нейронов. Длинный отросток (дендрит) направляется на периферию, где заканчивается рецептором, а короткий аксон в составе заднего корешка входит в задние рога спинного мозга. Волокна обоих корешков (переднего и заднего) образуют смешанные спинномозговые нервы, содержащие чувствительные, двигательные и вегетативные (симпатические) волокна. Последние имеются не во всех боковых рогах спинного мозга, а только в VIII шейном, всех грудных и I – II поясничных нервах. В грудном отделе нервы сохраняют сегментарное строение (межреберные нервы), а в остальных соединяются друг с другом петлями, образуя сплетения: шейное, плечевое, поясничное, крестцовое и копчиковое, от которых отходят периферические нервы, иннервирующие кожу и скелетные мышцы (рис. 136).

От *шейного сплетения* отходят чувствительные (кожные) нервы, иннервирующие кожу затылочной области, ушной раковины, наружного слухового прохода, шеи; двигательные (мышечные) ветви к близлежащим мышцам шеи и смешанный диафрагмальный нерв, иннервирующий диафрагму.

Нервы *плечевого сплетения* иннервируют часть мышц шеи, мышцы плечевого пояса, плечевой сустав, кожу и мышцы верхней конечности. 12 пар передних ветвей *грудных нервов* – это смешанные межреберные нервы, иннервирующие все вентральные мышцы стенок грудной и брюшной полостей, кожу передней и боковой поверхности груди и живота, молочную железу и осуществляющие чувствительную иннервацию кожи туловища.

Нервы, выходящие из *поясничного сплетения*, иннервируют кожу нижнего отдела передней брюшной стенки и частично бедра,

голени и стопы, наружных половых органов. Мышечные нервы иннервируют мышцы стенок живота, передней и медиальной групп мышц бедра. *Крестцовое сплетение* иннервирует мышцы и частично кожу ягодичной области и промежности, кожу наружных половых органов, кожу и мышцы задней поверхности бедра, кости, суставы, мышцы и кожу голени и стопы. Ветви *копчикового сплетения* иннервируют кожу в области копчика и в окружности заднего прохода.

ВЕГЕТАТИВНАЯ (АВТОНОМНАЯ) НЕРВНАЯ СИСТЕМА (ВНС)

Вегетативная (*лат.* vegeto – возбуждаю, оживляю) нервная система поддерживает постоянство внутренней среды организма, координирует и регулирует деятельность внутренних органов, обмен веществ, функциональную активность тканей. Пожалуй, наиболее важна универсальность вегетативной нервной системы, которая иннервирует весь (без исключения) организм, все органы, ткани. Вегетативная нервная система не находится под непосредственным контролем сознания, однако ее функция регулируется высшими отделами мозга. ВНС действует совместно с соматической нервной системой.

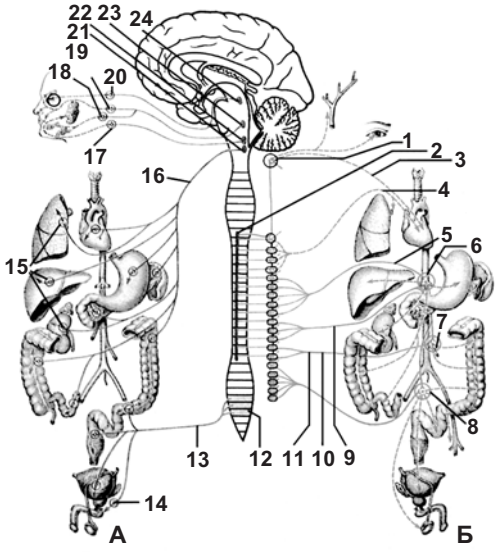


Рис. 137. *Вегетативная (автономная) нервная система (А – парасимпатическая часть, Б – симпатическая часть): 1 – верхний шейный узел симпатического ствола; 2 – боковой рог (столб) спинного мозга; 3 – верхний шейный сердечный нерв; 4 – грудные сердечные и легочные нервы; 5 – большой внутренностный нерв; 6 – чревное сплетение; 7 – нижнее брыжеечное сплетение; 8 – верхнее и нижнее подчревные сплетения; 9 – малый внутренний нерв; 10 – поясничные внутренностные нервы; 11 – крестцовые внутренностные нервы; 12 – крестцовые парасимпатические ядра; 13 – тазовые внутренностные нервы; 14 – тазовые (парасимпатические) узлы; 15 – парасимпатические узлы (в составе органных сплетений), 16 – блуждающий нерв; 17 – ушной (парасимпатический) узел; 18 – подчелюстной (парасимпатический) узел; 19 – крыловидно-нёбный (парасимпатический) узел; 20 – ресничный (парасимпатический) узел; 21 – дорсальное ядро блуждающего нерва; 22 – нижнее слюноотделительное ядро; 23 – верхнее слюноотделительное ядро; 24 – добавочное ядро глазодвигательного нерва (стрелками показаны пути нервных импульсов к органам)*

Вегетативная нервная система подразделяется на две части: *симпатическую* (*греч*. sympathes – чувствительный, восприимчивый к влиянию) и *парасимпатическую* (*греч*. para – возле, при). Каждая из них имеет центральную и периферическую части. *Центры вегетативной нервной системы* расположены в четырех отделах головного и спинного мозга, три из них – парасимпатические – в стволе головного мозга (рис. 137) и один – в крестцовом отделе спинного мозга. Единственный центр симпатической части расположен в правом и левом боковых столбах (боковых рогах) VIII шейного, всех грудных и I – II поясничных сегментов спинного мозга.

Периферическая часть вегетативной нервной системы образована выходящими из головного и спинного мозга вегетативными нервами, ветвями и нервными волокнами, вегетативными сплетениями и их узлами (ганглиями), лежащими кпереди от позвоночника (предпозвоночные – превертебральные) и рядом с позвоночником (околопозвоночные – паравертебральные), а также расположенными вблизи крупных сосудов возле органов и в их толще.

Рефлекторная дуга вегетативной нервной системы может быть представлена следующим образом (см. рис. 129). От рецепторов передается возбуждение по волокнам афферентных нейронов, расположенных в спинномозговых узлах либо в узлах черепных нервов или в узлах вегетативных сплетений. Аксоны этих нейронов в составе задних корешков вступают в спинной мозг (направляясь в боковые рога) или в составе черепных нервов – в вегетативные ядра мезенцефалического или бульбарного отдела головного мозга. В боковых рогах, а также в указанных ядрах ствола головного мозга залегают ассоциативные мультиполярные нейроны. Их аксоны выходят из мозга в составе передних корешков спинномозговых или черепных нервов. Это *преганглионарные (предузловые) волокна*, которые обычно миелинизированы. Они следуют к узлам внеорганных или внутриорганных вегетативных сплетений, где образуют синапсы с их клетками. В узлах лежат мультиполярные (вторые) нейроны эфферентного вегетативного пути. Их аксоны, выйдя из ганглиев, образуют *постганглионарные волокна* (чаще всего немиелинизированные), которые направляются к органам и тканям. Вегетативные волокна идут в составе соматических нервов или самостоятельно в виде вегетативных нервов в оболочках стенок кровеносных сосудов. Одной из особенностей вегетативной нервной системы является образование сплетений, к которым подходят симпатические или парасимпатические преганглионарные волокна.

Околопозвоночные узлы *симпатической части вегетативной нервной системы*, соединяясь между собой с каждой стороны позвоночника межузловыми ветвями, образуют *правый и левый симпатические стволы*, расположенные по бокам от позвоночника. В каждом стволе различают 3 шейных, 10 – 12 грудных, 4 поясничных и 4 крестцовых узла. На передней поверхности крестца

оба ствола сходятся, образуя непарный узел. Аксоны нейронов боковых рогов спинного мозга вначале идут в составе передних корешков спинномозговых нервов, затем в составе этих нервов и отходящих от них белых соединительных ветвей вступают в симпатический ствол (преганглионарные волокна). Часть этих волокон заканчивается синапсами на клетках узлов симпатического ствола. Аксоны этих клеток в виде постганглионарных волокон выходят из симпатического ствола (паравертебральных узлов) в составе серых соединительных ветвей (немиелинизированных), присоединяются к спинномозговым нервам и иннервируют все органы и ткани, где эти нервы разветвляются, в том числе кровеносные сосуды, волосяные луковицы и потовые железы кожи. Другая часть преганглионарных волокон (отростки клеток первого нейрона эфферентного пути) не прерывается в узлах симпатического ствола, а проходит через них транзитом и в составе ветвей симпатического ствола (внутренностных нервов) входит в узлы симпатических сплетений брюшной полости и таза (чревное, аортальное, брыжеечные, верхнее и нижнее подчревные). В узлах (превертебральных) этих сплетений преганглионарные волокна заканчиваются синапсами на нейронах узлов. Нервные клетки, расположенные в превертебральных узлах сплетений, являются вторыми нейронами эфферентного пути симпатической иннервации внутренних органов брюшной полости, таза, кровеносных и лимфатических сосудов.

Аксоны эфферентных нейронов, расположенных в узлах симпатических сплетений брюшной полости и таза, идут по двум направлениям: в составе вегетативных нервов, содержащих постганглионарные волокна, к внутренним органам в виде постганглионарных волокон, расположенных в оболочках кровеносных сосудов, а также к внутренним органам и другим органам, где эти сосуды разветвляются.

Преганглионарные волокна *парасимпатической части* обычно более длинные, чем преганглионарные симпатические, они идут в составе III, VII, IX и X пар черепных и II – IV крестцовых нервов. Аксоны парасимпатических нейронов доходят до околоорганных вегетативных узлов или органных узлов вегетативных сплетений (сердечного, легочного, пищеводного, желудочных, кишечного и др.), в которых залегают тела клеток вторых эфферентных парасимпатических нейронов, чьи аксоны идут к рабочим органам. *Парасимпатическая часть глазодвигательного нерва* иннервирует ресничную мышцу и мышцу-сфинктер зрачка. *Парасимпатическая часть лицевого нерва* иннервирует слезную железу, а также железы слизистой оболочки полости носа, нёба, поднижнечелюстную и подъязычную слюнные железы. *Парасимпатическая часть языкоглоточного нерва* иннервирует околоушную слюнную железу. *Парасимпатическая часть блуждающего нерва* осуществляет парасимпатическую иннервацию гладкой мускулатуры и желез органов шеи, груди и живота.

Таблица 33

Влияние симпатической и парасимпатической части вегетативной нервной системы на органы
(по Шмидту и Тевсу)

Орган или система	Стимуляция	
	парасимпатических нервов	симпатических нервов
1	*2*	*3*
Сердце	Уменьшение частоты сокращений	Увеличение частоты сокращений
	Уменьшение силы сокращений (предсердий)	Увеличение силы сокращений
Кровеносные сосуды		
Артерии кожи и слизистых		Сужение
Артерии брюшной полости		Сужение
Артерии скелетных мышц		Сужение Расширение (только под действием адреналина крови) Расширение (холинергическое)
Коронарные артерии	Расширение	Сужение Расширение (только под действием адреналина крови)
Артерии полового члена, а также, возможно, клитора и малых половых губ	Расширение	
Вены		Сужение
Сосуды мозга	Расширение	Сужение
Желудочно-кишечный тракт		
Продольные и циркулярные мышцы	Усиление моторики	Ослабление моторики
Сфинктеры	Расслабление	Сокращение
Мочевой пузырь		
Детрузор (мышца, выталкивающая мочу)	Сокращение	Расслабление
Внутренний сфинктер		Сокращение
Половые органы		
Семенные пузырьки		Сокращение
Семявыносящий проток		Сокращение
Матка		Сокращение Расслабление (в зависимости от вида животного и гормонального фона)
Мышца, расширяющая зрачок		Сокращение (мидриаз)
Сфинктер зрачка	Сокращение (миоз)	
Цилиарная мышца	Сокращение (аккомодация)	Незначительное расслабление
Трахео-бронхиальные мышцы	Сокращение	Расслабление (в основном под действием адреналина)
Мышцы, поднимающие волосы		Сокращение

Окончание таблицы 33

1	2	3
Экзокринные железы		
Слюнные железы	Обильное выделение серозного секрета	Небольшое выделение слизистого секрета (из подчелюстной железы)
Слезные железы	Секреция	
Пищеварительные железы	Секреция	Снижение секреции или –
Железы носоглотки	Секреция	
Бронхиальные железы	Секреция	
Потовые железы		Секреция (холинергическая)
Метаболизм		
Печень		Гликогенолиз Гликонеогенез
Жировые клетки		Липолиз (повышение уровня свободных жирных кислот в крови)
Секреция инсулина (β-клетками островка Лангерганса)		Снижение

Крестцовый отдел парасимпатической части вегетативной нервной системы осуществляет парасимпатическую иннервацию гладких мышц и желез органов таза.

Большинство внутренних органов иннервируется обеими частями вегетативной нервной системы, которые оказывают на них различное, иногда противоположное влияние (табл. 33), обусловленное действиями медиаторов. *Основным медиатором симпатической нервной системы является норадреналин, парасимпатической – ацетилхолин.*

Симпатическая нервная система опосредует реакцию организма типа «борьбы или бегства». Расширение бронхов и увеличение легочной вентиляции, увеличение частоты и силы сердечных сокращений, сужение артерий кожи, желудочно-кишечного тракта, почек и расширение артерий мышц, миокарда приводит к увеличению доставки кислорода мышцам и сердцу, благодаря чему они усиливают сокращения. Этому способствует усиление распада гликогена в печени и жира в жировой ткани, что улучшает снабжение мышц, сердца и мозга глюкозой и жирными кислотами.

Преобладание активности *парасимпатической системы* обеспечивает реакции типа «отдыха и восстановления», что приводит к восстановлению сил организма. При этом сила, частота сердечных сокращений и просвет воздухоносных путей уменьшаются, артерии скелетных мышц суживаются, а желудочно-кишечного тракта расширяются. Это приводит к уменьшению кровотока в мышцах, миокарде и увеличению в пищеварительном тракте, что усиливает пищеварение.

Эрекция полового члена и клитора, возбуждение женских половых органов связаны с возбуждением парасимпатических нейронов крестцового отдела спинного мозга; во время оргазма

происходит активация симпатических нейронов нижних грудных и верхних поясничных сегментов.

Центральная регуляция функций вегетативной нервной системы осуществляется корой больших полушарий через гипоталамус и ствол мозга (главным образом продолговатый мозг). Из этих структур выходят основные проводящие пути, которые направляются к преганглионарным нейронам.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Взаимодействие организма с внешней средой осуществляется органами чувств, или анализаторами. Выделяют органы зрения, слуха, равновесия, вкуса, обоняния и осязания (кожного чувства).

С помощью органов чувств человек не только «ощущает» внешний мир благодаря труду и членораздельной речи, на основе ощущений человек обладает особыми, присущими только ему

Таблица 34

Основные категории в области сенсорных процессов – модальность и качество

(по Блуму и соавт., с изменениями)

Модальность	Чувствительный орган	Качество	Рецепторы
Зрение	Сетчатка глаза	Яркость; контрастность; движение; размеры; цвет	Палочки и колбочки – отростки фоторецепторных клеток
Слух	Улитка	Высота; тембр	Волосковые рецепторные клетки
Равновесие	Вестибулярный орган	Сила тяжести; вращение	Волосковые рецепторные клетки
Осязание	Кожа	Давление; вибрация; тепло; холод	Рецепторы кожи
Вкус	Язык (вкусовые почки)	Вкус: сладкий, кислый, горький, соленый	Вкусовые сосочки языка (вкусовые клетки)
Обоняние	Обонятельная область слизистой оболочки полости носа	Запахи: цветочные (душистые); фруктовые (эфирные); мускусные (амброзиевые); камфарные или миндальные (ароматные); чесночные, хлорные или серные (чесночные); горелые; потовые; зловонные (отталкивающие); гнилостные (тошнотворные)	Обонятельные клетки

социальными формами отражения – сознанием, самосознанием, способностью предвидеть (прогнозировать), творчеством и др.

И. П. Павлов разработал принципиально новое учение об анализаторах. Согласно ему, каждый анализатор является комплексным «механизмом», который не только воспринимает сигналы внешней среды и преобразует их энергию в нервный импульс, но и производит высший анализ и синтез.

Каждый анализатор состоит из трех частей. *Первая – периферическая часть* (рецепторная клетка), которая воспринимает энергию внешнего раздражения и перерабатывает ее в нервный импульс. При этом каждая рецепторная клетка воспринимает раздражения с определенной зоны – рецептивного поля, представляющего собой все точки периферического отдела анализатора, возбуждение которых влияет на данный нейрон. Чем больше число рецепторов, воспринимающих стимул, и частота нервных импульсов, тем больше размеры воспринимаемого раздражения и его сила. *Вторая часть – проводящие пути*, по которым нервный импульс следует к нервному центру. Проводящие пути проходят через несколько уровней переключения (в спинном мозге, стволе, головном мозге и таламусе) и достигают *третьей части – коркового конца анализатора* (сенсорный центр), который расположен в соответствующих участках коры головного мозга. В корковом центре сигналы внешнего мира реконструируются, сличаются. Сигналы, поступающие от различных анализаторов, интегрируются с информацией, которая хранится (накапливается) в памяти для создания определенного восприятия внешнего мира, т. е. имеет место высший анализ.

Любое ощущение имеет четыре параметра: пространственный, временной, интенсивность (или количество) и качество (или модальность) (табл. 34).

Каждый анализатор реагирует оптимально только на определенные адекватные стимулы. Однако специфичность анализаторов связана со специфичностью рецепторов и характером центральной обработки информации.

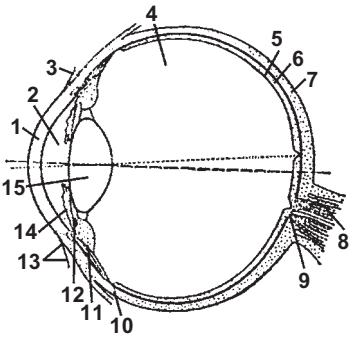
В центральной нервной системе, куда поступают нервные импульсы, вся информация обрабатывается в структурах мозга, ответственных за членораздельную речь. В результате и возникает **восприятие** – способность видеть, слышать, осязать, ощущать вкусы, запахи и положение тела в пространстве.

ОРГАН ЗРЕНИЯ

Орган зрения состоит из глазного яблока со зрительным нервом и вспомогательных органов глаза. Глазное яблоко человека шаровидной формы, относительно велико, его объем у взрослого человека в среднем 7,5 $см^3$. Глазное яблоко состоит из ядра, образованного тремя оболочками: фиброзной, сосудистой и внутренней, или сетчаткой (рис. 138). Наружная **фиброзная оболочка**

Рис. 138. *Глаз человека (разрез глазного яблока в горизонтальной плоскости, полусхематично):*

1 – роговица; 2 – передняя камера; 3 – мышца ресничного тела; 4 – стекловидное тело; 5 – сетчатка; 6 – сосудистая оболочка; 7 – склера; 8 – зрительный нерв; 9 – решетчатая пластинка; 10 – зубчатая линия; 11 – ресничное тело; 12 – задняя камера; 13 – конъюнктива; 14 – радужная оболочка; 15 – хрусталик; штриховой линией обозначена оптическая ось глаза, пунктирной – зрительная



подразделяется на задний отдел – *склеру* (плотная соединительнотканная оболочка) и прозрачную выпуклую *роговицу*, лишенную кровеносных сосудов.

Сосудистая оболочка глазного яблока (хориоидеа) расположена под склерой, богата кровеносными сосудами и состоит из трех частей: собственно сосудистой оболочки, ресничного тела и радужки. Основу *собственно сосудистой оболочки* составляет густая сеть переплетающихся между собой артерий и вен, между которыми располагается рыхлая волокнистая соединительная ткань, богатая крупными пигментными клетками.

Кпереди сосудистая оболочка переходит в утолщенное *ресничное тело* кольцевидной формы, которое предназначено для аккомодации глаза, поддерживая, фиксируя и растягивая хрусталик. Ресничное тело делится на две части: внутреннюю – ресничный венец и наружную – ресничный кружок. От поверхности последнего по направлению к хрусталику отходят 70 – 75 ресничных отростков длиной около 2 мм каждый, к которым прикрепляются волокна ресничного пояска (цинновой связки), идущие к хрусталику. Большая часть ресничного тела – это ресничная мышца. При ее сокращении хрусталик расправляется, округляется, вследствие этого выпуклость и преломляющая сила его увеличиваются, происходит аккомодация на близлежащие предметы. Гладкие мышечные клетки в старческом возрасте частично атрофируются, на их месте появляются участки соединительной ткани, что приводит к нарушению аккомодации и возникновению дальнозоркости.

Ресничное тело кпереди продолжается в *радужку*, которая, располагаясь между роговицей и хрусталиком, представляет собой круглый диск с отверстием в центре (зрачок). В толще сосудистого слоя радужки проходят две мышцы. Волокна одной, расположенные циркулярно, образуют сфинктер (суживатель) зрачка; волокна другой, расширяющей зрачок (его дилататор), имеют радиальное направление и лежат в задней части сосудистого слоя глазного яблока. Расширитель зрачка иннервируется симпатическими, сфинктер – парасимпатическими волокнами. Различное количество и качество пигмента меланина в радужке обусловливает цвет глаз –

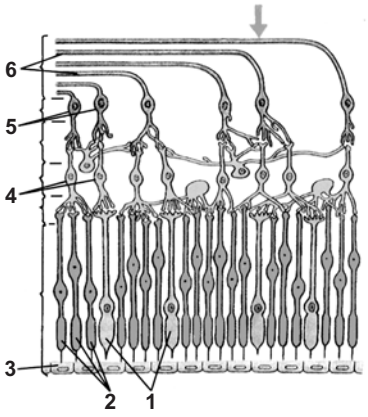


Рис. 139. *Схема строения сетчатки глаза:*
1 – колбочки; 2 – палочки; 3 – пигментные клетки; 4 – биполярные клетки; 5 – ганглиозные клетки; 6 – нервные волокна; стрелкой показано направление пучка света

карий, черный (при наличии большого количества пигмента) или голубой, зеленоватый (если мало пигмента), альбиносов.

Внутренняя **светочувствительная оболочка** глазного яблока – сетчатка – на всем протяжении прилежит к сосудистой оболочке. Она состоит из двух листков: внутреннего – светочувствительного (нервная часть) и наружного – пигментного. В десятислойной сетчатке выделяют радиально ориентированные трехнейронные цепи, представленные наружным *фоторецепторным слоем*, средним – *ассоциативным* и внутренним – *ганглионарным* (рис. 139). К сосудистой оболочке снаружи прилежит слой, состоящий из пигментных эпителиальных клеток, которые соприкасаются со слоем *палочек и колбочек*. И те и другие представляют собой *периферические отростки фоторецепторных клеток (I нейрон)*. Каждая палочка состоит из наружного и внутреннего сегментов. Первый – светочувствительный – образован сдвоенными мембранными дисками, представляющими собой складки плазматической мембраны (отделенные от нее), в которую встроен зрительный пурпур – родопсин. Во внутреннем сегменте залегают органеллы. Колбочки отличаются от палочек большей величиной и характером дисков. В наружном сегменте колбочек впячивания плазматической мембраны образуют полудиски, которые сохраняют связь с мембраной. Зрительный пигмент поглощает часть падающего на него света и отражает остальную часть. Каждая палочка или колбочка содержит пигмент, который поглощает лучи с определенной длиной световой волны. Поглощая фотон света, зрительный пигмент меняет свою конфигурацию, при этом освобождается энергия, которая используется для осуществления цепи химических реакций, что и приводит к возникновению нервного импульса.

В сетчатке глаза человека содержится один тип палочек и три типа колбочек, каждый из которых воспринимает свет определенной длины волны: от 400 до 700 нм. Количество колбочек в сетчатке глаза человека достигает 6 – 7 млн, палочек – в 10 – 20 раз больше. Существуют три типа колбочек, каждый из которых воспринимает красный, синий или желтый свет. Палочки предназначены воспринимать информацию об освещенности и форме предметов. Палочки воспринимают слабый свет, т. е. необходимы в темноте, колбочки – при ярком свете. Цветовое зрение связано с функционированием колбочек разного типа.

От каждой *фоторецепторной клетки* отходит тонкий отросток, образующий синапс с отростками *биполярных нейронов* (*II нейрон*), которые, в свою очередь, передают возбуждение крупным *ганглиозным клеткам (III нейрон*). Их аксоны (500 тыс. – 1 млн) и образуют зрительный нерв, который направляется в полость черепа через канал зрительного нерва.

Хрусталик и стекловидное тело – светопреломляющие среды глаза. **Хрусталик** – абсолютно прозрачная двояковыпуклая линза диаметром около 9 мм. Хрусталик меняет свою форму под влиянием ресничной мышцы. При ее расслаблении хрусталик уплощается (установка на дальнее видение), при сокращении выпуклость хрусталика увеличивается (установка на ближнее видение). Это и называется *аккомодацией глаза*.

Стекловидное тело заполняет пространство между сетчаткой и хрусталиком. Принцип устройства фотоаппарата аналогичен строению глаза. Роль диафрагмы в глазу выполняет зрачок, который в зависимости от освещенности суживается (при ярком свете) или расширяется (при тусклом свете). Объективом служат хрусталик и стекловидное тело. Световые лучи в глазу попадают на сетчатку, при этом изображение перевернутое.

Пучок света благодаря светопреломляющим средам (и в первую очередь аккомодации хрусталика) попадает на желтое пятно сетчатки, являющееся зоной наилучшего видения. Световые волны достигают колбочек и палочек лишь после того, как пройдут почти всю толщу сетчатки.

На нижней поверхности мозга зрительные нервы перекрещиваются, причем перекрещиваются лишь волокна, идущие от медиальной (носовой) половины сетчатки. В каждом зрительном тракте проходят волокна, несущие импульсы от клеток медиальной половины сетчатки противоположного глаза и латеральной (височной) половины своей стороны. Часть волокон зрительного тракта после «переключения» в одном из подкорковых центров несут импульсы к клеткам коры затылочной доли больших полушарий возле шпорной борозды, где и заканчиваются (корковый конец зрительного анализатора). Другая часть волокон образует синапсы с нейронами верхнего холмика четверохолмия, откуда нервные импульсы следуют в ядра глазодвигательного нерва, иннервирующие мышцы глаза, мышцу, суживающую зрачок, и ресничную. Таким образом, в ответ на попадание световых волн в глаз зрачок суживается, а глазные яблоки поворачиваются в направлении пучка света.

Вспомогательные органы глаза. *Четыре прямые* (верхняя, нижняя, медиальная, латеральная) и *две косые* (верхняя и нижняя) поперечнополосатые мышцы составляют двигательный аппарат глаза. Прямые мышцы поворачивают глазное яблоко в соответствующем направлении, косые – вокруг сагиттальной оси: верхняя – вниз и кнаружи, нижняя – вверх и кнаружи. Благодаря содружественному

действию указанных мышц движения обоих глазных яблок синхронные.

Веки защищают глазное яблоко спереди. Они представляют собой кожные складки, ограничивающие глазную щель и закрывающие ее при смыкании. На каждом веке около 80 ресниц, которые защищают глаза от попадания инородных частиц. Ресницы обновляются примерно в течение 100 дней. Человек регулярно моргает, примерно один раз за 5 секунд.

Слезный аппарат включает одноименную железу и систему слезных путей. Слезы увлажняют конъюнктиву глаза и обезвреживают микроорганизмы. Без слез конъюнктива и роговица высохли бы и человек ослеп. Ежедневно слезные железы вырабатывают около 100 мл слезы. Со слезами выделяются из организма химические вещества, образующиеся при нервном напряжении или эмоциональном стрессе. Гормон пролактин способствует выработке и выделению слезной жидкости, поэтому женщины плачут значительно чаще, чем мужчины. Слеза имеет слабощелочную реакцию, в основном состоит из воды, в которой содержится около 1,5% NaCl, 0,5% альбумина и слизь. Кроме того, в слезе имеется лизоцим, обладающий бактерицидным действием.

ПРЕДДВЕРНО-УЛИТКОВЫЙ ОРГАН (ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ)

Органы слуха и равновесия (статического чувства) у человека объединены между собой в сложную систему, разделенную на три отдела: наружное ухо, среднее ухо и внутреннее ухо (рис. 140).

Наружное ухо. *Ушная раковина* – эластический хрящ сложной формы, на дне которого находится наружное слуховое отверстие. *Наружный слуховой проход* длиной 33 – 35 мм закрыт *барабанной перепонкой*, которая отделяет наружное ухо от среднего.

Среднее ухо представляет собой воздухоносную *барабанную полость* объемом около 1 $см^3$, расположенную в толще пирамиды височной кости. В барабанной полости находятся три слуховые косточки и сухожилия мышц.

Барабанная полость продолжается в *слуховую (евстахиеву) трубу*, которая открывается в носовой части глотки. Труба выполняет очень важную функцию – способствует выравниванию давления воздуха внутри барабанной полости по отношению к наружному. Слуховые косточки *(стремя, наковальня, молоточек)* составляют цепь, передающую звуковые колебания и соединяющую барабанную перепонку с закрытым вторичной барабанной перепонкой окном преддверия, ведущим в полость внутреннего уха. Рукоятка молоточка сращена с барабанной перепонкой, а его головка сочленена с телом наковальни. Длинный отросток наковальни сочленяется с головкой стремечка, основание которого входит в окно преддверия. Косточки покрыты слизистой оболочкой.

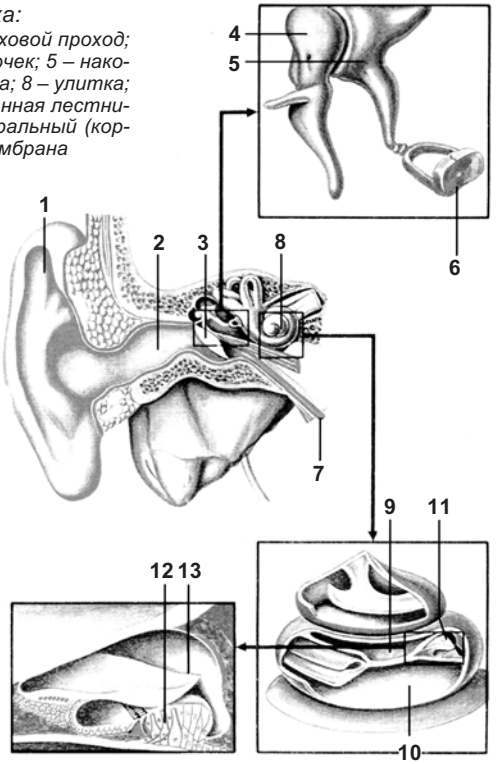


Рис. 140. *Орган слуха:*
1 – ушная раковина; 2 – наружный слуховой проход; 3 – барабанная перепонка; 4 – молоточек; 5 – наковальня; 6 – стремя; 7 – слуховая труба; 8 – улитка; 9 – лестница преддверия; 10 – барабанная лестница; 11 – улитковый проток; 12 – спиральный (кортиев) орган; 13 – покровная мембрана

Две мышцы (напрягающая барабанную перепонку и стременная) регулируют движение косточек.

Внутреннее ухо, расположенное в пирамиде височной кости, состоит из *перепончатого лабиринта*, который залегает в *костном лабиринте*. Между обоими лабиринтами имеется пространство, заполненное перилимфой. Три костных полукружных канала лежат в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: сагиттальной, горизонтальной, фронтальной. Каждый канал имеет по две ножки, одна из которых (ампулярная костная ножка) перед впадением в преддверие расширяется, образуя ампулу. Соседние ножки переднего и заднего каналов соединяются, образуя общую костную ножку, поэтому три канала открываются в преддверие пятью отверстиями. Костная улитка образует 2,5 витка вокруг горизонтально лежащего стержня-веретена.

Перепончатый лабиринт, повторяющий форму костного, заполнен эндолимфой. Лабиринт состоит из двух частей: вестибулярного и улиткового лабиринтов. *Вестибулярный лабиринт* – периферический отдел статокинетического анализатора (орган равновесия) – состоит из *двух мешочков: эллиптического (маточка) и сферического*, которые сообщаются между собой, а также *трех полукружных протоков*, залегающих в одноименных костных каналах. Одна из ножек каждого протока, расширяясь, образует *перепончатые ампулы*. Участки стенки мешочков, выстланные чувствительными рецепторными клетками, называются пятнами, аналогичные участки ампул – гребешками (рис. 141).

Эпителий пятен содержит воспринимающие (рецепторные) волосковые клетки, на верхних поверхностях которых имеется по 60 – 80 волосков (микроворсинок), обращенных в полость

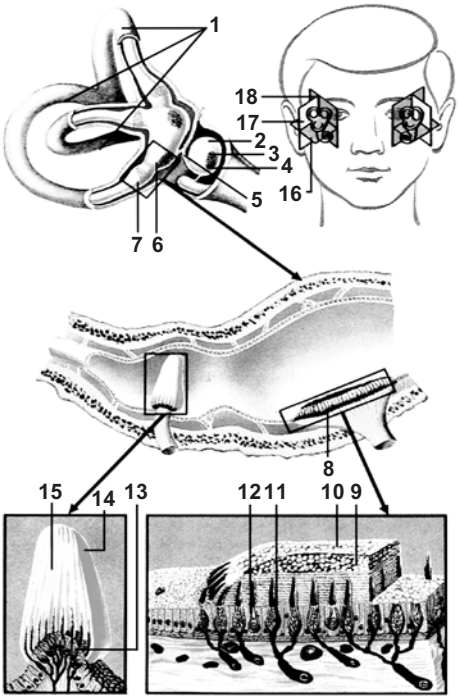


Рис. 141. *Орган равновесия: 1 – полукружные каналы; 2 – преддверие; 3 – сферический мешочек; 4 – пятно сферического мешочка; 5 – эндолимфатический проток; 6 – эллиптический мешочек; 7 – ампула; 8 – отолитовый аппарат; 9 – статоконии; 10 – мембрана статоконий; 11 – поддерживающие клетки; 12, 13 – волосковые сенсорные клетки; 14 – ампульный гребешок; 15 – купол; 16 – латеральный полукружный канал; 17 – передний полукружный канал; 18 – задний полукружный канал*

лабиринта. Кроме волосков, каждая клетка снабжена одной ресничкой. Поверхность клеток покрыта студенистой мембраной, содержащей кристаллы углекислого кальция (статолиты). Мембрана поддерживается статическими волосками волосковых клеток.

Нервные окончания разветвляются, окружая наподобие чаш рецепторные клетки, формируют синапсы с их телами. Рецепторные клетки пятен воспринимают изменения силы тяжести, прямолинейные движения и линейные ускорения. *Ампулярные гребешки* выстланы аналогичными волосковыми клетками и покрыты желатинообразным куполом, в который проникают реснички. Они воспринимают изменение углового ускорения.

При изменении силы тяжести, положения головы, тела, при ускорении движения мембрана скользит, а купол смещается. Это приводит к напряжению волосков, что вызывает изменение активности различных ферментов волосковых клеток и возбуждение мембраны, которое в конечном итоге передается ядрам мозжечка, спинному мозгу и коре теменной и височной долей больших полушарий, где находится корковый центр анализатора равновесия.

Улитковый лабиринт – периферический конец слухового анализатора, залегает в костной улитке. Улитковый проток заполнен эндолимфой и представляет собой соединительнотканный мешок длиной около 3,5 см. Улитковый проток на поперечном разрезе имеет треугольную форму. На барабанной стенке и по всей длине улиткового канала располагается воспринимающий звуки *спиральный орган* (кортиев). По всей его длине тянется в виде спирали покровная мембрана – лентовидная пластинка желеобразной

консистенции, касаясь вершин его рецепторных волосковых клеток, лежащих на базилярной соединительнотканной мембране. Мембрана образована примерно из 24 тыс. тонких радиальных коллагеновых волокон, длина которых возрастает от основания улитки к ее вершине.

Рецепторные клетки несут на своей поверхности слуховые волоски (микроворсинки), верхушки которых прикрепляются к описанной покровной пластинке. К телам волосковых клеток подходят нервные окончания, образующие с ними синапсы. Тела афферентных нейронов (первые нейроны) залегают в спиральном ганглии, расположенном в толще спиральной костной пластинки. Высокие звуки раздражают только волосковые клетки, расположенные на нижних завитках улитки, а низкие звуки – волосковые клетки вершины улитки и часть клеток на нижних завитках.

Звуковые волны через наружный слуховой проход достигают барабанной перепонки. Ее колебания передаются через цепь слуховых косточек на окно преддверия, что вызывает передвижение перилимфы и воспринимается в улитковом протоке эндолимфой. Благодаря этому происходит волнообразное движение основной мембраны, которая в зависимости от частоты и интенсивности звука колеблется по всей своей длине. Эти колебания вызывают в волосковых клетках определенные химические процессы, в результате которых генерируются нервные импульсы. В конечном итоге импульсы проводятся к коре височной доли больших полушарий мозга, где расположен центральный (корковый) конец слухового анализатора.

Человек способен воспринимать звуковые колебания от 16 Гц (16 колебаний в секунду) до 21 000 Гц. С возрастом эта величина снижается в два-три раза – до 5000 Гц у старых людей. Шум вредно действует на орган слуха и на психику человека, вызывая психоэмоциональный стресс.

ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Обонятельная область слизистой оболочки носа, которая у взрослого человека занимает 250 – 300 мм^2 и расположена в слизистой оболочке верхней носовой раковины и лежащей на этом уровне зоне носовой перегородки, покрыта обонятельным эпителием (рис. 142). Обонятельные клетки (их около 40 млн) имеют центральные и периферические отростки. Короткий периферический отросток (дендрит) заканчивается утолщением (обонятельная булава), на вершине которой располагается по 10 – 12 подвижных обонятельных ресничек. Центральные отростки – аксоны – собираются в обонятельные нити (20 – 40), проходящие через решетчатую пластинку одноименной кости и направляющиеся

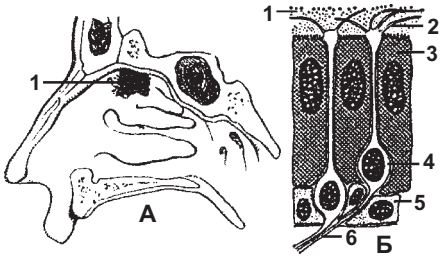


Рис. 142. *Орган обоняния: А – обонятельная область слизистой оболочки полости носа (1); Б – схема строения обонятельного эпителия: 1 – слой слизи; 2 – обонятельные жгутики; 3 – опорная клетка; 4 – рецепторная клетка; 5 – базальная клетка; 6 – аксоны рецепторных клеток*

в мозг. Молекулы пахучих веществ взаимодействуют с рецепторными белками ресничек, предварительно растворяясь в секрете обонятельных желез, что генерирует нервный импульс. Он распространяется по обонятельным нервам и в конечном итоге достигает коркового центра обонятельного анализатора, который располагается в крючке и парагиппокампальной извилине больших полушарий головного мозга. Несмотря на то что существует всего девять четко различимых групп запахов, человек способен различить около трех тысяч. Человек ощущает запах при концентрации около 500 млн молекул в 1 м^3 воздуха. У многих животных обоняние развито значительно лучше, чем у человека. Так, например, собака различает до 100 000 запахов при концентрации вещества около 200 000 молекул в 1 м^3 воздуха, т. е. в 2500 раз меньше, чем человек. А самец бабочки «ночной павлиний глаз» способен уловить запах неоплодотворенной самки на расстоянии более 10 км!

ОРГАН ВКУСА

Орган вкуса у человека образован примерно 2000 вкусовых почек, расположенных в толще многослойного эпителия боковых поверхностей желобоватых, листовидных и грибовидных сосочков языка, а также в слизистой оболочке нёба, зева и надгортанника. На вершине вкусовой почки имеется отверстие, которое ведет в маленькую ямку, образованную верхушками вкусовых клеток. На верхней поверхности каждой вкусовой клетки имеется около 40 – 50 микроворсинок. Нервные волокна заходят во вкусовую почку и образуют множество синапсов с вкусовыми клетками. Растворенное вещество, обладающее вкусом, проникает во вкусовые почки через отверстие на его вершине, реагирует с рецепторными белками цитолеммы микроворсинок, в результате чего возникает нервный импульс. Для возникновения сладкого вкуса достаточно содержания в продукте 0,5% сахара, соленого – 0,25% соли, горького – 0,002% и кислого – 0,001% кислоты.

Импульс передается по ветвям VII, IX, X пар черепных нервов, через ряд подкорковых центров к корковому концу вкусового анализатора, расположенному в коре парагиппокампальной извилины, крючке и амоновом роге больших полушарий головного мозга.

КОЖА

Кожа выполняет многообразные функции: защитную, терморегуляционную, дыхательную, обменную, является депо крови и органом осязания (анализатор общей чувствительности). Железы кожи вырабатывают пот, кожное сало. С потом у человека в течение суток в обычных условиях выделяется около 500 мл воды, солей, конечных продуктов азотистого обмена. Кожа активно участвует в обмене витаминов, особенно важен синтез в коже витамина D под влиянием ультрафиолетовых лучей. Площадь кожного покрова взрослого человека достигает 1,5 – 2 м^2. Эта поверхность является рецепторным полем осязания, болевой, температурной чувствительности и важнейшей эрогенной зоной.

Кожа состоит из эпидермиса и дермы (рис. 143). *Эпидермис* – это многослойный плоский ороговевающий эпителий.

Дерма, или собственно кожа, толщиной 1 – 2,5 мм, образована соединительной тканью. В ней различают сосочковый и сетчатый слои. Благодаря наличию сосочков на поверхности кожи видны гребешки, разделенные бороздками. Сложное переплетение гребешков и бороздок образует рисунок, индивидуальный для каждого человека и не меняющийся в течение всей его жизни. В сосочковом слое имеются гладкие мышечные клетки. В сетчатом слое залегают корни волос, потовые и сальные железы. Подкожная клетчатка содержит жировую ткань. Этот слой играет важную роль в терморегуляции и является жировым депо организма.

Волосы – производное эпидермиса. Почти вся кожа покрыта волосами. Всего на теле человека от 200 тыс. до 1 млн волос. Исключение составляют ладони, подошвы, переходная часть губ, головка полового члена и малые половые губы. Наибольшее число волос обычно на голове. Характер оволосения зависит от пола, возраста и относится к вторичным половым признакам. Волос имеет выступающий над поверхностью кожи стержень и корень, лежащий в толще кожи. Длина стержня колеблется от 1 – 2 мм до 1,5 м, а толщина – от 0,005 до 0,6 мм. Корень волоса расположен в волосяном фолликуле. Волосы меняются в сроки от 2 – 3 месяцев до 2 – 3 лет. Длина волос изменчива,

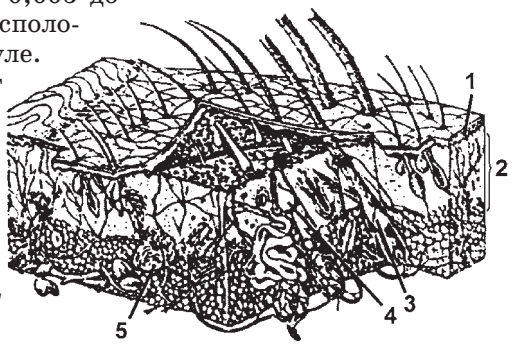


Рис. 143. *Диаграмма схематического строения кожи человека:*
1 – эпидермис; 2 – дерма; 3 – волос; 4 – сальные железы; 5 – потовая железа

связана с генетическими факторами, полом, возрастом, волосы растут со скоростью около 0,2 мм в сутки.

Подобно волосам, н о г т и также являются производным эпидермиса. Ноготь представляет собой роговую пластинку, лежащую на ногтевом ложе, ограниченную у основания и с боков ногтевыми валиками.

К ж е л е з а м к о ж и относятся потовые, сальные и молочные. Кожа иннервируется чувствительными нервами, отходящими от спинномозговых и черепных нервов, а также волокнами вегетативных нервов, подходящих к сосудам, гладким мышечным волокнам и железам. Кожа весьма обильно снабжена нервными окончаниями. В зависимости от характера воспринимаемого раздражения различают *терморецепторы, механорецепторы и ноцирецепторы*. Первые воспринимают изменения температуры, вторые – прикосновения к коже, ее сдавливание, третьи – болевые раздражения.

О с я з а н и е (м е х а н о р е ц е п ц и я) включает восприятие ощущений давления, прикосновения, вибрации, щекотки, которые воспринимаются лишь в определенных осязательных точках кожи. В среднем на 1 см^2 кожи приходится около 170 чувствительных нервных окончаний.

ФУНКЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Все сложные и многообразные функции нервной системы осуществляются ее анатомическими структурами. Причем области или структуры нервной системы функционируют совместно. Нервная система представляет собой морфологический субстрат, который действует в пределах всего тела человека. Нервная система интегрирует (объединяет) все анатомические структуры (клетки, ткани, органы, системы и аппараты органов) в единое целое. **Ч. Шеррингтон** сформулировал основные принципы деятельности нервной системы в книге «Интегративная деятельность нервной системы» (от лат. integer – целый), поставив во главу именно интегрирующую функцию нервной системы. Она координирует все функции организма и поддерживает постоянство его внутренней среды, необходимое для выполнения как физической, так и психической деятельности. Нервная система ответственна за связь организма с внешней средой и его ответные реакции на воздействия окружающего мира, в том числе и движение. Одной из важнейших функций нервной системы является запись, хранение, упорядочение, переработка информации и ее извлечение по мере необходимости.

Осуществление функций нервной системы возможно благодаря функциональному объединению ее анатомических структур в функциональные системы, каждая из которых включает

все анатомические образования, участвующие в выполнении определенных функций. Перечислим некоторые из них. *Лимбическая система* – комплекс образований, объединяющих внутренние края коры полушарий большого мозга, регулирует эмоции. *Сенсорная* (от лат. sensus – чувство, ощущение) *система* объединяет рецепторы (воспринимающие аппараты) в органах чувств и в собственном теле, которые трансформируют энергию раздражения (например, световых или звуковых волн) в энергию нервного импульса; нервы, по которым импульс направляется в центральную нервную систему; ядра (скопления нейронов) в спинном и головном мозге, где происходит переключение этих импульсов, и, наконец, корковые центры. Сенсорные системы воспринимают специфические ощущения. *Двигательная система* включает двигательные центры коры больших полушарий, которые запускают движения; базальные ганглии больших полушарий, мозжечок, таламус (зрительный бугор), которые координируют движения; двигательные нейроны спинного мозга, которые передают команды, поступающие из двигательного центра мышцам, и, наконец, мышцы с их нервными механизмами, которые осуществляют движение. Лимбическая, сенсорная и двигательная системы тесно связаны между собой, ибо ощущения, приобретая эмоциональную окраску, приводят к движению.

Регуляторные системы включают гипоталамус и гипофиз, которые осуществляют контроль информации, поступающей из внутренней среды организма, регуляцию всех функций организма и сохранение постоянства внутренней среды через вегетативные нервы, гипофиз и железы внутренней секреции. *Системы, ответственные за человеческие психические* функции (сознание, мышление, речь, научение, память, творчество, сексуальность) и поведение, включают кору полушарий большого мозга и его ствол. Эти системы функционально связаны с предыдущими.

Высшая нервная деятельность (ВНД) – это интегративная функция коры полушарий большого мозга и подкорковых центров, обеспечивающая наиболее оптимальное приспособление человека и (животных) к окружающей среде. ВНД основана на взаимодействии врожденных безусловных рефлексов и приобретенных условных рефлексов, в котором у человека важную роль играет *речь – вторая сигнальная система*. Раздел физиологии, изучающий высшую нервную деятельность, основывается на рефлекторной теории, теории отражения и теории системной деятельности мозга.

И.М. Сеченов в книге «Рефлексы головного мозга» распространил рефлекторный принцип на все виды сознательной и бессознательной деятельности организма, включая и психику. Сходство «сознательных» и «бессознательных» реакций имеет ряд общих

свойств: 1) все реакции организма обусловлены каким-то воздействием извне, т.е. без внешнего чувственного раздражения невозможна психическая деятельность; 2) рефлекс и психический акт имеют общие проводящие пути (от воспринимающих аппаратов к органам движения); 3) «бессознательные» и «сознательные» рефлекторные акты всегда заканчиваются движением.

Сеченов пишет, что все бесконечное разнообразие мозговой деятельности сводится окончательно к одному лишь явлению – мышечному движению. Распространив рефлекторный принцип на психическую деятельность, Сеченов не смог изучить конкретные механизмы поведения, так как был неизвестен объективный метод исследования коры больших полушарий. Это сделал И.П. Павлов, который разработал лабораторные методы объективного изучения приспособительной деятельности человека и животных, в первую очередь метод условных рефлексов. Павлов впервые установил, что в основе психической деятельности человека лежат физиологические процессы в коре полушарий большого мозга.

Методы исследования высшей нервной деятельности. И.П. Павлов разработал объективный условно-рефлекторный метод исследования воздействия внешней среды и различных раздражителей на мозговые процессы. Суть этого метода заключается в том, что на основе точной регистрации ответных реакций на действие определенного по силе и значимости раздражителя делается заключение о характере мозговых процессов, определяющих тот или иной тип реагирования. Для выработки условного рефлекса сначала дается условный раздражитель (например, звонок или свет), который И.П. Павлов назвал индифферентным раздражителем, а затем к нему присоединяется безусловно-рефлекторное раздражение (пища), начинает выделяться слюна, желудочный сок. После нескольких таких сочетаний такая же реакция возникает и при действии одного лишь условного раздражителя. В качестве безусловного подкрепления можно использовать пищу, болевые, холодовые и тепловые раздражения, а также изменения внутренней среды организма. Безусловным раздражителем может быть любой агент, действующий на рецепторы (свет, звук, запах и т. д.).

В настоящее время для изучения высшей нервной деятельности применяются современные электрофизиологические, биохимические, гистохимические и биофизические методы. Большое распространение получил электроэнцефалографический метод исследования.

Нейроны обладают электрической активностью. Постоянные колебания потенциала нейронов можно записать с неповрежденной кожи головы. В конце 30-х годов XX в. **Ганс Бергер** впервые произвел регистрацию суммарной электрической активности головного мозга. Метод получил название **электроэнцефалографии** (ЭЭГ)

(от электро + греч. enkephalos – головной мозг, gramma – запись). Бергер обнаружил, что во время бодрствования на ЭЭГ видны быстрые низкоамплитудные волны, а во время сна – медленные высокоамплитудные. Сегодня ЭЭГ – один из весьма распространенных методов исследования. У здорового взрослого человека на ЭЭГ, которая записывалась при закрытых глазах, регистрируется *основной альфа-ритм* (α-волны с частотой 8 – 13 Гц) – это синхронизированная ЭЭГ, которая отражает одновременную деятельность нейронов. При открытых глазах в связи с поступлением зрительных сигналов происходит десинхронизация, α-волны исчезают и на смену им появляются *бета-волны* с большей частотой (14 – 30 Гц) и меньшей амплитудой. Кроме того, у здорового человека во время сна возникают медленные крупноволновые *тета-волны* (4 – 7 Гц) и *дельта-волны* (0,5 – 3,5 Гц). У детей и подростков и в состоянии бодрствования возникают медленные волны.

Рефлекс – это ответная реакция организма на любое раздражение рецепторов, осуществляемая с участием нервной системы. Выделяют рефлексы безусловные (врожденные) и условные (приобретенные). Эти термины были предложены в 1903 г. И.П. Павловым.

Безусловные рефлексы осуществляются на основе врожденных нервных связей и отражают генетически детерминированные реакции приспособления к условиям существования. Они обеспечивают деятельность, направленную на поддержание постоянства взаимодействия организма с внешней средой. К безусловным рефлексам относят, например, отдергивание руки при болевом раздражении, быстрый поворот головы в сторону резкого звука и др. Каждое животное и человек к моменту своего рождения обладают сложной системой безусловных рефлексов как генетически детерминированных ответов организма на воздействия факторов внешней среды. Безусловные рефлексы нельзя представлять в виде простых единичных двигательных реакций. Это сложная система актов, совершаемых в определенной временной последовательности. Безусловно-рефлекторная деятельность обеспечивает возможность существования биологической особи в относительно постоянных условиях обитания, чего попросту не бывает.

Предложено несколько классификаций безусловных рефлексов в соответствии с характером вызывающих их раздражителей, их биологической ролью, уровнями управления (связь с определенными отделами ЦНС) и др. И.П. Павлов разделил безусловные рефлексы по анатомическому принципу: простые (спинномозговые), усложненные (с участием продолговатого мозга), сложные (с участием среднего мозга), сложнейшие (с участием подкорковых структур и коры полушарий большого мозга).

Безусловные рефлексы подразделяются на индивидуальные и видовые. К *индивидуальным* относятся рефлексы самосохранения (пищевой, питьевой, агрессивный, оборонительный), рефлексы саморазвития (исследовательский, игровой, имитационный, свободы, или преодоления).

Видовые рефлексы – это рефлексы сохранения вида, ролевые, или социальные, к ним относятся половой, родительский, территориальный, иерархический.

Система безусловных рефлексов дает возможность подготовить себя к осуществлению новых форм поведения и является функциональной основой образования условных рефлексов.

Инстинкты – это генетически сложившаяся форма поведения, осуществляемая под влиянием основных биологических потребностей. Инстинкт отражает полезный опыт предыдущих поколений данного биологического вида, реализуемый в поведенческих реакциях животного, направленных на получение полезного результата. Инстинктивная деятельность человека строится на врожденных связях подкорковых центров с корой полушарий большого мозга. Инстинкты можно рассматривать как переход от безусловно-рефлекторной деятельности к условно-рефлекторной.

Условные рефлексы – это индивидуально приобретенные в течение жизни или специального обучения приспособительные реакции, возникающие на основе образования временной связи между условным раздражителем (сигналом) и безусловно-рефлекторным актом.

Все раздражители внешней и внутренней среды можно разделить на безусловные, индифферентные и условные. Часть раздражителей является *безусловными,* т. е. представляют собой биологически значимые сигналы. При их наличии возникает безусловный рефлекс. Реакция на них запрограммирована генетически, а возникающие в ответ на них рефлекторные акты являются врожденными.

Индифферентные раздражители – это все раздражители, которые не вызывают в организме каких-либо изменений. При первоначальном их предъявлении возникают ориентировочный безусловный рефлекс «Что такое?» и торможение другого вида деятельности. По мере повторного их предъявления возникает привыкание, т. е. проявление безусловного ориентировочного рефлекса уже тормозится.

Третья группа раздражителей – это *условные сигналы* (раздражители), вызывающие соответствующие условные рефлексы. Эти сигналы воспринимаются по мере индивидуального развития.

Правила образования условных рефлексов: 1) для опыта берут здоровых животных в состоянии бодрствования; 2) используют сочетание двух раздражителей: условного с безусловным; 3) действие

условного раздражителя должно несколько предшествовать действию безусловного; 4) условный раздражитель должен быть физиологически более слабым по сравнению с безусловным; 5) во время образования условного рефлекса должны быть исключены другие виды деятельности как ответная реакция на другие виды раздражителей.

Условный рефлекс выработан, когда биологический объект систематически реагирует на условный раздражитель без его подкрепления раздражителем безусловным.

Общие признаки условных рефлексов: 1) условные рефлексы делают поведение пластичным, соответствующим конкретным условиям среды; 2) любые условные рефлексы образуются только при участии коры полушарий большого мозга; 3) основная масса условных рефлексов образуется только при повторении сочетаний условного и безусловного раздражителей и приобретается и отменяется в индивидуальной жизни каждой конкретной особи; 4) условный рефлекс возникает только на основе предшествующего безусловного рефлекса.

Стадии образования условных рефлексов. В формировании условного рефлекса различают две основные стадии: начальную – стадию генерализации условного рефлекса и конечную – стадию концентрации условного рефлекса. Многие условные рефлексы после их стабилизации и закрепления становятся автоматическим действиями.

Для поведения индивидуума важную роль играет *ориентировочный рефлекс*, он впервые был описан И.П. Павловым, который назвал этот рефлекс «Что такое?». Этот рефлекс возникает, когда на организм воздействуют новые неожиданные раздражители, но он участвует при их повторении и постепенно угасает. Этот рефлекс двухфазный. Первая фаза – реакция неспецифической тревоги, вторая – исследовательское поведение. Различают классические и инструментальные условные рефлексы. *Классический условный рефлекс*, рефлекс первого порядка, возникает при сочетании условного сигнала с безусловным подкреплением. На базе рефлекса первого порядка возникает рефлекс второго порядка, на его основе можно выработать рефлекс третьего порядка и т. д. Рефлексы второго и последующего порядка лежат в основе организации поведения.

Инструментальный условный рефлекс – это такой рефлекс, при котором обязательным условием получения подкрепления является реакция организма на условный раздражитель, чаще всего двигательная реакция. Например, при выработке условного рефлекса в ответ на звуковой или световой раздражитель животное должно нажать на педаль, и только после этого оно получает пищу. После нескольких повторений при воздействии звука

или света животное нажимает на педаль и получает пищу. Таким образом, нажатие на педаль становится инструментальной реакцией, которую животное совершает в ответ на сигнал (свет или звук). Именно инструментальные рефлексы играют важнейшую роль в организации поведения детей раннего возраста. В течение всей последующей жизни человека они остаются доминирующими. На основе инструментальных условных рефлексов возникают новые многочисленные разнообразные двигательные реакции.

Условные рефлексы у человека, в отличие от животных, вырабатываются быстрее в ответ на небольшое количество повторяющихся событий. Функционирование условно-рефлекторного механизма основывается на двух нервных процессах: возбуждении и торможении. При этом по мере становления условного рефлекса возрастает роль процесса торможения.

Значение условного рефлекса. Способность к обучению в процессе индивидуальной жизни без передачи этого опыта по наследству дает возможность оптимально приспосабливаться к окружающим условиям. Условно-рефлекторный механизм лежит в основе формирования любого приобретенного навыка, в основе процесса обучения. На основе ряда условных рефлексов формируется динамический стереотип, являющийся основой привычек человека, основой его профессиональных навыков. Условные рефлексы резко расширяют число сигнальных, значимых для организма раздражителей, что обеспечивает несравненно более высокий уровень адаптивного (приспособительного) поведения.

Торможение условных рефлексов – это основной механизм их формирования. Функционирование условно-рефлекторных механизмов основано на возбуждении и торможении. По мере упрочения условного рефлекса роль торможения возрастает. Торможение условно-рефлекторной деятельности проявляется в форме внешнего, или безусловного, торможения и в форме внутреннего, или условного, торможения.

Внешнее (*безусловное*) *торможение* – это врожденное, генетически запрограммированное торможение, которое вызывается посторонним для данного условного рефлекса внешним стимулом. Внешнее торможение начинается с ориентировочной реакции. Различают два вида внешнего (безусловного) торможения: запредельное и индукционное. *Запредельное* торможение условного рефлекса развивается либо при большой силе стимула, либо при слабом функционировании центральной нервной системы. Запредельное торможение имеет охранительное значение. *Индукционное (внешнее)* торможение наблюдается в случае применения нового раздражителя после выработки условного рефлекса или наряду с известным условным раздражителем. На воздействие нового раздражителя будет осуществляться сильный врожденный

ориентировочный рефлекс типа «Что такое?», направленный на оценку биологической значимости нового раздражителя.

Внутреннее, или *условное,* торможение условных рефлексов носит условный характер и требует специальной выработки. Биологический смысл внутреннего торможения условных рефлексов состоит в том, что в изменившихся условиях внешней среды изменяется реакция на имеющиеся (даже привычные) сигналы. При этом условный рефлекс угнетается, подавляется. Различают четыре вида внутреннего торможения условных рефлексов: дифференцировочное торможение, угасательное торможение, запаздывающее торможение и условный тормоз.

В результате *дифференцировочного* торможения индивидуум начинает различать раздражители, сходные по своим параметрам, и реагирует только на биологически значимые. Этот вид торможения вырабатывается, когда новый условный раздражитель по своим параметрам близок к тому, на который выработан рефлекс, но он не подкрепляется.

Угасательное торможение развивается в тех случаях, когда при выработанном ранее условном рефлексе воздействие на организм условного раздражителя перестает подкрепляться безусловным.

Запаздывающее торможение возникает, если подкрепляющий его безусловный раздражитель отодвигается во времени. В этих случаях время появления условного рефлекса также начнет отодвигаться, запаздывать во времени.

Условный тормоз – если попеременно на индивидуум воздействуют то подкрепляемый, то неподкрепляемый условный раздражитель.

Одним из важнейших механизмов формирования условно-рефлекторной деятельности является *доминанта*, учение о которой разработано отечественным ученым **А.А. Ухтомским**. Доминанта – это временно господствующая рефлекторная схема, которая в данный момент направляет работу нервных центров.

Все виды внутреннего торможения условных рефлексов сложно переплетены и взаимосвязаны.

Динамический стереотип. Высшим проявлением аналитических и синтетических функций коры полушарий большого мозга является выработка динамического стереотипа. Динамический стереотип – это система условно-рефлекторных актов, в которой каждый последующий рефлекс вызывается завершением предыдущего рефлекса. Он является основой привычек человека, основой его профессиональных навыков.

На основе динамического стереотипа возникает *стереотип социальный*, который представляет собой схематический стандартизированный образ или представление о социальном явлении или

объекте. Как правило, стереотипы эмоционально окрашены и весьма устойчивы.

Интегративные функции лежат в основе ритмов мозга, в т.ч. цикла сон–бодрствование, сознания и мышления, членораздельной речи, научения и памяти, мотиваций и эмоций, интеллекта и творчества. Морфологическим субстратом интегративных функций является кора полушарий большого мозга, а именно новая кора и лимбическая система.

Интегративные функции ЦНС не связаны с управлением движениями и вегетативными функциями, а также с обработкой сигналов, поступающих от органов чувств.

РИТМЫ МОЗГА

Жизнедеятельность организма человека происходит ритмично. И эта ритмичность также координируется и регулируется нервной системой. Ритмы подчиняются общему принципу иерархичности строения живого. Так, существуют клеточные, тканевые, органные, системные и организменные ритмы. Различают несколько типов биологических ритмов: *околосуточные,* или *циркадианные* (от лат. circa – около, dies – день), – это ритмы с периодичностью примерно равной суткам. У человека их около 300. Основной из них – это цикл сна и бодрствования, с которым синхронизированы многие другие, например, суточные колебания температуры тела, выделения многих гормонов, мочеотделения, подъема и спада умственной и физической работоспособности.

Инфрадианные (от лат. infra – меньше) ритмы более продолжительны, они повторяются реже одного раза в сутки. Например, репродуктивный цикл у женщины. Хорошо изучены сезонные и годовые ритмы животных. Большинство людей ощущают сезонные ритмы. В последние годы изучены и описаны трехлетние и семилетние циклы у людей. Так, например, у многих спортсменов достижения подчиняются трехлетним ритмам, у многих художников, поэтов, композиторов, писателей творческие подъемы и спады подчиняются семилетним ритмам. Открыты 23-й (физический), 28-й (эмоциональный) и 33-й (интеллектуальный) дневные ритмы. Все они начинаются с рождения человека и протекают в течение всей жизни. Ритмы можно графически представить в виде синусоид, на их вершинах – подъем физических, интеллектуальных и эмоциональных сил, на спаде – тонус резко снижен. День, в который все три синусоиды проходят одновременно через ноль – критический; день, в который все три синусоиды проходят через высшие точки, наиболее благоприятен.

Ультрадианные (от лат. ultra – сверх) ритмы повторяются чаще одного раза в сутки, например, фазы сна и бодрствования.

У человека наблюдаются циклические колебания познавательной деятельности и внимания с периодом 90 – 100 мин. Цикличность электрической активности мозга, независимо от сна или бодрствования, составляет около 90 мин.

Сон и бодрствование

«Сон – это специфическое состояние нервной системы с характерными особенностями и циклами мозговой деятельности... Переход от состояния бодрствования к состоянию сна совершается мгновенно» (Ф. Блум и соавт., 1988). И далее: «Сон – не перерыв в деятельности мозга, а просто **иное состояние** сознания» (выделено нами. – *Авт.*). Во время сна активно функционируют нейроны, причем во сне спонтанная активность многих нейронов даже усиливается. Сон является одной из важных биологических потребностей вида homo sapiens. Назначение его до конца не известно. И сон, и бодрствование также имеют свои ультрадианные ритмы с определенными периодами, которые легко определить по характеру ЭЭГ. В бодрствовании можно выделить три состояния. *Напряженное бодрствование* характеризуется наиболее интенсивной умственной деятельностью. Во время *нормального бодрствования* умственная деятельность умеренная, без творческих или эмоциональных всплесков. И, наконец, *расслабленное бодрствование,* во время которого уровень умственной деятельности наиболее низкий. За расслабленным бодрствованием следует переход ко сну.

Во время сна наблюдается пять фаз, каждая из которых характеризуется присущими только ей видами мозговой активности и соответственно типом ЭЭГ. *Первая фаза – дремоты* – длится несколько минут, после которой наступает *вторая – поверхностный настоящий сон.* Ее длительность 30 – 45 мин. Во время первых двух фаз пульс и дыхание урежаются, артериальное давление снижается. В *третьей фазе,* длящейся несколько минут, сон более глубокий, а в четвертой фазе – *глубокий сон,* который длится около 30 мин. Во время третьей и четвертой фаз пульс и дыхание учащаются, артериальное давление повышается. Особенно важна и интересна *пятая фаза сна,* которая наступает примерно через 80 мин после засыпания, названная *парадоксальным сном,* или *сном с быстрыми движениями глаз* (БДГ-сон или REM-фаза, от rapid eyes movement – быстрые движения глаз). Эту фазу открыли и изучили американские ученые **Н. Клейтман и Ю. Азеринский.**

Во время БДГ-сна глазные яблоки за закрытыми веками совершают быстрые движения, как будто человек читает. *Во время БДГ-сна ЭЭГ весьма напоминает ЭЭГ во время бодрствования.* Клейтман предположил, а затем доказал, что именно **БДГ-сон связан со сновидениями.** Если разбудить человека во время БДГ-сна

или сразу после него, он почти всегда может пересказать сон, при пробуждении во время других фаз люди помнят сновидения лишь в 15 – 20% случаев. Кроме того, во время или после БДГ-сна сновидения кажутся более яркими, реальными, они оказывают более сильное влияние на проснувшегося человека. Сновидения, которые человек видит в первую половину ночи, чаще связаны с событиями предыдущего дня и более реалистичны. Позже они все более эмоциональные, странные.

Наш ночной сон складывается, таким образом, из нескольких циклов, а цикл – из четырех стадий медленного сна и стадии быстрого. *Во время БДГ-сна артериальное давление периодически повышается, пульс и дыхание учащаются, обмен веществ усиливается. Каждый цикл длится около 90 мин. Во время первого цикла сна БДГ-сон длится около 10 мин., при последующих циклах длительность его увеличивается. У взрослого человека БДГ-сон занимает около 23 – 24% всего времени сна, иными словами, из 7 – 8 ч ночного сна на БДГ-сон приходится 1,5 – 2 ч. После окончания первого цикла наступает аналогичный второй, в последующем стадии 2 и 3 сокращаются или даже исчезают, но примерно через каждые 70 – 75 мин. наступает БДГ-сон.*

Сон и сновидения – одна из самых интересных проблем каждого человека и всего человечества. Известно, что **сон – одна из важнейших жизненных потребностей организма.** Но для чего он нужен, почему возникает сон и сновидения? Окончательного ответа на эти вопросы нет.

З. Фрейд придавал огромное значение **сновидениям**. В своей «Автобиографии», исправленной и дополненной в 1935 г., Фрейд пишет: «Оказалось возможным доказать, что сны полны смысла, и различать этот смысл» и далее: «Сновидение есть (тайное) исполнение некоего (вытесненного) желания». Иными словами, сновидения выполняют защитную функцию. Американский психолог Р. Гринберг в 70-х годах XX в. развил идеи З. Фрейда в *теории психологической защиты,* согласно которой некоторые дневные впечатления и переживания извлекают из бессознательного внутренние конфликты и доводят их до предсознательного уровня, заставляя человека ощущать безотчетную тревогу. Спасительные сновидения превращают эти конфликты в набор относительно безобидных образов и вместе с прилепившимися к ним фрагментами дневных впечатлений переводят их обратно в сферу бессознательного.

Результаты современных исследований позволяют считать, что *ретикулярная формация* поддерживает необходимый для бодрствования уровень активности мозга. Нейромедиатор серотонин способствует синтезу биологически активных «факторов сна», которые и вызывают сон.

Человек тратит на сон около трети жизни. **Потребность взрослого человека во сне составляет 7 – 8 часов.** Есть и исключения. Но независимо от индивидуальной потребности длительности сна, как правило, человек придерживается одного и того же распорядка сна и бодрствования. Однако излишний сон вреден. Об этом писал еще Гомер: «Сон неумеренный вреден», но кратковременный сон днем в течение 20 – 30 мин. освежает человека, приносит ему бодрость. Хороший сон – залог активного, более продолжительного напряженного бодрствования. Лучшее снотворное – мышечная усталость.

В основе ритмов лежат взаимоотношения между Солнцем, Землей и Луной. Все циркадианные ритмы связаны с главным ритмом природы – вращением Земли.

Сознание и мышление

Сознание – это, пожалуй, главный признак существования человека, который характеризуется целым рядом критериев. 1. Осознание своего «я», своей собственной индивидуальности и индивидуальности других людей. 2. Внимание и способность сосредоточения на различных предметах и явлениях. 3. Способность прогнозирования. 4. Абстрактное мышление. 5. Способность выражать мысли с помощью членораздельной речи или другими способами. 6. Наличие этических и эстетических ценностей. 7. Человеческая сексуальность.

Большинство современных ученых выделяют два состояния сознания: сон и бодрствование. Именно бодрствование отвечает перечисленным критериям.

Морфологической основой сознания являются функционирующие нейроны коры больших полушарий головного мозга. Сознание порождается в результате определенной функциональной активности ЦНС в процессе взаимодействия коры больших полушарий и подкорковых структур. Важнейшую роль играет ретикулярная формация.

Мышление – это понимание и способность манипулировать словесными символами, или понятиями. Мышление представляет собой процесс познавательной деятельности человека, который предполагает мысленную манипуляцию любыми словесными символами, идеями, образами, суждениями, воспоминаниями, понятиями, образами восприятия, убеждениями или намерениями. Мышление включает решение задач, интеллектуальные функции, творчество, научение, память, воображение и т.д. В основе мышления лежит членораздельная речь, иными словами, мышление вербально.

Мышление является функцией мозга. Сегодня есть все основания считать, что главную роль играют лобные доли.

Различают два основных типа мышления: дивергентное и конвергентное. *Дивергентное мышление* характеризуется расхождением идей, позволяющих оценить различные аспекты проблемы. Этот тип мышления часто связан с творчеством.

Конвергентное мышление отличается объяснением, синтезом знаний и информации, сосредоточением на одном пути решения проблемы.

Научение и память

«*Научение* – это процесс, позволяющий накапливать информацию в нервной системе... память – совокупность информации, приобретенной мозгом и управляющей поведением» (Ж. Шапутье, 1980). Память – это священный дар. Назначение памяти – сохранение прошлого и обретение полноты жизни в настоящем и будущем. Память (среди прочего) предполагает и ответственность за творческое продолжение истории человечества и за сохранение в душе образов ушедших.

Память – это психическая функция сохранения информации о каких-либо раздражениях, а также идеях, образах, событиях после того, как они уже не действуют, и способность сохранять и впоследствии использовать (извлекать) эту информацию. Четыре процесса характеризуют память: *запоминание информации*, ее *сохранение*, *извлечение* и *воспроизведение*.

Различают память генетическую и приобретенную. *Генетическая* память – это вся информация, получаемая от родителей через половые клетки. Носителем генетической информации являются нуклеиновые кислоты, в которых закодирована склонность к определенным видам поведения у человека (и высших приматов). Примером генетической памяти являются страх падения и рефлекторные реакции на падающие предметы.

Приобретенная (*индивидуальная*) память возникает в онтогенезе на основе жизненного опыта. Выделяют четыре вида сознаваемой памяти: двигательную, связанную с запоминанием и воспроизведением движений; образную, основой которой является запоминание предметов и их свойств; словесно-логическую (свойственную только человеку), связанную с запоминанием, узнаванием и воспроизведением мыслей, понятий; эмоциональную память, ответственную за запоминание и воспроизведение чувственных восприятий совместно с объектами, их вызывающими. Выделение в самостоятельную категорию условно-рефлекторной, или поведенческой, памяти обусловлено механизмом становления условно-рефлекторных связей. При выработке условного рефлекса необходимо сохранение в памяти следа от воздействия на организм условного раздражителя до момента его подкрепления безусловным раздражителем.

По данным Х. Корнхубера (1973), общая информационная емкость коры головного мозга достигает $3 \cdot 10^8$ бит, ее достаточно для хранения лишь 1% информации, которая проходит через мозг человека. Из всего огромного потока поступающей в мозг информации в памяти, к счастью, задерживается очень немного. Без способности к научению и памяти и без способности забывать не мог бы выжить ни отдельный человек, ни вид «человек разумный».

Основная отличительная особенность памяти человека – способность к формулировке идей в виде словесных символов и к их сохранению в абстрактной форме.

Научение – это процесс усвоения знаний или овладения ими. Самая простая и самая распространенная форма научения – это *привыкание*. У человека (и животных) каждый новый раздражитель вызывает как соматические, так и вегетативные реакции – *ориентировочные реакции*. И.П. Павлов называет ориентировочной любую реакцию обращения внимания в ответ на стимул, например, поворот головы, направление взгляда в сторону стимула, повышение мышечного тонуса. Но если раздражитель не играет роли для организма, то при повторении стимула ориентировочная реакция угасает. Так, например, человек, живущий вблизи железнодорожной линии или на шумной улице, перестает обращать внимание на шум и спит спокойно, но его может разбудить тишина или любой непривычный звук. Такая адаптация называется привыканием. В то же время очень сильный или очень вредный раздражитель усиливает реакцию – это *сенситизация*.

Информация, или «запись», возникающая в мозге, называется *энграмой* (термин был предложен немецким биологом Ричардом Симоном).

Различают три вида памяти (рис. 144). *Сенсорная память*. Информация, полученная рецепторами, сохраняется около 1/4 с., в течение которых в головном мозгу решается вопрос о необходимости ее сохранения.

Кратковременная (или *первичная*) *память*. Если сенсорная информация необходима мозгу, она обрабатывается, интегрируется и сохраняется около 20 с. Емкость кратковременной памяти ограничивается семью элементами (от 5 до 9). Если необходимо сохранить в кратковременной памяти большее число элементов, мозг группирует ее в соответствующее количество. Кратковременная память является основой выполнения текущих поведенческих и мыслительных операций. В основе процессов кратковременной памяти лежит многократная циркуляция (реверберация) импульсных разрядов (нервных импульсов) по круговым замкнутым цепям нейронов лобной и теменной долей коры полушарий большого мозга. Замкнутые цепи создаются, в основном, нейронами III и IV слоев

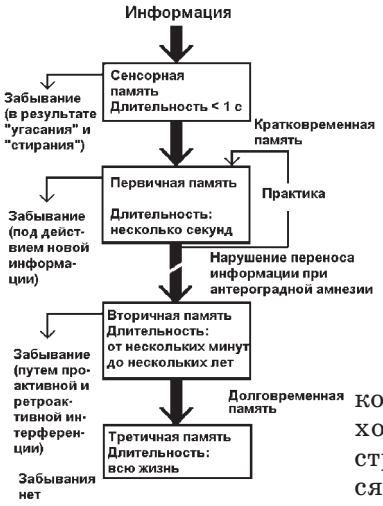


Рис. 144. *Схема поступления информации от сенсорной (зрительной) памяти во вторичную через первичную память. Словесные сигналы поступают в первичную память, где они либо повторяются в процессе практики, либо забываются. Некоторые из закрепленных практикой сигналов поступают во вторичную память. Повторение информации облегчает ее переход во вторичную память, однако оно не обязательно приводит к такому переходу и не является необходимым для него (по Шмидту)*

коры. В результате многократного прохождения импульсов по кольцевым структурам нейронов в них образуются стойкие изменения, закладывающие основу процесса долгосрочной памяти.

Долговременная память. Если информация, хранящаяся в кратковременной памяти, не нужна или не используется, она быстро стирается. Если она необходима, то переводится в долговременную память. Чем чаще человек извлекает эту информацию, тем лучше она фиксируется. Этот процесс называется *консолидацией*. Долговременная память зависит от того, насколько информация привычна, т. е. от частоты повторения; от контекста; уровня мотивации, т. е. необходимости запомнить ту или иную информацию. Долговременную память подразделяют на вторичную и третичную.

Долгосрочная память является основным видом памяти человека, благодаря которой он может существовать как индивидуум. В этой памяти хранятся все без исключения образы, события, знания, умения, навыки. Долгосрочная память является основой условно-рефлекторной деятельности человека. В основе долгосрочной памяти лежат сложные структурно-химические преобразования на системном, синаптическом и клеточном уровнях головного мозга. Этапы этих преобразований следующие: 1) фиксация информации; 2) сортировка и выделение новой информации; 3) долговременное хранение значимой для организма информации; 4) воспроизведение информации по мере необходимости.

Забывание – способность забывать имеет огромное значение в выживании людей. Мозг должен освобождаться от ненужного груза впечатлений и сведений. Память как бы сама регулирует нагрузку, готовится к приему новой информации. При этом старая информация не исчезает бесследно, но переходит из активной памяти в пассивную, откуда иногда ее удается извлечь. Это замечательное свойство спасает многих людей в трагических ситуациях.

Забывание зависит от многих причин: неиспользование информации, хранящейся в памяти; возраст; интерференция, т. е. помехи, связанные с наслоением какой-то предшествующей или последующей информации; подавление или активное забывание, связанное с бессознательной психической защитой.

Современные исследования убедительно показали, что у плода в 20 недель начинает функционировать память. Память человека индивидуальна. У одних людей более выражена слуховая, у других – зрительная память, некоторые лучше запоминают то, что они записывают. Безусловно, человек лучше всего запоминает то, что вызывает его интерес. Очень стойкой является эмоциональная память, или память чувств. Об этом прекрасно сказал поэт: «О, память сердца, ты сильней рассудка памяти печальной!» Очень важна мотивация. Способность к запоминанию зависит и от тренировки. Так, например, британские ученые с помощью специального сканера исследовали лобную долю человеческого мозга, которая ведает перемещением в пространстве, в том числе у шоферов такси и представителей других профессий. Оказалось, что она развита у таксистов гораздо больше. Мало того, чем лучше водитель ориентируется в городе, чем более кратким путем он может проехать из одного места в другое, тем больше по размеру лобная доля его мозга. При этом объем серого вещества в целом не меняется, оно просто распределяется по-иному.

Рассеянность не признак плохой памяти. С плохой памятью нередко путают рассеянность. Но рассеянные люди на самом деле просто погружены в свои мысли, их внимание как раз сконцентрировано, но на чем-то ином, а бытовая информация им не интересна. Часто за нарушения памяти принимается невнимательность, вызванная переутомлением, последствиями болезни, т. е. состоянием, в котором в данный момент находится человек. Ослаблению памяти препятствуют запахи. Это объясняется соседством центра обоняния с «запоминающей» зоной мозга. Острая реакция памяти на запахи, видимо, запрограммирована: роль запахов в выживании древнего человека очень велика.

Одно из распространенных заблуждений – ухудшение памяти с возрастом. На самом деле, к сожалению, большинство людей после 50 лет просто перестают что-то заучивать, «напрягать» память, происходит детренировка. Хорошо известно, что актеры, которым приходится учить новые роли всю жизнь, и в старости справляются с длиннейшими текстами. Сейчас в некоторых странах, например, в Германии, Израиле, США, все чаще люди, выйдя на пенсию, поступают в университеты (обычно на гуманитарные факультеты), вполне успешно занимаются и сдают экзамены наравне с юными однокурсниками, а чаще всего значительно успешнее.

Память можно улучшить. В большинстве случаев память можно улучшить. Ранее считалось, что у взрослого человека клетки мозга – нейроны – не делятся и постепенно отмирают. Но оказалось, что это не так. Результаты последних исследований говорят о том, что нейроны делятся даже в 70-летнем возрасте. Причем размножающиеся клетки обнаружены в самых «думающих» участках мозга. Сейчас ученые считают, что возрастное ослабление памяти связано не столько с физической гибелью нейронов, сколько с нарушением контактов между ними. Вещества, помогающие установлению подобных контактов, известны. Это прежде всего витамины С, Е, B_6, B_{12}, b-каротин, полиненасыщенные жирные кислоты, кверцетин и дигидрокверцетин.

Морфологическим субстратом памяти являются многие структуры мозга, в первую очередь это кора лобных долей, височные доли, гиппокамп, миндалины, гипоталамус.

Членораздельная речь. Сознание человека тесно связано с членораздельной речью и зависит от нее. **Человек осознает только те предметы и явления, которые превращаются в словесные символы.**

Как известно, большинство животных общаются между собой с помощью различных сигналов. Членораздельная речь уникальна и отличается от этих сигналов, которые, кстати, существуют и у человека (например, гримаса или вскрик боли), тем, что передает не только то, что имеется в настоящее время в данной конкретной ситуации, но и то, что было в прошлом, что может произойти в будущем. Речь передает сведения об опыте, которым говорящий не обладает. **И.П. Павлов** назвал речь *второй сигнальной системой*, которая отличается от *первой* (*органы чувств*) отвлечением и обобщением.

В коре полушарий большого мозга находятся три важнейших центра, связанных с речью: *зрительный* – на медиальной поверхности затылочных долей в области шпорной борозды; *слуховой* – в обеих височных долях; *сомато-сенсорный* – в прецентральных извилинах обоих полушарий, именно его нейроны управляют мышцами лица, туловища и конечностей.

Напомним о межполушарных различиях в работах Р. Сперри, который показал, что изолированное левое полушарие столь же эффективно обеспечивает сознание человека и членораздельную речь, как оба полушарий, в то время как изолированное правое полушарие не может обеспечить устную и письменную речь. Именно левое полушарие определяет, главным образом, лингвистические (вербальные) способности человека. Корковые центры левого полушария играют основную (специфическую) роль в восприятии, запоминании и воспроизведении речи. Только их нормальное функционирование приводит к полноценной речевой функции. Левое полушарие

не только воспринимает речь, но и генерирует звуки речи. Левое полушарие доминирует и в двигательных актах речи. Правое полушарие способствует выделению сигналов из шума, опознает интонации и музыкальные мелодии, оно обеспечивает понимание устной и письменной речи, участвует в модуляции голоса.

Однако правильнее говорить не о доминировании левого полушария, а о взаимодополняющей специализации обоих полушарий с преобладанием речевых функций (как правило) у левого.

Корковые центры речи расположены вблизи центров соответствующих анализаторов. Так, *центр речи Брока* расположен кпереди от тех отделов ядра двигательного анализатора, которые контролируют функцию мышц, участвующих в артикуляции. Более 100 лет тому назад П. Брок описал потерю речи – моторную афазию, связанную с поражением описанного центра речи. При этом человек понимает речь, но не может произносить слова. Несколько позже Вернике описал другой тип афазии (сенсорную) – расстройство понимания устной речи, которая развивается при поражении *центра речи Вернике* – коры задних отделов верхней височной извилины (височная доля) в зоне расположения ядра слухового анализатора. При этом больной говорит, хотя слегка искажает речь. Иными словами, человек слышит обращенные к нему слова, но не понимает их. При повреждении коры затылочной доли в области ядра зрительного центра больной видит буквы и слова, но не может их распознать – чтение на родном языке становится невозможным.

Согласно модели речи Вернике – Гешвинда его осуществляет доминантное левое полушарие. Вначале зрительная информация от сетчатки глаз передается в центр зрения, где распознается образ. Эта информация передается в центр речи Вернике, где происходит подбор слов. Из центра Вернике импульсы направляются в центр Брока, где и происходит формирование речи, т. е. возникает информация о словах, которые следует произнести. Эта информация передается в те зоны двигательного центра коры (прецентральная извилина), где и возникают импульсы к мышцам, осуществляющим артикуляцию речи. Эта же модель позволяет выявить, как осуществляются движения, связанные с речью. Звуковые сигналы (речь) воспринимаются центрами слуха, распознаются, после чего информация направляется в центр Вернике, где интерпретируется. Эта информация поступает в левое полушарие (премоторная зона). Здесь мозг вырабатывает стратегию действия. Из премоторной зоны импульсы направляются в двигательные центры левой прецентральной извилины, ведающие мышцами руки, где и возникает сигнал к выполнению действия.

И.М. Сеченов рассматривал потребности организма как побуждение и модель поведения человека, как причину мотивации.

Принимая в качестве необходимого фактора целенаправленного поведения наличие биологической потребности, И.П. Павлов считал потребности фундаментом поведения и психики – «рефлексом цели».

По классификации, предложенной академиком И.В. Симоновым, различают три вида потребностей: биологические, социальные и идеальные. *Биологические,* или витальные, потребности направлены на сохранение целостности организма и вида (потребности в еде, питье, сне и т. д.). *Социальные*, или зоосоциальные, потребности – это потребности принадлежать к определенной группе и следовать поведенческим нормам группы, а для человека – следовать нравственным и эстетическим нормам общества. *Идеальные* потребности, или потребности познания и творчества, – это потребности человека в познании мира и своего места в нем, смысла жизни, потребности приобретения знаний.

Биологические потребности являются, преимущественно, врожденными, в то время как социальные и идеальные приобретаются в процессе индивидуального развития на основе биологических потребностей. И.М. Сеченов писал, что потребности являются мотивом или целью, а движение – средством достижения цели. Мотивация всегда порождается потребностью.

Мотивация – это толчок к целенаправленному действию, вызванный потребностью. Мотивации, подобно потребностям, классифицируют на биологические (витальные), социальные и идеальные.

Механизмы формирования мотиваций. В возникновении мотиваций и их удовлетворении лежат нейрогуморальные механизмы периферическою и центрального уровней. К.В. Судаков сформулировал основные положения нейрофизиологического обеспечения доминирующих мотиваций:

любая биологическая мотивация обусловлена соответствующей метаболической потребностью; потребность трансформируется нейрогуморальным путем в возбуждение гипоталамических центров, которые активируют другие структуры мозга, в том числе и кору полушарий большого мозга; корковые и лимбические структуры мозга оказывают специфические для каждой мотивации нисходящие возбуждающие и тормозные влияния на гипоталамические мотивационные центры; каждое мотивационное возбуждение представляет собой специфическую клеточную и молекулярную интеграцию корково-подкорковых структур. В формировании различных биологических мотиваций участвуют одни и те же нейромедиаторы, однако в разных комбинациях и в разных структурах, что свидетельствует о специфической нейрохимической интеграции конкретного мотивационного возбуждения.

Мотивации и эмоции

Мотивация (от лат. movere – двигаться или франц. motif – побудительная причина). «Мотивация – это совокупность факторов, определяющих поведение» (Ж. Годфруа, 1992). Поведение человека связано с его умственной деятельностью, мышлением, способностью к умозаключениям и членораздельной речью. Мотивации связаны в первую очередь с потребностями человека и его влечениями. Потребность связана с недостатком или отсутствием каких-то факторов, необходимых для достижения равновесия организма.

Согласно иерархической теории потребностей человека, созданной американским психологом А. Маслоу, самореализация является высшей потребностью человека. Путь к ней идет через последовательное удовлетворение нижележащих потребностей. На рис. 145 представлена иерархия потребностей человека.

Влечение – это внутреннее состояние человека, заставляющее его действовать определенным образом. Склонность к добру и склонность ко злу – два врожденных инстинкта, свойственные каждому человеку и оказывающие влияние на принимаемые им решения.

Мотивации человека, лежащие в основе его поведения, неотделимы от эмоций. **Эмоции** (от лат. emovere – возбуждать, волновать) – это психические переживания, душевные волнения, возникающие в результате воздействия тех или иных стимулов внешней или внутренней среды. Различают 10 фундаментальных эмоций: интерес, радость, удивление, горе, гнев, отвращение, презрение, страх, стыд, вина. Эти функциональные эмоции, взаимодействуя между собой, могут создавать устойчивые комплексы (например, любовь, враждебность, тревожность, депрессия и др.). Эмоции проявляются в виде субъективных переживаний человека, в его поведении и



Рис. 145. *Иерархия потребностей человека (по Годфруа, с изменениями)*

реакциях вегетативной нервной системы. Эмоции связаны и с удовлетворением потребностей. Эмоции бывают положительные и отрицательные: чувство безопасности и страх, любовь и ненависть, радость и горе, симпатия и антипатия, расположение и гнев и др.

Анатомическим субстратом эмоции являются: лимбическая система, ретикулярная формация, гипоталамус, кора лобных долей больших полушарий головного мозга (см. раздел «Головной мозг»).

Существует предположение, что правое полушарие мозга ответственно за отрицательную окраску эмоций, а левое – за положительную. Общее эмоциональное состояние человека зависит от взаимодействия обоих полушарий.

Положительные эмоции способствуют сохранению и укреплению здоровья и долголетию. Отрицательные – ухудшают здоровье, угнетают защитные силы организма. Интенсивность эмоций связана с уровнем активации организма, но направленность эмоций, их положительная или отрицательная окраска зависит от того, как человек воспринимает данную ситуацию – оптимисты воспринимают эмоции иначе, чем пессимисты. Первые легче достигают самоуважения и самореализации, чем вторые.

Известно, что оптимисты менее подвержены заболеваниям сердечно-сосудистой системы.

В формировании и регуляции эмоций важную роль играют эндорфины и энкефалины – вещества, сходные по своей структуре с наркотиками-опиатами. Кроме них, медиатор дофамин способствует созданию эйфории. Хотя эмоции запускаются мозгом, но они реализуются при непосредственном участии вегетативной нервной системы. Эмоции вызывают изменения частоты сердечных сокращений и дыхания, повышения артериального давления, температуры, слюноотделения, мышечного тонуса и т. д. С физиологической точки зрения эмоция есть активное состояние специализированных мозговых структур, побуждающих изменить поведение в направлении усиления или ослабления определенного состояния.

Мотивации и эмоции не имеют резкого разграничения между собой и отражают разные оттенки одного и того же процесса. Мотивации и эмоции рассматриваются как проявления функционального состояния мозга в связи с действием раздражителей внешней или внутренней среды. Однако эмоции возникают на базе сильных мотиваций. Эмоции соответствуют такому уровню снижения адаптивных возможностей организма, который достигается при очень сильной мотивации по сравнению с реальными возможностями субъекта. Следовательно, эмоциональное поведение возникает за пределами оптимума мотивации.

Функции эмоций, играющих важную роль в жизни человека, следующие: *отражательная,* или *оценочная,* функция заключается в обобщенной оценке внешних и внутренних событий; *побуждающая* функция состоит в вызове действия, направленного

на удовлетворение потребности; *переключательная* функция обеспечивает выбор конкурирующих мотиваций (например, при конкуренции чувства страха и чувства долга); *коммуникативная* функция заключается в передаче состояния другим людям с помощью мимики и жеста; *подкрепляющая* функция эмоций состоит в том, что положительная эмоция, возникающая в результате выполненного действия, является наградой при обучении, при выработке рефлексов, а отрицательные эмоции способствуют выработке внутреннего торможения.

Реализация эмоций осуществляется лимбической системой мозга, все структуры которой связаны между собой многочисленными прямыми и обратными нервными связями.

Интеллект и творчество

Память и членораздельная речь являются основой мышления. Мышление – это процесс познавательной деятельности, характеризующийся обобщенным и опосредованным отражением действительности. Мышление связано с интеллектом (от лат. intellectus – ум, рассудок, разум) человека. *Интеллект* – это глобальная способность разумно действовать, рационально мыслить и хорошо справляться с жизненными обстоятельствами, т. е. адаптироваться к постоянно меняющимся условиям внешней среды.

Интеллект включает огромное количество факторов, в т. ч. вербальную гибкость и восприятие, пространственную ориентацию, память, способность к рассуждению, быстроту восприятия сходств и различий между предметами и явлениями, их деталями, счетные способности. Различают *конкретный интеллект,* который позволяет решать ежедневные практические проблемы; *абстрактный интеллект, с* помощью которого человек способен оперировать абстрактными символами. Абстрактный интеллект связан с разговорной речью. Взаимоотношение между конкретным и абстрактным интеллектом определяется геномом человека. Человек рождается, имея генетически детерминированные определенные врожденные способности *(потенциальный интеллект),* использование их, решение различных проблем способствует развитию *кристаллического интеллекта,* который включает знания в различных областях. Иными словами, потенциальный интеллект является основой развития кристаллического, который формируется в результате взаимодействий первого с внешней средой.

Следует особо подчеркнуть, что физическое и психическое состояние матери во время беременности оказывает большое влияние на потенциальный интеллект ребенка. После его рождения важную роль играет питание, психическая стимуляция, количество детей в семье, социальное положение, тип воспитания в семье и многие другие факторы.

В начале XX в. немецкий психолог **Штерн** разработал концепцию **коэффициента интеллектуальности (IQ),** согласно которой у нормального ребенка интеллектуальный (умственный) и хронологический возраст совпадают. Сегодня существуют специальные таблицы, позволяющие оценить IQ у людей различных возрастных групп.

Серьезные исследования, проведенные уже во второй половине XX в., показали, что примерно у 70% людей IQ лежит в пределах от 84 до 116 баллов, около 2% страдают умственной отсталостью (IQ < 70), у 13% интеллект снижен (70 – 84), у 13% – повышен (116 – 132) и примерно 2 % имеют очень высокий интеллект – сверходаренные люди. Однако многочисленные исследования, проведенные Терменом, показали, что сверходаренные люди далеко не всегда гениальные художники, ученые, музыканты, писатели. Они удачливы, имеют прекрасное социальное положение, довольны жизнью. И этого вполне достаточно.

Боль и ее восприятие. Боль предупреждает об опасности, грозящей организму. В коже, мышцах, стенках внутренних органов имеются специфические болевые рецепторы – *ноцицепторы,* воспринимающие боль. Болевые сигналы направляются в мозг по двум путям: «быстрому» и «медленному». *Быстрый путь.* По миелиновым волокнам импульсы, возникшие в результате болевых раздражений, направляются в зрительный бугор, образуя синапсы с его нейронами, которые по своим аксонам передают импульсы в чувствительные и двигательные зоны коры. Эта боль ощущается как острая, она мгновенно предупреждает мозг об опасности. Болевое ощущение передается быстро, его анализ в коре позволяет мозгу определить локализацию, время и опасность повреждения. *Медленный путь.* По безмиелиновым волокнам импульсы направляются в ретикулярную формацию, лимбическую систему, гипоталамус и другие структуры мозга, где образуют синапсы с нейронами этих областей. По их отросткам импульс после переключения направляется в кору головного мозга, будучи эмоционально окрашенным. Эта боль воспринимается как ноющая, тупая.

Боль, не являясь эмоцией, оказывает существенное влияние на эмоциональное состояние человека. Болевые сигналы поступают в кору головного мозга, перерабатываются и направляются в соответствующие подкорковые структуры, в т. ч. и в лимбическую систему, которая создает соответствующее эмоциональное состояние, приводящее к реакции организма. Поэтому восприятие боли человеком зависит не только от силы и характера раздражителя, но и от ее эмоциональной окраски.

В передаче болевых импульсов участвует особый нейромедиатор, называемый нейромодулятором – вещество Р. Болевые импульсы воспринимаются дендритами нейронов спинномозговых узлов, по их аксонам они поступают к нейронам задних рогов

спинного мозга, с которыми образуют синапсы. Эти нейроны вырабатывают вещество Р, которое облегчает передачу болевых импульсов. Хорошо известно, что производные опия, в т. ч. и морфий, являются мощными болеутоляющими средствами. Эти препараты блокируют передачу болевых импульсов.

Некоторые растения и добываемые из них продукты, в первую очередь мак, конопля, орехи кока и др., способны вызывать у человека чувство удовольствия, эйфории, ощущение невесомости. Соответственно, **наркотиками** называют производные опия, однако к ним относят и другие широко употребляемые препараты (марихуану, гашиш, героин, кокаин, ЛСД, мескалин и др.). Все эти препараты оказывают влияние на головной мозг. Они либо ускоряют передачу чувствительных импульсов, либо, наоборот, блокируют их, либо видоизменяют, либо препятствуют выполнению нормальных функций. Действие наркотиков связано с их влиянием на нейромедиаторы (см. раздел «Нервная ткань»). Их употребление приводит к физической и психологической зависимости человека, привыканию, приходится постоянно увеличивать дозу. В случае **физической зависимости** организм не может обойтись без наркотика, при его резкой отмене возникает синдром абстиненции, который может привести к смерти. **Психологическая зависимость** проявляется неудержимым стремлением к использованию наркотика для получения удовольствия. Оба эти вида зависимости могут привести к болезненному **пристрастию** – рабской зависимости человека от наркотика. Эти препараты представляют реальную опасность для каждого человека и для общества. Применение наркотиков приводит к потере контроля со стороны мозга, нарушениям психики. Наркотики угнетают иммунную систему. Именно наркоманы представляют собой группу повышенного риска заражения СПИДом.

Поведение

Это емкий термин, охватывающий различные действия, деятельность, реакции, движения, процессы, операции, совершаемые индивидуумом. Формы поведения человеческого организма принято подразделять на врожденные и приобретенные в процессе индивидуального развития. У всех живых организмов имеются механизмы, обеспечивающие функциональное единство отдельных систем и поддерживающие его взаимодействия с внешней средой. Наследственно закрепленные рефлексы лежат в основе приспособительных поведенческих актов, проявляющихся без предварительного обучения. И.П. Павлов рассматривал врожденное поведение как совокупность сложнейших безусловных рефлексов (инстинктов).

Генетически детерминированные формы поведения, отражающие накопленный в генофонде опыт предшествующих поколений, оказываются недостаточными, чтобы обеспечить активное существование особи в постоянно изменяющейся окружающей среде. Чем больше меняются условия окружающей среды, тем в большей мере возрастает необходимость в приобретении собственного индивидуального опыта.

Индивидуальный опыт приобретается различными путями, в основе которых лежит общая способность живых организмов к обучению. Следовательно, поведение особи – это, во-первых, генетически детерминированная видоспецифическая программа, а во-вторых, гибкая система конкретных адаптаций к изменяющимся условиям. Среди факторов, ответственных за организацию конкретного поведения, выделяют генетические, субъективные (мотивации и эмоции) и объективные внешние (пространство и время). Поведенческие реакции человека могут быть вызваны воздействием на организм физиологически значимых раздражителей внешней или внутренней среды и, во-вторых, возникновением потребностей. В настоящее время общепризнанно, что все формы поведения имеют определенный мотив, т. е. направлены на удовлетворение потребностей организма. Важную роль играет *пищевое поведение* (поиск пищи, слюноотделение, усиление двигательной активности и кровообращения желудочно-кишечного тракта и т. д.); *половое поведение*, направленное на реализацию человеческой сексуальности, включая репродукцию; *социальное поведение* (взаимоотношения в социальной группе).

Особенности высшей нервной деятельности человека

Человек воспринимает внешний мир органами чувств, т. е. первой сигнальной системой. Общими для животных и человека являются анализ и синтез конкретных сигналов, предметов и явлений внешнего мира, составляющих первую сигнальную систему.

Только человек обладает второй сигнальной системой действительности, специфическим раздражителем которой является слово с заложенным в него смыслом, слово, которое обозначает предметы и явления окружающего мира. И.П. Павлов называет второй сигнальной системой действительности нервные процессы, возникающие в полушариях большого мозга в результате восприятия сигналов окружающего мира в виде речевых обозначений предметов и явлений природы и общества. Слово воспринимается человеком как услышанное (слуховой анализатор), как написанное (зрительный анализатор) или как произнесенное (двигательный анализатор). Во всех случаях данные

раздражители объединяются смыслом слова. Слова приобретают смысл в результате возникновения прочной связи в коре полушарий большого мозга между центрами возбуждения, возникающими под действием конкретных объектов окружающего мира, и центрами возбуждения, возникающими при произнесении слов, обозначающих конкретные предметы или действия. В результате образования таких связей слова могут заменить конкретный раздражитель окружающей среды и сделаться его символом.

Наличие второй сигнальной системы вносит новый принцип в деятельность мозга человека. Слово как сигнал сигналов дает возможность отвлечься от конкретных предметов и явлений. Развитие словесной сигнализации сделало возможным обобщение и отвлечение, что находит свое выражение в характерных для человека явлениях – мышлении и понятиях. Способность мыслить путем абстрактных (отвлеченных) образов, понятий, выражаемых произнесенными или написанными словами, сделало возможным возникновение абстрактно-обобщенного мышления. Итак, вторая сигнальная система человека является основой сугубо человеческого словесно-логического мышления, основой формирования знаний об окружающем мире посредством словесных абстракций и основой человеческого сознания.

Типы нервной деятельности. Нервные реакции у разных людей различаются по силе и подвижности. Эти индивидуальные особенности обусловлены взаимоотношениями процессов возбуждения и торможения. На основании различий нервных реакций, в первую очередь по силе нервных процессов, И.П. Павлов выделил сильный и слабый типы нервной системы.

Сильный тип нервной системы может быть неуравновешенным или уравновешенным. **Неуравновешенный тип** отличается повышенной возбудимостью, взрывчатостью, когда процессы возбуждения преобладают над процессами торможения. **Уравновешенный тип** нервной системы может различаться по подвижности нервных процессов, по быстроте реагирования, перестройке поведения. При подвижном типе нервных процессов возможна быстрая переориентация в ответ на смену жизненных обстоятельств. При инертном типе нервной системы переориентация деятельности дается с трудом, протекает медленно.

Интересно, что типы нервной системы, выделенные И.П. Павловым, соответствуют классификации темпераментов человека, предложенной почти 2500 лет назад великим врачом древнего мира Гиппократом. Он подразделял людей по темпераменту на холериков (неуравновешенных, легковозбудимых), сангвиников (уравновешенных, с живой, подвижной нервной системой – оптимистов), флегматиков (уравновешенных, спокойных, рассудительных, инертных) и меланхоликов (слабый тип нервной системы: мрачные, подавленные, вечные скептики).

Тип нервной системы наследуется, однако существенное влияние на него оказывает окружающая среда. Особенности характера формируются в индивидуальной жизни человека.

Слабый тип формируется при воспитании в тепличных условиях, когда за ребенка все и всегда решают взрослые, когда ему шагу не дают сделать самостоятельно, лишают его инициативы. Изоляция ребенка от трудностей, от влияния внешней среды, даже при врожденном сильном типе нервной системы, может сформировать лишь пассивно-защитные реакции.

Постановка слишком трудных, непосильных задач может вызвать перенапряжение корковых процессов возбуждения или торможения, что приводит к срывам нервной деятельности, неврозам. Психические функции у человека нарушаются при действии алкоголя, наркотиков, при этом серьезно страдают механизмы нервных процессов.

Возрастные особенности высшей нервной деятельности человека. *Электрическая активность мозга* (ЭЭГ) отражает активность подкорковых структур мозга. В первые 3 – 4 мес. после рождения преобладает медленный ритм (D-ритм). Становление более быстрого α-ритма в онтогенезе происходит медленно. В возрасте от 6 до 8 лет наблюдается стабилизация частот α-ритма. К 11 – 12 годам α-ритм становится ведущим ритмом в ЭЭГ. В 15 – 16 лет ЭЭГ покоя приближается по своим характеристикам к ЭЭГ покоя взрослых.

Развитие условных рефлексов. Ребенок рождается с определенным набором врожденных безусловно-рефлекторных реакций. Начиная со 2-го дня жизни у него начинают вырабатываться условные связи, способствующие приспособлению к условиям внешней среды. Одной из первых (на 2 – 5-е сутки) формируется реакция на положение для кормления, проявляющаяся в движениях головы, сосательных и других движениях. На 2-й день после рождения возникает ориентировочный рефлекс, который у новорожденных состоит в прекращении сосания под действием различных раздражителей.

Первые положительные условные рефлексы у новорожденных можно выработать на 7-й день на базе пищевых безусловных рефлексов. На втором месяце жизни могут быть выработаны многие условные рефлексы.

С возрастом увеличивается скорость выработки условных рефлексов. В дошкольном возрасте прочный условный рефлекс образуется после 10 – 20 сочетаний, а у детей младшего школьного возраста через 2 – 15 сочетаний.

Внешнее безусловное торможение появляется у ребенка с первых дней жизни. В ответ на сильный внешний раздражитель, например сильный звук, ребенок перестает сосать грудь.

В последующие годы постепенно ослабевает влияние внешнего торможения на условно-рефлекторную деятельность ребенка. Это связано с увеличением скорости торможения ориентировочных рефлексов. В 6 – 7 лет значение внешнего торможения для высшей нервной деятельности снижается и возрастает роль внутреннего торможения.

Внутреннее торможение появляется у ребенка примерно с 20-го дня после рождения. Это примитивная форма дифференцировочного торможения. На протяжении всей жизни происходит «шлифовка» дифференцировочного торможения. Начальные признаки *угасательного торможения* отмечаются в 2 – 2,5 мес., *условное торможение* наблюдается в 2,5–3 мес., а *запаздывающее торможение,* как основа силы, воли и выдержки, – с 5 мес. Выработка всех этих видов торможения является для ребенка достаточно сложной задачей. Выработка внутреннего торможения является физиологической основой воспитания и предпосылкой для быстрой выработки многочисленных условных рефлексов.

На основе *динамического стереотипа* у ребенка формируются умения, навыки, привычки, т. е. потребность в реализации отдельных рефлексов. Сформированные в этот период условные рефлексы очень прочны, и их переделка идет очень трудно. Поэтому с первых лет жизни очень важно использовать правильные приемы воспитания.

Сроки развития в онтогенезе сенсорной и моторной речи не совпадают. Развитие *сенсорной речи* предшествует развитию *моторной* речи. Еще до того, как ребенок начинает говорить, он уже понимает смысл слов. В становлении речи выделяют следующие этапы: 1) подготовительный этап, или этап произношения отдельных звуков и слогов (от 2 – 4 мес. до 6); 2) этап возникновения сенсорной речи, т. е. проявления первых признаков условного рефлекса на слово, на его смысл (6 – 8 мес.); 3) этап возникновения моторной речи, т. е. произношение осмысленных слов (10 – 12 мес.). До 12 мес. словарный запас ребенка составляет 10 – 12 слов, к 18 мес. – 30 – 40 слов, к 24 мес – 200 – 300, к 36 мес. – 500 – 700, в отдельных случаях – до 1500 слов. К 6 – 7 годам появляется способность к внутренней (семантической) речи, т. е. к мышлению. Мысленное моделирование человеком различных событий составляет сущность мышления. Наглядно-действенное мышление формируется в дошкольном и младшем школьном возрасте. Словесно-логическое (теоретическое) мышление проявляется к 8 – 9 годам, достигая развития к 14 – 18 годам.

РАСТЕНИЯ

К царству ***растений*** относят все фотосинтезирующие эукариотические организмы. Кроме того, некоторые одноклеточные организмы, такие как эвгленовые, традиционно изучаются как зоологами, так и ботаниками. Эти микроорганизмы способны к фотосинтезу на свету (как растения), а в темноте поглощают готовые органические вещества (как животные клетки). Напомним, что такой «смешанный» тип питания называется *миксотрофным*.

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Живущие на Земле растения делят на *низшие* и *высшие*. К низшим относят те из них, которые не имеют морфологического расчленения тела на вегетативные органы. Кроме того, характерной особенностью низших растений является крайняя простота организации органов полового и бесполого размножения, как правило, они имеют одноклеточное строение (исключение составляют многоклеточные гаметангии некоторых бурых водорослей и оогонии харовых водорослей).

Исторически низшие растения появились раньше высших и к настоящему времени чрезвычайно широко распространены в природе. Часто (в соответствующих экологических условиях) они численно превосходят высшие растения. Значимость низших растений для нормального течения процессов (прежде всего энергетических) в живой природе огромна. Обладая значительной биомассой и высокой репродуктивной способностью, в качестве продуцента они являются основой в трофической цепи большинства водных сообществ. Поэтому важно помнить, что под термином «низшие растения» мы подразумеваем лишь сравнительную простоту внешнего и внутреннего строения, а отнюдь не численность или экологическую значимость.

До сравнительно недавнего времени к низшим растениям относили значительно большее число живых организмов: бактерии, сине-зеленые водоросли, миксомицеты (слизевики), грибы, лишайники и некоторые другие. Однако грибы являются гетеротрофами и поэтому принципиально не могут относиться к растениям. Миксомицеты, бактерии, даже фотосинтезирующие, и сине-зеленые водоросли (цианобактерии) также нельзя назвать растениями, поскольку они являются прокариотами, так как не имеют оформленного ядра. Что касается лишайников, то они и вовсе представляют собой очень удачную форму симбиоза гриба и водоросли. Сейчас все они выделены в отдельные крупные таксономические (систематические) группы. Поэтому в разделе ***низшие растения*** правомерно обсуждать лишь различные отделы *водорослей*.

ВОДОРОСЛИ

Само название этих растений говорит об их «водном» обитании. Однако следует уточнить, что далеко не все растительные формы, встречаемые в водоемах, действительно являются водорослями. Значительная часть их относится к высшим растениям и имеет все присущие им вегетативные (*лат.* vegetativus – растительный) органы, причем водный образ жизни ведут представители всех групп высших растений, кроме голосеменных. Однако все они являются вторичноводными, поскольку исторически (с точки зрения эволюционной теории) происходят от наземных форм, а в воду попали осваивая новые места обитания. В отличие от них водоросли никогда не прерывали своего водного существования.

Жизнь в воде предполагает сравнительно стабильные условия для большинства клеток, образующих тело организма. Все они почти одинаково освещены, вода, окружающая растение, предоставляет всем его частям одинаковый набор растворенных в ней веществ. Кроме того, вода обеспечивает температурный режим, сходный для всех клеток. В результате клетки водорослей не имеют между собой особых различий, а равные для всех условия отнюдь не стимулируют дифференцировку (*лат.* differentia – разность, различие) клеток в специализированные. Поэтому водоросли в большинстве своем вообще не имеют выраженных тканей (исключение составляют высокоорганизованные бурые водоросли, но и у них ткани малочисленны и слабо дифференцированы). Отсутствие тканей, в свою очередь, объясняет нерасчлененность тела водоросли на вегетативные органы. Таким образом, тело водоросли представляет собой единое слоевище (таллом, *греч.* thallos – зеленая ветвь), которое может иметь самую разнообразную рассеченность, но при этом оно не дифференцировано на вегетативные органы. Таким образом, *тело водоросли представлено нерасчлененным на вегетативные органы слоевищем, или талломом.*

Некоторые формы посредством *ризоидов* прикрепляются к субстрату (зачастую очень прочно), но эти «корнеподобные» структуры отнюдь не являются корнями, а служат лишь для удержания водоросли на субстрате и противодействуют течению воды или волнам. В случае если часть таллома все-таки отрывается (к примеру, во время шторма), ризоиды, как правило, повторно не образуются, а оторвавшаяся часть водоросли будет плавать на поверхности или в толще воды, не очень при этом страдая. Часто плавающие фрагменты растений образуют весьма значительные массивы, мигрирующие по воле течений.

Морфологическое разнообразие водорослей огромно: от чрезвычайно простых одноклеточных до сложнорасчлененных, нередко визуально очень похожих на высшие растения со структурами, внешне

напоминающими стебли, листья и даже плоды. Неодинаковы и размеры – от гигантского макроцистиса, достигающего в длину 60 м до микроскопической хлорелл. Выделяют несколько основных групп водорослей, различающихся степенью сложности морфологической организации.

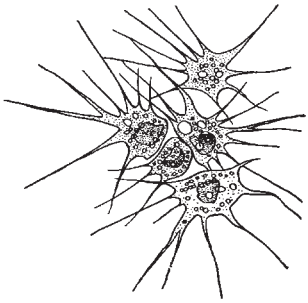


Рис. 146. *Амебоидная структура у золотистых водорослей: групповое объединение клеток Rhizochrysis (по Голлербаху)*

1. **Амебоидная структура** присуща некоторым представителям золотистых (рис. 146), желто-зеленых и пирофитовых водорослей. Такие одноклеточные организмы не имеют жесткой оболочки и поэтому не способны сохранять постоянную форму тела. Их клетки способны образовывать отростки – псевдоподии, часто значительной длины. Отдельные организмы могут находиться изолированно от других, но иногда отростки сливаются или же объединяются сразу несколько клеток.

2. **Монадная структура** характерна для одноклеточных водорослей, имеющих жесткую оболочку или уплотненный поверхностный слой цитоплазмы и постоянную форму тела. Для перемещения тела в пространстве такие водоросли используют различное количество жгутиков. Некоторые виды вторично утрачивают жгутики, но при этом оболочка становится менее жесткой и позволяет клетке изменять свою форму, способствуя передвижению в воде. Некоторые представители имеют внутриклеточную структуру, способную реагировать на свет, – глазок или стигму. Монадную структуру имеют очень многие представители зеленых (рис. 147), желто-зеленых, золотистых и пирофитовых водорослей, а также эвгленовых, если рассматривать их как растения.

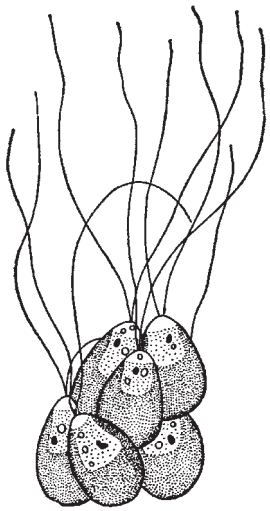


Рис. 147. *Монадная структура у зеленых водорослей: колония Pyrobotrys, образованная срастанием клеток (по Голлербаху)*

3. **Коккоидная структура** широко распространена среди одноклеточных форм с жесткой оболочкой и постоянной формой тела (рис. 148). Морфологически она определяется отсутствием каких-либо органоидов, обеспечивающих активное движение клетки, – псевдоподий или жгутиков. Обычно такие клетки пассивно переносятся током воды. При этом для увеличения парусности многие формы образуют на поверхности

причудливые выросты. Часто такие водоросли образуют колонии, погруженные в слизь или же без нее.

4. **Пальмеллоидная структура** представляет собой постоянное или временное объединение нескольких отдельных коккоидных клеток в общую слизистую массу. Часто такие колонии имеют значительные размеры и прикрепляются к субстрату.

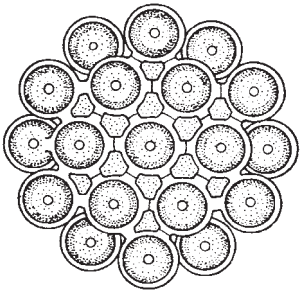


Рис. 148. *Коккоидная структура у зеленых водорослей: колония Coelastrum, образованная срастанием клеток (по Голлербаху)*

5. **Нитчатая структура** является переходной формой к многоклеточной организации и среди водорослей чрезвычайно распространена. В этом случае тело растения представляет собой одиночную или разветвленную нить, которая ведет свободный или прикрепленный образ жизни. Деление клеток происходит лишь в одной плоскости, поэтому слои из клеток не образуются. Клетки в нити не имеют жгутиков и часто бывают связаны между собой плазмодесмами (см. раздел, посвященный строению растительной клетки). В наиболее простых случаях клетки в нити мало различаются между собой, но встречаются водоросли, где прослеживается полярность. При этом нижняя (базальная) клетка видоизменяется в ризоид, служащий для прикрепления к субстрату (рис. 149). Ближе к верхнему концу клетки по форме могут несколько отличаться от нижележащих. Деление может происходить либо во всех клетках нити (такой рост

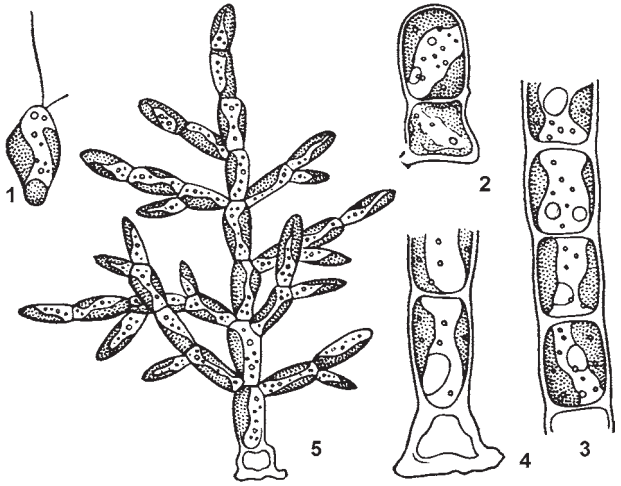


Рис. 149. *Хризотриховые водоросли: 1 – 4 – нитчатый таллом Nematochrysis scssilis (1 – зооспора; 2 – прорастание зооспоры; 3 – средний участок таллома; 4 – нижний участок таллома с ризоидальной клеткой); 5 – кустистый таллом Phaeothamnion confervicola (по Матвиенко)*

называют *диффузным*), либо в определенных *зонах роста* (своеобразных предшественниках меристем). Если такая зона находится в средней части таллома, рост водоросли называют *интеркалярным*, в верхней части – *апикальным*, а в нижней – *базальным*. Если все нити ориентированы одинаково, структурная организация называется *равнонитчатой*, если часть нитей стелится по субстрату, а другая часть направлена вертикально – *разнонитчатой*.

6. **Пластинчатая структура** происходит из нитей, в которых веретено деления располагается в различных плоскостях, в результате чего возникает более сложная организация клеточных ансамблей. При этом деление клеток в двух плоскостях приводит к образованию однослойной пластинки, если клетки делятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, возникает многослойная пластинка (рис. 150). Именно пластинчатая структура по праву может считаться истинно многоклеточной.

7. **Сифональная структура**, пожалуй, является самой оригинальной. В этом случае весь таллом образован всего лишь одной гигантской клеткой. Следует отметить, что в протопласте клетки содержится множество ядер, поэтому такую организацию можно объяснить тем, что после деления ядер не происходит образования поперечных перегородок и непосредственно сама клетка не делится. Внешний вид таких водорослей может быть весьма разнообразным – в виде ветвящихся нитей, шаров и т. д. (рис. 151).

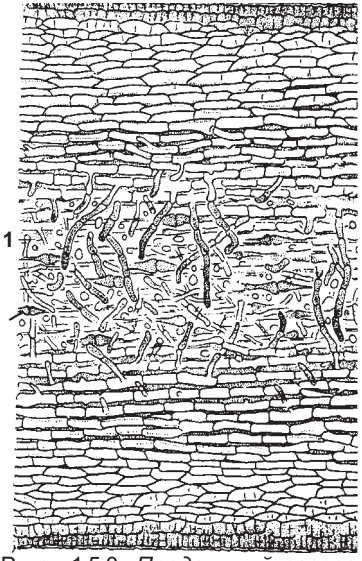


Рис. 150. *Продольный разрез молодого слоевища ламинарии при малом увеличении:*
1 – трубчатые нити (по Петрову)

Как уже говорилось, водоросли, за исключением некоторых просто устроенных наземных представителей, постоянно живут в воде и никогда ее не покидают. Здесь можно обнаружить *бентосные* или донные формы, которые ризоидами прикрепляются ко дну, подводным камням, скалам или затонувшим предметам. Кроме этого, многие водоросли свободно плавают в толще воды, причем самые мелкие из них входят в состав *фитопланктона* – продуцентной основы большинства водных биоценозов. Являясь фототрофами, водоросли нуждаются в солнечном свете, который поставляет необходимую для фотосинтеза энергию. Поскольку свет постепенно задерживается в толще воды, их распространение на глубину строго лимитировано. Это обстоятельство еще больше осложняется с увеличением мутности

воды – в этом случае глубина заселения водорослями не превышает нескольких десятков сантиметров. В прозрачных водах морей и океанов водоросли можно встретить на глубинах, превышающих 150 м. Далее свет проникает в количествах, недостаточных для синтеза органических веществ, и фототрофные организмы здесь отыскать уже невозможно. В итоге, несмотря на огромную площадь поверхности планеты, покрытую Мировым океаном, бентосные водоросли можно обнаружить лишь на сравнительно узкой прибрежной полосе и на возвышениях дна.

То обстоятельство, что свет, проходя через толщу воды, постепенно рассеивается, вносит существенные коррективы в соотношения фотосинтетических пигментов. Значительно возрастает роль вспомогательных пигментов (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном объяснению фотосинтеза). При этом основной фотосинтетический пигмент – хлорофилл – может быть ими замаскирован. В результате вместо характерной для растений зеленой окраски водоросли могут приобретать и другие цвета, причем соответствующий набор пигментов зависит от глубины обитания организма. Этим воспользовались систематики, разделившие большинство водорослей на отделы в соответствии с набором их фотосинтетических пигментов. Систематическое положение водорослей неоднократно менялось, и в настоящее время наиболее приемлемо деление на следующие отделы. Напомним, что *отделом* у растений называется таксономическая, т.е. систематическая категория, соответствующая у животных таксону *тип*, а *порядок* – таксону *отряд*.

1. Отдел ***Золотистые водоросли*** представляет собой довольно древнюю группу водорослей (обнаружены в ранних отложениях палеозойской эры). Большинство из них одноклеточные, встречаются колониальные и истинно многоклеточные формы. Окраска хроматофоров – от золотисто-желтой до зеленовато-бурой, зависит от соотношения пигментов, из которых обнаружены *хлорофилл а* и различные *каротиноиды* (из которых следует выделить золотистый

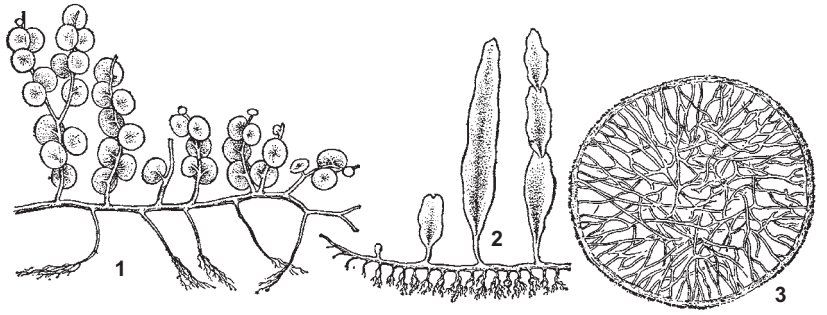


Рис. 151. *Сифоновая водоросль каулерпа (общий вид):*
1 – Caulerpa macrodisca; 2 – Caulerpa prolifera; 3 – поперечный разрез горизонтальной части таллома (по Комарницкому и соавт.)

фукоксантин и желтый лютеин). Интересно, что вместо крахмала их клетки запасают *липиды* в виде капель и гранулы особого полисахарида – *лейкозина*. Несмотря на повсеместное распространение, большинство золотистых водорослей живет лишь в чистых водоемах с пресной водой. Обильное размножение приводит к «цветению» воды. Известно около 500 видов.

2. Отдел ***Желто-зеленые водоросли*** представлен всеми основными морфологическими формами. Хроматофор окрашен в различные оттенки желтого цвета благодаря наличию большого количества *каротиноидов* (эта группа пигментов количественно преобладает над другими). Кроме того, обнаружены *хлорофиллы а* и *с*. Трофические включения представлены липидными каплями, а также гранулами *волютина* и *лейкозина*. Эти водоросли распространены во всех водах и в почве, но большая часть живет в чистых пресных водоемах.

3. Отдел ***Зеленые водоросли*** характеризуется чрезвычайно широким морфологическим разнообразием своих представителей. У всех них хроматофор имеет выраженную зеленую окраску, она обеспечивается преобладанием над другими пигментами *хлорофиллов а* и *в*. Кроме них, обнаружены различные *каротиноиды*. В качестве источника энергии запасается *крахмал*, иногда *липиды*. Большая часть зеленых водорослей живет в пресных водоемах, но есть и морские формы, а также почвенные. Это наиболее крупный по числу представителей отдел водорослей – сюда относят до 20 000 видов.

4. Отдел ***Красные водоросли***, или ***багрянки***, в подавляющем большинстве представлены нитчатыми или истинно многоклеточными формами. Морфологическое расчленение таллома может быть очень разнообразным и часто напоминает вегетативные органы высших растений. Среди бентосных водорослей представители именно этого отдела распространены наиболее широко. Размеры таллома колеблются от микроскопических до 2 м в длину. Окрашенные в красный цвет хроматофоры иногда называют *радопластами*. Их цвет определяется сочетанием *хлорофиллов а*, *в* и *d* (который больше не встречается ни у каких растений), *каротиноидов* и особых пигментов – *фикобилинов*. Высокое содержание красных пигментов позволяет красным водорослям заселять значительные глубины, недоступные большинству других водорослей (при высокой прозрачности воды они могут заселять донные субстраты на глубинах до 100 и даже 200 м). Запасным веществом служат липиды и особый полисахарид, – *багрянковый крахмал*, – химически занимающий промежуточное положение между крахмалом и гликогеном. Оболочка клеток поверх целлюлозного слоя покрыта довольно толстым слоем пектинов, из которого получают агар-агар. Для красных водорослей характерно

наличие весьма сложного цикла развития. За исключением небольшого количества пресноводных форм, большинство багрянок живут в водоемах с соленой водой. В отделе насчитывается около 4000 видов.

5. Отдел ***Бурые водоросли*** представлен исключительно многоклеточными формами. Все они входят в состав бентоса, прикрепляясь к субстрату с помощью ризоидов или расширенного основания таллома – *базального диска*. Размеры их весьма разнообразны, они варьируют от нескольких миллиметров до 60 м в длину. Внешнее строение слоевища также очень различно и нередко расчленено до такой степени, что легко может быть спутано с настоящими вегетативными органами высших растений. При этом образуются ветвящиеся «кусты», на ветках которых имеются похожие на листья уплощения, а воздушные пузыри, удерживающие тяжелые ветви водоросли в плавучем состоянии, напоминают плоды.

Внутреннее строение таллома бурых водорослей также выделяет их в ряду низших растений. Прежде всего это относится к дифференцировке клеток на более или менее выраженные типы, что позволяет говорить о появлении у них *нескольких типов тканей* (до четырех – *проводящие, механические, ассимиляционные* и *запасающие*). Клетки в них связаны между собой посредством плазмодесм. В клетках бурых водорослей хроматофор обычно имеет фрагментарное строение, причем его строение позволяет делить организмы на группы. Подбор пигментов определяет окраску слоевища в разные оттенки бурого цвета. Здесь имеются *хлорофиллы а* и *с*, а также различные *каротиноиды*. Питательные вещества запасаются в виде капель жира, растворимого многоатомного спирта *маннита* и растворимого полисахарида *ламинарина* (запасание энергетически ценных веществ в живых клетках в виде настоящих растворов довольно необычно). В состав оболочек клеток бурых водорослей входит особый тип целлюлозы, больше нигде в растительном мире не встречающийся. Эти водоросли живут в соленых водах, а некоторые представители имеют серьезное промышленное значение (например, бурая водоросль ламинария, или морская капуста, является важным пищевым продуктом). В отделе насчитывается около 1500 видов.

6. Отдел ***Эвгленовые водоросли*** представлены исключительно одноклеточными или колониальными формами. Обычно округлые или вытянутые клетки не имеют целлюлозной оболочки, поэтому постоянную форму тела им позволяет сохранять *пелликула* – уплотненный слой периферической цитоплазмы и надмембранные структуры. У некоторых форм пелликула отсутствует или истончена, что позволяет клетке обратимо изменять свою форму. Характерно наличие одного или двух жгутиков (они помогают в плавании и анимальном питании) и светочувствительного глазка –

стигмы. В хроматофоре присутствуют *хлорофиллы а* и *в*, обеспечивающие зеленую окраску, а также *каротиноиды*. Эвгленовые водоросли живут в основном в мелких пресных и слабосоленых водоемах. В отделе по разным источникам насчитывается от 400 до 1000 видов. Поскольку данная группа организмов объединяет в себе признаки как растений, так и животных, их традиционно изучают и в курсе ботаники, и в курсе зоологии, поэтому более подробно о них будет рассказано в разделе, посвященном животным.

7. Отдел ***Харовые водоросли*** очень своеобразен. Внешне эти водоросли очень напоминают хвощи своим расчлененным на узлы и междоузлия слоевищем (рис. 152). Причем это сходство настолько велико, что специалисты часто называют соответствующие части таллома «стеблями» и «листьями», хотя, конечно, никакого отношения к настоящим вегетативным органам высших растений они не имеют. Харовые водоросли довольно крупные (до метра длиной и даже более) растения. Они имеют вид ветвящихся кустиков, на которых вытянутые междоузлия метамерно сменяются мутовками укороченных боковых побегов, которые и получили название «листьев». «Стебли» обладают способностью к неограниченному верхушечному росту. К субстрату (чаще всего это донный ил) харовые водоросли прикрепляются с помощью нитевидных ризоидов.

Клетки в слоевище неодинаковые. Междоузлие образовано одной гигантской (до нескольких сантиметров) клеткой, причем у некоторых харовых снаружи она еще покрыта слоем более мелких клеток – корой. Гигантские клетки междоузлий многоядерные, но это носит вторичный характер. Первоначально будущая клетка междоузлия содержит одно ядро, которое в процессе дифференцировки многократно делится. Сама клетка при этом удлиняется, однако поперечные перегородки в ней не образуются и все ядра находятся в одном протопласте. Такие клетки уже неспособны делиться, но такую возможность некоторое время сохраняют клетки, расположенные в междоузлиях.

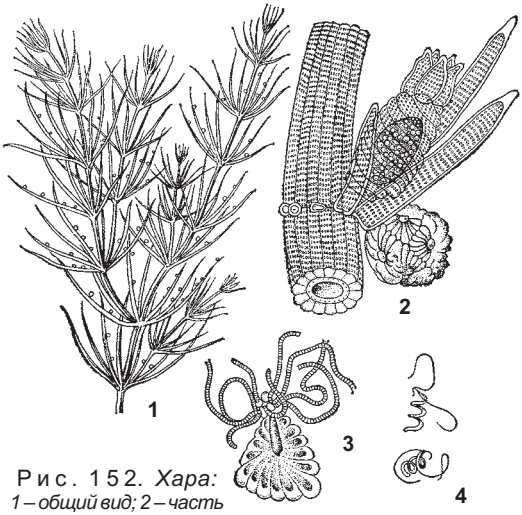


Рис. 152. *Хара: 1 – общий вид; 2 – часть «листа» с оогонием (вверху) и антеридием (внизу); 3 – щиток антеридия со сперматогенными нитями; 4 – сперматозоиды (по Комарницкому и соавт.)*

Плоскость деления у них проходит не поперек продольной оси «стебля», а параллельно ей, при этом на боковой поверхности «стебля» образуется бугорок. Поскольку все это радиально симметрично, в итоге образуется мутовка «листьев» (а у многих еще и «прилистников») и боковых «побегов».

Интересна структура зрелой клетки. Большую часть ее объема занимает крупная вакуоль, которая оттесняет к клеточной стенке цитоплазму с ядрами. Для харовых водорослей характерна очень высокая скорость движения цитоплазмы. Ее можно разделить на два слоя – внутренний, содержащий многочисленные ядра, и наружный, в котором находятся хлоропласты. За исключением неокрашенной полосы, пересекающей клетку вдоль ее продольной оси, хлоропласты очень равномерно располагаются в цитоплазме. Набор и соотношение фотосинтетических пигментов здесь такие же, как и у зеленых водорослей, поэтому и клетки харовых водорослей окрашены в равномерный зеленый цвет. В качестве запасного питательного вещества откладывается *крахмал*.

Еще одной особенностью этих водорослей является их размножение. В отличие от других водорослей у харовых имеются многоклеточные органы полового размножения – антеридии и оогонии. Сформировавшиеся в оогониях яйцеклетки оплодотворяются мужскими гаметами – *антерозоидами*, которых в каждом антеридии образуется до 40 000. При этом образуется зигота. У харовых она интересна тем, что ее стенка пропитывается кремнеземом и суберином и затвердевает. Такое образование называется *ооспорой*, она имеет округлую или эллипсоидную форму. Стенка ооспоры состоит из четырех слоев, два из которых окрашены в цвета от коричневато-желтого до черного. Внутри ооспоры запасаются питательные вещества – прежде всего крахмал и жировые капли. Какое-то время ооспора находится в состоянии покоя, после чего прорастает.

Кроме того, на ризоидах и погруженных в грунт частях «стеблей» образуются органы вегетативного размножения – клубеньки (по расположению их часто называют корневыми и стеблевыми соответственно), которые могут быть одно- и многоклеточными.

Харовые водоросли обычно живут в чистых пресных водоемах со стоячей водой, где на дне образуют густые заросли. Реже их можно встретить в реках и еще реже в водоемах с солоноватой водой – в местах впадения рек в моря, чисто морских форм не существует. К отделу относят около 200 видов.

8. Отдел ***Диатомовые водоросли*** представляет собой одноклеточные, колониальные или нитчатые организмы с жесткой клеточной оболочкой, содержащей большое – до 50 % массы клетки – количество кремнезема. Оболочка с кремниевым панцирем устроена очень сложно и может приобретать самые различные формы, в связи с чем их делят на две большие группы – *радиально*

симметричные и *билатерально симметричные*. Подвижность клеток определяется наличием продольной щели в оболочке – *шва*. Полагают, что цитоплазма, двигаясь вдоль шва, создает трение о воду, что позволяет клетке двигаться в противоположном направлении. Клетки, лишенные шва, неспособны произвольно перемещать свое тело в пространстве.

Бóльшая часть объема клетки заполнена одной или несколькими вакуолями, а цитоплазма с ядром занимает пристеночное положение. Хроматофоры живых диатомовых водорослей имеют желто-бурый цвет, что определяется пигментами – *хлорофиллами а* и *с* и *каротиноидами*. После гибели клетки происходит вымывание водой каротиноидов и доселе замаскированный ими хлорофилл становится хорошо заметным, определяя посмертную зеленую окраску хроматофоров, а заодно и всей клетки. Запасными веществами является масло и полисахариды *волютин* и *хризоза*. Диатомовые водоросли заселяют любые типы водоемов, вплоть до термальных источников, погружаясь в глубину до 50 м. Входя в состав бентоса и планктона и обладая высокой энергетической ценностью, они являются важным компонентом водных экосистем. Отдел насчитывает более 10 000 видов.

9. Отдел ***Пирофитовые водоросли*** объединяет в основном одноклеточные формы, имеющие не радиальную, а билатеральную симметрию (реже асимметричны), в связи с чем для них характерно дорсовентральное строение тела. При этом обычно четко выделяются спинная, брюшная и боковые части, а также неодинаковы передний и задний концы клетки. Большинство передвигается при помощи жгутиков, длина и функции которых неодинаковы. Для многих характерно наличие сложно устроенной оболочки. Обязательным условием для пирофитовых водорослей является наличие бороздок, расположенных на брюшной стороне тела. Их может быть две или одна.

В клетке находятся несколько хроматофоров, содержащих пигменты*: хлорофиллы а*, *с* и *каротиноиды*. Соотношение этих пигментов обеспечивает удивительно разнообразную окраску хроматофоров – от оливкового до коричневого цветов. Запасными веществами являются липидные капли и зерна крахмала. Пирофитовые водоросли распространены повсеместно, они обитают во всех типах водоемов. Количество видов, входящих в отдел, достаточно велико – до 1100, но, как и в случае с эвгленовыми, на изучение этих организмов претендуют и зоологи, относя их к растительным жгутиконосцам в подцарстве простейших.

Напомним, что, *будучи прокариотами, сине-зеленые водоросли (цианобактерии) не могут быть отнесены к настоящим водорослям*, поэтому здесь они не описаны.

Размножение водорослей

Водоросли увеличивают свою численность различными способами, важнейшими из них являются *вегетативное*, *бесполое* и *половое* размножение.

Вегетативное размножение представляет собой деление клетки одноклеточных водорослей или отделение по различным причинам от слоевища частей (если рассматриваются многоклеточные формы). Таких причин может быть очень много. У нитчатых форм это расщепление нити на две новые нити или распадение их на одно- или многоклеточные части. Слоевища истинно многоклеточных водорослей могут разделяться из-за механического воздействия потоков воды, различных водных обитателей, деятельности человека и т. д. Оторванные части водорослей, прикрепленных к подводному субстрату и входящих в состав бентоса, как правило, не погибают, но их дальнейшее развитие отличается от прикрепленных (бентосных) растений. В частности, у них повторно не образуются ризоиды, поэтому оторванные части переносятся током воды, часто сбиваясь в крупные массивы. Нарастание слоевища при этом не прекращается, но и здесь могут быть обнаружены некоторые морфологические особенности. Другой особенностью оторванных частей является их неспособность образовывать собственные органы размножения (как полового, так и бесполого).

Многие водоросли для вегетативного размножения образуют специальные структуры. Например, некоторые бурые водоросли образуют на талломах своеобразные «почки», которые затем отламываются и дают начало новым слоевищам. Как уже упоминалось, у харовых водорослей на ризоидах и погруженных в грунт участках «стеблей» образуются одно- или многоклеточные клубеньки, которые после периода зимнего покоя прорастают в новые растения. У некоторых нитчатых водорослей при наступлении неблагоприятных условий определенные клетки утолщают свою оболочку и накапливают в протопласте большой запас питательных веществ. Такие клетки способны долгое время находиться в состоянии покоя, что позволяет им переждать неприятную для них ситуацию. Название покоящихся клеток – *акинеты* указывает на их статичность и неподвижность. От спор они отличаются тем, что оболочка акинеты образуется непосредственно из оболочки клетки, а не внутри нее.

Бесполое размножение осуществляется с помощью различного рода *спор*. Их образование происходит внутри соответствующих клеток и всегда сопровождается выходом из оболочек последних (этим они отличаются от акинет). Споры развиваются или в обычных вегетативных клетках, или в особых, именуемых *спорангиями*, которые морфологически отличаются от вегетативных клеток.

Развитие спор сопровождается делением ядра, которое может происходить несколько раз в зависимости от количества

образующихся спор (причем у разных групп водорослей ядро может делиться путем митоза или мейоза). Они в дальнейшем окружаются более или менее плотной оболочкой и выходят через образующееся отверстие в оболочке исходной материнской клетки.

Классификация спор осуществляется по различным критериям. Если споры снабжены жгутиками и способны активно передвигаться, они называются *зооспорами*. В тех случаях, когда споры имеют плотную оболочку и лишены жгутиков, а потому неподвижны, их называют *апланоспорами*. Если образующаяся оболочка имеет очень большую толщину, спора способна к длительному покою и называется *гипноспорой*. Следует отметить, что большинство водорослей образуют зооспоры. В других случаях при определении спор указывается их численность в материнской клетке или спорангии – *моноспоры*, *биспоры*, *тетраспоры* и т. д.

Половое размножение, в отличие от бесполого, всегда сопровождается слиянием двух клеток, у которых в ядрах имеется лишь по одному набору хромосом, характерному для этого вида организмов, т. е. эти клетки гаплоидны. В результате *образуется диплоидная клетка – зигота, из которой развивается водоросль или же формируются зооспоры.*

Если сливаются две обычные вегетативные клетки, процесс называется *хологамией*, такой процесс свойствен некоторым колониальным жгутиковым. Если сливаются вегетативные клетки, не имеющие жгутиков, половой процесс именуется *конъюгацией* (некоторые зеленые водоросли). У остальных водорослей сливаются клетки, специализированные для полового размножения, – *гаметы*, которые образуются в половых органах – *гаметангиях*. Подвижные гаметы принято считать мужскими (они часто имеют меньшие размеры), а неподвижные – женскими. В ряде случаев гаметы выглядят более или менее одинаково и тогда их половую принадлежность определить трудно. В зависимости от строения сливающихся гамет выделяют три типа полового размножения – *изогамию*, *анизогамию* и *оогамию* (рис. 153).

Изогамия – это слияние двух совершенно одинаковых гамет.

Анизогамия или **гетерогамия** представляет собой слияние гамет, различающихся между собой по размерам или подвижности.

Оогамия является наиболее высокоорганизованным типом полового размножения. В нем участвуют гаметы, отличающиеся как размерами, так и подвижностью. Крупную и неподвижную называют *яйцеклеткой*, она содержит запас питательных веществ, необходимый для последующего развития зиготы, а значительно более мелкую гамету – *сперматозоидом* или *антерозоидом*, она снабжена жгутиком и способна активно перемещаться в поисках яйцеклетки.

Напомним, что гаметы образуются в особых структурах, являющихся, по существу, половыми органами. Женские органы называются *оогониями* (их не следует путать с одноименными первичными

женскими половыми клетками животных), мужские – *антеридиями*. За исключением харовых водорослей, которые имеют многоклеточные половые органы, у остальных водорослей органы полового размножения состоят из одной клетки.

У некоторых водорослей яйцеклетки и сперматозоиды могут образовываться на разных талломах. Такие формы называют *двудомными*, в отличие от *однодомных*, у которых на одном слоевище развиваются гаметы обоих типов. Это относится к водорослям, у которых гаметы различаются между собой. У изогамных форм сливающиеся гаметы также могут образовываться на одном растении, такие водоросли называются *гомоталличными*, или на разных – у *гетероталличных* видов. Для различения морфологически одинаковых талломов, но продуцирующих разные типы гамет, используют простые обозначения – плюс (+) и минус (–) талломы. Аналогично называются и гаметы, которые они образуют.

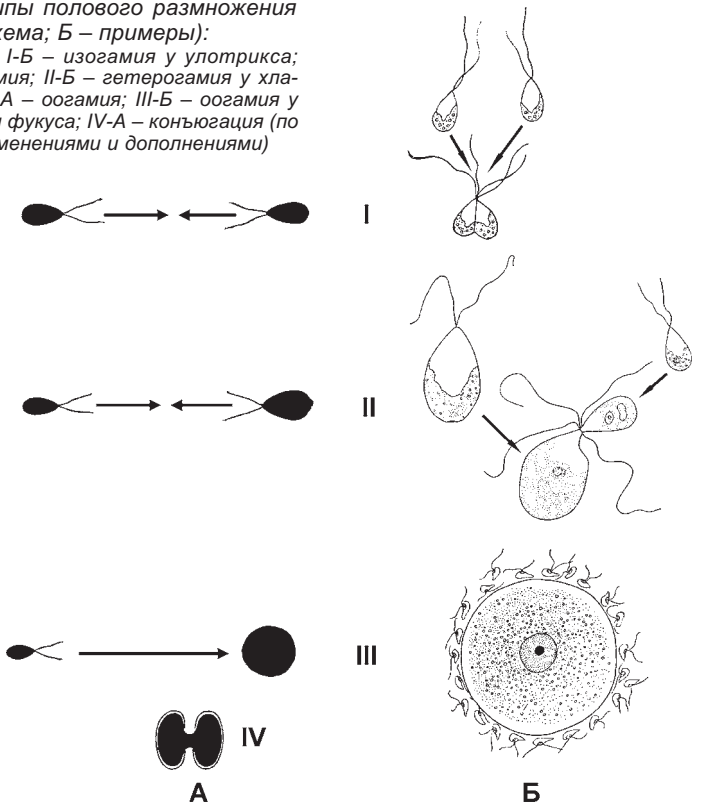


Рис. 153. *Типы полового размножения (А – схема; Б – примеры):*
I-А – изогамия; I-Б – изогамия у улотрикса; II-А – гетерогамия; II-Б – гетерогамия у хламидомонады; III-А – оогамия; III-Б – оогамия у бурой водоросли фукуса; IV-А – конъюгация (по Тутаюк, с изменениями и дополнениями)

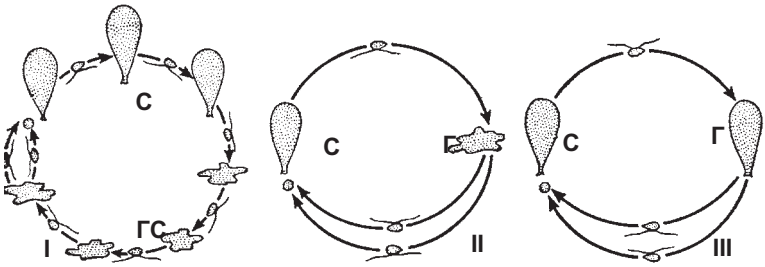


Рис. 154. *Циклы развития водорослей:*
I – гетероморфный цикл (гаметофит и спорофит имеют неодинаковое строение) с нерегулярной сменой форм развития; II – гетероморфный цикл с регулярной сменой форм развития; III – изоморфный цикл (гаметофит и спорофит сходны по строению) с регулярной сменой форм развития; С – спорофиты; Г – гаметофиты; ГС – гаметоспорофиты (по Петрову, с изменениями)

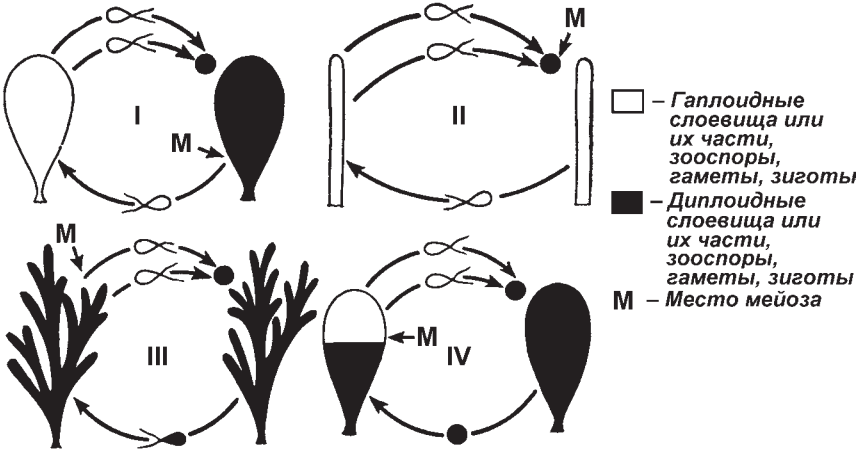


Рис. 155. *Смена ядерных фаз у водорослей:*
I – спорическая редукция (ульва); II – зиготическая редукция (сфероплея, лишние ядра редуцируются); III – гаметическая редукция (кладофора собранная); IV – соматическая редукция (празиола стебельчатая) (по Петрову)

Чередование поколений

Некоторые водоросли способны на одном талломе образовывать органы как бесполого размножения, так и полового. Такие растения называют *гаметоспорофитами*. Если же органы полового и бесполого размножения образуются на разных растениях, имеет место чередование поколений. Растения, на которых развиваются половые органы, называются *гаметофитами*, растения, образующие органы бесполого размножения, – *спорофитами*.

Чередование поколений определяет и смену гаплоидной и диплоидной стадий в жизни водорослей (рис. 154). В отличие

от высших растений, у которых соответствующие стадии строго закономерно сменяют друг друга, у низших редукционное деление ядра, уменьшающее вдвое число наборов в нем хромосом, случается на разных этапах развития, в связи с чем выделяют несколько типов редукции (рис. 155).

Гаметическая редукция, характерная для животных, встречается и у водорослей (например, у диатомовых). При этом уменьшение числа хромосом происходит непосредственно при образовании гамет.

Спорическая редукция, присущая всем высшим растениям, имеет место и у некоторых водорослей, она осуществляется при образовании спор.

Зиготическая редукция наблюдается, если первое деление зиготы происходит по типу мейоза.

Экологические формы водорослей

Несмотря на то что водоросли возникли и исторически развивались в воде, они заселили самые разнообразные экологические ниши почти во всех водоемах, а некоторые виды успешно живут даже при минимальном увлажнении на суше или в почве. В связи с этим выделяют основные экологические формы водорослей: 1) пресноводные водоросли; 2) водоросли морей и океанов; 3) бе́нтосные (донные) водоросли; 4) фитопланктон; 5) водоросли ледников; 6) водоросли термальных источников; 7) наземные водоросли; 8) почвенные водоросли.

Значение водорослей

Появившись в архейской эре (с точки зрения теории эволюции), первые примитивные водоросли бурно развивались в протерозое и во всех последующих крупных хронологических периодах. Результатом стали колоссальные донные отложения, дошедшие до нашего времени в виде массивов горных пород. Водоросли и сейчас, наряду с кораллами, активно участвуют в образовании рифов (красные водоросли литотамнии). Но деятельность водорослей отнюдь не была ограничена влиянием на геологические процессы. Будучи, наряду с прокариотическими сине-зелеными водорослями, фототрофами и имея фотосистему II, позволяющую на свету разлагать воду и выделять при этом молекулярный кислород, водоросли насытили им воду, а заодно и атмосферный воздух, что позволило существовать всем аэробным организмам.

Неоценимо значение водорослей для существования водных сообществ как продуцентов первичной органической массы. Однако здесь надо учитывать тот факт, что, несмотря на обширную поверхность Мирового океана, приемлемые условия для жизни бентосных форм водорослей имеются далеко не везде. Прежде

всего это связано с большой глубиной и отсутствием в связи с этим необходимого для фотосинтеза света. Поэтому большая часть водорослей глубоководных водоемов представлена планктонными формами. Несмотря на то что суммарная сухая масса водорослей значительно уступает массе наземных растений (кроме того, относительная масса водорослей ниже, чем относительная масса водных животных), удивительно высокая скорость воспроизводства делает их основой всех трофических цепей. Иными словами, микроскопические водоросли размножаются с такой скоростью, что их просто не успевают съесть питающиеся ими животные. Полагают, что на долю водорослей приходится от тридцати до пятидесяти процентов ежегодной массы органического вещества, синтезируемой сообща всеми фототрофными организмами.

Однако высокая скорость размножения микроскопических водорослей может быть причиной серьезных экологических нарушений. Например, это может привести к «цветению» воды, в результате чего в ней резко снижается содержание кислорода (он расходуется аэробными бактериями-сапрофитами, которые утилизируют огромные скопления мертвых клеток водорослей). Из-за этого жизнь всех водных организмов сильно затрудняется, что даже приводит к их массовой гибели.

Роль водорослей в жизни человека разнообразна. Прежде всего во многих странах отдельные виды употребляют в пищу. В частности, «красный морской салат» изготовляют из красной водоросли порфиры. Морской капустой называют бурую водоросль ламинарию, в которой ценят не только вкусовые качества, но и способность выводить из тела человека радионуклиды. Кроме того, ламинария содержит большое количество витаминов и минеральных элементов. Эти и многие другие водоросли едят в сыром виде, а также активно используют для приготовления различных блюд.

В больших количествах из слоевищ водорослей (особенно красных) добывают агар. Его широко используют в пищевой промышленности для приготовления различного рода желе, мармеладов, пастилы и других продуктов. Кроме того, агар применяют при производстве бумаги, на биотехнологических предприятиях (в качестве отвердителя питательных сред, на которых культивируются микроорганизмы) и в микробиологических лабораториях.

В большом количестве из водорослей получают альгиновую кислоту. Ее широко применяют в пищевой промышленности из-за способности образовывать гели, а также во многих технологических процессах благодаря очень высокой склеивающей способности. В водорослях находится много калия, поэтому в прибрежных районах их используют в качестве удобрения. Высокое содержание йода долгое время делало водоросли основным промышленным источником получения этого ценного элемента.

Благодаря малым размерам и высочайшей репродуктивной способности микроскопические водоросли активно используют в генной и клеточной инженерии.

Значительный интерес для биотехнологии представляет одноклеточная водоросль хлорелла. Она неприхотлива, быстро размножается и способна в больших количествах накапливать ценные продукты. В частности, в сухом веществе хлореллы содержание углеводов достигает 10 – 20%, белков 50 – 60%, а липидов до 30%, причем весьма важным обстоятельством является высокое содержание в них ненасыщенных жирных кислот, что придает им диетические свойства.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

С точки зрения теории эволюции возникновение высших растений связано с освоением новой среды обитания – наземной. Приспособление к совершенно иным условиям привело к значительному усложнению организации. Это выразилось в появлении четко дифференцированных тканей, специализированно выполняющих конкретные функции (подробнее об этом рассказано в разделах, посвященных тканям и органам растений). В связи с этим тело высших растений уже не представляет собой слоевище, а расчленено на вегетативные органы, главными из которых будут побег и корень. **Наличие большого числа тканей и расчленение тела на вегетативные органы является отличительной чертой высших растений**.

Другой особенностью являются **всегда** многоклеточные органы полового и бесполого размножения. Органы полового размножения – *гаметангии*: мужские – *антеридии* и женские – *архегонии*. Все они защищены оболочкой, образованной стерильными (т. е. бесплодными) клетками, что резко отличает половые органы высших растений от многоклеточных гаметангиев водорослей, в которых все клетки способны трансформироваться в гаметы.

В *антеридиях*, как правило, образуется большое количество мелких мужских гамет, их называют *сперматозоидами* (неподвижные мужские гаметы большинства голосеменных называют *спермиями*). В *архегониях*, напротив, развивается лишь одна крупная неподвижная яйцеклетка. В отличие от мужских гамет яйцеклетки снабжены значительным запасом питательных веществ. Степень развитости гаметангиев у высших растений напрямую связана с уровнем организации гаметофита: чем он выше, тем лучше развиты половые органы. У мхов они многочисленны, у папоротникообразных их меньше, у голосеменных они подвергаются значительной редукции, а у некоторых из них и у всех цветковых не образуются вовсе.

Образовавшаяся в результате слияния мужской и женской гамет *зигота* у высших растений всегда дает начало группе недифференцированных клеток, которые в своей совокупности называются *зародышем*. **Все они генетически детерминированы на специализацию в определенном направлении**. Напомним, что у низших многоклеточных растений образовавшиеся в результате деления зиготы клетки практически сразу же используются для построения слоевища и в последующем изменяются мало.

Всем высшим растениям свойственно наличие двух жизненных фаз, закономерно сменяющих друг друга, – *гаметофита* и *спорофита*. Вместе они образуют *жизненный цикл* высшего растения. *Гаметофит* развивается из споры и представляет собой поколение, способное размножаться половым способом, т. е. посредством слияния гаплоидных клеток-гамет с образованием диплоидной зиготы. Поскольку *гаметы у высших растений всегда образуются в результате митоза* (что принципиально отличает их от животных), само тело гаметофита также построено из гаплоидных клеток. Поэтому фазу гаметофита еще называют *гаметофазой,* или *гаплофазой*. Следует отметить, что на одном растении одновременно могут развиваться как мужские половые органы, так и женские. Такой гаметофит называют *однодомным*. В других случаях гаметофиты растений, относящихся к одному и тому же виду, формируют либо только мужские органы, либо только женские. Такие гаметофиты называются *двудомными*.

Спорофит развивается из зиготы. Он размножается бесполым путем (посредством спор), и его тело образовано клетками с диплоидным набором хромосом (соответственно другое название этого поколения – *диплофаза*). Спорофит не образует половые органы, и споры развиваются в особых многоклеточных структурах – *спорангиях*. Наиболее просто устроенные спорангии имели риниофиты – древнейшие высшие растения, которые давно вымерли. Полагают, что они возникли в результате концентрации спорогенной ткани на верхушках теломов (верхушечных веточек примитивных высших растений). С точки зрения эволюционной теории в дальнейшем теломы прогрессивно уплощались (для увеличения фотосинтетической поверхности) и дали начало теломным листьям, которые в настоящее время наиболее широко распространены среди высших растений. Первоначально споры продуцировали все теломные листья, но в последующем в большинстве случаев произошло разделение листьев на образующие споры – *спорофиллы* и не образующие их – *трофофиллы,* или вегетативные листья, обеспечивающие только процессы фотосинтеза. Однако нередко один и тот же лист выполняет обе функции – и снабжения растения первичными органическими веществами, и продукции спор (например, листья папоротников). Следует помнить, что, *несмотря на то что спорофит образован диплоидными клетками, споры гаплоидны и всегда образуются*

в процессе мейоза из материнских клеток-предшественников. Количество образовавшихся при этом дефинитивных спор зависит от того, какое это растение – равноспоровое или разноспоровое. У *равноспоровых* в результате мейотического деления возникает четыре споры (тетрада), причем все они имеют одинаковое строение и размеры и на развивающихся из них гаметофитах формируются как мужские, так и женские половые органы. У *разноспоровых* образуются споры двух типов – *мегаспоры* и *микроспоры*. Мегаспоры имеют более крупные размеры (о чем говорит и их название). В *мегаспорангиях*, которые формируются на *мегаспорофиллах*, в результате мейоза образуется лишь по одной мегаспоре (другие три клетки меньшего размера погибают). Мегаспоры традиционно называют женскими спорами (употребление этого термина в прямом смысле некорректно, поскольку спорофит представляет собой бесполое поколение, поэтому отдельные особи изначально нельзя делить на мужские и женские), а развивающийся из них гаметофит формирует только женские половые органы – архегонии.

В процессе мейоза образуются по четыре микроспоры. Они развиваются в *микроспорангиях* на *микроспорофиллах*. Их по традиции считают мужскими спорами, поскольку на развивающихся из них гаметофитах формируются только мужские половые органы – антеридии. Гаметофит равноспоровых, как правило, хорошо развит, и его фотосинтетическая активность вполне обеспечивает органическими веществами половые органы. Напротив, у разноспоровых гаметофит в значительной мере редуцирован. Часто он не выходит за пределы споры, а потому не фотосинтезирует. Необходимые для развития половых органов (которые формируются в значительно меньших количествах по сравнению с разноспоровыми) органические вещества изначально запасаются в споре за счет спорофита.

В зависимости от преобладания гаплоидной или диплоидной фазы высшие растения делят на две группы. Первую составляют растения, у которых преобладает гаметофит, а спорофит развит слабо. Ими являются мохообразные. Вторая группа значительно больше и включает в себя растительные организмы, у которых превалирует спорофит, гаметофит при этом в большей или меньшей степени подвергается редукции. Сюда относят папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные.

Организм высших растений образован специализированными клетками, которые выполняют определенную функцию (или функции), но при этом их жизнедеятельность зависит от функционирования других клеток. Наличие дифференцированных тканей ведет к расчленению тела растения на вегетативные органы. Поэтому, прежде чем начать рассматривать отдельные систематические группы высших растений, целесообразно детально изучить организацию растительных тканей и строение вегетативных органов.

ТКАНИ РАСТЕНИЙ

Ткани присущи только многоклеточным организмам. Они развиваются из меристем и в конечном итоге состоят из клеток и образуемого ими межклеточного вещества, которые объединяются сходным происхождением, строением и совместно выполняют общие функции. У растений выделяют довольно много различных типов тканей, однако их количество и степень дифференцированности напрямую зависит от систематического положения растительного организма. Так, у простых многоклеточных водорослей клетки мало отличаются друг от друга. У более сложно устроенных бурых водорослей уже имеются проводящие, механические, ассимиляционные и запасающие ткани. А у эволюционно продвинутых высших растений насчитывается несколько десятков (у покрытосеменных до 80) четко выраженных тканей.

Ткани растений могут включать один или несколько типов клеток. По этому признаку их делят на две группы: *простые* и *сложные*. Особенностью растительных тканей является то обстоятельство, что они, в отличие от тканей животных, не образуют внутренних органов. Кроме того, специализированные клетки могут быть разбросаны поодиночке или группами по всему телу растения в виде *идиобластов* (например, твердые склереиды в спелых плодах груши). Если ткани животных состоят только из живых клеток и межклеточного вещества, то растительные ткани могут содержать мертвые клетки, которые численно часто превалируют над живыми. Более того, мертвые клетки (точнее, их оболочки) при этом зачастую выполняют основную функцию ткани (например, ксилема). Следует заметить, что главная выполняемая функция в тканях со временем может изменяться, и даже не один раз. Например, по элементам ксилемы сначала транспортируется вода с растворенными в ней веществами от корня к листьям, а затем жесткие оболочки клеток выполняют только механическую функцию.

Образовательные ткани (меристемы)

Меристемы стоят особняком среди других, поскольку состоят из живых недифференцированных клеток, способных постоянно делиться. В онтогенезе этот тип растительных тканей возникает первым в результате деления зиготы. На ранних этапах развития весь зародыш состоит из меристем. Затем из них образуются все ткани растения.

Процесс детерминации происходит следующим образом. Сначала в клетке возникает полярность. Она выражается в неодинаковой организации полюсов клетки. Полярность наблюдается уже в яйцеклетке, которая находится в зародышевом мешке. Так, у нее

выделяют халазный полюс и полюс, обращенный к пыльцевходу (микропиле). Полярность меристематических клеток, которые детерминируются в клетки различных тканей, определяется различными факторами окружающей среды. Такие факторы могут иметь физическую природу (температура, свет, сила притяжения Земли и т. д.) или химическую (ионы, фитогормоны и другие вещества, выделяемые микроокружением). Детерминация приводит к внутриклеточным биохимическим перестройкам, в результате чего клетка получает способность развиваться специализированно, т. е. морфологически дифференцироваться в специализированную клетку ткани определенной детерминацией.

Следующий этап – рост клеток. Этот процесс проходит удивительно согласованно. При этом не происходит смещения клеточных стенок относительно друг друга и цитоплазматические связи между соседними клетками сохраняются. В результате дифференцировки клетка приобретает окончательные размеры и форму, но утрачивает способность размножаться. Вероятно, митостатическое воздействие оказывает микроокружение, так как выделение неделящихся клеток приводит к превращению ее в делящуюся клетку каллуса.

Сами меристемы состоят из клеток двух типов. Клетки *первого типа* называются *инициальными*. Они способны неограниченно долго размножаться (аналогичные клетки животных называются стволовыми). При этом после деления одна дочерняя клетка сохраняет свойства инициальной, а другая, продолжая делиться, детерминируется как клетка определенной ткани и приступает к начальным этапам дифференцировки. Именно они представляют собой клетки *второго типа*.

Инициальных клеток обычно бывает немного, иногда всего одна. Расположенные на апексах (верхушках осевых органов), они часто имеют форму многогранника (по граням здесь и происходят деления клетки).

Морфологически клетки меристем отличаются от других рядом признаков. Внешне они представляют собой похожие друг на друга относительно мелкие клетки с тонкими стенками, способными к растяжению. Ядро занимает центральное положение, вокруг ядра располагается сравнительно небольшое количество цитоплазмы. Характерно сильное развитие гранулярного эндоплазматического ретикулума, что свидетельствует об усиленном синтезе белков в клетке. Имеется много митохондрий, зато вакуоли мелкие, под световым микроскопом они неразличимы (рис. 156).

Образовательные ткани в теле растения располагаются в разных местах, в связи с чем их делят на несколько групп (рис. 157).

Верхушечные, или *апикальные, меристемы* располагаются на верхушках (апексах) осевых органов – стебля или корня. С помощью

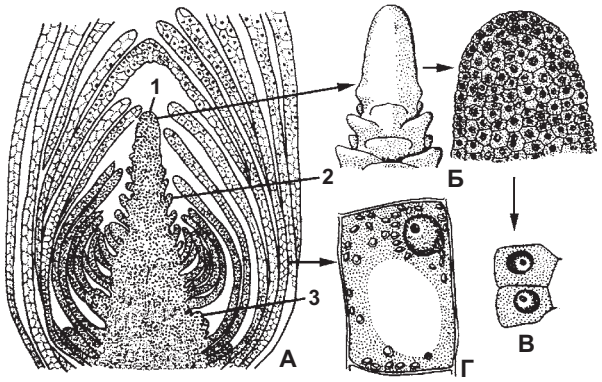
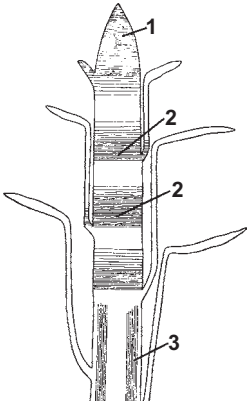


Рис. 156. *Верхушечная почка побега элодеи (Elodea canadensis):*
А – продольный разрез; Б – конус нарастания (внешний вид и разрез); В – клетки первичной меристемы; Г – клетка из сформировавшегося листа; 1 – конус нарастания; 2 – зачаток листа; 3 – бугорок пазушной почки (по Хржановскому и соавт.)

этих меристем вегетативные органы растений осуществляют свой рост в длину. Если такие меристемы выделить из соответствующих органов культурных растений и вырастить на питательной среде, можно получить посадочный материал, не зараженный вирусами.

Латеральные меристемы также характерны для осевых органов, где располагаются концентрически, в виде муфты. Специализированные клетки здесь располагаются как внутри (ближе к сердцевине), так и снаружи (ближе к поверхности тела). Первичные латеральные меристемы образуются из апикальных и дают начало всем тканям растения. В дальнейшем их развитие у разных форм растений происходит по-разному. У древесных они сохраняются в течение всей жизни в виде камбия, обеспечивая вторичное утолщение. У травянистых форм латеральные меристемы быстро исчезают, поэтому вторичное утолщение у них не происходит.

Интеркалярные, или *вставочные, меристемы* происходят от верхушечных. Они представляют собой группы клеток, еще способных размножаться, но уже вставших на путь дифференциации. Инициальных клеток среди них нет, зато много специализированных.



Интеркалярные меристемы можно обнаружить в основании молодых листьев. Они характерны для злаков, где располагаются в нижних частях междоузлий, окруженных влагалищем листа. Эта особенность позволяет подниматься полегшим после сильного ветра злакам – изгиб побега образуется именно в указанных выше местах.

Рис. 157. *Схема расположения различных меристем в растении:*
1 – верхушечная меристема; 2 – интеркалярная меристема; 3 – боковая (латеральная) меристема (по Тутаюк)

Раневые меристемы обеспечивают восстановление поврежденной части тела. Они образуются из расположенных рядом с поврежденными участками специализированных живых клеток. Регенерация начинается с дедифференциации – обратного развития от специализированных клеток к меристематическим. Вступившие в этот процесс клетки вновь обретают способность делиться. Оказавшись на поверхности, они превращаются в феллоген, который, в свою очередь, образует пробку, покрывающую поверхность раны.

В другом случае дедифференцированные клетки, делясь, образуют рыхлую паренхиматозную ткань – *каллус*. При определенных условиях из него могут формироваться органы растения. Иногда из клеток каллуса могут развиваться зародыши, которые впоследствии развиваются в самостоятельный организм (это легко наблюдать на отрезанном листе бегонии, где зародыши будут развиваться из эпидермальных клеток в области перерезанных жилок).

Покровные ткани

Эти ткани исполняют роль пограничного барьера, отделяя лежащие ниже ткани от окружающей среды. Первичные покровы растения состоят только из живых клеток, но закономерно сменяющие их вторичные и третичные включают в себя, в основном, мертвые клетки с толстыми оболочками.

Основные функции покровных тканей: 1) защита растения от высыхания; 2) защита от попадания вредных микроорганизмов; 3) защита от солнечных ожогов; 4) защита от механических повреждений; 5) регуляция обмена веществ между растением и окружающей средой; 6) восприятие раздражения.

Выделяют три типа покровных тканей: *первичную, вторичную* и *третичную.*

Первичная покровная ткань (эпидерма, эпидермис) состоит из живых клеток и образуется из апикальных меристем. Эпидерма покрывает молодые растущие стебли и листья.

С точки зрения теории эволюции эпидерма возникла у растений в связи с выходом из водной среды обитания на сушу с целью предотвращения от высыхания. Поэтому, кроме устьиц, все клетки эпидермы плотно соединены между собой. Наружные стенки основных клеток толще остальных. Кроме того, вся поверхность покрыта слоем кутина и растительных восков. Этот слой называется *кутикулой*. Она отсутствует на растущих корнях и подводных частях растений. Проницаемость кутикулы зависит от соотношения и распределения кутина и восков, наличия и структуры пор, а также от увлажнения – при пересыхании проницаемость значительно ослабляется.

Кроме *основных клеток*, в эпидерме имеются и другие, в частности *волоски,* или *трихомы*. Волоски бывают одноклеточными и многоклеточными. Функционально они могут увеличивать поверхность эпидермы (к примеру, волоски в зоне всасывания корня), служить механической защитой, цепляться за опору, они также способны уменьшать потери воды. Многие растения имеют *железистые волоски* (крапива).

Устьица имеются в эпидерме только высших растений. Именно они регулируют обмен воды и газов. Наличие толстой кутикулы определяет водоотталкивающие свойства эпидермы, а также ее устойчивость к вредным физическим и химическим воздействиям. Однако проницаемость кутикулы очень мала, в связи с чем развились специализированные комплексы клеток, обеспечивающие транспорт. Если кутикулы нет, отсутствует потребность в устьицах. Поэтому прослеживается закономерность – чем толще кутикула, тем больше в эпидерме устьиц (большинство засухоустойчивых растений), чем тоньше – тем меньше. А погруженные в воду части растения и корни вообще не имеют кутикулы и, соответственно, устьиц.

Устьица представляют собой группу клеток, в совокупности образующие *устьичный аппарат*. Сюда относят две *замыкающие клетки* и примыкающие к ним клетки эпидермы – *побочные клетки*. Они морфологически отличаются от основных эпидермальных клеток и в некоторых типах устьичных аппаратов происходят из общих с замыкающими клетками материнских клеток. Замыкающие клетки отличаются от окружающих их клеток формой и наличием большого количества хлоропластов. К числу их особенностей относят и неравномерно утолщенные стенки. Те из них, что обращены друг к другу, толще остальных (рис. 158).

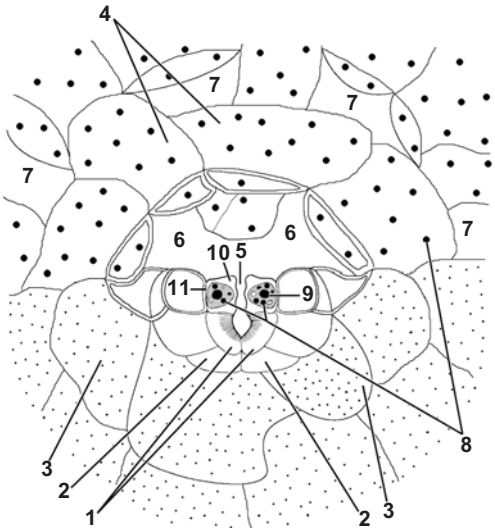


Рис. 158. *Строение устьичного аппарата:*
1 – замыкающие клетки устьица; 2 – побочные клетки; 3 – основные клетки эпидермы; 4 – клетки губчатого мезофилла; 5 – устьичная щель; 6 – подустьичная полость; 7 – межклетники мезофилла, заполненные воздухом; 8 – хлоропласты; 9 – ядро; 10 – обращенные друг к другу толстые стенки замыкающих клеток; 11 – тонкие стенки замыкающих клеток

Механизм функционирования устьиц легко понять, проделав следующий эксперимент. Если взять резиновый шарик и приклеить ему на стенку полоску липкой ленты, а затем надуть или наполнить водой, станет заметен изгиб, соответствующий приклеенной ленте. Если рядом поставить другой такой же шарик, то между ними образуется щель. После удаления воздуха из обоих шариков щель исчезнет. Сходные процессы происходят и в замыкающих клетках устьиц. При увеличении концентрации осмотически активных веществ замыкающие клетки наполняются водой (это обычно случается в вечернее, ночное или утреннее время), это приводит к образованию изгиба стенки, имеющей большую толщину, т. е. обращенной к соседней замыкающей клетке. А поскольку в ней происходит то же самое, между замыкающими клетками образуется щель, ведущая в пространство, которое называется *подустьичной полостью*. Она, в свою очередь, связана с другими межклетниками.

Когда все устьица открыты, транспирация и газообмен идут с такой скоростью, как если бы эпидерма отсутствовала вовсе. При понижении содержания воды в замыкающих клетках устьичная щель постепенно уменьшается, а затем закрывается полностью. Газообмен при этом резко уменьшается и осуществляется только через кутикулу с крайне низкой скоростью.

Изменение концентрации ионов в цитоплазме замыкающих клеток идет против градиента концентрации, следовательно, активно, с затратами энергии. Этим объясняется высокая фотосинтетическая активность замыкающих клеток. В них содержится большое количество запасного крахмала и многочисленные митохондрии.

Число и распределение устьиц, а также типы устьичных аппаратов широко варьируют у различных растений. Как уже говорилось, они имеются только у высших растений, причем не у всех. Устьица отсутствуют у современных мохообразных, поскольку у них фотосинтез осуществляет гаметофитное поколение, а спорофит не способен к самостоятельному существованию. Однако предполагают, что у предковых форм мхов устьица были. У низших форм устьичные аппараты примитивны, но в процессе эволюции увеличивалась неравномерность утолщения клеточной стенки замыкающих клеток и развивались побочные клетки.

Обычно устьица располагаются на нижней поверхности листа. У плавающих на поверхности воды, напротив, на верхней. У листьев злаков часто устьица расположены с обеих сторон равномерно, поскольку такие листья освещаются сравнительно равномерно. Численность устьиц варьирует от 100 до 700 на 1 мм^2 поверхности.

Вторичная покровная ткань (перидерма). Эта ткань приходит на смену эпидерме, когда зеленый цвет однолетних побегов сменяется на коричневый. Она характеризуется многослойностью и состоит из центрального слоя камбиальных клеток – *феллогена*

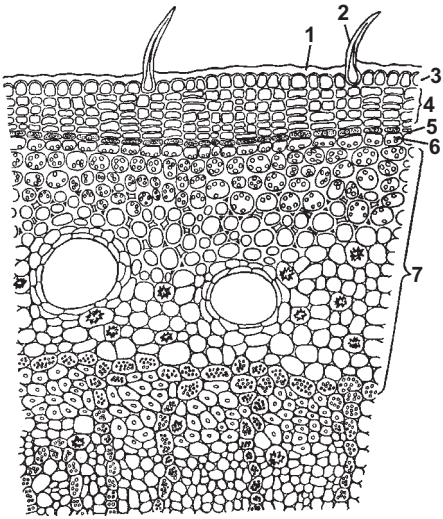


Рис. 159. *Развитие перидермы у зизифуса обыкновенного:*
1 – кутикула; 2 – эпидермальный волосок; 3 – эпидермис; 4 – феллема; 5 – феллоген; 6 – феллодерма; 7 – первичная кора (по Александрову)

(*греч.* fellos – пробка и genos – род, происхождение), который наружу откладывает клетки *феллемы*, а внутрь – *феллодерму* (*греч.* fellos – пробка и derma – кожа) (рис. 159).

Феллема, или *пробка*, сначала состоит из живых тонкостенных клеток, но со временем их стенки пропитываются суберином и растительными восками и отмирают. Содержимое при этом наполняется воздухом.

Феллема обладает многочисленными функциями. Прежде всего она предотвращает потерю влаги. Кроме того, пробка защищает растение от механических повреждений, болезнетворных микроорганизмов и, поскольку ее клетки наполнены воздухом, обеспечивает некоторую термоизоляцию.

Генерирующей основой перидермы является феллоген. Он закладывается в самой эпидерме или подлежащем субэпидермальном слое, реже – в глубоких слоях первичной коры. После этого феллоген откладывает наружу клетки пробки и внутрь – феллодерму, которая обеспечивает питание феллогена. Как только слой пробки оказывается достаточно мощным, побеги из зеленых становятся коричневыми или бурыми (с однолетними побегами это обычно происходит в конце лета или осенью).

Слой пробки непостоянен. Периодически в нем случаются разрывы, которые сообщаются с расположенными рядом межклетниками. При этом на поверхности образуются небольшие бугорки, называемые *чечевичками*, которые сообщают пространства межклетников с атмосферным воздухом.

Осенью, с наступлением холодов, феллоген откладывает под чечевичками слой опробковевших клеток, сильно уменьшающий транспирацию, но все-таки не исключающий ее полностью. Весной этот слой разрушается изнутри. Чечевички хорошо заметны, к примеру, на светлой коре березы в виде темных черточек.

Третичная покровная ткань (корка). Так же как и вторичные, третичные покровные ткани характерны только для древесных форм растений.

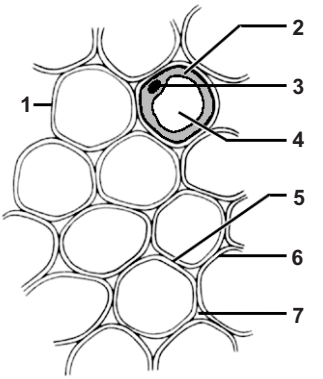
Феллоген многократно закладывается в более глубоких слоях коры, и ткани, которые оказываются снаружи от него, со временем отмирают, образуя более или менее толстый слой – корку. Поскольку эти клетки мертвы, они неспособны к растяжению. Но расположенные глубже живые делящиеся клетки приводят к увеличению поперечного размера древесного ствола и со временем разрывают наружный слой корки. Время наступления такого разрыва является довольно постоянной величиной для конкретных видов растений. У яблони это происходит на седьмом году жизни, у граба – на пятидесятом, а у некоторых видов не происходит вовсе.

Основной функцией корки является защита от механических и термических повреждений.

Паренхима

Паренхима представляет собой целую группу более или менее специализированных тканей, которые заполняют пространства внутри тела растения между проводящими и механическими тканями. Обычно клетки паренхимы имеют округлую, реже вытянутую форму (рис. 160). Характерно наличие развитых межклетников. Пространства между клетками совместно образуют важную транспортную систему – апопласт. Кроме того, межклетники образуют своеобразную «систему вентиляции» растения. Через устьица или чечевички они связаны с атмосферным воздухом и обеспечивают оптимальный газовый состав внутри растения. Особенно актуальными развитые межклетники становятся у растений, которые произрастают на заболоченной почве, где нормальный газообмен затруднен. Такую паренхиму часто называют *аэренхимой*.

Поскольку элементы паренхимы заполняют промежутки между другими тканями, они выполняют также функцию опоры. Учитывая, что все клетки паренхимы являются живыми, у них нет таких толстых оболочек, как, например, у склеренхимы. Поэтому механические свойства обеспечиваются тургором. В засушливое время содержание воды падает, что приводит к плазмолизу и завяданию растения.



Средний диаметр равен 25 мкм

Рис. 160. *Строение паренхимных клеток (поперечный разрез):*
клетки обычно изодиаметрические (округлые), но могут быть и вытянутыми: 1 – округлая клетка; 2 – тонкий периферический слой цитоплазмы; 3 – ядро; 4 – крупная центральная вакуоль; 5 – срединная пластинка; 6 – тонкая первичная целлюлозная клеточная стенка; 7 – заполненный воздухом межклетник (по Грину и соавт.)

Ассимиляционная паренхима образована тонкостенными клетками с обильными межклетниками. Большую часть цитоплазмы занимают многочисленные хлоропласты, поэтому этот тип паренхимы называют также *хлоренхимой*. Хлоропласты в ней располагаются не беспорядочно, а выстраиваются вдоль стенки (которая для увеличения поверхности может образовывать инвагинации), не затеняя друг друга. Именно в ассимиляционной паренхиме происходят реакции фотосинтеза, которые обеспечивают растение органическими веществами и энергией, а также делают возможным существование всех живых организмов на планете Земля.

Ассимиляционные ткани представлены только в освещенных частях растения, причем от окружающей среды они отделены прозрачной эпидермой. Как только на смену эпидерме приходят непрозрачные вторичные покровные ткани, ассимиляционная паренхима исчезает.

Запасающая паренхима служит вместилищем органических веществ, которые временно не используются растительным организмом. В принципе любая клетка с живым протопластом способна откладывать органические вещества в виде различного рода включений, однако некоторые клетки на этом специализируются. Богатые энергией соединения откладываются только в вегетационный период, а расходуются в период покоя и при подготовке к очередной вегетации. Поэтому становится понятным, что запасные вещества в вегетативных органах откладываются только у многолетних растений, для однолетних это неактуально.

Вместилищем запасов могут быть как обычные органы (побег, корень), так и специализированные – корневища, клубни, луковицы и др. Кроме того, все без исключения семенные растения запасают энергетически ценные вещества в семенах (в семядолях или эндосперме). Многие растения, произрастающие в засушливых условиях, запасают не только органические вещества, но и воду. Например, алоэ запасает воду в своих мясистых листьях, кактусы – в побегах.

Механические ткани

В той или иной мере все растительные клетки обладают механическими свойствами. Это обеспечивается, во-первых, жесткой оболочкой клетки, во-вторых, тургесцентностью. Раньше мы отмечали механические свойства клеток паренхимы, которые, будучи в состоянии тургора, поддерживают клетки, расположенные рядом. Позже будут обсуждаться механические качества ксилемы и флоэмы. Во всех этих случаях перечисленные ткани, кроме механических, выполняют еще и другие (часто разнообразные) функции. Но в растении есть ткани, для которых механические свойства являются основными. Это *колленхима* и *склеренхима*.

Обычно они функционируют, взаимодействуя с другими тканями, образуя внутри тела растения своеобразный каркас. В связи с этим их часто называют *арматурными*.

Не у всех растений механические ткани выражены одинаково хорошо. Растения, живущие в водной среде, нуждаются во внутренней опоре значительно в меньшей степени, чем наземные, потому что их тело в значительной мере поддерживается окружающей водой. На суше воздух не создает аналогичной поддержки, так как по сравнению с водой имеет значительно меньшую плотность. По этой причине наличие специализированных механических тканей становится весьма актуальным.

С позиции теории эволюции на протяжении всей эволюции наземных растений постоянно происходило совершенствование внутренних опорных структур. В результате мы можем наблюдать, как соломинка держит тяжелый колос, который по массе иногда превосходит ее более чем в сто раз (при этом еще и противодействуя ветру). Ничего похожего человек еще не в состоянии создать. Однако внимательное исследование закономерностей распределения механических тканей в теле растения подсказало немало интересных инженерных идей. Так, в стебле колленхима и склеренхима располагается по периферии вблизи поверхности, наподобие защитного цилиндра или трубы. Принцип распределения механических тканей вокруг проводящих пучков послужил моделью для создания легкой и прочной двутавровой балки (они широко используются в качестве перекрытий).

Колленхима образована только живыми клетками, вытянутыми вдоль оси органа. Этот вид механических тканей формируется очень рано, в период первичного роста. Поэтому принципиально важно, чтобы клетки оставались живыми, сохраняя способность растягиваться в соответствии с растяжением клеток, находящихся рядом.

Клетки колленхимы имеют ряд особенностей. Прежде всего это неравномерные утолщения оболочки, в результате чего одни ее участки остаются тонкими, а другие утолщаются (при этом невозможно обнаружить границу между первичной и вторичной оболочками). Оболочки не подвергаются лигнификации, т. е. не одревеснеют.

Клетки колленхимы располагаются по-разному относительно друг друга. У находящихся рядом клеток на обращенных друг к другу уголках образуются утолщения (рис. 161). Такая колленхима называется *уголковой*. В другом случае клетки располагаются параллельными слоями. Оболочки клеток, обращенные к этим слоям, сильно утолщены. Это *пластинчатая колленхима*. И наконец, клетки могут располагаться рыхло, с обильными межклетниками – *рыхлая колленхима*. Последний тип часто встречается у растений, живущих на переувлажненных почвах.

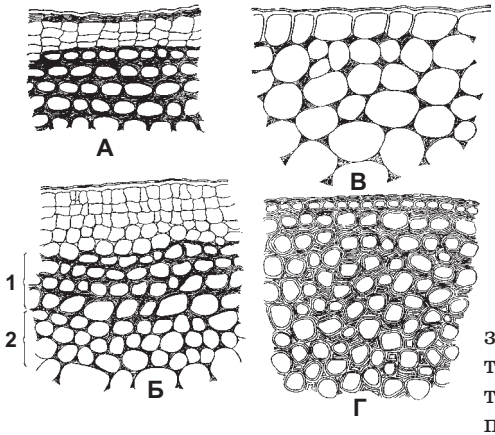


Рис. 161. *Типы колленхимы: А – пластинчатая колленхима в однолетнем побеге дуба черешчатого под формирующейся пробковой тканью; Б – пластинчатая (1) и уголковая (2) колленхимы в стебле баклажана; В – уголковая колленхима в черешке листа бегонии; Г – рыхлая колленхима в черешке листа лопуха большого (по Тутаюк)*

Колленхима имеет особое значение у молодых растений, травянистых форм, а также в тех частях растений, где не происходит вторичный рост (например, в листьях). Там она закладывается очень близко к поверхности, иногда сразу под эпидермой. Если орган имеет грани, то по их гребням можно обнаружить мощные слои колленхимы.

Следует особо подчеркнуть, что клетки колленхимы функциональны только при наличии тургора. При дефиците воды колленхима неэффективна, в результате растение временно завядает (например, обвисающие листья огурцов в жаркий день). После наполнения клеток водой функции колленхимы восстанавливаются.

Склеренхима представляет собой второй тип механических тканей. В отличие от колленхимы, где все клетки живые, клеточные элементы склеренхимы мертвы. Они имеют очень толстые стенки, которые и выполняют механическую функцию. Чрезмерное утолщение оболочки приводит к нарушению транспорта веществ, в результате протопласт гибнет. Оболочки клеток склеренхимы одревеснеют, когда орган растения уже завершил свой рост, поэтому они не препятствуют растяжению окружающих тканей.

В зависимости от формы различают два типа клеток склеренхимы – волокна и склереиды.

Волокна имеют сильно вытянутую форму с очень толстыми стенками и небольшой полостью. Они несколько меньше древесных волокон и часто образуют под эпидермой продольные тяжи или слои. Во флоэме или ксилеме их можно

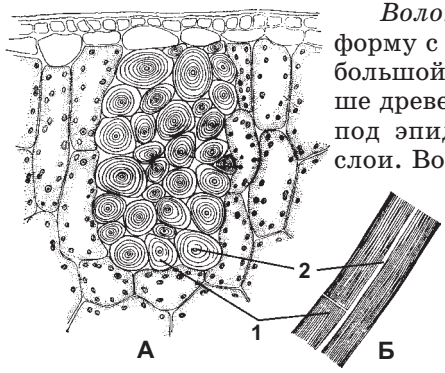


Рис. 162. *Лубяные волокна в листьях пальмы веерной: А – поперечный срез: 1 – оболочка волокна; 2 – полость волокна; Б – продольный срез (по Тутаюк)*

обнаружить поодиночке или группами. При этом во флоэме их называют *лубяными волокнами* (рис. 162), а в ксилеме – *волокнами либриформа*.

Склереиды, или *каменистые клетки*, представлены округлыми или ветвистыми клетками с мощными оболочками. В теле растения они могут находиться поодиночке (опорные клетки) или группами. Причем механические свойства сильно зависят от расположения склереид. Часто склереиды образуют сплошные слои, как, например, в скорлупе орехов или в косточках плодов (косточковых).

Выделительные ткани

Функцией выведения изначально обладает любая живая клетка, при этом транспорт может идти как по градиенту концентрации, так и против. Удаляться могут вещества, которые были синтезированы в клетке и впоследствии будут оказывать воздействие на деятельность других клеток (фитогормоны, ферменты). Такой процесс называется секрецией. В другом случае выводятся вещества, которые являются отходами жизнедеятельности клетки. Такой процесс называется экскрецией.

Несмотря на то что выведение веществ у клеток растений и животных осуществляется сходно, у растений имеется ряд особенностей, которые происходят из фундаментальных различий в жизнедеятельности. Уровень обменных реакций у растений значительно ниже, чем у животных. В результате выделяется пропорционально меньшие количества отходов. Кроме того, самостоятельно синтезируя практически все необходимые органические соединения, растение никогда не образует чрезмерные запасы. Часто выделяемые вещества служат исходным материалом для других реакций (к примеру, углекислый газ и вода).

Если у животных процесс выделения шлаков ассоциируется с выведением их из организма, растения могут этого и не делать, изолируя ненужные вещества в живом протопласте (напомним об активном и пассивном выведении в вакуоль разнообразных веществ), в мертвых клетках (большинство тканей многолетнего растения состоит именно из таких клеток) или в межклеточных пространствах.

Выделяемые вещества можно разделить на две большие группы. К первой относятся органические вещества, синтез которых непосредственно осуществляется клеткой. Это ферменты, полисахариды, лигнины, терпены (они являются составными эфирных масел и смол). Вторую группу образуют вещества, которые первоначально поступили в клетку извне с помощью ксилемного или флоэмного транспорта. Это вода, минеральные соли, аминокислоты, моносахара и др. Выделяемый секрет редко бывает однородным

и обычно состоит из смеси, в которой одно вещество имеет наибольшую концентрацию.

У растений, в отличие от животных, отсутствует целостная выделительная система. Справедливо говорить лишь о специализированных структурах, которые могут быть разбросаны по всему телу растения в виде *идиобластов*. Образующие их клетки отличаются от лежащей рядом паренхимы. Они обычно меньше, имеют электронноплотную цитоплазму, с развитыми элементами эндоплазматической сети и комплекса Гольджи. Центральная вакуоль часто бывает не выражена. Эти клетки связаны многочисленными плазмодесмами между собой и другими живыми клетками. В зависимости от характера выделяемых веществ возможны частные отличительные особенности.

В зависимости от расположения выделительные ткани могут быть *наружными* и *внутренними*.

Наружные выделительные ткани. *Железистые волоски* являются производными эпидермы. Морфологически они очень вариабельны – могут иметь многоклеточную головку, быть вытянутыми, в виде щитка на ножке и т. д. К ним относятся и жгучие волоски крапивы.

Гидатоды представляют собой структуры, осуществляющие *гуттацию* – выделение избыточной воды в условиях пониженной транспирации и высокой влажности. Эти структуры образованы группами бесцветных живых клеток с тонкими стенками – *эпитемой*. Эта ткань прилегает к проводящему пучку (рис. 163). Вода выделяется через особые водяные устьица (от обычных их отличает неподвижность и постоянно открытая щель). Состав гуттационной жидкости широко варьирует от почти чистой воды до чрезвычайно сложной смеси веществ.

Нектарники. Для многих растений характерно выделение жидкости, содержащей большое количество (от 7 до 87%) моно- и олигосахаридов. Этот процесс осуществляется особыми структурами – нектарниками. В зависимости от локализации различают *цветковые*, или *флоральные*, нектарники и расположенные на других частях растения (стеблях, листьях) *внецветковые*, или *экстрафлоральные*.

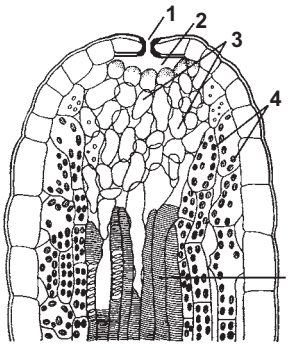


Рис. 163. *Гидатода зубчика листа примулы лекарственной:*
1 – водяное устьице; 2 – субэпидермальная полость; 3 – клетки эпитемы; 4 – клетки хлоринхимы; 5 – ксилема проводящего пучка (по Тутаюк, с изменениями и дополнениями)

В самом простом случае нектар представляет собой неизмененный флоэмный сок, который по межклетникам доставляется к поверхности и выводится через устьица. Более сложные образованы

железистой паренхимой, покрытой эпидермой с железистыми волосками. Нектар выводится или клетками эпидермы, или железистыми волосками. В этом случае выделяемый нектар отличается от флоэмного сока. В нем преобладают глюкоза, фруктоза и сахароза, а во флоэмном соке – сахароза. В небольшой концентрации содержатся ионы. В отдельных случаях, для привлечения опылителей, в нектаре могут находиться стероидные гормоны, которые необходимы для насекомых.

Пищеварительные железки присутствуют у насекомоядных растений (росянка, непентис и др.). В ответ на прикосновение мелких беспозвоночных животных они выделяют секрет, содержащий гидролитические ферменты, муравьиную, масляную и пропионовую кислоты. В итоге биополимеры расщепляются до мономеров, которые используются растением для своих нужд.

Солевые железы развиваются у растений, произрастающих на засоленных почвах. Эти железы располагаются на листьях и в растворенном виде выводят избыток ионов на поверхность, где соль сначала откладывается на кутикуле, а потом смывается дождем. Кроме того, многие растения имеют на листьях *солевые волоски*. Каждый такой волосок состоит из двух клеток: одна образует головку, а другая – ножку. Соли постепенно накапливаются в вакуоли клетки-головки, и когда их концентрация становится слишком высокой, головка отпадает, а на ее месте вырастает новая клетка, которая так же накапливает соли. В течение роста листа головка может отпадать и образовываться вновь несколько раз. Преимуществом солевых волосков является то, что, выделяя соли, они теряют очень мало воды, что очень важно для растений, произрастающих на засоленных почвах, где пресной воды не хватает.

Внутренние выделительные ткани. Разбросанные по всему телу растения в виде идиобластов, внутренние выделительные структуры, как правило, не выводят вещества за пределы организма, а накапливают их в себе. Если выделяемое вещество токсично, вокруг него образуются отложения суберина, который изолирует его от окружающих живых тканей. В зависимости от происхождения различают схизогенные и лизигенные вместилища выделяемых веществ (рис. 164).

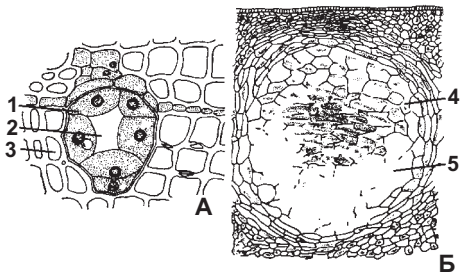


Рис. 164. *Выделительные ткани:*
А – схизогенный смоляной канал древесины сосны; Б – лизигенное эфироносное вместилище околоплодника мандарина; 1 – эпителиальные клетки; 2 – межклетник; 3 – трахеиды; 4 – разрушающиеся клетки; 5 – полость (по Хржановскому и соавт.)

Схизогенные вместилища представляют собой более или менее обширные межклетники, заполненные выделяемыми веществами. Примером могут служить смоляные ходы, характерные для хвойных, аралиевых, зонтичных и других. Смоляные ходы обычно сильно ветвятся, образуя сложную сеть. Полагают, что смола обладает бактерицидными свойствами, а также отпугивает травоядных животных, делая растение несъедобным для них.

Лизигенные вместилища образуются на месте живых клеток, которые погибают и разрушаются после накопления в них веществ. Такие образования можно обнаружить в кожуре цитрусовых.

Кроме перечисленных основных типов, имеется много промежуточных форм. Весьма своеобразны *млечники*. Они бывают двух типов. *Членистые* образуются из многих живых клеток, расположенных цепочками. В месте контакта оболочки разрушаются, протопласты сливаются и в итоге формируется единая сеть. Такие млечники можно встретить у сложноцветных. *Нечленистые* млечники образуются гигантской многоядерной клеткой. Она возникает на ранних этапах развития, удлиняется и ветвится по мере роста растения, образуя сложную сеть, например, у молочайных.

Клеточные стенки млечников сильно оводнены. Они не одревеснеют и поэтому пластичны. Центральную часть млечника занимает вакуоль с латексом, а протопласт занимает постенное положение. Причем границу между протопластом и вакуолью не всегда можно с уверенностью определить. Млечники проникают в области, где располагаются меристемы, и растут вместе с органом растения.

Проводящие ткани

В отличие от предыдущих этот тип тканей относится к *сложным*, т. е. состоит из по-разному дифференцированных клеток. Кроме собственно проводящих элементов, здесь присутствуют механические, выделительные и запасающие (рис. 165). Эти ткани объединяют все органы растения в единую систему. Выделяют два типа проводящих тканей – *ксилему* и *флоэму*. Они имеют как структурные, так и функциональные различия.

Проводящие элементы ксилемы образованы мертвыми клетками. По ним осуществляется дальний транспорт воды и растворенных в ней веществ от корня к листьям. Проводящие элементы флоэмы сохраняют живой протопласт. По ним осуществляется дальний транспорт от фотосинтезирующих листьев к корню.

Обычно ксилема и флоэма располагаются в теле растения в определенном порядке, образуя слои или *проводящие пучки*. В зависимости от строения различают несколько типов проводящих пучков, которые характерны для определенных групп растений (рис. 166). В *коллатеральном открытом пучке* между ксилемой и флоэмой находится камбий, обеспечивающий вторичный рост

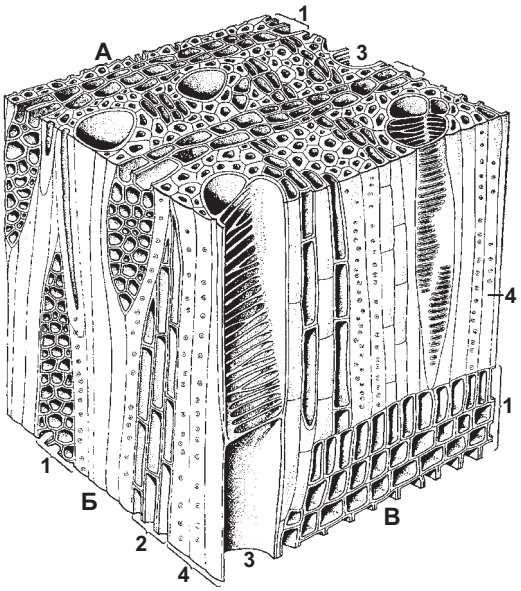


Рис. 165. *Трехмерная блок-диаграмма древесины дегенерии фиджийской:*
А – поперечный разрез; Б – тангентальный разрез; В – радиальный разрез; 1 – древесинные лучи; 2 – древесинная паренхима; 3 – сосуд; 4 – волокна (по Тахтаджяну)

(рис. 166-А). В *биколлатеральном открытом пучке* флоэма располагается относительно ксилемы с двух сторон (рис. 166-В). *Закрытые пучки* не содержат камбия, поэтому неспособны к вторичному утолщению (рис. 166-Б, 166-Г). Кроме того, встречаются два типа *концентрических пучков*, где или флоэма окружает ксилему (рис. 166-Д), или ксилема – флоэму (рис. 166-Е).

Ксилема (древесина). Развитие ксилемы у высших растений связано с обеспечением водного обмена. Поскольку через эпидерму постоянно выводится вода, пропорциональное количество влаги должно поглощаться растением и доставляться к органам, осуществляющим транспирацию. Несложно представить, что наличие живого протопласта в проводящих воду клетках сильно замедлило бы транспорт. По этой причине мертвые клетки здесь оказываются гораздо функциональнее. Однако мертвая клетка не обладает тургесцентностью, и поэтому механическими свойствами должна обладать оболочка. Действительно, проводящие элементы ксилемы состоят из вытянутых вдоль оси органа мертвых клеток с толстыми одревеснevшими оболочками.

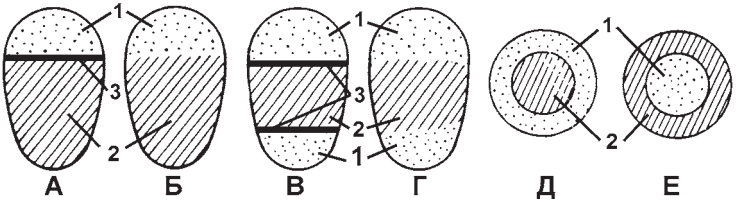


Рис. 166. *Схема строения разных типов проводящих пучков:*
А – коллатеральный открытый пучок; Б – коллатеральный закрытый пучок; В – биколлатеральный открытый пучок; Г – биколлатеральный закрытый пучок; Д – концентрический пучок с внутренней ксилемой; Е – концентрический пучок с наружной ксилемой; 1 – флоэма; 2 – ксилема; 3 – камбий

Первоначально ксилема образуется из первичной меристемы – прокамбия, расположенного на верхушках осевых органов. Вначале дифференцируется *протоксилема*, затем *метаксилема*. Существует три типа формирования ксилемы. При *экзархном* типе элементы протоксилемы сначала появляются на периферии пучка прокамбия, затем в центре возникают элементы метаксилемы. Если процесс идет в противоположном направлении (т. е. от центра к периферии), имеет место *эндархный* тип. В случае *мезархного* типа ксилема появляется в центре прокамбиального пучка, а затем откладывается как по направлению к центру, так и к периферии.

Для корня характерен экзархный тип закладки ксилемы, а для стебля – эндархный. У низкоорганизованных растений способы формирования ксилемы очень разнообразны и могут служить систематическими характеристиками.

У некоторых растений (например однодольных) все клетки прокамбия дифференцируются в проводящие ткани. Они неспособны к вторичному утолщению. У других (древесные формы) между ксилемой и флоэмой остаются меристемы, которые называются латеральными, или камбием. Эти клетки способны делиться, обновляя ксилему и флоэму. Такой процесс называется *вторичным ростом*. У многих растений, произрастающих в сравнительно стабильных климатических условиях, он идет постоянно, а у форм, приспособленных к сезонным изменениям климата, – периодически (в результате образуются хорошо выраженные годовые кольца прироста).

Для правильного понимания строения и функционирования клеток, проводящих воду, может оказаться весьма полезным рассмотрение основных этапов дифференциации клеток прокамбия. Первоначально развивается *протоксилема*. Ее клетки имеют тонкие оболочки, что не препятствует их растяжению в соответствии с ростом органа. Затем протопласт начинает откладывать вторичную оболочку. Однако этот процесс имеет особенности. Вторичная оболочка откладывается не сплошным слоем (это не позволило бы клетке растягиваться), а в виде колец или по спирали. Удлинение клетки при этом не нарушается. У молодых клеток кольца или витки спирали расположены близко друг к другу, а у более зрелых расходятся в результате растяжения клетки (рис. 167). Несмотря на то что кольчатые и спиральные утолщения оболочки не препятствуют росту, механически они уступают оболочкам, где вторичное утолщение образует сплошной слой. Поэтому после прекращения роста в ксилеме формируются элементы со сплошной одревеснев шей оболочкой. Это и есть *метаксилема*. Вторичное утолщение здесь не кольчатое или спиральное, как в протоксилеме, а точечное, лестничное или сетчатое. Ее клетки неспособны растягиваться и быстро (иногда в течение нескольких часов) отмирают. Интересно, что этот процесс у расположенных поблизости клеток протекает очень согласованно. В цитоплазме появляется большое

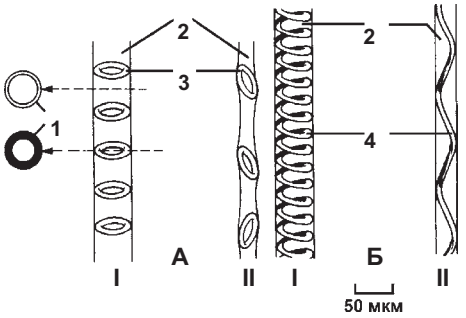


Рис. 167. *Строение сосудов протоксилемы:*
А – кольчатое утолщение: I – до растяжения; II – во время растяжения; Б – спиральное утолщение: I – до растяжения; II – после растяжения; 1 – поперечный разрез; 2 – целлюлоза первичной клеточной стенки; 3 – кольчатые отложения лигнина; 4 – спиральные отложения лигнина (по Грину и соавт., с изменениями)

количество лизосом. Они распадаются, и находящиеся в них ферменты разрушают протопласт. Если при этом разрушаются поперечные стенки, то расположенные друг над другом цепочкой клетки образуют полый *сосуд* (рис. 168). Сосудами обладают большинство покрытосеменных растений и некоторые папоротникообразные.

Если проводящая клетка не образует сквозных перфораций в своей стенке, ее называют *трахеидой*. Передвижение воды по трахеидам идет с меньшей скоростью, чем по сосудам, потому что у них нигде не прерывается первичная оболочка. Между собой трахеиды сообщаются посредством *пор*. Сразу следует уточнить, что сам термин «пора» подразумевает сквозное отверстие. У растений же пора представляет собой лишь углубление во вторичной оболочке до первичной. Никаких сквозных перфораций между трахеидами не имеется.

Чаще всего встречаются окаймленные поры, у которых обращенный в полость клетки канал образует некоторое расширение – *камеру поры*. Поры большинства хвойных на первичной оболочке имеют утолщение – *торус*. Напоминаем, что он представляет собой своеобразный клапан и способен регулировать интенсивность водного транспорта. Смещаясь, торус перекрывает ток воды через пору, но после этого он уже не способен вернуться в прежнее положение, т. е. совершает одноразовое действие.

Поры бывают более или менее округлыми, а также вытянутыми перпендикулярно вытянутой оси (группа этих пор напоминает лестницу,

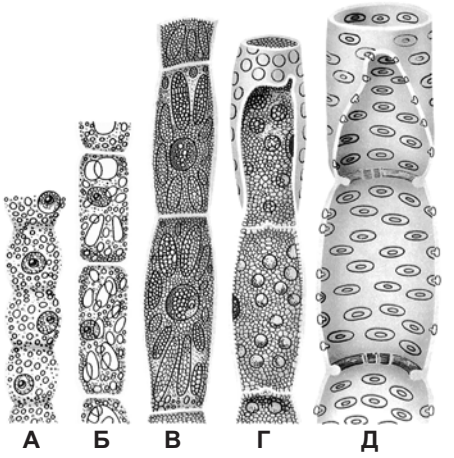


Рис. 168. *Развитие сосуда ксилемы с окаймленными порами:*
А – меристематические клетки; Б, В – развитие прокамбиального тяжа; Г – образование члеников сосудов из прокамбиальных клеток; Д – сосуд с окаймленными порами (по Жуковскому)

поэтому такую поровость называют лестничной). Через поры осуществляется транспорт как в продольном, так и в поперечном направлении. Поры присутствуют не только у трахеид, но и у члеников сосудов (отдельных клеток, которые сообща образуют сосуд).

Трахеиды представляют собой первую (с точки зрения эволюционной теории) и основную структуру, осуществляющую проведение воды в теле высших растений. Предполагают, что сосуды возникли из трахеид путем лизиса поперечных стенок между ними. Большинство папоротникообразных и голосеменных не имеют сосудов. Передвижение воды у них происходит исключительно посредством трахеид.

Сосуды в процессе исторического развития возникали неоднократно, причем у разных групп растений, но наиболее важное функциональное значение они получили у покрытосеменных, у которых они имеются наряду с трахеидами. Возможно, обладание более совершенным механизмом транспорта помогло им выжить и достигнуть такого разнообразия форм.

Поскольку ксилема является сложной тканью, кроме водопроводящих элементов, в ней содержатся и другие. Часть из них выполняет чисто механические функции. Это волокна либриформа. Наличие дополнительных механических структур очень важно. Несмотря на утолщения, стенки водопроводящих элементов все же слишком тонки и неспособны самостоятельно удерживать огромную массу многолетнего растения. Волокна развились из трахеид. Для них характерны меньшие размеры, мощные лигнифицированные (одревесневшие) оболочки и узкие полости. На стенке можно обнаружить поры, но они лишены окаймления. Волокна неспособны проводить воду и выполняют только функцию опоры.

Кроме мертвых элементов, в ксилеме имеются и живые клетки. Их масса может составлять до 25% общего объема древесины. Поскольку эти клетки имеют более или менее округлую форму, их называют паренхимой древесины. Как правило, в теле растения паренхима располагается двумя способами. При первом – клетки располагаются в виде вертикальных тяжей – это *тяжевая паренхима*. При другом – паренхима образует горизонтальные лучи, которые называются *сердцевинными лучами* (они соединяют сердцевину и кору). Считают, что паренхима выполняет ряд функций (к примеру, запасание веществ).

Флоэма (луб). Подобно ксилеме, флоэму относят к сложным тканям, т. к. она образована клетками нескольких типов. Основными из них являются проводящие, называемые *ситовидными элементами*. Если проводящие элементы ксилемы образованы мертвыми клетками, то у флоэмы они в течение всего периода функционирования сохраняют живой, хотя и сильно измененный протопласт. По флоэме осуществляется отток пластических веществ от фотосинтезирующих органов. Все живые клетки обладают

способностью проводить органические вещества. Поэтому если ксилему можно обнаружить только у высших растений, то транспорт органических веществ между клетками осуществляется и у низших.

Как и ксилема, флоэма развивается из апикальных меристем. Вначале в прокамбиальном тяже формируется *протофлоэма*. Она способна растягиваться по мере роста окружающих ее тканей. Когда рост завершается, вместо протофлоэмы формируется *метафлоэма*.

У различных групп высших растений можно встретить два типа ситовидных элементов. У папоротникообразных и голосеменных они представлены *ситовидными клетками*. Ситовидные поля в них рассеяны по боковым стенкам. В протопласте сохраняется ядро, которое, однако, подвергается некоторой деструкции.

Ситовидные элементы покрытосеменных называются *ситовидными трубками*. Как уже отмечалось, ситовидные трубки сообщаются между собой через ситовидные пластинки. Ядра в зрелых клетках отсутствуют. Зато рядом с ситовидной трубкой присутствует *клетка-спутница*, которая образуется вместе с ситовидной трубкой в результате митотического деления общей материнской клетки (рис. 169). Клетка-спутница имеет более плотную цитоплазму с большим количеством активных митохондрий и полноценно функционирующее ядро. Характерно наличие огромного количества плазмодесм, приблизительно в десять раз большего, чем у других клеток. Полагают, что клетки-спутницы оказывают воздействие на функциональную активность безъядерных ситовидных трубок.

Структура зрелых ситовидных клеток имеет ряд особенностей. Вакуоль отсутствует, в результате чего цитоплазма сильно разжижается. Ядро отсутствует (у покрытосеменных) или находится в сморщенном состоянии и функционально малоактивно. Рибосомы и комплекс Гольджи также отсутствуют, но хорошо развит эндоплазматический ретикулум, который не только пронизывает цитоплазму, но и переходит в соседние клетки через поры ситовидных полей. В изобилии встречаются хорошо развитые митохондрии и пластиды.

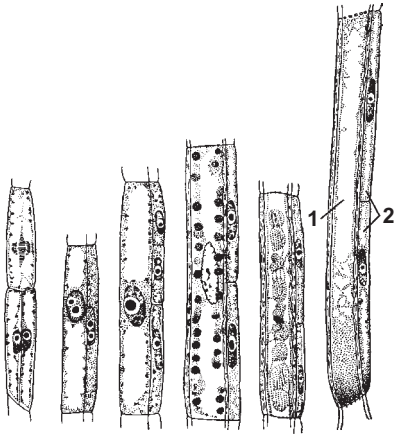


Рис. 169. *Развитие ситовидных элементов и клеток-спутников:*
1 – ситовидная трубка; 2 – клетки-спутницы (по Эзау)

Транспорт между клетками идет через отверстия, расположенные на клеточных оболочках. Такие отверстия называют порами, но, в отличие от пор трахеид, они являются сквозными. Их происхождение до сих пор не вполне ясно. Вероятнее всего, они представляют собой сильно расширенные плазмодесмы, на стенках которых откладывается полисахарид каллоза. Поры редко встречаются поодиночке. Как правило, они располагаются группами, образуя *ситовидные поля*. Если у примитивных форм ситовидные поля без особого порядка рассеяны по всей поверхности оболочки, то у более совершенных покрытосеменных располагаются на примыкающих друг к другу концах соседних клеток, образуя *ситовидную пластинку* (рис. 170). Если на ней имеется только одно ситовидное поле, ее называют *простой*, если несколько – *сложной*.

Если механизм движения воды по проводящим элементам ксилемы подчиняется законам гидродинамики и в основном ясен, то транспорт веществ по живым ситовидным элементам до конца еще не исследован. Скорость передвижения растворов здесь составляет до 150 см/час, что более чем в тысячу раз превышает скорость свободной диффузии. Вероятно, имеет место активный транспорт, а многочисленные митохондрии ситовидных элементов и клеток-спутниц поставляют необходимую для этого АТР.

Срок деятельности ситовидных элементов флоэмы зависит от наличия латеральных меристем. Если они есть, то ситовидные элементы служат один-два года, а затем замещаются новыми. Если камбий отсутствует, ситовидные элементы работают в течение всей жизни растения.

Кроме ситовидных элементов и клеток-спутниц, во флоэме присутствуют лубяные волокна, склереиды и паренхима.

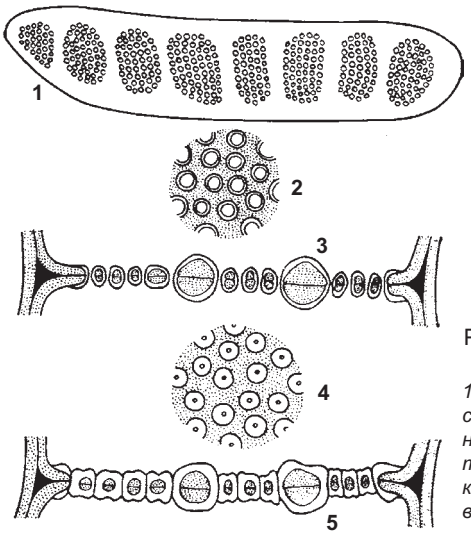


Рис. 170. *Строение ситовидной пластинки:*

1 – вид сверху сложной ситовидной пластинки; 2 и 3 – ситовидная пластинка на поперечном и продольном срезах ситовидной трубки при низком содержании каллозы в порах; 4 и 5 – то же самое при высоком содержании каллозы (по Яценко-Хмелевскому)

ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ

Дифференцированные органы присущи только высшим растениям. Водная среда не стимулирует расчленения тела у обитающих в ней водорослей, потому что создает достаточно стабильные условия обитания. Все клетки низшего растения находятся в сходных условиях: температура, освещение, минеральный состав окружающей воды и др. – и одинаковы для всех. Поэтому клеточные популяции низших растений, как правило, однородны (исключением являются некоторые высокоорганизованные водоросли, у которых можно обнаружить до десяти различных типов тканей). Отсутствие тканей, соответственно, делает невозможным и появление органов.

Выход на сушу вынудил предков современных высших растений решать задачи, неактуальные для водорослей, связанные с защитой от пересыхания, механической опорой, размножением и т. д. Размножение спорами на суше сопровождается гибелью громадного большинства генеративного материала. Поскольку лишь немногие споры попадают в благоприятную среду, возникает потребность в увеличении продукции спор, а поскольку для этого требуется много органического вещества, растение нуждается в большом количестве фотосинтезирующих клеток.

У первых наземных растений почти все клетки содержали хлоропласты. Но для фотосинтетических реакций в равной мере необходимы углекислый газ и вода. И если низшие растения легко получают эти вещества из окружающей их воды, на суше это невозможно, потому что большая часть углекислого газа находится в воздухе, а воды – в почве. В результате появилась полярность, при которой часть растения тяготела к поверхности почвы, а затем погрузилась в нее полностью, взяв на себя функцию поглощения воды из почвенных растворов. Другая часть растения, напротив, стремилась принять максимально вертикальное положение, оставаясь на поверхности. В отличие от подземной части в клетках надземной сохранились хлоропласты, которые, активно функционируя, обеспечивали все растение органическими веществами. Так появились два основных вегетативных органа – корень и побег (рис. 171).

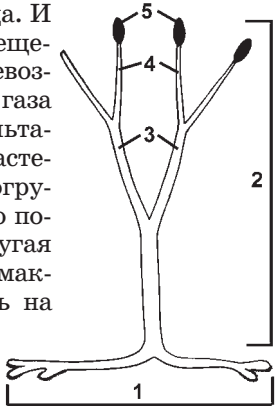


Рис. 171. *Основные органы спорофита примитивного высшего растения: 1 – предшественник корня; 2 – предшественник побега; 3 – мезом; 4 – телом; 5 – спорангии (по Тахтаджяну)*

Возникновение органов сопровождалось появлением и развитием высокоспециализированных тканей, которые сообща обеспечивали нормальную жизнедеятельность всего растительного организма.

Корень

Корень является одним из основных вегетативных органов высшего растения. Он обладает радиальной симметрией и способен к неограниченному росту в длину, потому что содержит апикальную меристему.

Прообразом корня были *ризомоиды* (*греч*. rhizoma – корневище) примитивных наземных растений. Эти элементарные органы возникли в результате дихотомического (вильчатого) ветвления нижнего полюса у риниофитов и напоминали корневища современных высших растений. Ризомоиды были покрыты волоскообразными выростами – *ризоидами* (*греч*. rhiza – корень и eidos – вид). Полагают, что из ризоидов развились корневые волоски, а из ризомоидов – корневища и корни. Появление органа, специализированного на поглощении из почвы воды и транспорте ее к фотосинтезирующей надземной части, стало событием, которое резко повысило общий уровень внутренней организации первых высших растений и дало прекрасные перспективы для дальнейшего эволюционного развития на поверхности суши.

Строение корня зависит от его возраста. У молодого корня выделяют несколько зон, которые имеют анатомические и функциональные различия (рис. 172). На верхушке органа располагается точка роста, образованная апикальной меристемой. Постоянно растущий корень нуждается в защите этой точки от механического повреждения твердыми частицами почвы. Эту функцию берет на себя *корневой чехлик*, который имеется у большинства растений, отсутствуя лишь у некоторых водных форм и паразитов. Чехлик образован рыхло расположенными тонкостенными живыми клетками. Они постоянно слущиваются и заменяются новыми. Из отслоившихся клеток образуется слизь, которая выполняет роль своеобразной смазки, облегчая продвижение корня в почве. Кроме функций защиты и смазки, корневой чехлик определяет положительный геотропизм корня (эту функцию легко доказать, удалив чехлик – корень при этом теряет свою ориентацию вниз, но восстанавливает ее после регенерации чехлика). Механизм, обеспечивающий восприятие силы тяжести, до конца еще не ясен, возможным объяснением этого является присутствие в клетках корневого чехлика крупных зерен крахмала. Полагают, что при изменении ориентации корня тяжелые зерна смещаются, генерируя при этом сигнал, который координирует дальнейший рост корня в правильном направлении.

Непосредственно под чехликом располагается *зона деления* – постоянно делящиеся клетки, которые обеспечивают апикальный рост. Интересно, что в результате деления дочерние клетки откладываются не только внутрь, но и наружу, пополняя популяцию

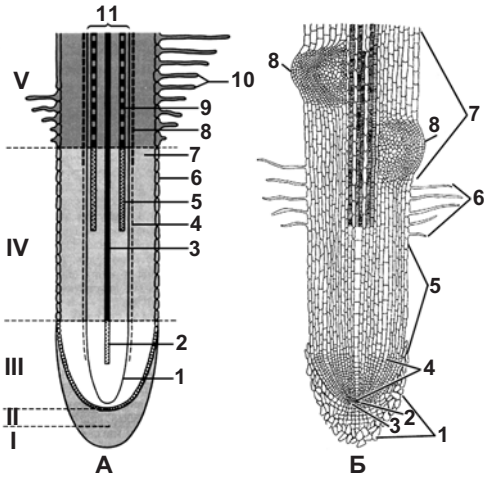


Рис. 172. *Схема строения кончика корня (продольный срез):*

А – схематическое изображение: I – корневой чехлик; II – зона инициальных клеток; III – зона меристемы; IV – зона растяжения; V – зона корневых волосков (зона всасывания); 1 – перицикл; 2 – незрелые элементы флоэмы; 3 – зрелые элементы флоэмы; 4 – эндодерма без поясков Каспари; 5 – незрелые элементы ксилемы; 6 – ризодерма; 7 – первичная кора; 8 – эндодерма с поясками Каспари; 9 – зрелые элементы ксилемы; 10 – корневые волоски; 11 – центральный цилиндр; Б – клеточное изображение: 1 – корневой чехлик; 2 – зона инициальных клеток; 3 – калиптроген (меристема корневого чехлика); 4 – зона деления клеток; 5 – зона роста клеток; 6 – зона корневых волосков (зона всасывания); 7 – зона проведения; 8 – формирующиеся боковые корни (по Полевому и Тутаюк)

постоянно погибающих клеток корневого чехлика. В точке роста находятся *инициальные клетки*, которые никогда не специализируются, а дают начало всем другим клеткам. Их численность зависит от систематического положения растения. К примеру, у большинства папоротникообразных присутствует лишь одна инициаль, имеющая вид тетраэдра. В плоскостях, параллельных граням тетраэдра, постоянно осуществляются деления, при этом одна из дочерних клеток остается инициалью. Она восстанавливает свою характерную форму и объем, после чего вновь приступает к делению. Другая дочерняя клетка несколько раз делится, а затем дифференцируется в элемент конкретной ткани. В апексах семенных растений инициальных клеток много, и они располагаются слоями, каждый из которых дает начало определенной структуре корня. Так, у двудольных покрытосеменных инициали образуют три слоя. Из первого образуется корневой чехлик и ризодерма, из второго формируется первичная кора, из третьего – осевой цилиндр.

В следующем после зоны деления участке корня клетки почти не увеличивают свою численность, зато сильно увеличивают свой объем и растягиваются, поэтому эта область получила название *зоны растяжения*. Она составляет несколько миллиметров и кажется светлой. Уже здесь начинает формироваться ризодерма и происходит всасывание небольшого количества воды. Однако основное количество почвенных растворов поглощается в следующем участке – *зоне всасывания*.

Зона всасывания имеет огромное значение для жизни растения, потому что именно она снабжает все клетки водой и минеральными

веществами. Всасывание осуществляется особой специализированной эпидермальной тканью – *ризодермой* (*греч.* rhiza – корень и derma – кожа), которая расположена на поверхности корня. Ризодерма покрыта тонкими волосками, представляющими собой выросты стенок клеток с цитоплазмой. Длина волосков в среднем составляет один-два миллиметра, но у разных растений может колебаться от 0,05 до 10 мм. Все вместе они увеличивают поверхность всасывания примерно в 18 раз. Ризодерма очень деятельна и активно влияет на процессы всасывания, избирательно поглощая необходимые для растения вещества. Оболочка корневого волоска очень тонка, снаружи она покрыта слизью, которая облегчает всасывание. В цитоплазме клеток ризодермы содержится много митохондрий, что свидетельствует о высокой энергетической активности этих клеток.

Несмотря на то что зона всасывания перманентно присутствует в молодом корне, она очень динамична. Нежная ризодерма постоянно погибает, и этот процесс идет в апикальном направлении, но со стороны зоны растяжения в нее постоянно включаются новые клетки. Поскольку все это сопровождается ростом корня, зона поглощения постоянно перемещается в почве и корневые волоски получают доступ к новым источникам минеральных веществ.

Ниже ризодермы располагается *первичная кора*, состоящая в основном из живых паренхиматозных клеток с тонкими оболочками. В первичной коре хорошо развита система межклетников, циркулирующий в них воздух снабжает живые клетки кислородом (особенно сильно межклеточные пространства развиты у растений, растущих на избыточно увлажненных почвах). Кроме того, межклетники сообща образуют важную транспортную систему – *систему апопласт*а. Транспорт веществ от всасывающих клеток (ризодермы) до проводящих элементов осевого цилиндра через первичную кору осуществляется двумя путями: по связанным между собой через плазмодесмы протопластам живых клеток первичной коры, т. е. по симпласту; или по межклетникам, т. е. по апопласту. Обычно активно используются оба способа.

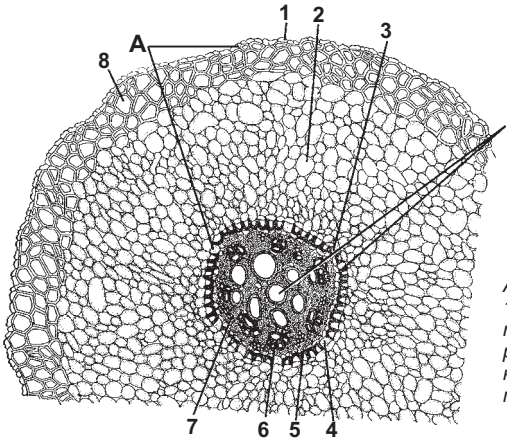


Рис. 173. *Поперечный срез корня ириса:*
А – кора; Б – центральный цилиндр; 1 – эпиблема (первичная покровная ткань корня); 2 – поглощающая паренхима; 3 – эндодерма; 4 – пропускные клетки; 5 – перицикл; 6 – ксилема; 7 – флоэма; 8 – экзодерма (по Тутаюк)

Первичная кора отделена от ризодермы слоем особых клеток – *экзодермой*, а от осевого цилиндра – *эндодермой*, что очень важно для решения функциональных задач (рис. 173). Экзодерма первоначально регулирует транспорт, а после гибели ризодермы становится покровной тканью корня. При этом функция всасывания вначале резко ослабляется, а затем исчезает вовсе, поэтому данный участок корня специализируется на транспорте веществ и, соответственно, называется *зоной проведения.*

Клетки эндодермы привлекают внимание необычным устройством своих оболочек. Они имеют характерные утолщения, которые окружают клетку в виде пояса. По имени описавшего их ученого утолщения называются *поясками (*или *пятнами) Каспари*. В поясках присутствует суберин, что придает им водоотталкивающие свойства. Клетки эндодермы, смыкаясь в области поясков Каспари, окружают осевой цилиндр, создавая водонепроницаемое кольцо, которое вынуждает транспортирующиеся по апопласту растворы переходить в симпласт, а затем в проводящие структуры осевого цилиндра.

Осевой цилиндр в корне начинает формироваться довольно рано, его элементы закладываются в непосредственной близости от зоны деления. Наружный слой осевого цилиндра образован меристематической тканью – *перициклом,* под ним располагается прокамбий, из клеток которого дифференцируются проводящие элементы. Уместно вспомнить, что в корне ксилема и флоэма развиваются экзархно, или центростремительно, т. е. их первичные элементы (протоксилема и протофлоэма) закладываются ближе к перициклу, а более зрелые (метаксилема и метафлоэма) ближе к центру. Сначала формируется флоэма (ее элементы можно обнаружить рядом с апексом), позже ксилема, но впоследствии ксилема развивается быстрее, занимая в итоге центр молодого корня, где располагается в виде звезды. Флоэма теперь занимает промежутки между лучами звезды.

Все, описанное выше, относится к первичной структуре корня. Она характерна для молодых корней и корней, в которых отсутствуют латеральные меристемы (что имеет место у папоротникообразных и однодольных покрытосеменных). Такие органы неспособны к вторичному утолщению. Однако в корнях голосеменных и двудольных покрытосеменных растений латеральные меристемы присутствуют в виде камбия, перицикла и феллогена. Клетки камбия не образуют сплошного слоя, а располагаются группами между ксилемой и флоэмой. Откладывая наружу вторичную флоэму и внутрь вторичную ксилему, камбий обеспечивает вторичное утолщение корня, которое со временем может стать очень значительным (принципиально вторичные утолщения корня и стебля схожи, однако годовые слои прироста в корне обычно не выражены). Перицикл не способен генерировать проводящие

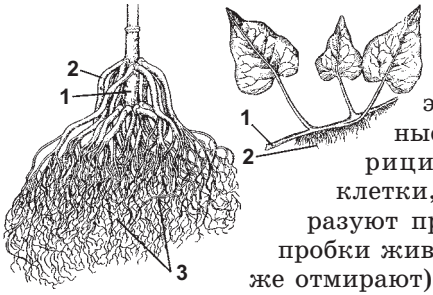


Рис. 174. *Придаточные корни: 1 – стебель; 2 – придаточные корни; 3 – боковые корни (по Тутаюк)*

элементы, но образует паренхимные лучи. Феллоген образуется в перицикле, он откладывает наружу клетки, которые вскоре отмирают и образуют пробку (оказавшиеся снаружи от пробки живые клетки первичной коры также отмирают), после чего корень приобретает буро-коричневую окраску.

Корень способен формировать боковые ответвления, которые развиваются эндогенно из перицикла. Обычно этот процесс происходит в молодом корне на некотором расстоянии от апекса и осуществляется следующим образом. На поверхности осевого цилиндра образуется бугорок из делящихся клеток перицикла. По мере его увеличения в бугорке формируется апикальная меристема. Затем зачаточный корешок прорывает слой эндодермы, а также первичную кору и становится *боковым корнем* с собственным апексом и чехликом. В нем развиваются проводящие элементы осевого цилиндра.

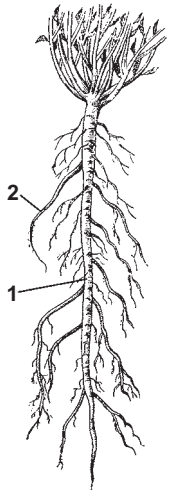


Рис. 175. *Стержневая корневая система: 1 – главный корень; 2 – боковые корни (по Тутаюк)*

От боковых корней следует отличать *придаточные* (рис. 174). Последние образуются на стеблях, листьях и на корнях (в отличие от боковых корней, придаточные здесь возникают не на молодых органах вблизи апекса, а на старых корнях). Придаточные корни развиваются из различных популяций живых клеток – камбий, феллоген, паренхима и др.

Вместе все корни одного растения образуют *корневую систему*, причем у разных групп растений она формируется неодинаково. Существует несколько классификаций корневых систем, каждая из них основывается на различиях самих корней, распределении их в почве и т.д.

В *стержневой корневой системе* хорошо развит главный корень (напомним, что он присущ только семенным растениям, у которых развивается из зародышевого корешка), который легко выделяется среди других корней. Такая система характерна для большинства двудольных (рис. 175).

Мочковатая корневая система образована придаточными корнями. Главный корень здесь неразличим, он может быть неразвитым или отсутствовать вовсе (рис. 176). Мочковатую корневую систему имеют, в частности, злаки.

Папоротникообразные не имеют семени, поэтому у них главный корень вообще не принимает участия в формировании корневой системы – она с самого начала образуется из придаточных корней (после отмирания зародышевого корешка). Это первично гоморизная корневая система.

Если главный корень имеется только на ранних этапах (конечно, имеются в виду семенные растения), а затем отмирает, корневая система формируется из придаточных корней и называется *вторично гоморизной*.

Корневая система, в которой одновременно присутствуют и главный и придаточные корни, получила название *аллоризной*.

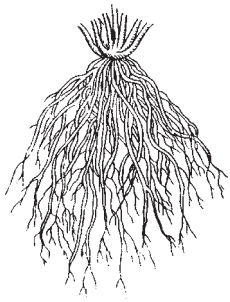


Рис. 176. *Мочковатая корневая система (по Хржановскому)*

В зависимости от распределения корней в толще почвы выделяют *поверхностные, глубинные и универсальные* корневые системы. Поверхностно располагаются корневые системы у большинства однолетних растений, а также у некоторых многолетних (в частности злаков, кактусов и др.). Особенно это характерно для растений дождевых лесов, у которых большая часть корневой системы располагается на глубине до 30 см, и растений, произрастающих в болотистой местности. Глубоко в почве располагаются корни многих растений, живущих в условиях дефицита влаги (ксерофитов). У них корни могут достигать уровня грунтовых вод.

Функции корня разнообразны, но главной из них является поглощение почвенных растворов. Любое растение нуждается в неорганических ионах, которые получает извне. Источником азота служит воздух, остальные же элементы находятся в соединениях, которые образуют горные породы. Эти породы подвергаются воздействию различных факторов, что приводит к их постепенному разрушению – выветриванию. В результате образуется песок, а ионы, попадая в воду, становятся доступными для растений.

Для четкого понимания процесса всасывания почвенных растворов необходимо в общих чертах знать устройство почвы. В ее состав входят минеральные компоненты – различные фракции песка, пыль, глина и компонент, имеющий биогенное происхождение, – гумус. Он образуется в результате переработки некоторыми живыми организмами детрита – мертвых корней, листьев, веток и других органических остатков. Гумус связывает минеральные частицы, и в результате формируются плотные гранулы, обильно пронизанные порами. Такая структура позволяет почве поглощать и удерживать значительные объемы воды, и при этом обеспечивает оптимальное соотношение воды и воздуха. Вода в почве может находиться в доступных или недоступных для растения состояниях.

Недоступна вода, связанная почвенными коллоидами, минеральными компонентами почвы и находящаяся в мелких капиллярах. Доступная же влага удерживается в почве силой 0,5 – 3,0 МПа. На доступность воды влияет также величина концентрации ионов. Чрезмерное содержание солей в почвенных растворах не позволяет корням растений всасывать влагу, напротив, вода в такой ситуации может даже покидать растение. Некоторые растения, приобретя соответствующие приспособления, адаптировались к условиям засоления, но все-таки сильно засоленные почвы, как правило, безжизненны.

Обитающие в различных условиях растения по-разному снабжаются водой, в связи с чем их делят на ряд экологических групп.

Гидратофиты обитают в воде, поэтому никакого дефицита влаги не испытывают, напротив, им часто приходится решать задачи, связанные с выведением лишней воды (особенно это актуально для пресноводных форм). Первичными гидратофитами являются водоросли, они не имеют корня и воду поглощают всей поверхностью тела. Вторичные гидратофиты представляют собой высшие растения, предки которых в процессе эволюции вторично заселили водную среду.

Гигрофиты являются наземными растениями, хотя и произрастают в условиях обильного увлажнения. Дефицит воды для них губителен.

Ксерофиты живут в условиях жары и засухи, поэтому они почти постоянно испытывают недостаток влаги. Многие из ксерофитов приспособились запасать воду в своих тканях (например, алоэ, кактусы).

Мезофиты растут при более или менее регулярном увлажнении. К этой группе относятся большинство наземных растений.

Бóльшая часть воды поглощается в специализированном для выполнения этой функции отделе корня – зоне всасывания. Своеобразным ионным насосом здесь служат клетки ризодермы. Всасывание воды осуществляется посредством осмоса, причем этот процесс регулируется осмотически активными веществами, которые содержатся в протопластах живых клеток, а также в клеточных стенках. Такими веществами являются минеральные соли и некоторые метаболиты. Напомним, что транспорт воды в клетку осуществим только в том случае, если в ней содержится осмотически активных веществ больше, чем в почвенных растворах. Затем вода с минеральными солями проходит через паренхиму первичной коры и достигает эндодермы. И если до этого транспорт шел как по межклетникам (по апопласту), так и по соединенным между собой плазмодесмами протопластам (по симпласту), окруженные водонепроницаемыми поясками Каспари клетки эндодермы вынуждают растворы из межклетников переходить

в симпласт (рис. 177). После этого вода с находящимися в ней ионами попадает в осевой цилиндр, где проникает в ксилему. Этому процессу способствуют находящиеся вблизи элементов ксилемы паренхимные клетки. Они выполняют роль второго ионного насоса, перекачивая ионы через поры в стенках трахеид в их полость. В результате находящийся в ксилеме раствор (ксилемный сок) содержит ионов больше, чем окружающий раствор, что заставляет воду по закону осмоса поступать внутрь сосудов. При этом формируется гидростатическое давление, которое называется *корневым давлением*. Оно может достигать нескольких атмосфер. Корневое давление можно измерить, совершив несложный эксперимент – срезать под корень растение (почва под ним должна быть хорошо увлажнена) и укрепить на пеньке манометр. Благодаря корневому давлению вода выходит через срез и ее давление может быть измерено манометром. О механизме движения воды по ксилеме более подробно будет рассказано в разделе, посвященном стеблю.

В корне активно синтезируются многие органические вещества, которые необходимы растению, в частности аминокислоты (подробнее об этом будет рассказано ниже). Корень заякоривает в земле и удерживает на поверхности надземную часть растения, которая зачастую имеет громадную массу. Это чрезвычайно важно для деревьев с их мощными стволами.

Корень активно взаимодействует с различными почвенными организмами, в частности с грибами. Несмотря на то что такое сотрудничество иногда приводит к угнетению растения или, напротив, растение может переваривать гифы гриба, взаимоотношения между растением и грибом принято считать обоюдовыгодным, т. е. симбиозом. Ассоциация корня растения с грибом получила название *микоризы* (*греч*. mykes – гриб и rhiza – корень, т. е. «грибокорень»). Она встречается у громадного большинства семенных растений, отсутствуя лишь у водных и паразитических растений, а также некоторых других (гречишных, осоковых, крестоцветных).

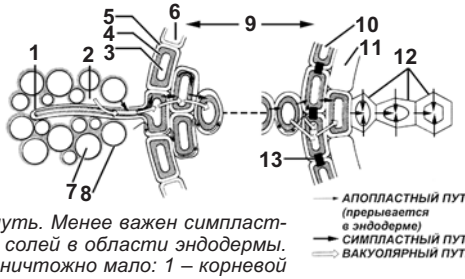


Рис. 177. *Схема поглощения воды и ионов корнем:*

А – схема передвижения воды и ионов в корне (корень изображен в поперечном разрезе). Толщина клеточных стенок для ясностипреувеличена. Наибольшее значение для передвижения воды и растворенных в ней веществ имеет апопластный путь. Менее важен симпластный путь, если не считать переноса солей в области эндодермы. Передвижение по вакуолярному пути ничтожно мало: 1 – корневой волосок; 2 – воздух + вода; 3 – вакуоль; 4 – цитоплазма; 5 – клеточная стенка; 6 – слой клеток, образующих корневые волоски (ризодерма); 7 – частичка почвы; 8 – тонкая пленка воды, прочно связанная с частичкой глинозема; 9 – кора; 10 – эндодерма; 11 – перицикл; 12 – сосуды ксилемы; 13 – поясок Каспари

Микориза неодинаково влияет на различные группы растений. Многие лесные деревья, будучи зараженными микоризой, развиваются гораздо лучше, чем без нее. Другие, в частности береза, в благоприятных условиях прекрасно растут и без микоризы. В то же время существуют растения, которые вообще не могут обходиться без сожительства с грибом, особенно это относится к орхидным. В тропических лесах большую часть минеральных веществ растения получают от микоризного гриба, живущего на детрите.

Выделяют два типа микоризы – эктомикоризу и эндомикоризу. *Эктомикориза* (*эктотрофная микориза*) широко распространена среди древесных растений средней полосы, в частности у хвойных, березы, бука, дуба, ивы, некоторых кустарников и трав. В этом случае гифы гриба плотным чехлом окутывают молодые корни, образуя *гифовую мантию*. Гифы по межклетникам могут проникать в ткани корня, но не входят в живые клетки. Гриб выделяет гормоны, что приводит к ветвлению и утолщению молодых корней, причем у них исчезают корневые волоски. Эктомикоризу обычно вызывают грибы, которые относятся к отделу Basidiomycota, хотя нередко в этом участвуют несколько видов. В результате такого сотрудничества растение получает от гриба воду и минеральные вещества, а гриб – углеводы и некоторые другие органические соединения, которые он, будучи гетеротрофом, не способен синтезировать самостоятельно. Кроме того, гриб способен расщеплять некоторые органические соединения почвы, недоступные для растений, и передавать их корню. Также гриб и растение взаимно обмениваются аминокислотами.

Эндомикориза (*эндотрофная микориза*) встречается гораздо чаще и развивается несколько иначе: гифы не образуют чехол вокруг корня, но проникают глубоко в кору корня, причем, в отличие от эктомикоризы, внедряются в живые клетки паренхимы. Там гифы образуют клубки, которые впоследствии клетка переваривает. Эндомикориза характерна для большинства покрытосеменных растений.

Наряду с грибами некоторые растения вступают в симбиотические отношения с азотфиксирующими бактериями, хотя это явление встречается гораздо реже, чем микориза.

Азот содержится во многих органических соединениях, поэтому все живые организмы нуждаются в регулярном поступлении его извне. Несмотря на то что большая часть атмосферы состоит из азота, его дефицит встречается повсеместно. Это происходит потому, что в молекуле азота атомы связаны между собой очень прочными ковалентными связями, которые весьма трудно разорвать. Поэтому молекулярный азот совершенно недоступен для эукариотических организмов и они нуждаются в более доступных его соединениях. Некоторые же прокариоты благодаря наличию у них особого nif-гена (контролирующего синтез фермента нитрогеназы)

обладают способностью фиксировать атмосферный азот (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном метаболическим процессам в микробной клетке). Такие микроорганизмы обладают различной степенью свободы, в связи с чем их делят на *свободноживущие* и *симбиотические*. К первой группе относят, в частности, анаэробные бактерии клостридии (Clostridium) и аэробные – азотобактер (Azotobacter), которые обитают в почве. Отдельные фотосинтезирующие бактерии и сине-зеленые водоросли (которые тоже являются прокариотами) сопрягают процесс азотфиксации с фотосинтезом.

Из симбиотических азотфиксирующих бактерий наиболее известны представители рода ризобиум (Rhizobium) (*греч.* rhiza – корень и bios – жизнь – в их названии очень уместно сочетаются слова «корень» и «жизнь», т. е. жизнь на корне). Они образуют клубеньки на корнях бобовых, в связи с чем их еще называют клубеньковыми бактериями (рис. 178). Такое сожительство оказывается чрезвычайно полезным для обоих симбионтов, при котором гетеротрофные бактерии получают от растения необходимые им органические вещества, а сами фиксируют атмосферный азот и передают его корню в виде легкоусвояемых для растения соединений.

Клубеньковые бактерии рода Rhizobium избирательно инфицируют только представителей семейства бобовых, причем одни из них заражают только определенный вид, другие сразу несколько. Для этих бактерий свойственно удивительное морфологическое разнообразие. Среди них встречаются палочковидные, овальные, кокковидные формы. Они могут быть подвижными или неподвижными.

Процесс заражения корня бактериями изучен еще недостаточно и в общих чертах выглядит следующим образом. Бактерии проникают в корень через покрытую корневыми волосками зону всасывания (рис. 179). Реакцию узнавания обеспечивает белок *лектин*, который располагается на поверхности клеток ризодермы и бактерий. Несмотря на то что в ткань корня могут проникать отдельные бактерии, принципиально важным фактором является плотность жизнеспособных микроорганизмов в прикорневой зоне. Полагают, что для нормального заражения необходимо 500 – 1000 бактерий у растений с мелкими семенами и, по меньшей мере,

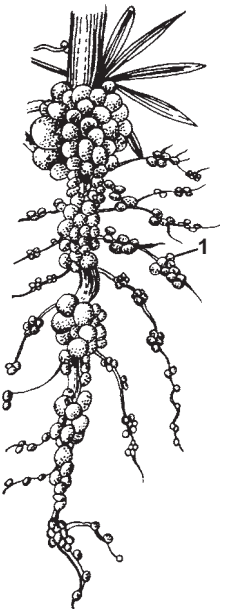


Рис. 178. *Клубеньки на корнях люпина, общий вид корневой системы:*
1 – клубеньки (по Хржановскому и соавт.)

70 000 у растений с крупными семенами. Кроме того, на процесс существенно влияют факторы окружающей среды. Оптимальной влажностью считается 60 – 70% максимальной влагоемкости почвы, уменьшение влажности приводит к прекращению размножения клубеньковых бактерий и делает их неактивными. Те же клубеньки, которые уже сформировались, отмирают. Переувлажнение приводит к ухудшению аэрации, что также подавляет размножение бактерий. Минимальная температура, при которой происходит формирование клубеньков, может быть очень невысокой, но при этом фиксация азота не осуществляется. Этот процесс начинается с 10°С выше нуля, достигает своего максимума при 25°С и тормозится при температурах выше 30°С. Заражению также препятствует высокое содержание соединений азота в окружающей корень почве.

Первоначально бактерии размножаются на поверхности корня, причем необходимые для жизнедеятельности вещества они получают из выделений корня, а также из погибших клеток корневого чехлика и корневых волосков. Бактерии могут внедряться в ткань корня через повреждения на поверхности органа, но основным путем проникновения служат корневые волоски. Клубеньковые бактерии перерабатывают триптофан, который выделяется корневыми волосками, в фитогормон гетероауксин, что приводит к искривлению корневых волосков. Несмотря на отсутствие нужных ферментов, бактерии размягчают стенки волосков, делая их более проницаемыми, и в итоге внедряются внутрь корневого волоска. Проникать могут как одиночные клетки (у люпина), так и целые группы. Интересно, что, хотя деформируются многие волоски, заражению подвергаются лишь немногие из них (в среднем 0,6 – 3,2% их общего числа). После проникновения бактериальные клетки начинают активно размножаться, что приводит к образованию колонии, которая в виде нитей пронизывает ткани корня. Такие колонии получили название *инфекционных нитей* и состоят из *бактероидов* – бактериальных клеток, имеющих очень разнообразную форму (сферическую, грушевидную или разветвленную), причем их объем превышает исходную бактериальную клетку приблизительно в 10 – 40 раз.

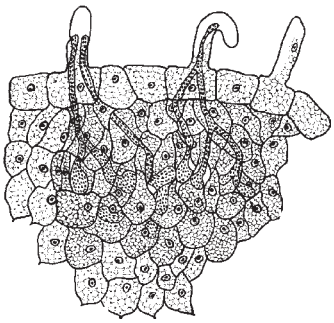


Рис. 179. *Схема возникновения инфекционных нитей: в неискривленном корневом волоске видны две инфекционные нити, в искривленном – одна разветвляющаяся (по Бибердорфу)*

Формирование корневых клубеньков осуществляется двумя способами – эндогенно и экзогенно. При *эндогенном* способе клубеньки образуются из перицикла, при *экзогенном* – из паренхимы первичной коры молодого корня. В природе чаще встречается экзогенный тип.

Вначале под влиянием веществ, которые выделяют инфекционные нити, усиленно делятся клетки, расположенные на расстоянии 2 – 3 клеточных слоев от нитей, в результате формируется вторичная меристема. Это приводит к образованию *первичного клубенька*, в клетках которого бактерии еще отсутствуют. В это время инфекционные нити все глубже проникают в ткани корня, причем они распространяются как по межклетникам (интерцеллюлярно), так и проходя сквозь клетки (интрацеллюлярно). Многократно разветвляясь, нити часто образуют причудливые фигуры.

Следующим этапом является выход бактерий из инфекционных нитей в цитоплазму растительных клеток. Здесь бактерии активно размножаются и заполняют значительную часть объема цитоплазмы клетки-хозяина, не проникая при этом в ядро и в вакуоли. Присутствие микроорганизмов стимулирует митотические деления, причем не только инфицированных клеток, но и клеток, расположенных поблизости. Как только растительная клетка почти полностью наполнится бактериями, она перестает делиться, но сильно увеличивается, превосходя в размерах обычную клетку в несколько раз. В итоге образуется бактероидная ткань, состоящая из зараженных и незараженных клеток. Следует отметить, что, несмотря на название, в бактероидной ткани присутствуют не бактероиды, а вполне типичные бактерии. Этот процесс довольно длителен, особенно у многолетних растений. После этого молодой клубенек увеличивает свои размеры, поверхностный слой его клеток образует эндодерму клубенька (рис. 180). Сам он округляется и по мере роста разрывает покровную ткань корня.

В зрелом клубеньке выделяют четыре зоны: *кора*, *меристема*, *бактероидная ткань* и *проводящие элементы*, которые обеспечивают связь корневого клубенька со всем растением и осуществляют взаимный обмен веществами.

Непосредственно фиксация азота катализируется ферментом *нитрогеназой,* который содержит железо и молибден. Активность генов, управляющих синтезом этого фермента, подавляется аммиаком или другими соединениями азота, содержащимися в окружающей среде, что в агрономической практике приводит к некоторым

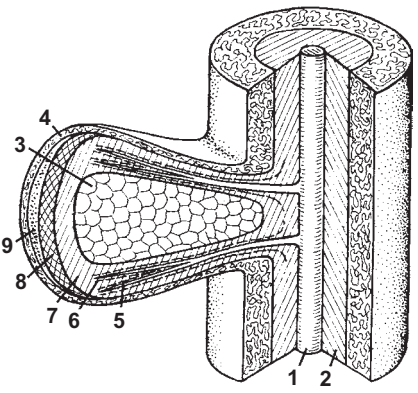


Рис. 180. *Схема, показывающая связь корня с клубеньком:*
1 – сосудистая ткань корня; 2 – корневая эндодерма; 3 – бактероидная зона клубенька; 4 – кора клубенька; 5 – сосудистые пучки клубенька; 6 – эндодерма сосудистых пучков; 7 – клубеньковая эндодерма; 8 – меристема; 9 – верхушечная меристема (по Шильниковой)

трудностям. Нитрогеназа дестабилизирует молекулу азота, после чего ферредоксин восстанавливает ее до аммиака. Эти реакции нуждаются в энергии, которую поставляет растительный организм в виде АТР (об источнике этого соединения подробно рассказано в разделах, посвященных основным реакциям тканевого обмена и фотосинтезу). Все реакции фиксации азота блокируются даже небольшими концентрациями кислорода, но растительные клетки являются аэробами и присутствующий в них кислород мигрирует внутрь азотфиксирующих бактерий. Однако у них присутствует красноватый пигмент – *леггемоглобин* (*легоглобин*), который по аналогии с гемоглобином животных способен временно связываться с кислородом, отделяя тем самым его от нитрогеназы. Из-за своей токсичности образовавшийся в результате фиксации молекулярного азота аммиак не накапливается в растительной клетке, а вступает в реакцию с кетоглутаровой кислотой и образует глутаминовую кислоту, та, в свою очередь, подвергаясь реакциям переаминирования, является источником других аминокислот, которые идут на построение необходимых белков.

Продолжительность функционирования клубеньков у различных растений неодинакова. У многолетников они живут в течение нескольких лет, периодически меняя активность – функционируют в течение вегетационного периода и частично деградируют в период зимнего покоя. У однолетних бобовых клубеньки функционируют относительно недолго и с момента начала цветения постепенно отмирают. Этот процесс можно на время приостановить, если искусственно на ранних этапах удалить цветы. При этом часть бактерий отмирает, но некоторые трансформируются в мелкие кокковидные артроспоры, и в таком состоянии они мигрируют в окружающую среду.

Азотфиксирующие бактерии снабжают легкодоступными соединениями азота не только растение-хозяина, но и в последующем значительно обогащают ими почву (так, например, люцерна может за год накопить до 600 кг N/га, поэтому бобовые часто используют с этой целью в севообороте).

Бобовые являются наиболее известными, но далеко не единственными растениями, способными вступать в симбиотические взаимоотношения с фиксирующими азот прокариотами. Корневые клубеньки образуются на корнях некоторых голосеменных, например саговников, гинкговых и хвойных, хотя природа инфекции исследована не до конца. Растущая в тропиках трава Digitaria вступает в слабую ассоциацию с азотфиксирующими бактериями из рода Spirillum, бактерии здесь не образуют клубеньков, но располагаются в непосредственной близости от корней и взаимообмениваются с ними веществами. В симбиоз с микроорганизмами вступают около двухсот высших растений из различных семейств, в частности ольха, облепиха, толокнянка, некоторые

злаки. У многих растений клубеньки образуются не на корнях, а на листьях, но это будет обсуждаться позднее.

Часто из-за функциональной специализации корни подвергаются метаморфозам, которые могут быть весьма разнообразными, в связи с чем их делят на несколько типов: *запасающие*, *втягивающиеся* (*контрактильные*), *корни-присоски* (*гаустории*), *дыхательные* (*пневматофоры*), *ходульные*, *досковидные корни*, а также *корневые отпрыски*.

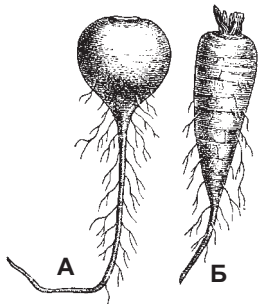


Рис. 181. *Корнеплоды: А – редьки ; Б – моркови (по Тутаюк)*

Запасающие корни содержат большое количество паренхимы, в живых клетках которой накапливаются необходимые вещества. Паренхима может находиться в различных местах – коре, ксилеме или в сердцевине. У многих двулетних образуется сложная структура – *корнеплод* (рис. 181). В его формировании, наряду с корнем, принимает участие стебель, причем доля участия этих органов у разных растений варьирует. Например, у репы или свеклы корнеплод, в основном, образован стеблем, на корень приходится лишь его самая нижняя часть. Напротив, у моркови, за исключением верхней части, корнеплод состоит из корня.

При утолщении боковых или придаточных корней образуются *корневые клубни*, например у георгина (рис. 182), батата, чистяка и др.

У орхидей корни снаружи покрыты *веламеном*, который образован несколькими слоями крупных мертвых клеток, имеющих сетчатые или спиральные утолщения оболочек, что предотвращает их смятие. Пустые клетки веламена образуют капилляры, по которым вода может всасываться и по мере необходимости временно там запасаться.

Втягивающиеся (контрактильные) корни имеются у многих луковичных, клубнелуковичных и корневищных растений (гладиолуса, крокуса и др.). Такие корни находятся среди обычных, они способны, сокращая свою длину, тянуть за собой луковицу или корневище и тем самым погружают ее глубже в почву. После этого на поверхности втягивающихся корней становятся заметны поперечные морщины, из-за чего они заметно выделяются среди обыкновенных корней.

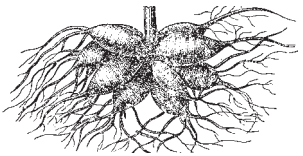


Рис. 182. *Корневые клубни георгина (по Тутаюк)*

Корни-присоски (гаустории) имеют паразитические растения (например, из семейства гидноровых). Они служат для

проникновения в тело растения-хозяина, откуда высасывают необходимые для паразита вещества.

Дыхательные корни (пневматофоры) присутствуют у древесных тропических растений, которые обитают на заболоченных морских побережьях, в частности у мангровых. Аэрация корней у них затруднена, поэтому часть боковых подземных корней, проявляя отрицательный геотропизм, растут вверх и поднимаются над почвой (вернее, над водой). Для дыхательных корней характерны многочисленные чечевички и сильно развитая система межклетников, которые обеспечивают газообмен между растением и атмосферным воздухом.

Ходульные корни служат своеобразной опорой для тропических деревьев, растущих на заболоченных почвах или в полосе прилива. Эти корни по происхождению являются придаточными, они растут от стволов на уровне воды, идут вниз и прочно укрепляют дерево в зыбком иле. Ходульные корни также характерны для мангровых, но особенно выделяются у баньяна, одно дерево которого, постепенно разрастаясь вширь, может занять площадь в несколько сотен квадратных метров.

Досковидные корни характерны для наиболее крупных деревьев, растущих в дождевых тропических лесах. Они представляют собой боковые корни, которые отходят от дерева у самой поверхности почвы. Первоначально эти корни имеют округлое сечение, но последующий затем односторонний вторичный рост верхней части придает им доскообразную форму. Высота старых корней может достигать нескольких метров. У таких деревьев, как правило, отсутствует главный (стержневой) корень и вся корневая система распространяется в почве до пятидесятисантиметровой глубины. Гораздо менее выраженные досковидные корни можно встретить и у некоторых деревьев, растущих в умеренном климате, например у тополя, вяза или бука.

Корневые отпрыски служат для вегетативного размножения. Они развиваются в надземные побеги из образующихся на корнях придаточных почек. Корневые отпрыски встречаются, как правило, у многолетних растений (сирени, сливы, осины, вьюнка, осота и др.).

Побег

Как и корень, побег относится к числу главных вегетативных органов растения. Оба эти органа образовались в результате поляризации первоначально недифференцированного тела у первых наземных растений. Напомним, что нижний полюс дал начало ризомоидам, которые впоследствии дифференцировались в корни. Верхний полюс был образован веточками, которые многократно дихотомически делились. Концевые веточки называются *теломами*, а веточки, расположенные между точками ветвления, – *мезомами*.

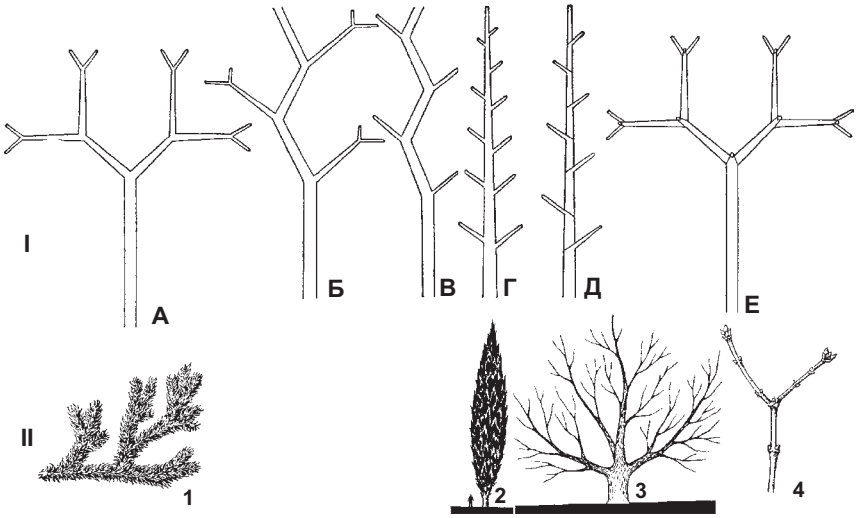


Рис. 183. *Типы ветвления спорофитов высших растений:*
I – схема способов ветвления спорофитов высших растений: А – равная дихотомия (изотомия); Б – неравная дихотомия (анизотомия); В – дихоподий; Г – моноподий; Д – симподий; Е – ложная дихотомия; II – ветвление у представителей различных групп высших растений: 1 – плаун; 2 – кипарис; 3 – яблоня; 4 – сирень (по Тахтаджяну, с изменениями и дополнениями)

Поскольку побег является осевым органом, у него присутствует апикальная меристема, которая обеспечивает неограниченное нарастание в длину. Такой рост сопровождается более или менее регулярным ветвлением побега, что приводит к формированию системы побегов. Для растений ветвление имеет колоссальное значение, поскольку позволяет многократно увеличить фотосинтетическую поверхность и обеспечить организм органическими веществами. У различных групп растений наблюдается несколько типов ветвления: *дихотомическое*, *моноподиальное*, *симподиальное* (рис. 183).

Дихотомическое, или *вильчатое*, ветвление имело место у давно вымерших высших растений. В настоящее время такое ветвление наблюдается у наиболее примитивных форм папоротниковидных и плауновидных. Его принцип заключается в повторяющемся через определенные интервалы разделении надвое верхушечной точки роста. При этом каждая из них дает начало новому побегу. Если каждый из них развивается одинаково, такую дихотомию называют равной, или *изотомией*. Если преимущественно развивается одна из ветвей, дихотомия называется неравной, или *анизотомией*. При крайней выраженности анизотомии разница между дочерними побегами заметна настолько, что прослеживается ось, которая, правда, находится не в выпрямленном, а в зигзагообразном состоянии. Этот тип называется *дихоподием*, он встречается у многих папоротникообразных.

Моноподиальное ветвление, или *моноподий,* характеризуется полным выпрямлением оси. При этом типе верхушечный рост происходит непрерывно, боковые же ветви закладываются под апексом. У них также наблюдается непрерывный верхушечный рост и моноподиальное ветвление, при котором последовательно происходит образование боковых ветвей третьего, четвертого и последующих порядков, но скорость роста отходящих ветвей заметно уступает росту основной оси. Моноподиальное ветвление широко распространено среди хвойных (ель, сосна, кипарис и др.).

Симподиальное ветвление, или *симподий,* эволюционно происходит от моноподиального. В этом случае главная ветвь развивается относительно недолго, а затем или погибает, или ее перевешивает образующаяся под верхушкой боковая ветвь, которая после этого становится главной, но, опять же лишь на время, пока ее не перевершинит другая боковая ветвь. В итоге формируется ось, состоящая из последовательно развившихся боковых ветвей. Такой тип ветвления характерен для цветковых растений и особенно четко выражен у древесных форм.

Образовавшиеся в результате ветвления боковые ветви в зависимости от расположения на побеге часто развиваются неодинаково, в связи с чем различают три морфологических типа.

Акротония имеет место в том случае, когда наиболее мощные ветви располагаются вблизи верхушки. Это часто наблюдается у деревьев (например, у сосны), у них самые развитые почки располагаются недалеко от апекса.

Базитония характеризуется расположением самых крупных и мощных ветвей в нижней части растения, в области основания главного побега. Такой тип характерен для кустарников. *Мезотония* наблюдается при сосредоточении самых мощных ветвей в средней части главного побега.

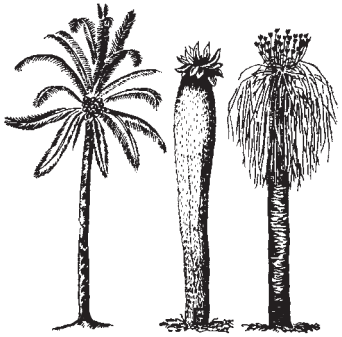


Рис. 184.
Неветвящиеся побеги:
А – пальма; Б – крестовник; В – кингия (по Хржановскому и соавт.)

Некоторые растения не ветвятся, но при этом сохраняют верхушечный рост (рис. 184).

В зависимости от выполняемой функции различают побеги вегетативные и генеративные. *Вегетативные* побеги выполняют функцию воздушного питания и обеспечивают синтез органических веществ из неорганических. В *генеративных* побегах фотосинтез чаще всего не происходит, зато там образуются спорангии, задача которых сводится к обеспечению размножения растения (к таким побегам относят и цветок).

Вегетативный побег включает в себя *стебель*, представляющий собой ось побега; *листья*, которые являются уплощенными боковыми органами побега; а также *почки,* являющиеся зачатками молодых побегов, они обеспечивают нарастание побега и его ветвление. Для побега характерна *метамерность*, т. е. чередование одинаковых частей – *метамеров*. Листья располагаются на стебле в определенном порядке, в соответствии с типом листорасположения, а участок стебля на уровне отхождения листа называется *узлом*. Если основание листа полностью окружает стебель, узел называется закрытым, в противном случае – открытым. Промежутки стебля между соседними узлами называются *междоузлиями*. *Метамером* называют отрезок побега, который включает в себя узел с находящимся под ним междоузлием, а также расположенные на этом отрезке листья и почки (рис. 185).

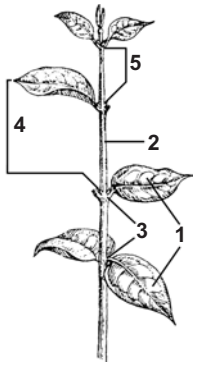


Рис. 185. *Строение побега: 1 – листья; 2 – стебель; 3 – узлы; 4 – метамер побега; 5 – междоузлие (по Тутаюк, с изменениями и дополнениями)*

В зависимости от механических качеств стебля различают несколько морфологических типов побегов: *прямостоячие*, *приподнимающиеся*, *восходящие*, *лазящие*, *вьющиеся* (*лианы*), *ползучие* и *лежачие*.

Стебель

Функционально стебель служит опорой для фотосинтезирующих органов (листьев), а также обеспечивает транспортную связь между ними и корнем. Кроме главных функций, стебель может выполнять и некоторые дополнительные, в частности клетки паренхимы молодых стеблей в большом количестве содержат хлоропласты и активно участвуют в фотосинтезе. В стеблях многолетних растений часто откладываются запасные питательные вещества, а у суккулентов (*греч*. succulentus – сочный) – вода (например, у кактусов). Длина стебля напрямую зависит от длины междоузлий. У коротких стеблей узлы настолько приближены друг к другу, что междоузлия могут быть практически неразличимы.

Чаще всего стебель обладает радиальной симметрией. Форма его обычно цилиндрическая, часто граненая, а некоторые растения обладают совершенно сплющенными стеблями.

Анатомическое строение стебля достаточно сложно, и для правильного понимания необходимо прежде рассмотреть развитие дифференцированных тканей из меристем.

Поскольку стебель является осевым органом, он обладает верхушечным ростом и, следовательно, апикальной меристемой. Необходимо отметить, что на вегетативном апексе закладываются

клеточные структуры, которые затем войдут в состав не только стебля, но и остальных органов побега (листьев и почек). Апекс побега существенно отличается от гладкого апекса корня тем, что у него через определенные промежутки времени на поверхности закладываются в виде небольших валиков зачатки листьев – *листовые примордии* (рис. 186). Промежуток времени, который необходим для закладки последующего листового зачатка, называется *пластохрон*, его величина широко варьирует у различных растений, а также зависит от периода вегетации. На верхушке апекса находится конус нарастания, его форма у разных растений может быть представлена в виде узкого конуса, округлая, плоская или даже вогнутая. Средний поперечник составляет около 300 мкм.

В конусе нарастания находятся постоянно делящиеся инициальные клетки. У папоротникообразных количество их невелико – одна или несколько. Такие клетки имеют грани, по которым последовательно осуществляются деления (рис. 187). После каждого деления одна дочерняя клетка остается стволовой, а вторая, периодически делясь, приступает к дифференцировке.

У голосеменных растений инициалей много, они образуют поверхностный и глубокий слои. Клетки поверхностного слоя быстро делятся в плоскости, перпендикулярной поверхности апекса. Под ними лежат крупные и редко делящиеся *центральные материнские клетки.* Еще ниже находятся клетки, из которых формируется *стержневая,* или *колончатая, меристема*, названная так потому, что образует вертикальные тяжи клеток, простирающиеся вдоль всего стебля. За счет стержневой меристемы происходит удлинение междоузлий, из нее впоследствии образуется сердцевина стебля. Наиболее часто делящиеся клетки находятся в области

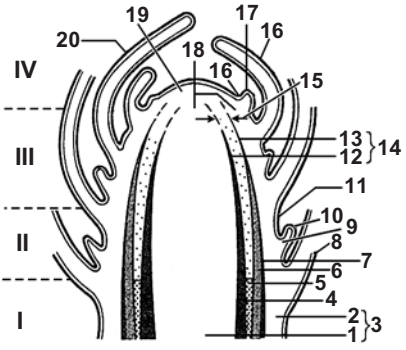


Рис. 186. *Схема верхушки побега двудольного растения (в продольном разрезе). Для простоты проводящие ткани, идущие в листья и почки, не показаны:*

I – постоянные ткани; II – зона дифференцировки клеток; III – зона деления и роста клеток; IV – зона клеточного деления; 1 – сердцевина; 2 – кора; 3 – паренхима; 4 – ксилема; 5 – камбий; 6 – флоэма; 7 – склеренхима; 8 – эпидерма; 9 – узел; 10 – пазушная почка; 11 – междоузлие (участок между двумя узлами); 12 – протоксилема; 13 – протофлоэма; 14 – зачатки проводящих тканей; 15 – прокамбий → первичные проводящие ткани (протоксилема и протофлоэма); 16 – протодерма → эпидерма; 17 – листовой примордий, образующийся в узле; 18 – основная меристема → основные ткани (сердцевина и кора); 19 – апикальная меристема; 20 – лист (по Грину и соавт., с изменениями)

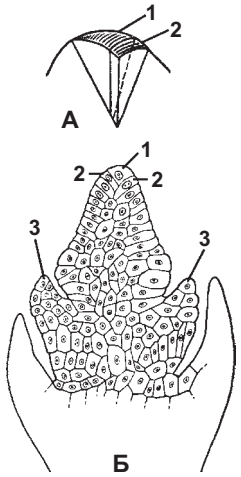


Рис. 187. *Конус нарастания в побегах хвоща: А – апикальная меристема с единственной апикальной инициальной клеткой; Б – конус нарастания в стеблях хвоща; 1 – апикальная клетка; 2 – производные апикальной клетки; 3 – листовые примордии (А – по Эзау; Б – по Фостеру и Джифорду)*

заложения очередного листового зачатка. Там располагается *периферическая,* или *фланговая, меристема*.

У покрытосеменных клеточные слои в апексе выражены еще в большей степени. На поверхности располагаются два-три слоя клеток, которые при делении не смещаются внутрь, а обеспечивают поверхностный рост апекса. Они образуют *тунику*, под которой расположены клетки *корпуса*, обеспечивающие объемный рост апекса, поскольку они делятся во всех направлениях. Скорость деления этих клеток изменяется периодически и резко возрастает при закладке очередного листового примордия.

Клетки, происходящие из туники, дают начало специализированной меристеме – *протодерме*, из нее впоследствии развивается эпидерма листа и стебля. Из глубже лежащей меристемы образуется *прокамбий*, его клетки дифференцируются в элементы проводящей системы. Между протодермой и прокамбием располагается *основная меристема*, из которой формируется паренхима первичной коры и первичные механические ткани.

Образование прокамбия связано с закладкой листового зачатка. Возникая у его основания, прокамбий затем простирается как по направлению к верхушке примордия, так и по направлению к корню. Здесь же начинают развиваться элементы проводящей системы. Вначале формируется флоэма. Она закладывается экзархно, т. е. ее первые элементы – протофлоэма – образуются из прокамбия ближе к первичной коре, а более зрелые элементы – метафлоэма – ближе к центру стебля (иначе говоря, флоэма развивается центростремительно). Несколько позже флоэмы приступает к развитию ксилема. Она, напротив, закладывается эндархно и развивается в центробежном направлении, т. е. способная растягиваться протоксилема, клетки которой имеют спиральные и кольчатые вторичные утолщения оболочек, закладывается на внутренней стороне пучка прокамбия, а более зрелая метаксилема образуется снаружи от протоксилемы. Элементы метаксилемы неспособны растягиваться, поэтому они появляются, когда продольный рост стебля уже завершен, для них характерны точечные, лестничные и сетчатые типы вторичного утолщения оболочек.

Молодой стебель имеет строение, в принципе сходное со строением молодого корня (рис. 188). Снаружи он покрыт эпидермой, причем, в отличие от эпидермы, покрывающей корень, здесь присутствуют устьица. Под эпидермой располагается первичная кора. В ее состав входят довольно много различно специализированных клеток. Непосредственно под прозрачной эпидермой залегает хлоренхима, глубже лежат клетки неспециализированной паренхимы. Среди паренхиматозных клеток присутствуют механические ткани – колленхима и склеренхима, их клетки могут располагаться поодиночке или группами, образуя тяжи. Часто в первичной коре можно обнаружить более или менее разбросанные группы клеток, выполняющие выделительную функцию (напомним, что такие изолированные друг от друга группы специализированных клеток называются идиобластами). От осевого цилиндра первичная кора в стебле отделена значительно менее четко по сравнению с корнем. Это вызвано тем, что в стебле эндодерма выражена гораздо слабее, в ней часто откладываются крахмальные зерна, в связи с чем пограничный слой клеток между первичной корой и осевым цилиндром получил название *крахмалоносного влагалища.*

Теперь настало время подробнее рассказать об устройстве *осевого цилиндра*, или *стелы*. Под этим термином ботаники подразумевают совокупность проводящих структур осевых органов растений в комплексе с ассоциированной паренхимой. Стела одинаково присуща как корню, так и стеблю, что, согласно эволюционной теории, подчеркивает их общее происхождение от теломов ранних наземных растений. Однако строение стел различных осевых органов неодинаково, еще больше оно варьирует, если начать сравнивать стелы у растений из разных таксономических групп (рис. 189).

Самой первой и наиболее примитивной считается *протостела*. Она была широко распространена среди вымерших растений, в настоящее время встречается в стеблях многих папоротникообразных и в корнях почти всех высших растений. В исходном

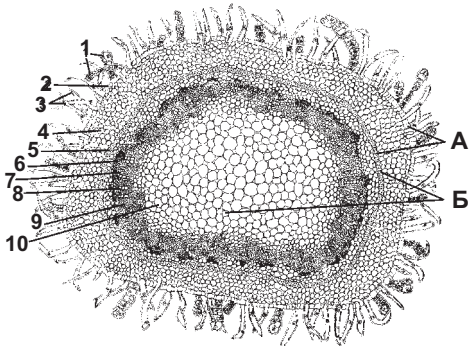


Рис. 188. *Первичное строение стебля хурмы японской:*
А – первичная кора; Б – центральный цилиндр; 1 – железистые волоски; 2 – эпидерма; 3 – простые волоски; 4 – коровая паренхима; 5 – крахмалоносное влагалище; 6 – флоэма; 7 – только что сформировавшийся камбий; 8 – ксилема; 9 – только что сформировавшиеся сердцевинные лучи; 10 – сердцевина (по Тутаюк)

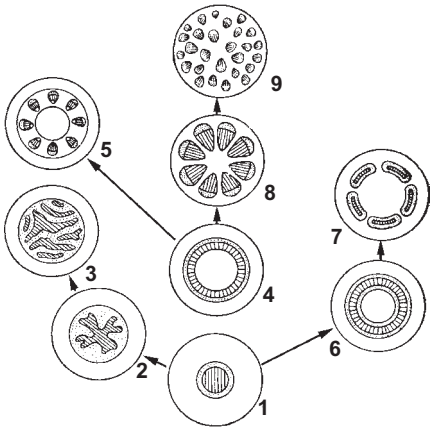


Рис. 189. *Схема строения различных типов осевого цилиндра: 1 – протостела; 2 – актиностела; 3 – плектостела; 4 – эктофлойная сифоностела; 5 – артростела; 6 – амфифлойная сифоностела; 7 – диктиостела; 8 – эвстела; 9 – атактостела (по Тахтаджяну)*

виде протостела представляет собой расположенный в центре сплошной тяж ксилемы, который по периферии окружен сплошным слоем флоэмы. Такой тип протостелы еще называют *гаплостелой*, она имелась у вымерших риниофитов. Более продвинутым вариантом является *актиностела*, где ксилема располагается в центре в виде звезды. Появление этого типа стелы связывают с возникновением боковых органов побега, проводящие пучки которых продолжаются в осевой цилиндр. Актиностела присутствовала у различных вымерших форм, среди ныне живущих растений встречается у некоторых плаунов. Последним и наиболее специализированным типом протостелы является *плектостела*, здесь ксилема располагается в виде более или менее ориентированных относительно друг друга пластинок. Плектостела характерна для большинства плаунов.

Следующим этапом в совершенствовании осевых цилиндров стало появление в центре осевого органа сердцевинной паренхимы, или *сердцевины*. Она впервые появляется в *сифоностеле*. Такая стела имеет вид трубки, где по периферии сердцевины располагаются проводящие структуры ксилемы и флоэмы. Трубчатое устройство позволило значительно повысить механическую прочность конструкции, что дало возможность растениям значительно увеличить свои размеры и массу. Отметим, что паренхима сердцевины не изолирована, а посредством тяжей, которые пронизывают осевой цилиндр, связана с корой. Сифоностела, в которой сплошное кольцо проводящих элементов рассекается на отдельные продольные тяжи, называется *диктиостелой*. Оба типа стел встречаются у многих папоротников.

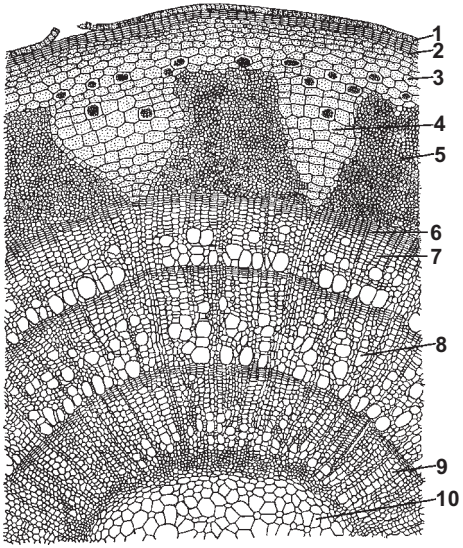
Результатом дальнейшего развития сифоностелы явилось появление *эустелы* или *эвстелы*. Здесь проводящие элементы образуют пучки, где снаружи (экзархно) обычно лежит флоэма, а внутри (эндархно) – ксилема. Если между ксилемой и флоэмой имеется прослойка камбия, проводящий пучок называется открытым, если нет – закрытым. Эустелой обладают подавляющее большинство семенных растений.

Большинство однодольных покрытосеменных и некоторые травянистые двудольные обладают *атактостелой*. В этом случае проводящие пучки без видимого порядка разбросаны в коре и сердцевине осевого органа, поэтому на срезе их можно обнаружить в любом участке.

Развивающийся стебель непременно в той или иной мере подвергается утолщению. В зависимости от участия в этом процессе камбия утолщение может быть первичным или вторичным.

Первичное утолщение представляет собой увеличение объема стебля за счет растяжения клеток, составляющих первичные ткани. Этот процесс начинается уже в непосредственной близости от конуса нарастания и может осуществляться по-разному. Если преимущественно утолщается первичная кора, то утолщение называется *кортикальным*, что можно наблюдать у кактусов. Утолщение, которое осуществляется за счет сердцевины, называют *медуллярным*, оно имеет место, в частности, при формировании картофельного клубня. Кроме двух этих крайних форм, встречаются промежуточные, у которых объемы первичной коры и сердцевины увеличиваются примерно одинаково. Первичное утолщение особенно важно для травянистых форм, которые не обладают камбием и, соответственно, вторичным ростом (например, почти всех однодольных).

Вторичное утолщение осуществляется за счет деятельности камбия. Первоначально камбий образуется из прокамбия или замкнутым кольцом, или в виде разобщенных пучков. Затем между пучками образуются соединительные межпучковые перемычки, и в итоге формируется сплошной слой камбия (рис. 190).



Камбий образован несколькими слоями клеток, которые вместе составляют *камбиальную зону*. Все они способны делиться, но свойствами инициалей обладают только клетки центрального слоя, остальные же, некоторое время сохраняя способность размножаться, постепенно проходят этапы дифференциации. Направление дифференциации напрямую зависит от положения клеток.

Рис. 190. *Строение трехлетней ветви липы:*
1 – эпидермис; 2 – пробка; 3 – первичная кора; 4 – сердцевинный луч; 5 – флоэма; 6 – камбий; 7 – 9 – годичные слои древесины; 10 – сердцевина (по Александрову)

Те из них, которые оказались снаружи от слоя инициальных клеток, впоследствии образуют вторичную флоэму, или луб, а оказавшиеся от инициалей кнутри – вторичную ксилему, или древесину. Кроме клеток, дающих начало проводящим элементам, в камбии присутствуют клетки, образующие лубодревесную паренхиму, которая в виде лучей пронизывает осевой цилиндр.

Вторичное утолщение приводит к увеличению диаметра стебля, что неизбежно ведет к разрыву и отмиранию первичной коры, на смену которой приходит кора вторичная, имеющая совершенно иное строение. Она состоит из образовавшейся вместо эпидермы перидермы, остатков первичной коры и первичной флоэмы, а также вторичной флоэмы. Впоследствии в результате деятельности камбия, регулярно откладывающего вторичную флоэму, и феллогена, откладывающего пробку, формируется корка. У некоторых растений, например у пробкового дуба, образуется очень мощный слой корки, и человек широко использует ее в своей деятельности.

Проводящие элементы осевого цилиндра обеспечивают дальний транспорт веществ. По ксилеме осуществляется передвижение воды и веществ, которые в ней растворены, в направлении от корня к листьям. Большая часть воды движется по мертвым клеткам – трахеидам и членикам сосудов, которые представляют собой капилляры. Трахеиды сообщаются между собой через утонченные участки оболочек – поры. Гораздо более эффективный транспорт идет в сосудах, где между образующими их члениками имеются сквозные перфорации. Постоянный ток воды обеспечивается транспирацией через раскрытые устьица. Испарение локально уменьшает гидростатическое давление в ксилеме, что приводит к натяжению воды в проводящих элементах и подтягиванию водного столба к листьям. Движению способствует взаимное сцепление молекул воды между собой – *когезия*, а также с сильно гидрофильными стенками сосудов за счет *адгезии*, или прилипания. Когезия и адгезия препятствуют развитию *кавитации* – образованию в сосудах полостей, заполненных не жидкой водой, а парами. Столб воды даже небольшого диаметра очень прочен на разрыв, поэтому транспорт воды по тонким капиллярам-сосудам (у цветковых) или по трахеидам (у голосеменных) часто производится на очень значительную высоту – до 100 м и более. Скорость движения воды у разных растений значительно варьирует и может достигать нескольких десятков метров в час.

По флоэме осуществляется транспорт органических веществ, причем, в отличие от ксилемы, он идет через живые клетки. Скорость движения веществ по флоэме достигает одного метра в час, что значительно ниже, чем в ксилеме. По флоэме происходит отток пластических веществ от органов, где они синтезировались, по направлению к корню, а также к цветкам и плодам (у покрытосеменных) или спорангиям. По ксилеме могут транспортироваться

растворенные углеводы по направлению к развивающимся меристемам. Это происходит весной в период начала вегетации, когда осуществляющие фотосинтез зеленые органы еще отсутствуют и насыщенные энергией органические соединения по ксилеме доставляются из мест, где они запасались, к интенсивно распускающимся почкам.

Вызванное деятельностью камбия вторичное утолщение продолжается в течение всей жизни растения и за много лет может привести к формированию ствола, имеющего колоссальный объем и диаметр, превышающий 10 м. У деревьев, растущих в дождевых тропических лесах, интенсивность деления камбиальных клеток очень мало изменяется в течение года, поэтому у них почти не выражена слоистость древесины. Напротив, у деревьев, произрастающих в условиях переменного климата, где сезонные колебания температуры и влажности заметны очень хорошо, уровень деятельности камбия находится в зависимости от времени года. Наибольшая интенсивность деления инициальных клеток здесь отмечается весной, когда из почек интенсивно развиваются молодые побеги, на которых имеются листья. В этот период в основном откладываются проводящие воду элементы – трахеиды (большая часть древесины образована именно ими) и членики сосудов, которые имеют большие внутренние объемы и тонкие оболочки. Летом инициальные клетки камбия делятся реже и дают начало толстостенным трахеидам и волокнам. У этих элементов функция проведения воды выражена крайне слабо или отсутствует совсем, зато они прекрасно выполняют функцию опоры. Осенью деятельность камбия ослабляется еще сильнее, а позднее прекращается вовсе, зимой камбий не функционирует. В результате образовавшаяся за год древесина неоднородна и ее можно подразделить на *раннюю* и *позднюю*, которые, чередуясь, совместно формируют ежегодный слой прироста в виде кольца.

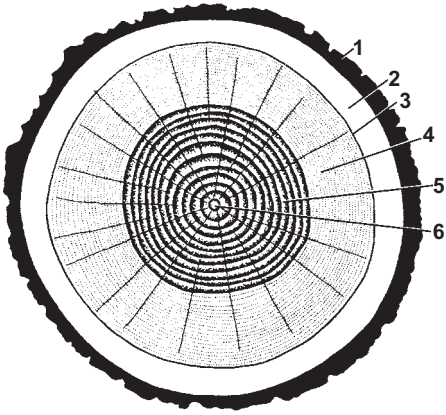


Рис. 191. *Распил ствола дуба: 1 – корка; 2 – кора; 3 – камбий; 4 – заболонь; 5 – ядро (4, 5 – древесина,видны годичные кольца); 6 – сердцевина (по Хржановскому)*

Функцию проведения веществ выполняют только молодые элементы ксилемы и флоэмы, расположенные недалеко от камбиального слоя. Ксилема сохраняет способность проводить воду в течение нескольких лет, затем ее элементы теряют проводимость и выполняют уже только опорную функцию. Флоэма функционирует еще меньше – обычно в течение одного

сезона вегетации. На смену утратившим способность проводить вещества старым элементам камбий откладывает новые слои древесины и луба. При этом старая флоэма участвует в формировании корки, а старая ксилема оказывается в глубине ствола. Слои молодой древесины, лежащие около камбия, называются *заболонной древесиной*, или *заболонью*, внутрь от нее лежит *ядровая древесина* (рис. 191). Заболонная древесина имеет более светлый цвет, чем ядровая, хотя у многих деревьев такое разделение может отсутствовать.

Основная часть клеток многолетнего растения, способного к вторичному утолщению, состоит из мертвых клеток, которые сообща обеспечивают телу растения надежную опору.

Почка

Почка представляет собой орган побега, который обеспечивает его верхушечное нарастание и ветвление. В состоянии покоя почка является зачаточным побегом, в нем имеется сильно укороченная ось – зачаток стебля, заканчивающийся конусом нарастания. На оси вегетативной почки располагаются зачаточные листья, причем в их пазухах уже находятся зачатки пазушных почек следующего поколения. Листовые примордии, определяющие нахождение узла на зачаточном стебле, располагаются настолько близко друг к другу, что определить здесь междоузлия становится довольно трудно.

Обычно зимующие почки снаружи покрыты специализированными чешуями, представляющими собой видоизмененные наружные листья. Они предохраняют почку от высыхания и отчасти от перепадов температуры. Такие почки называются *закрытыми*. Если почка лишена защитных чешуй, она называется *открытой*. Эти почки на самом деле не лежат абсолютно «голо», а обычно бывают прикрыты прилистниками или листовыми влагалищами. Часто одно и то же растение (как правило, многолетнее) летом имеет открытые почки, а зимует с закрытыми. Многие тропические деревья имеют только открытые почки, а некоторые многолетние травы могут даже с такими почками зимовать.

По расположению почки могут быть *верхушечными* и *пазушными*.

Верхушечные почки обеспечивают апикальное нарастание побега. Самую первую верхушечную почку можно обнаружить еще в зародыше. Из нее в последующем будут образовываться все органы побега.

Пазушные почки находятся в пазухах листьев, положение их на стебле напрямую зависит от листорасположения. Они формируются экзогенно из апикальных меристем и обычно обнаруживаются в пазухе третьего-пятого листового примордия. В пазухе одного листа может находиться одна или несколько почек.

П*ридаточные* почки развиваются не из апикальных меристем, а из камбия, живых клеток паренхимы или эпидермы путем их дедифференциации. Общий план строения таких почек не отличается от других, но месторасположение может быть самым разнообразным. Их можно обнаружить на стеблях, но, в отличие от пазушных почек, придаточные никак не связаны с листьями и поэтому обычно находятся в междоузлиях.

У некоторых растений придаточные почки образуются на листьях. Такими почками размножается комнатное растение бриофиллюм (каланхое). У бегоний придаточные почки развиваются из эпидермальных клеток, расположенных поблизости от перерезанных жилок листа. Этот тип почек на листьях могут также образовывать многие папоротники.

Кроме побега, придаточные почки развиваются на корне. Развившиеся из них в дальнейшем побеги называются *корневыми отпрысками*, которые для многих растений играют важную роль в вегетативном размножении.

Многие многолетние растения способны образовывать *спящие почки.* Они возникают как пазушные или придаточные почки, но не развиваются в побег, а впадают в состояние покоя и пребывают в нем в течение довольно длительного времени, сохраняя при этом жизнеспособность. Сигналом для выхода из состояния относительного покоя спящей почки служит повреждение или снижение активности нормальных почек. Хорошо известно появление молодой поросли на пнях или на стволах после сильной обрезки ветвей.

Спящие почки в основном характерны для цветковых растений, причем встречаются не только у деревьев и кустарников, но и у многолетних трав. Особенно они важны для кустарников, поскольку способствуют кущению. У голосеменных спящие почки образуются значительно менее интенсивно, поэтому появление молодой поросли на пнях ели или сосны обычно не происходит.

Кроме вегетативных, у растений имеются еще *вегетативно-генеративные* и *генеративные* почки (рис. 192).

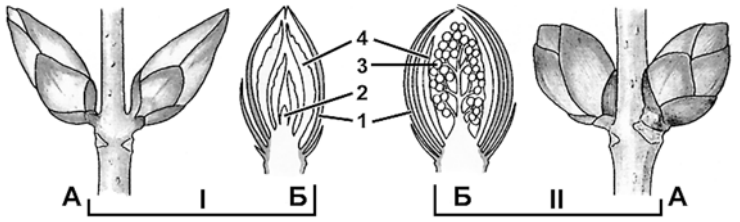


Рис. 192. *Строение почек бузины:*
I – вегетативные почки; II – генеративные почки; А – внешний вид и расположение на стебле; Б – продольный разрез; 1 – почечные чешуи; 2 – конус нарастания; 3 – зачаточное соцветие; 4 – листья (по Корчагиной, с изменениями и дополнениями)

Лист

С точки зрения эволюционной теории листья у высших растений возникли в качестве органов, специализированных для фотосинтеза. Можно выделить три типа листьев, принципиально отличающихся друг от друга. У моховидных листья называются *филлидиями*, они являются органами гаметофита и по этой причине не могут быть отнесены к настоящим листьям. Листья плауновидных представляют собой выросты стебля, их называют *энационными листьями,* или *филлоидами.* У всех остальных высших растений листовые органы возникли в результате слияния и уплощения теломов и мезомов, поэтому такие листья принято называть *теломными*.

Рассмотрим более внимательно происхождение, строение и функционирование последнего типа. Самыми первыми листовыми органами семенных растений являются *семядоли*, которые формируются еще на стадии проэмбрио (предзародыша). Остальные листья развиваются из зачатков – листовых примордиев, которые через определенные промежутки времени, называемые пластохронами, закладываются в периферической зоне апикальной меристемы стебля в виде бугорков. Вначале все клетки примордия равномерно делятся во всех направлениях. Затем наиболее интенсивно делятся клетки, расположенные на верхушке бугорка. В результате примордий приобретает вытянутую форму, причем бóльшая часть его клеток впоследствии образует среднюю жилку и черешок (естественно, в тех случаях, когда черешок у листа имеется). После достижения зачатком определенной длины (обычно около 1 мм, но у различных групп длина может широко варьировать) расположенные на верхушке клетки перестают делиться, и дальнейший рост осуществляется за счет вставочной и *маргинальной*, т. е. расположенной по краям зачатка, меристем. Маргинальная меристема закладывается вдоль главной жилки и дает начало основной части листовой пластинки, в ней образуются все генерации жилок, кроме главной. Если лист сложный, то вдоль оси (она затем станет рахисом) образуются бугорки, которые впоследствии развиваются в листочки.

Клетки маргинальной меристемы в разное время прекращают делиться, в результате чего формируются сложно устроенные клеточные ансамбли листа. Первыми прекращают делиться расположенные на поверхности клетки эпидермиса, однако после этого они приступают к растяжению и растягиваются дольше всех остальных клеток листа. Затем перестают делиться клетки губчатого мезофилла, которые расположены глубже эпидермальных, причем растягиваются они недолго, и поэтому между ними образуются обширные межклетники. После этого прекращают делиться клетки палисадного мезофилла, и поскольку они растягиваются

слабее эпидермальных клеток, между ними так же имеются межклетники, хотя и значительно менее обильные, чем у губчатого мезофилла.

Площадь поверхности взрослого листа может превышать зачаток более чем в тысячу раз. В зависимости от ряда факторов листья могут быть более или менее крупными, но, в отличие от корня или стебля, у них отсутствует неограниченный рост, поэтому размер листа ограничен изначально. Исключением являются крупные листья папоротников – вайи, у которых во взрослом состоянии имеется верхушечный рост, или непрерывно растущие в течение всей жизни листья вельвичии.

Почти у всех растений лист живет и функционирует ограниченное время, а затем опадает со стебля. Здесь также исключением является вельвичия удивительная, у которой в течение всей жизни, составляющей более ста лет, сохраняется пара листьев, причем эти листья постоянно растут за счет имеющейся в основаниях вставочной меристемы. Растения, у которых круглый год имеются листья, называются *вечнозелеными*, среди них встречаются деревья, кустарники и травы, все они широко распространены во многих зонах. Несмотря на название, листья у таких растений живут отнюдь не «вечно», а постепенно сменяются более молодыми. Вечнозеленые растения могут произрастать в географических зонах, где нет зимы, или же в умеренных широтах. В последнем случае растения, зимующие с листьями, имеют приспособления, предохраняющие их от чрезмерных потерь влаги. Например, у многих хвойных игловидные листья (хвоинки) имеют плотную консистенцию. Снаружи они покрыты толстым слоем кутикулы, а под эпидермой располагается два-три слоя клеток *гиподермы*, которые дополнительно уменьшают транспирацию. Кроме того, устьица глубоко погружены в углубления эпидермы и над устьичной щелью образуется наплыв кутикулы.

Наряду с вечнозелеными, существуют многолетние растения, у которых в течение определенного сезона года листовой покров отсутствует. Такие растения называют *листопадными*. Временная потеря листьев представляет собой защитное приспособление, позволяющее растению успешно пережить неблагоприятные условия окружающей среды. Было бы ошибкой полагать, что во всех случаях потеря листьев происходит накануне зимних холодов, потому что растения, произрастающие в условиях сильной летней засухи, именно летом сбрасывают листву, что приводит к уменьшению транспирации и экономии воды.

Листья снабжают все растение пластическими веществами и, кроме того, устьичная транспирация служит основой непрерывного транспорта веществ по проводящим структурам растения. Поэтому лист функционирует очень активно, что довольно быстро приводит к его старению и отмиранию. В стареющем листе сначала

уменьшается синтез углеводов, затем происходит деградация хлоропластов и разрушается хлорофилл. Каротиноиды, которые до этого маскировались хлорофиллом, становятся заметными и определяют желтую или красную окраску старых листьев. В тканях листа в большом количестве накапливаются минеральные соли, которые попали сюда, будучи растворенными в воде. В основном там присутствуют кристаллы оксалата кальция. Одновременно из старого листа активно выводятся органические вещества, которые могут быть полезными для других органов растения, что еще больше ослабляет лист. У вечнозеленых растений оттекающие вещества идут на нужды развивающихся почек, поэтому у них опадение листьев часто совпадает с распусканием почек.

Старение листа завершается его отпадением от стебля. Перед этим в основании листа образуется отделительный слой, который состоит из клеток, лежащих перпендикулярно продольной оси черешка.

Лист снаружи покрыт прозрачной эпидермой. У бифациальных листьев устьица обычно располагаются на эпидерме нижней поверхности листа, исключение составляют плавающие листья водных растений – у них устьица находятся сверху.

Под эпидермой располагается основная рабочая ткань листа – хлоренхима, здесь ее называют *мезофиллом*, которая занимает основной внутренний объем листовой пластинки (рис. 193). Хлоренхима относится к паренхимным тканям. Она состоит из округлых или немного вытянутых живых клеток с тонкими стенками. У большинства листьев мезофилл разделяют на два типа, которые

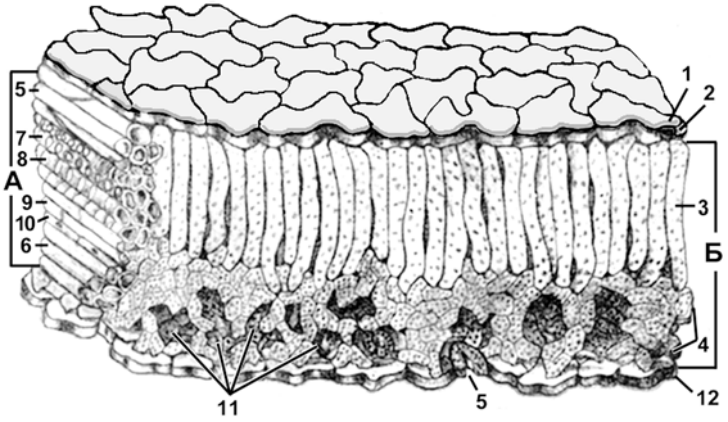


Рис. 193. *Модель дорсовентрального листа платана восточного:*
А – проводящий пучок; Б – мезофилл; 1 – кутикула; 2 – верхняя эпидерма; 3 – палисадный мезофилл; 4 – губчатый мезофилл; 5 – устьице; 6 – склеренхимные волокна; 7 – спиральная трахеида; 8 – кольчатая трахеида; 9 – ситовидная трубка; 10 – клетка-спутница; 11 – межклетники в губчатом мезофилле; 12 – нижняя эпидерма (по Тутаюк, с изменениями)

отличаются степенью развития межклетников и формой клеток – *палисадный мезофилл* и *губчатый мезофилл*.

Палисадный мезофилл лежит под верхней эпидермой. Он образован несколькими слоями клеток, вытянутых под прямым углом к поверхности листа. Эти клетки содержат большое количество хлоропластов и довольно плотно примыкают друг к другу, хотя небольшие межклетники, обеспечивающие газообмен, все-таки имеются. Оптимально освещаемые в светлое время суток клетки палисадного мезофилла синтезируют основную часть органических веществ, которые растение получает в результате реакций фотосинтеза.

Ниже палисадного мезофилла и ближе к нижней эпидерме лежит *губчатый мезофилл*. Его округлые клетки располагаются более рыхло, поэтому между ними имеются хорошо развитые межклетники, которые через устьица сообщаются с атмосферным воздухом. По межклетникам к фотосинтезирующим клеткам доставляется углекислый газ и удаляются газообразные продукты обмена. Клетки губчатого мезофилла содержат меньшее количество хлоропластов, и поэтому нижняя поверхность листа обычно светлее верхней.

Разветвленная сеть проводящих пучков, которые располагаются среди фотосинтезирующих клеток, обеспечивает нормальное функционирование мезофилла листа. Проводящие пучки листа обычно лишены камбия, т. е. являются закрытыми. Окруженные сопутствующими клетками, проводящие пучки называются *жилками*. Наиболее крупные из них рельефно выдаются на нижней поверхности листа, а небольшие находятся в толще мезофилла. Характер распределения жилок в листе называется *жилкованием*, оно может быть сетчатым, дуговидным, параллельным, встречаются и промежуточные типы. У разных групп растений имеются различия в жилковании (рис. 194).

Главной частью листа является *листовая пластинка*. В большинстве случаев она бывает плоской, и в зависимости от пространственной ориентации поверхностей листовые пластинки подразделяют на несколько типов. У *бифациальных* листьев четко выражены верхняя и нижняя поверхности, различающиеся морфологически и функционально. Обе поверхности *эквифациальных* листьев не отличаются

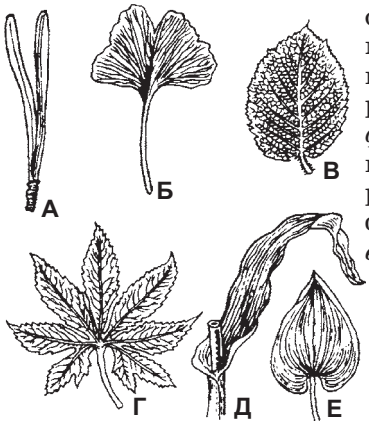


Рис. 194. *Жилкование листьев:*
А – простое; Б – дихотомическое; В, Г – сетчатое (В – перистое, Г – пальчатое); Д – параллельное; Е – дуговое (по Хржановскому и соавт.)

между собой. Наконец, у некоторых растений листья уплощены не в дорсовентральном направлении, а латерально или имеют круглое сечение, такие листья называются *унифациальными*.

Форма листовой пластинки может быть удивительно разнообразной и причудливой, при этом она служит очень важным систематическим показателем. В самом простом случае пластинка цельная (рис. 195), но она может быть рассечена на лопасти или доли. Рассечение пластинки может быть перистым или пальчатым, в результате чего образуются перисто- и пальчато-рассеченные или перисто- и пальчато-лопастные листовые пластинки. Важно отметить, что даже самые глубокие рассечения листовой пластинки не доходят до листового черешка.

Если у листа имеется лишь одна листовая пластинка, он называется *простым*. Его пластинка может быть рассеченной, однако не до черешка. Если на черешке располагаются две и более листовые пластинки, иногда имеющие собственные черешочки, лист называется *сложным* (рис. 196). Ось, на которой сидят пластинки, называют *рахисом*. Форма сложного листа очень разнообразна. В зависимости от расположения листовых пластинок на рахисе выделяют перистые, пальчатые, тройчатые и другие типы сложных листьев.

Часть листа, которая сочленяется со стеблем, называется *основанием*

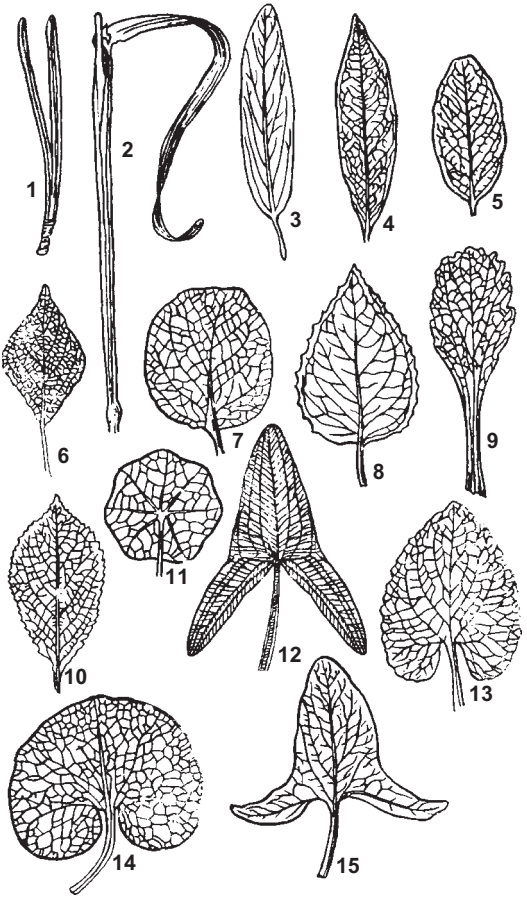


Рис. 195. *Простые листья с цельной пластинкой:*
1 – игольчатый; 2 – линейный; 3 – продолговатый; 4 – ланцетный; 5 – овальный; 6 – ромбический; 7 – округлый; 8 – яйцевидный; 9 – лопаточный; 10 – обратнояйцевидный; 11 – щитовидный; 12 – стреловидный; 13 – сердцевидно-яйцевидный; 14 – почковидный; 15 – копьевидный (по Хржановскому и соавт.)

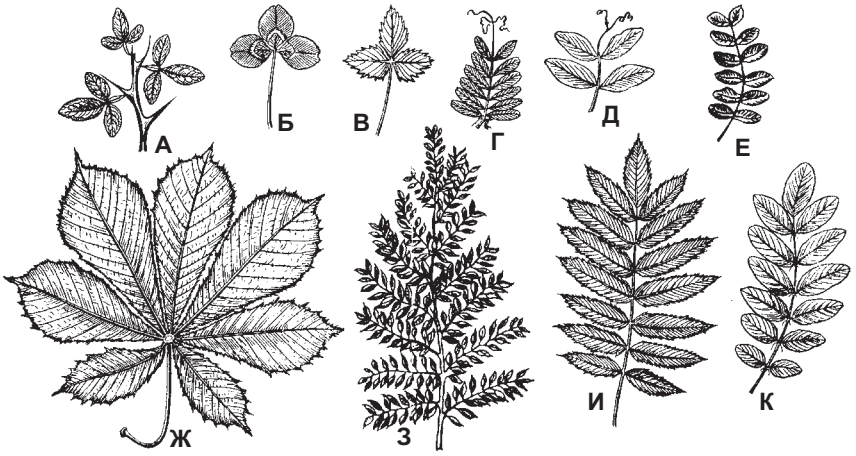


Рис. 196. *Сложные листья:*
А, Б, В – тройчатые; Г, Д, Е – парноперистые; Ж – пальчатый; З – двоякоперистосложный; И, К – непарноперистые (по Тутаюк и Хржановскому и соавт.)

листа. В некоторых случаях оно выделяется слабо, но иногда сильно разрастается и в виде *влагалища* со всех сторон охватывает стебель. Листовые влагалища защищают пазушные почки, а у злаков также и вставочную меристему. Кроме того, влагалища механически поддерживают стебель. У многих растений в области основания имеются прилистники, которые могут быть свободными или прирастают к черешку. Форма и размеры прилистников у разных растений широко варьируют. Если прилистники зеленые, они могут синтезировать углеводы, причем в некоторых случаях именно разросшиеся прилистники, в основном, обеспечивают растение пластическими веществами. Так происходит, в частности, у чины, где вся листовая пластинка видоизменяется в усик, а очень большие прилистники выполняют роль фотосинтезирующего органа.

В том случае, когда листовая пластинка непосредственно переходит в основание, лист называют *сидячим* (например, у ириса или у злаков). Если же между пластинкой и основанием имеется *черешок*, лист называют *черешковым* (например, у березы).

Проводящие пучки листа, пройдя через черешок и основание, продолжаются в узел стебля, образуя *листовой след* (так называется общая часть пучка листа и стебля). Участок паренхимы над листовым следом называется *листовым прорывом*. Также отходящие от стебля проводящие пучки боковых побегов образуют *следы побегов*, а расположенная выше паренхима – *прорыв побега*.

Даже у одного растения можно обнаружить листья различной величины, не говоря уже о представителях разных видов. Наиболее крупные листья можно обнаружить у растений, растущих в нижних

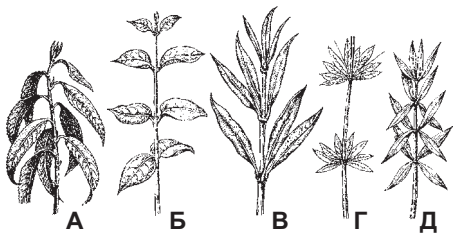


Рис. 197. *Листорасположение: А – очередное у персика обыкновенного; Б – супротивное у бирючины овальнолистной; В – мутовчатое у олеандра обыкновенного; Г – мутовчатое у марены грузинской; Д – мутовчатое у крестовницы зеленоколосой (по Тутаюк)*

ярусах дождевых тропических лесов, где сочетается оптимальная влажность и температура при умеренной освещенности. Плавающие листья водных растений также могут достигать огромных размеров. Например, произрастающая в бассейне реки Амазонки кувшинка виктория обладает самыми большими в растительном мире листьями, которые достигают двух метров в поперечнике и способны удерживать на плаву вес до 40 кг. Напротив, у многих ксерофитов мелкие листья развились в качестве приспособления к засушливой среде обитания.

Последовательное положение листьев на стебле называется *листорасположением*. Выделяют несколько типов листорасположения: *спиральное, двурядное, мутовчатое* и *супротивное* (рис. 197).

Спиральное, или очередное, листорасположение встречается наиболее часто. При этом листья располагаются на узлах по одному, сообща образуя вокруг стебля спираль.

Двурядное листорасположение часто встречается у однодольных. В этом случае листья располагаются в одной плоскости, охватывая своими основаниями стебель в области узла.

Мутовчатое листорасположение имеет место в случае, когда на одном узле располагаются сразу несколько самостоятельных листьев.

Супротивное листорасположение представляет собой вариант мутовчатого, но здесь на каждом узле имеются по два листа, пространственно противопоставленных друг другу.

В зависимости от выполняемых функций листья могут приобретать различные морфологические формы. Иногда на одном и том же растении можно найти листья, настолько различающиеся между собой, что взятые по отдельности они легко могут быть отнесены к разным видам. Такое свойство называется *гетерофилией*. Примером может служить водное растение стрелолист. У него есть три типа листьев. Подводные листья имеют лентовидную форму, плавающие на поверхности воды – округленную и, наконец, листья, находящиеся над водой в воздухе, имеют листовые пластинки стреловидной формы. У инжира листья, расположенные на дереве выше, более рассечены, и поэтому пропускают свет на нижние листья.

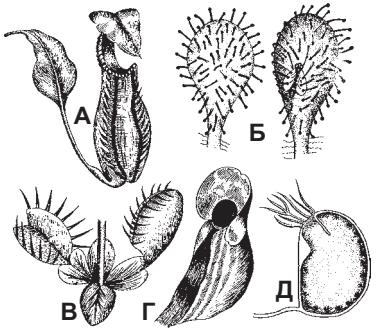


Рис. 198. *Ловчие аппараты насекомоядных растений:*
А – непентес; Б – росянка; В – мухоловка; Г – саррацения; Д – пузырчатка обыкновенная (по Тутаюк)

В некоторых случаях листья частично или полностью подвергаются метаморфозу. У кактусов и барбариса они становятся колючками, защищающими растение. У тыквенных, наряду с нормальными, встречаются листья, трансформирующиеся в усики. Листового происхождения усики имеются также у многих бобовых, при этом у гороха в усик превращается только верхушечная часть листа, а у чины вся листовая пластинка целиком. У насекомоядных растений лист видоизменяется в ловчий аппарат (рис. 198), с помощью которого растение ловит насекомых и переваривает с помощью ферментов пищеварительных желез, компенсируя тем самым дефицит азотистых веществ (прежде всего азотистых). При этом часто листовой черешок уплощается и принимает форму листовой пластинки, такой метаморфоз называется *филлодием*.

Метаморфозу могут подвергаться не только листья, но и побеги в целом (рис. 199). У дикой яблони, боярышника и многих других имеются колючки побегового происхождения. Растения, испытывающие недостаток влаги, используют в качестве фотосинтезирующего органа не листья с их активной транспирацией воды, а уплощенные побеги. Такие листоподобные побеги, имеющие зеленую окраску, называются *филлокладиями* (рис. 199-Ж, 199-К). Их, в частности, можно увидеть у комнатного растения иглицы. Часть побегов винограда видоизменяется в усики, с помощью которых растение цепляется за опору и, не имея мощного стебля, поддерживает свое тело высоко над землей (рис. 199-Г).

Многие растения, произрастающие в засушливых зонах, где постоянно не хватает влаги, приспособились запасать воду в тканях собственных органов. Такие растения называются *суккулентами*. Если вода запасается в листьях – *листовыми суккулентами* (алоэ), если в стебле – *стеблевыми суккулентами* (кактус). У таких растений в тканях имеется много слизей, которые удерживают воду.

Не всегда побеги имеют надземное положение. Существует много типов подземных побегов, их происхождение обычно бывает связано с метаморфозом.

Корневище, или *ризом*, представляет собой типичный подземный побег (см. рис. 199-Е). В нем могут запасаться питательные вещества, кроме того, корневища у многих растений служат для

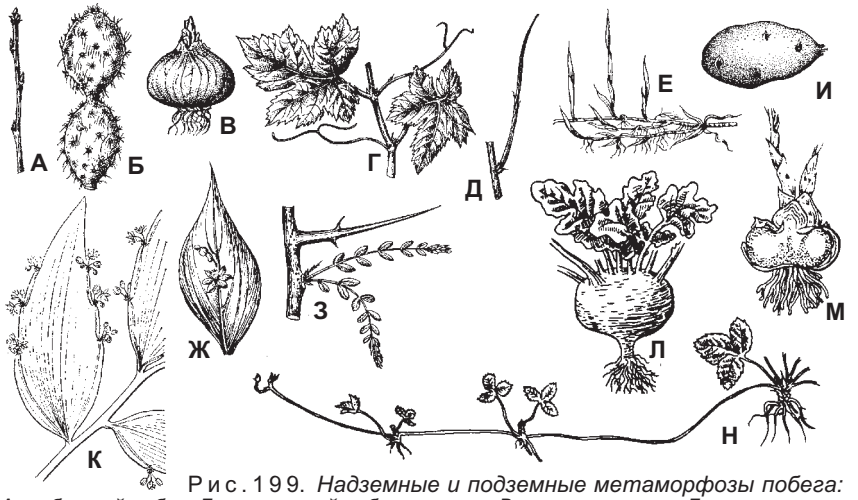


Рис. 199. *Надземные и подземные метаморфозы побега: А – обычный побег; Б – мясистый побег кактуса; В – луковица лука; Г – усы-прицепки винограда; Д – зеленый фотосинтезирующий побег дрока ситниковидного (функцию листа осуществляет побег); Е – корневище пырея; Ж – филлокладий иглицы; З – колючка гледичии; И – клубень картофеля; К – филлокладий семелы двуполой (ветка с цветками); Л – клубень кольраби; М – клубнелуковица шафрана; Н – ус земляники (по Тутаюк; Хржановскому и соавт., с изменениями и дополнениями)*

вегетативного размножения. На корневище отсутствуют листья, но часто бывают заметны метамеры с узлами и междоузлиями, что позволяет отличать их от корней. Из пазушных и придаточных почек корневища развиваются надземные побеги, или с помощью их корневище ветвится. Нарастание корневища идет по направлению к надземной части побега, а с противоположного конца происходит постепенное отмирание подземного побега. На корневище в изобилии образуются придаточные корни.

Видоизмененным подземным побегом является *каудекс*. Как и корневище, он служит местом для запасания питательных веществ, но, в отличие от корневища, каудекс не отмирает с нижнего конца, а постепенно переходит в главный корень. Такие подземные образования можно обнаружить, к примеру, у василька, одуванчика, люцерны и др.

Столоны тоже представляют собой подземные побеги. Они бывают надземными и подземными. Подземные столоны имеет картофель, у которого в течение вегетационного периода формируются как надземные, так и подземные побеги (рис. 200). Подземные развиваются из пазушных почек недоразвитых листьев, расположенных на побеге под землей, или надземных зеленых листьев. Именно по этой причине для увеличения урожая надземные побеги картофеля рекомендуется окучивать. Образовавшиеся побеги растут апикально в горизонтальном направлении. Затем на верхушке

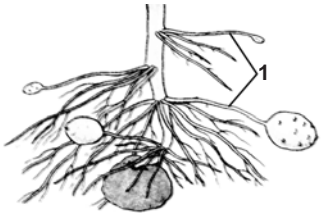


Рис. 200. *Образование клубней у картофеля: 1 – столоны (по Корчагиной)*

побега интенсивно развиваются паренхиматозные ткани, апикальный рост при этом прекращается и формируется клубень. Недоразвитые листья-чешуи столона становятся бровками, а в их пазухах находятся почки. После этого сами столоны разрушаются, а молодые клубни обособляются от материнского растения. По прошествии некоторого периода покоя расположенные на клубне почки развиваются в новые побеги.

Хорошо развитые надземные столоны имеются у земляники и называются *усами* (другое их название – *плети*, рис. 199-Н). С помощью усов земляника вегетативно размножается, так как из верхушечной почки развивается и молодое дочернее растение, которое затем укореняется и теряет связь с материнским растением.

Луковицы представляют собой видоизмененный побег, имеющий очень короткую продольную ось (рис. 201). Стебель луковицы сильно расширяется и образует *донце,* на котором располагаются толстые и очень сочные листья, охватывающие луковицу со всех сторон.

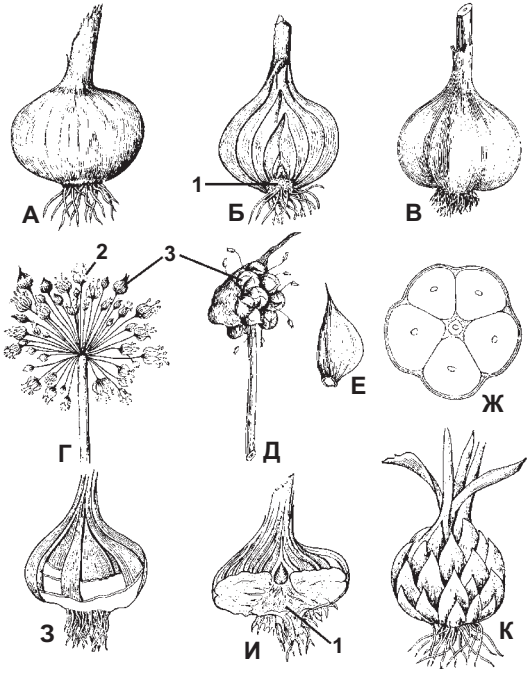


Рис. 201. *Типы луковиц: А – пленчатая луковица лука; Б – ее продольный срез; В – сложная луковица чеснока; Г – соцветие лука; Д – соцветие чеснока;Е – отдельный зубок чеснока; Ж – поперечный срез сложной луковицы чеснока; З – клубнелуковица гладиолуса; И – ее продольный срез; К – чешуйчатая луковица лилии; 1 – донце; 2 – цветок; 3 – луковичка (по Тутаюк, с изменениями и дополнениями)*

Особым типом видоизмененных побегов являются *соцветия*. Они развиваются из *вегетативно-генеративных почек* и, в отличие от чисто вегетативных побегов, чаще всего обладают ограниченным верхушечным ростом, потому что апикальные меристемы здесь

образуют цветки. Поэтому у многолетних растений соцветия отмирают после того, как на них созреют плоды. Соцветия отличаются между собой по ряду признаков. Если апикальная меристема полностью используется для формирования верхушечного цветка, соцветие называют *закрытым*. Если же длительное время сохраняется в деятельном состоянии – *открытым*. В зависимости от наличия листьев различают *фрондозные*, или *облиственные* (например у фуксии), *брактеозные* (с мелкими чешуевидными листьями – прицветниками, или брактеями, как у сирени и ландыша) и *голые* (пастушья сумка) соцветия.

Способ ветвления осей соцветия может быть моноподиальным и симподиальным. Сложные соцветия, ветвящиеся *симподиально*, с плохо выраженной главной осью, называются *цимоидами* (рис. 202). Верхушечный рост у них ограничен, потому что на апексе главной оси рано образуется цветок. В связи с этим такие соцветия еще называют *верхоцветными*, или *закрытыми*. В зависимости от числа осей различают три типа цимоидов: *монохазий, дихазий* и *плейохазий*.

Монохазий имеет место в случае, когда на каждой предыдущей оси развивается лишь одна ось следующего порядка. Монохазии могут быть выражены в виде *извилины*, когда последующие оси поочередно закладываются справа и слева, или в виде *завитка*, когда последующие оси закладываются лишь с одной стороны. У *дихазиев* на каждой оси имеется по две оси следующего порядка. Наконец, если от каждой оси отходят несколько осей следующей генерации, цимоид называется *плейохазным*.

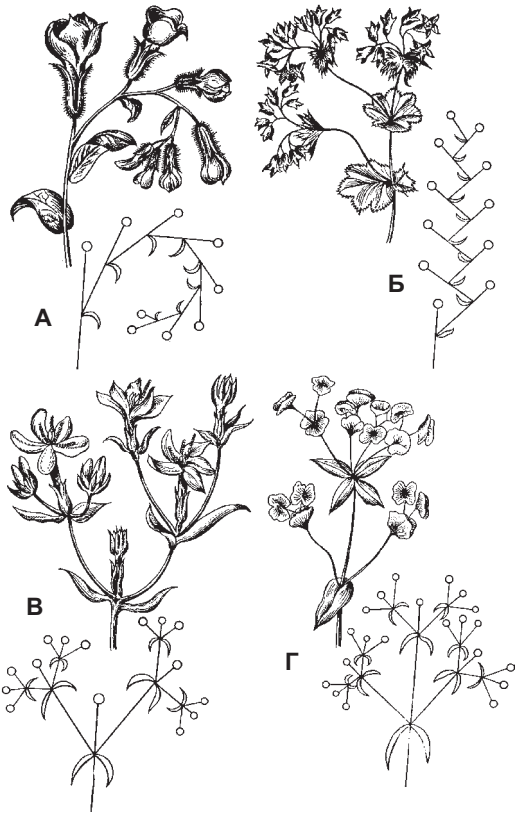


Рис. 202. *Цимозные соцветия:*
А – завиток (окопник); Б – извилина (манжетка); В – дихазий – развилина (гвоздичное); Г – плейохазий (молочай) (по Тутаюк)

Моноподиальные, или *ботрические*, соцветия обычно имеют неограниченный верхушечный рост, поэтому их еще называют бокоцветными, или открытыми, соцветиями (рис. 203). У них сохраняется верхушечная точка роста и выражена главная ось соцветия, а боковые ответвления дают цветки, поэтому распускание цветков обычно (но не всегда!) идет акропетально (от основания соцветия к ее верхушке). По степени разветвленности такие соцветия бывают *простыми* и *сложными*. У простых соцветий все цветки располагаются на главной оси, т. е. у них имеются лишь ветви первого и второго порядков. У сложных соцветий главная ось ветвится.

Наиболее распространенным (и самым примитивным) типом простых соцветий является *кисть*. Она представлена более или менее длинной осью, на которой располагаются одиночные цветки с четко выраженными цветоножками. Между собой различные варианты кистей могут различаться наличием или отсутствием апикальных меристем (бывают, соответственно, открытыми и закрытыми), наличием или отсутствием листьев (соответственно, облиственные, брактеозные и голые), а также количеством цветков в соцветии (их может быть всего два или довольно много).

В тех случаях, когда на хорошо выраженной главной оси располагаются цветки с цветоножками разной длины (у нижних они гораздо длиннее, чем у цветков, расположенных выше), но при этом все цветки находятся в одной плоскости, соцветие называется *щитком*. Если у сидящих на удлиненной главной оси цветков отсутствуют цветоножки, соцветие называют *колосом*, или *початком*, если главная ось сильно утолщена. Соцветия с сильно укороченной главной осью могут быть *зонтиком*, если у цветков имеются цветоножки, или *головкой*, если цветоножки не выражены.

Наиболее сложным типом простых соцветий является *корзинка* сложноцветных, у которых цветки располагаются на короткой и уплощенной главной оси. С боков и снизу все соцветие окружено видоизмененными верховыми листьями, образующими *обертку*. Часто цветки в корзинке неодинаковые – по периферии располагаются стерильные, но крупные и ярко окрашенные цветки, служащие для привлечения насекомых-опылителей, а ближе к центру лежат генеративные. Обычно первыми распускаются цветки, находящиеся на периферии, а затем процесс идет центростремительно.

Сложные соцветия отличаются от *простых* тем, что у них на главной оси располагаются не отдельные цветки, а дополнительно ветвящиеся оси второго, третьего и последующих порядков, т. е. *элементарные,* или *частные,* соцветия, цветки здесь находятся

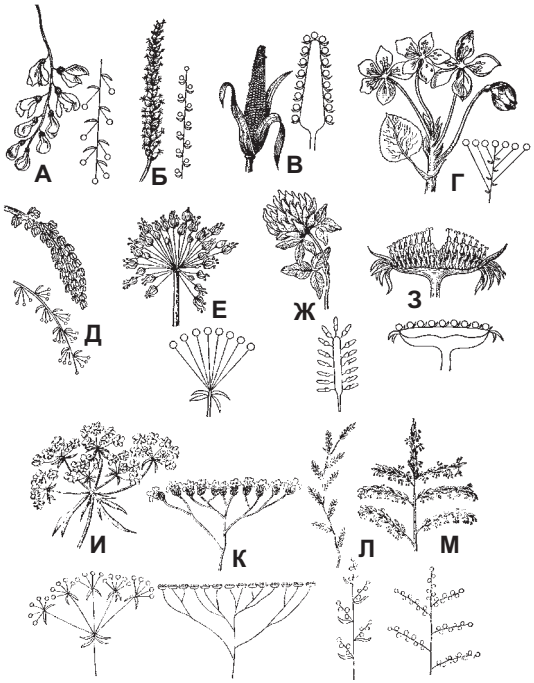


Рис. 203. *Ботрические соцветия:*
А – кисть (акация белая); Б – колос (подорожник большой); В – мясистый колос, початок (кукуруза, женское соцветие); Г – щиток (груша кавказская); Д – сережка (грецкий орех, мужское соцветие); Е – простой зонтик (лук репчатый); Ж – головка (клевер ползучий); З – корзинка (подсолнечник обыкновенный и другие сложноцветные); И – сложный зонтик (многие зонтичные); К – сложный щиток, состоящий из корзинок (тысячелистник); Л – сложный колос (виды плевела, пырея); М – сложная кисть – метелка (мужское соцветие кукурузы) (по Тутаюк)

на концевых осях. Как и простые соцветия, сложные делятся на несколько групп.

Двойные кисти отличаются от *простых* тем, что у них на длинной главной оси располагаются не цветки, а простые кисти. Аналогично выделяют такие соцветия, как *сложный колос*, *сложный зонтик*. Похожие на двойные кисти *метелки* (или *сложные кисти*) ветвятся сильнее, нижние оси у них развиты лучше верхних.

С точки зрения теории эволюции ботрические соцветия произошли от цимозных.

Соцветия, естественно, имеются не у всех групп высших растений, а только у покрытосеменных, у которых они широко распространены. У большого количества цветков, расположенных поблизости, значительно больше шансов быть опыленными, чем у одиночных цветков. Соцветие-корзинка сложноцветных – наиболее прогрессивно развивающегося семейства двудольных растений – имеет вид одиночного цветка с крупными и яркими лепестками, которые образованы стерильными цветками, расположенными на периферии соцветия. Это привлекает насекомых-опылителей, при этом они опыляют не один цветок, а сразу несколько, повышая тем самым выход семян.

ОТДЕЛ МОХООБРАЗНЫЕ

Мохообразные представляют собой единственный отдел среди высших растений, объединяющий растительные организмы, у которых гаметофит является преобладающим поколением. Собственно, то растение, которое мы представляем себе при слове «мох», и является гаметофитом (невзрачный спорофит неспециалисты, как правило, вообще оставляют без внимания). Следует отметить, что, несмотря на чрезвычайную распространенность этого слова, называть всех представителей отдела мохообразных просто мхами неправильно, поскольку этот отдел также включает в себя растения, которые в более строгой номенклатурной системе называются иначе.

Мохообразные характеризуются относительной простотой строения. Как и подобает любому высшему растению, тело мохообразных расчленено на вегетативные органы – стебель и лист (рис. 204), у наиболее простых тело представляет собой слоевище (таллом), уплощенное в дорсовентральном направлении (рис. 205). Однако у мохообразных все вегетативные органы не могут считаться истинными, поскольку они принадлежат гаметофиту и негомологичны настоящим органам спорофита. Поэтому ученые-бриологи (бриология – наука, изучающая мохообразные) именуют их «стебли» и «листья» *каулидиями* и *филлидиями* соответственно.



Рис. 204. *Листостебельный мох политрихум обыкновенный, или кукушкин лен (по «Жизнь растений», т. 4)*

Мохообразные не имеют корней и к субстрату прикрепляются нитевидными ризоидами, которые у различных форм могут быть одно- или многоклеточными. Поглощение воды и других необходимых веществ растением осуществляется не только ризоидами, но и через всю поверхность тела, чему в значительной мере способствует полное (или почти полное) отсутствие на поверхности защитной кутикулы. Это обстоятельство привносит в жизнь мохообразных немало дополнительных трудностей, поскольку вода не только с легкостью поступает внутрь растения, но и также легко выходит из него, что вынуждает их обживать места с повышенной влажностью. Однако, несмотря на это, некоторые ксерофитные мохообразные приспособились к засушливым условиям. При этом они способны практически полностью обезвоживаться, но при последующем увлажнении активно впитывают воду и быстро возвращаются к нормальной жизни.



Рис. 205. *Печеночник маршанция многообразная (по «Жизнь растений», т. 4)*

Внутренний транспорт поглощенной воды и растворенных в ней минеральных веществ затруднен ввиду полного отсутствия проводящей ткани у большинства мохообразных (лишь у немногих из них имеются слаборазвитые проводящие структуры, напоминающие элементы флоэмы и ксилемы). Кроме проводящих, у мохообразных отсутствуют или слабо развиты и большинство других тканей, в частности механические, что существенно ограничивает размеры растений. Поэтому наземные формы имеют весьма скромные габариты – до нескольких сантиметров. Водные мохообразные используют воду в качестве дополнительной опоры и нередко превышают полметра в длину.

Анатомическое строение мохообразных очень разнообразно. В самом простом варианте все растение может состоять из похожих друг на друга клеток (они различаются лишь по толщине стенок). У более сложных мхов клетки подвергаются некоторой дифференцировке. Например, у печеночного мха маршанции клетки слоевища разделены на два слоя: верхний – ассимиляционный и нижний – основной. Клетки ассимиляционного слоя содержат хлоропласты и фотосинтезируют, тогда как клетки основного слоя их лишены. В верхней эпидерме находятся устьица, а в нижней имеются однослойные чешуйки – *амфигастрии* – и ризоиды, которые могут быть простыми и язычковыми (они имеют выросты внутри).

Жизненный цикл мохообразных

Развитие мохообразных не отличается от других высших растений и представляет собой чередование гаплоидной и диплоидной фаз развития. *Преобладающим поколением является гаметофит.* Он развивается из споры, ядро которой имеет гаплоидный набор хромосом, поэтому все клетки гаметофита тоже гаплоидные. Первоначально из споры развивается *протонема*, имеющая вид ветвящейся нитчатой водоросли или пластинки. Никакого запаса питательных веществ спора не содержит, поэтому молодой гаметофит должен их синтезировать самостоятельно посредством фотосинтеза. Наличие необходимой для этого хлоренхимы определяет зеленую окраску гаметофита. Дальнейшее развитие растения из протонемы зависит от его систематического положения.

У печеночных мхов многократное деление верхушечной клетки в трех плоскостях дает начало пластинчатым структурам, на которых впоследствии разовьются половые органы, в связи с чем они получили название *гаметофоров* (рис. 206, 207). Более сложное формирование гаметофита происходит у лиственных мхов. Их гаметофоры имеют вид облиственных побегов, и развиваются

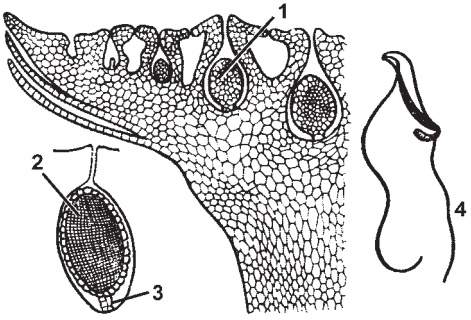


Рис. 206. *Половые органы мохообразных (маршанция обыкновенная):*
1 – продольный разрез мужской подставки с антеридиями; 2 – изолированный антеридий; 3 – ножка антеридия; 4 – двужгутиковый сперматозоид (по Комарницкому и соавт., с изменениями)

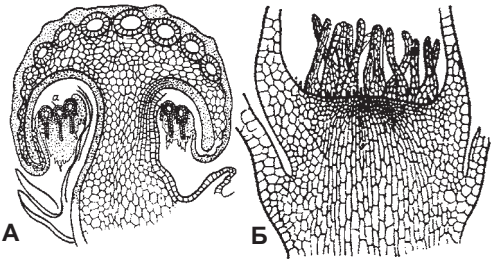


Рис. 207. *Архегонии мохообразных:*
А – продольный разрез женской подставки с архегониями маршанции обыкновенной; Б – архегонии калобриума (по Комарницкому и соавт.)

они из почек, которые формируются на протонеме.

На гаметофорах образуются половые органы – женские архегонии и мужские антеридии. Чаще всего на одном растении развиваются органы только одного пола – двудомные мхи, но нередко имеет место двудомность (когда на одной особи формируются как женские половые органы, так и мужские). Наконец, у отдельных форм отмечается многодомность. В этом случае на одном растении образуются как однополые гаметофоры, так и обоеполые. Архегонии и антеридии обычно располагаются группами и в типичном случае окружены различного рода защитными образованиями. Чаще всего с помощью подставок они возвышаются над поверхностью гаметофита, но нередко погружаются в его глубину.

Антеридии представляют собой овальные тельца, окруженные тонкой однослойной оболочкой. Они наполнены сперматогенными клетками, которые при митотическом делении дают начало двум подвижным сперматозоидам, снабженным двумя жгутиками. Напомним, что клетки гаметофита изначально гаплоидные, поэтому половые клетки образуются не в результате мейоза, как это обычно имеет место у диплоидных организмов, а посредством митоза.

Архегоний устроен сложнее и обычно представляет собой структуру, по своей форме напоминающую бутылку. В утолщенной его части, называемой брюшком, находится крупная яйцеклетка, которая также образуется в результате митоза. Внутри суженной шейки в один ряд располагаются шейковые клетки, одна из которых – *брюшная шейковая клетка* – находится над яйцеклеткой.

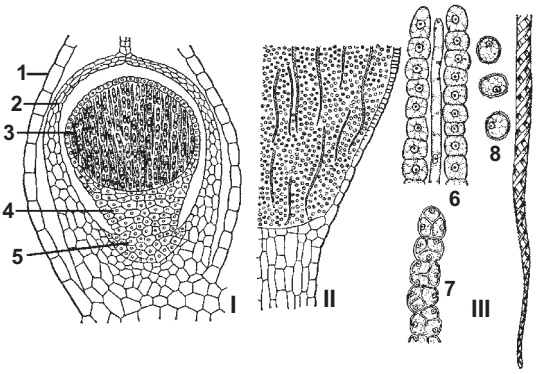


Рис. 208. *Развитие спор в спорогоне маршанции:*
I – молодой спорогон: 1 – разросшийся перианций; 2 – брюшко архегония; 3 – коробочка; 4 – короткая ножка; 5 – гаустория; II – часть более старого спорогона (видны споры и пружинки); III – материнские клетки спор: 6 – два ряда материнских клеток спор и часть пружинки (удлиненная клетка); 7 – материнские клетки спор делятся с образованием тетрад; 8 – споры и пружинка (по Комарницкому и соавт.)

Несмотря на то обстоятельство, что мохообразные представляют собой наземные растения, оплодотворение у них возможно только в присутствии капельно-жидкой воды. Через шейку сперматозоиды проникают в брюшко архегония и оплодотворяют находящуюся там яйцеклетку. В результате образуется диплоидная зигота, которая по прошествии определенного периода покоя дает начало диплоидному поколению – спорофиту.

Спорофит мохообразных называется *спорогон* и среди всех высших растений устроен наиболее просто. В типичном случае он представляет собой коробочку, представляющую собой спорангий, которая посредством ножки переходит в тело гаметофита. Разросшаяся и видоизмененная верхняя стенка архегония прикрывает коробочку и называется колпачком, или калиптрой. Не обладая зеленой окраской, спорогон современных мохообразных не содержит хлорофилла и не способен самостоятельно снабжать себя органическими соединениями. Поэтому все нужные для развития вещества спорогон получает от гаметофита посредством проникающей в его ткани нижней расширенной части ножки – гаустории. Внутри коробочки многочисленные материнские клетки спор делятся мейозом и дают начало тетрадам гаплоидных спор, посредством которых осуществляется бесполое размножение мохообразных (рис. 208). У печеночных мхов в коробочке среди спор находятся особые клетки, которые видоизменяются в пружинки – элатеры. Они обладают гигроскопичностью, т. е. способностью втягивать в себя пары воды при повышении влажности атмосферного воздуха. При этом элатеры раскручиваются, а при понижении влажности вновь скручиваются, перемешивая и разрыхляя при этом массу спор, что способствует выталкиванию их из коробочки после того, как она раскрывается несколькими створками.

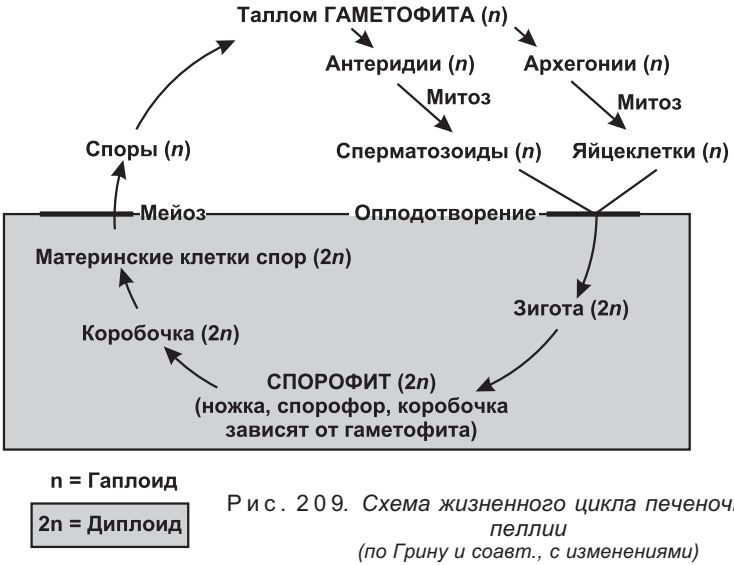


Рис. 209. *Схема жизненного цикла печеночного мха пеллии*
(по Грину и соавт., с изменениями)

Лиственные мхи элатерами не обладают. Проблема равномерного рассеивания спор у них решается благодаря особой структуре – *перистому*. Он представляет собой множество мелких зубчиков, расположенных в один или несколько рядов вокруг расширенной части коробочки (урночки). Подобно элатерам, зубцы перистома гигроскопичны. Во влажную погоду они насыщаются водой, что приводит к их деформации и перекрытию отверстий в коробочке. Споры при этом не выбрасываются, но и вода не может попасть в коробочку. В сухую погоду происходит обратный процесс. Зубцы перистома высыхают и отгибаются наружу, открывая тем самым отверстия в коробочке, и споры, выпадающие из нее, подхватываются ветром и переносятся на расстояния, нередко значительно отдаленные от материнского растения. Громадное большинство спор гибнет, попадая в неблагоприятную среду, но спор производится так много, что часть их обязательно оказывается во влажной почве и там из них прорастает протонема, давая начало молодому гаметофиту. Схема жизненного цикла печеночного мха пеллии показана на рис. 209.

Наряду с описанным выше циклом развития со сменой гаметофитного и спорофитного поколений у мохообразных также широко распространено вегетативное размножение. У печеночников образуются *выводковые тельца* и *выводковые корзиночки*, а у листостебельных мхов почти из всех структур гаметофита могут образовываться *вторичные протонемы*.

Значение мохообразных в природе довольно ограничено и, в основном, заключается в почвообразовании. Сами эти растения не испытывают потребности в питательном субстрате в той степени, как это присуще другим высшим растениям, поскольку они не обладают корнями и необходимые им вещества способны всасывать всей поверхностью тела. Поэтому мохообразные одними из первых (наряду с лишайниками) заселяют голые скалы и другие места, доселе лишенные растительности, постепенно покрывая их сплошным ковром. Мохообразные малоуязвимы от биотических факторов, потому что очень слабо поражаются микроорганизмами, крайне неохотно поедаются насекомыми, птицами и травоядными животными (чаще всего они их просто не трогают вовсе) и, несмотря на медленный рост (который исчисляется всего лишь несколькими миллиметрами в год), в итоге дали колоссальные залежи торфа, который образуется из-за неполного гниения постепенно отмирающих нижних частей растений. Кроме того, мохообразные участвуют в регуляции водного баланса, так как они задерживают воду и переводят ее в состояние грунтовой. Нередко это приводит к заболачиванию почв и, соответственно, ухудшению их продуктивности. Следует отметить также способность мохообразных накапливать в своем теле соли тяжелых металлов и радионуклеиды.

Использование мохообразных в хозяйственной деятельности человека более значительно и, прежде всего, основывается на эксплуатации торфа. По залежам торфа Россия занимает первое место в мире. На отдельных месторождениях толщина торфяного пласта может быть весьма значительной и достигать нескольких метров (до десяти). Чаще всего торф используют в сельском хозяйстве в качестве органического удобрения и как мульчирующий субстрат для улучшения аэрационного качества тяжелых глинистых почв, делая их структуру более «легкой». Торф используется как топливо. Кроме того, торф активно применяется в строительной индустрии благодаря своим высоким теплоизолирующим свойствам. Менее широко мохообразные используются в медицине. В частности, сфагнум обладает бактерицидным свойством и хорошо впитывает, что позволило широко применять его во время Второй мировой войны (дешевизна и распространенность мха была в тот период особенно важна в условиях повсеместного дефицита медикаментов).

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ

Этот отдел включает в себя группу растений, у которых преобладающим поколением является спорофит. Морфологическое строение папоротникообразных значительно более сложно, чем мохообразных, однако это относится исключительно к спорофиту. Гаметофит, напротив, в значительной мере упростился.

Спорофиты всех современных папоротникообразных имеют прекрасно развитую проводящую систему. Полагают, что наличие этой системы и предопределило гегемонию диплоидного поколения. В свою очередь, появление и развитие проводящих элементов напрямую связано с расчленением тела папоротникообразных на вегетативные органы, главными из которых являются корень и побег (подробнее об органах растений рассказано в соответствующем разделе), и направленный транспорт веществ из одного органа в другой требует наличия соответствующих специализированных структур, соединяющих эти органы. Все органы папоротникообразных являются истинными, поскольку развиваются на спорофите (в отличие от вегетативных органов мохообразных, принадлежащих гаметофиту).

Папоротникообразные являются первыми сосудистыми растениями на Земле. Однако проводящие элементы ксилемы у них, за редким исключением, представлены не сосудами, а трахеидами. Флоэма также устроена довольно просто и состоит из ситовидных клеток, у которых ситовидные поля разбросаны по всей поверхности клеточной стенки. В подавляющем большинстве случаев между флоэмой и ксилемой в пучках отсутствует камбий, и растения неспособны к вторичному утолщению. Не исключено, что отсутствие камбия носит вторичный характер, поскольку у многих ископаемых древовидных папоротникообразных вторичное утолщение имело место. Наличие организованной проводящей системы привело к появлению осевого цилиндра – стели. Причем у разных папоротникообразных можно обнаружить различные типы осевых цилиндров – от примитивных (протостель) до весьма сложно устроенных.

Споры развиваются в спорангиях на листьях (спорофиллах) из поверхностных клеток – эпидермальных и субэпидермальных. Такие листья у одних форм могут одновременно фотосинтезировать, а у других специализируются и морфологически отличаются от трофофиллов. В последнем случае спорофиллы обычно собираются в группы – колоски, или *стробилы*, занимающие терминальное положение на побеге. Внутри спорангия из спорогенной ткани развиваются споры. Необходимые для своего развития вещества они получают из выстилающего спорангий слоя клеток *тапетума*. Сам спорангий защищен стенкой, которая предохраняет от высыхания спорогенную ткань.

Папоротникообразные подразделяются на *равноспоровые* и *разноспоровые*, в зависимости от соотношения размеров формирующихся спор. У равноспоровых все споры одинаковые и прорастающий из них гаметофит является однодомным. Такие споры образуются в спорангии из материнских клеток спор, которые, делясь **мейозом,** дают начало тетраде (четырем) совершенно одинаковых спор. У разноспоровых формируются спорангии двух типов – *микроспорангии* и *мегаспорангии*. В микроспорангиях из материнских клеток спор в больших количествах образуются тетрады мелких спор – *микроспоры*, из которых впоследствии прорастают мужские гаметофиты с антеридиями. В мегаспорангиях, также в результате мейоза, из материнских клеток спор образуются очень крупные *мегаспоры*. Их всегда немного (часто только одна), потому что бóльшая часть спор погибает. Уменьшение количественного выхода мегаспор, очевидно, вызвано тем обстоятельством, что на их образование и развитие затрачивается значительно больше органического материала, нежели на аналогичные процессы формирования микроспор. Согласно эволюционной теории от разноспоровых папоротникообразных произошли все семенные растения.

Сформировавшаяся зрелая спора защищена оболочками. Обычно их две: внутренняя – *эндоспорий* и наружная – *экзоспорий*. Причем поверхностный рисунок экзоспория имеет важное систематическое значение, поскольку разнится у представителей разных видов.

Если спорофит папоротникообразных развит очень хорошо и имеет весьма сложное внешнее и внутреннее строение, то гаметофит, напротив, в значительной мере редуцирован. Чаще всего он имеет вид нежной зеленой пластинки или нити и называется *заростком*. У некоторых форм гаметофит редуцирован еще в большей степени, при этом он не покидает споры, не фотосинтезирует и живет за счет питательных веществ, накопленных в процессе формирования споры. На нижней поверхности заростка образуются нитевидные ризоиды и развиваются немногочисленные половые органы (часто в единичном числе) – архегонии и антеридии. У равноспоровых на одном заростке формируются половые органы обоих типов (однодомный гаметофит), у разноспоровых из микроспоры прорастает мужской гаметофит, на котором развиваются антеридии, а из мегаспоры прорастает женский гаметофит, дающий начало архегониям. Образующиеся в больших количествах дву- или многожгутиковые сперматозоиды выходят из антеридия. Затем сперматозоид проникает в архегоний и сливается там с яйцеклеткой, в результате чего образуется диплоидная зигота. *Оплодотворение у папоротникообразных возможно лишь при наличии капельно-жидкой воды*, что также имеет аналогию с мохообразными. Именно по этой причине большинство папоротникообразных тяготеют к местам с высокой степенью влажности, хотя и в меньшей степени, чем мохообразные.

Зигота многократно делится, и в итоге образуется многоклеточный зародыш, состоящий из зародышевых органов: корешка, стебелька и листочка, кроме того, зародыш имеет ножку, проникающую в ткань гаметофита. Через ножку неспособный к самостоятельному синтезу органических веществ зародыш получает необходимые для своего развития соединения из фотосинтезирующего гаметофита. У большинства папоротникообразных гаметофит живет недолго, и как только на развивающемся спорофите появляются функционирующие корни и листья, постепенно отмирает (обычно на это уходит несколько недель, исключение составляют плауны, у которых гаметофит живет до нескольких лет).

Современные папоротникообразные в большинстве являются травянистыми растениями, хотя в тропических лесах произрастают и древовидные формы. Однако в предыдущих геологических эрах древовидные папоротникообразные составляли основу лесов. В условиях теплого и очень влажного климата они заселяли многочисленные болота, и конкуренция за наиболее освещенные места привела к возникновению массивных растений высотой до 30 м и нескольких метров в поперечнике. Разумеется, это оказалось возможным благодаря наличию в проводящих пучках камбия, обеспечивающего вторичный рост. Появление древовидных форм отмечено в отложениях девонского периода палеозойской эры. В последующем за ним каменноугольном периоде древовидные папоротникообразные доминировали среди живших в ту эпоху растительных организмов и их остатки со временем сформировали залежи каменного угля, которые в некоторых местах достигают колоссальной толщины.

Несмотря на то что значительная часть папоротникообразных вымерла в предыдущих геологических эпохах, не выдержав конкуренции с более высокоорганизованными семенными растениями, до нашего времени благополучно дожили разнообразные представители трех основных классов этого отдела: *папоротниковидные*, *клинолистовидные* (*членистые*) и *плауновидные*. Кроме них, в настоящее время на Земле живут еще четыре вида из класса *псилотовых*, имеющих очень простую организацию.

Класс папоротниковидные

Тело папоротниковидных расчленено на корень и побег. Корень отсутствует у сальвиний, но это носит вторичный характер и связано со средой обитания. Зародышевый корешок рано отмирает, и корни папоротниковидных отрастают на стебле и листьях, т.е. по своему происхождению они являются придаточными. Нередко корни ветвятся и в итоге образуют корневую систему, достаточно мощную, чтобы надежно снабжать водой и минеральными веществами надземную часть растения.

Стебли папоротниковидных, за исключением древовидных форм, развиты относительно слабо и часто почти полностью располагаются в почве. Морфологически они довольно разнообразны и могут быть ползучими или вьющимися (такие стебли еще называют корневищами), или прямостоячими (у древовидных форм). Длина стебля у разных форм варьирует от нескольких миллиметров до 25 м. Укороченные стебли некоторых папоротников напоминают клубни. У многих папоротников стебель ветвится.

На листья у папоротниковидных приходится основная часть биомассы растения. Как правило, они имеют очень крупные размеры, т. е. для папоротниковидных характерна *макрофиллия* (у некоторых видов длина листьев может превышать 30 м). Раньше (а нередко и в настоящее время) большие листья папоротников называли *вайями*. Полагают, что они возникли в результате дорсовентрального уплощения целых ветвей предковых форм (вероятнее всего, риниофитов), доказательством чему служат ископаемые остатки древних папоротников, у которых наблюдаются переходные стадии уплощения целых крупных ветвей. Кроме того, несомненным аргументом в пользу сказанного служит наличие апикальной меристемы у листьев, что обеспечивает им (подобно стеблям) верхушечный рост.

Морфология листа у различных папоротниковидных весьма разнообразна. Прежде всего это относится к форме и размерам. За исключением относительно немногих форм с сидячими листьями, у большинства папоротников листья имеют выраженный черешок, посредством которого они соединяются со стеблем. Очень редко листовая пластинка остается цельной, у подавляющего большинства представителей класса она более или менее сложно расчленена. В наиболее примитивном варианте оно дихотомическое (что неудивительно, если учесть происхождение самого органа от уплощенных ветвей предшественников, которые сами ветвились сходным образом), но значительно чаще листья имеют одно-, дву- или многоперистое расчленение. При этом стержень листа, являющийся продолжением черешка, называется *рахисом*, а остальные оси, находящиеся на нем (если лист дву- или многоперистый), – черешочками. Сами листовые пластинки (они называются *перьями* – пластинки от первой до последней генерации или *перышками* – пластинки последней генерации) могут быть цельными или в определенной мере рассеченными.

Листья большинства папоротниковидных совмещают две функции: фотосинтетическую и репродуктивную. Однако у отдельных форм встречается специализация. В этом случае часть листьев служит для развития спорангиев, утрачивая при этом хлорофилл и способность к фотосинтезу. Такие листья называются *фертильными*, или *спорофиллами*. На других листьях – *трофофиллах* – спорангии не образуются, и они, активно фотосинтезируя (благодаря наличию хорошо развитой хлоренхимы), снабжают органическими соединениями все тело растения, в том числе и фертильные листья со спорангиями.

Самым прогрессивным способом расположения спорангиев является *поверхностное*, которое у современных папоротников наиболее распространено. В этом случае спорангии развиваются не на верхушках листьев или их краях, а на нижней поверхности листа (рис. 210). Такое расположение в наименьшей степени мешает фотосинтезу (поскольку он наиболее интенсивен на верхней, наиболее освещенной стороне листа) и в наибольшей защищает спорангий.

У просто организованных папоротников спорангии располагаются поодиночке. И лишь у видов с поверхностным расположением спорангия последние закладываются группами – *сорусами* (см. рис. 210). В большинстве случаев спорангии в сорусе защищены выростом листа – покрывалом, или *индузием*, и лишь наиболее просто устроенные скопления спорангиев не имеют защитных структур. Развитие спорангиев в сорусе может быть одновременным или осуществляться в разные сроки. Полагают, что в последнем случае растения имеют некоторые преимущества. В частности, одновременное созревание спор может совпасть с ухудшением условий обитания растения, что может быть причиной гибели всего генеративного материала. Что касается последовательного развития спорангиев, то здесь выход спор происходит по мере их созревания, и процесс оказывается более или менее пролонгированным. При изменении действия различных факторов окружающей среды это дает шанс хотя бы для части спор оказаться в выгодных для их прорастания условиях.

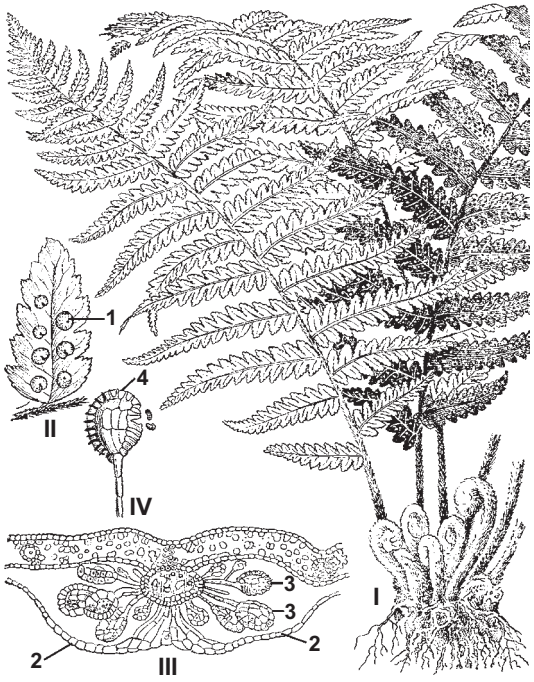


Рис. 210. *Мужской папоротник:*
I – взрослое растение (спорофит) с молодыми улиткообразно скрученными листьями; II – часть листа с сорусами, одетыми покрывалами (1 – сорус); III – поперечный разрез через лист с сорусом (2 – индузий, 3 – спорангии); IV – спорангий с кольцом (4 – кольцо) (по Комарницкому и соавт.)

Выход спор из созревших спорангиев у наиболее примитивных папоротников осуществляется через округлое или щелевидное отверстие, расположенное на верхней части спорангия. Среди

современных папоротниковидных это встречается редко. У большинства же на стенке спорангия образуются специализированные структуры, обеспечивающие его раскрытие. Они представляют собой группу клеток с неравномерно утолщенными стенками и в своей совокупности называются *кольцом*.

Бóльшая часть папоротников продуцируют одинаковые по размеру и форме споры, т. е. являются *равноспоровыми растениями*. Однако имеется немало разноспоровых папоротников, например сальвиниевые. Полагают, что разноспоровость возникала несколько раз у различных групп ископаемых папоротниковидных.

Строение споры достаточно типично, хотя и чрезвычайно разнообразно в деталях. Покровы образуют две оболочки: внутренняя – интина и наружная – экзина. Споры рассеиваются в очень больших количествах, но громадное большинство из них попадает в агрессивную среду и погибает. Лишь небольшая часть спор оказывается в благоприятных условиях, и после определенного периода покоя они прорастают. Следует отметить, что не всегда перед прорастанием споры выдерживают паузу. У ряда форм, обитающих во влажном климате в дождевых тропических лесах, споры имеют хлоропласты и поэтому окрашены в зеленый цвет, хотя у большинства папоротников споры имеют темную окраску, потому что содержат не хлоропласты, а их предшественники – пропластиды. Такие споры прорастают сразу. Иногда зеленые споры продуцируют папоротники, произрастающие в менее влажном климате, в частности умеренном, но у них это происходит не регулярно, а лишь в случае затяжных дождей.

Споры прорастают при высокой влажности и температуре выше +15°С. Кроме того, споры большинства папоротников для прорастания нуждаются в свете.

Из споры прорастает гаметофит. У равноспоровых папоротников он представляет собой вполне самостоятельное растение с хорошо развитой ассимилирующей тканью, а потому способен сам снабжать себя необходимыми органическими соединениями. Однако даже такой гаметофит очень нежен и лишен покровов, защищающих его от высыхания, по этой причине гаплоидная фаза папоротников развивается только в условиях достаточного увлажнения. Морфологически гаметофит большинства равноспоровых папоротников имеет вид зеленой пластинки, уплощенной в дорсовентральном направлении. Очень часто он имеет сердцевидную форму (между лопастями такого гаметофита находится точка роста) (рис. 211-А), хотя это имеет место далеко не у всех папоротников. Обычно гаметофит очень маленький – всего около 0,5 см в поперечнике, но у наиболее примитивных представителей гаметофит может достигать относительно значительных размеров (до 5 см) и иметь разнообразную форму, к тому же он гораздо более долговечен. На вентральной (обращенной к субстрату)

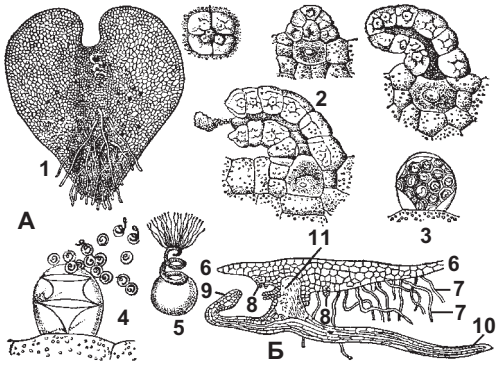


Рис. 211. *Заросток и молодой спорофит папоротников:*
А – мужской папоротник; 1 – заросток; 2 – развитие архегония; 3 – зрелый антеридий; 4 – антеридий в момент выхода многожгутиковых сперматозоидов; 5 – сперматозоид; Б – поперечный разрез заростка и зародыша: 6 – заросток; 7 – ризоиды; 8 – неоплодотворенные архегонии; 9 – первый лист зародыша – «семядоля»; 10 – первичный корень; 11 – ножка (по Комарницкому и соавт.)

поверхности гаметофита образуются многочисленные нитевидные ризоиды, которые связывают его с субстратом, а также способствуют поглощению воды.

На гаметофите равноспоровых папоротников развиваются половые органы (рис. 211-А). Как правило, на одном растении имеются как антеридии, так и архегонии, т. е. гаметофит однодомен. При этом у большинства папоротников мужские органы возникают несколько раньше женских. Как показали исследования, этим управляют особые соединения, обладающие активностью гормонов. Более раннее развитие антеридиев называется *протандрией*, в отличие от *протогинии*, когда раньше развиваются архегонии.

Количество половых органов, образующихся на одном гаметофите папоротниковидных, относительно небольшое. При этом у более высокоорганизованных форм отмечается определенное упрощение их строения. В особенности это относится к мужским органам. В частности, у примитивных папоротников в крупных антеридиях, погруженных в ткань гаметофита, образуются многочисленные сперматозоиды. У более сложно организованных форм антеридии возвышаются на подставках и имеют меньшие размеры, соответственно, количество развивающихся в них сперматозоидов значительно меньше.

Как и у всех папоротникообразных (а также мохообразных), *оплодотворение папоротниковидных осуществляется только в присутствии капельно-жидкой воды*. Снабженные многочисленными жгутиками и потому подвижные гаплоидные сперматозоиды выходят из антеридиев и, привлекаемые химическими соединениями, которые выделяют архегонии, подплывают к ним, проникают через шейку в брюшко и сливаются с находящейся там гаплоидной яйцеклеткой. В результате *образуется зигота с диплоидным набором хромосом в ядре*. Несмотря на количество оплодотворенных яйцеклеток, лишь одна зигота развивается и дает начало многоклеточному зародышу. Остальные при этом погибают и не мешают развитию молодого спорофита, который первоначально

нуждается в значительном количестве органического материала для построения своего тела. Такое течение событий представляется весьма рациональным, если учесть, что гаметофит изначально имел небольшие размеры и, безусловно, не смог бы обеспечить развитие сразу нескольких зародышей. Вскоре у растущего зародыша образуются функционирующие корни и фотосинтезирующие органы, после чего он способен самостоятельно жить и становится независимым от материнского гаметофита (рис. 211-Б). Сам гаметофит вскоре после этого отмирает. Схема жизненного цикла равноспорового папоротника показана на рис. 212.

Из всех папоротникообразных папоротниковидные являются наиболее процветающей группой. Несмотря на то что многие виды ранее вымерли, в настоящее время класс насчитывает не менее 10 000 видов, заселяющих самые разнообразные экологические ниши. Из-за потребности в воде для оплодотворения папоротниковидные в основном заселяют затененные влажные места, где могут быть весьма многочисленными. Однако на Земле живут и другие формы папоротников. В частности, *актиниоптерис южный* является выраженным ксерофитом и заселяет засушливые области Африканского и Азиатского континентов. Среди папоротников есть и водные формы (здесь следует иметь в виду, что водный образ жизни для этих растений представляет собой явление вторичное), например, *сальвиния* и др. Интересную группу составляют эпифитные формы, которые живут на стволах деревьев, используя их в качестве подставки и опоры. Кроме того, среди папоротников есть немало лиан. В тропических лесах произрастают немногочисленные ныне (но очень широко распространенные в предыдущие геологические эпохи) древовидные папоротники.

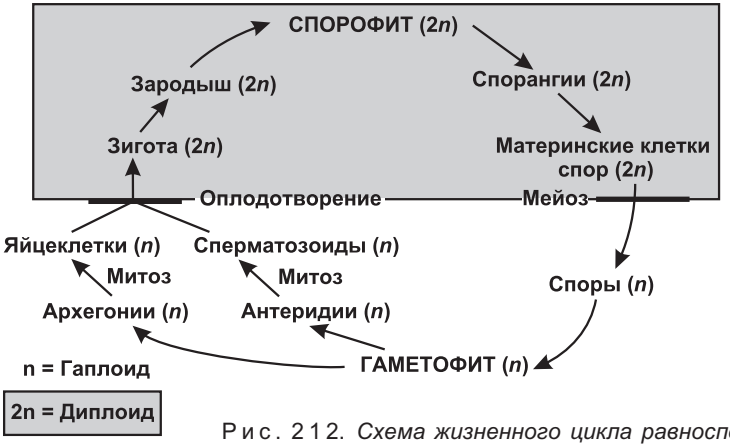


Рис. 212. *Схема жизненного цикла равноспорового папоротника Dryopteris filix-mas*
(по Грину и соавт., с изменениями)

Класс плауновидные

Тело плауновидных расчленено на побег и корень (рис. 213). Зародышевый корешок рано отмирает, и поэтому корневая система этих растений сформирована корнями, отходящими от подземной части побега – корневища (напомним, что такие корни называют придаточными). Надземная часть побега современных плауновидных остается травянистой, хотя среди предковых форм имелось и немало древовидных. Верхушечный рост обеих частей побега осуществляется благодаря наличию апикальных меристем, которые, раздваиваясь, обеспечивают ветвление. Оно у плауновидных носит дихотомический характер и может быть равным и неравным. Осевые цилиндры могут быть различных типов, и в процессе индивидуального развития происходит смена одного другим. При этом листовые прорывы в осевом цилиндре отсутствуют.

Листья на стебле обычно располагаются по спирали, в отдельных случаях наблюдается супротивное, или мутовчатое, листорасположение. Для плауновидных характерна *микрофилия*, т. е. листья имеют небольшие размеры с единственной центральной жилкой. У некоторых представителей у основания листа имеется вырост в виде пластинки – *язычок*, или *лигула*. По своему происхождению листья плауновидных отличаются от листьев всех других высших растений, поскольку представляют собой выросты стебля (*энации*, поэтому такие листья еще называются *энационными*). Листья могут быть вегетативными – *трофофиллы* или спороносными – *спорофиллы* (см. рис. 213-Б). Морфологические отличия между обоими типами листьев могут быть существенными или (что встречается реже) отсутствовать вовсе. У современных форм спорофиллы образуют скопления в виде *спороносных зон* (если такие листья собраны в средней части стебля) или *стробил* (если спорофиллы собраны на концевых участках веточек).



Рис. 213. *Плаун булавовидный:*
А – общий вид; Б – спорофилл (по Комарницкому и соавт.)

Среди плауновидных имеются как равноспоровые, так и разноспоровые формы. *Равноспоровыми* являются *плауновые*. Одиночные спорангии у них обычно развиваются в пазухах спорофиллов (рис. 214), которые часто бывают собраны в стробилы (см. рис. 213). Развитие спорангия и созревание в нем спор продолжается достаточно долго и занимает от нескольких месяцев до нескольких лет. Процесс инициируется группой

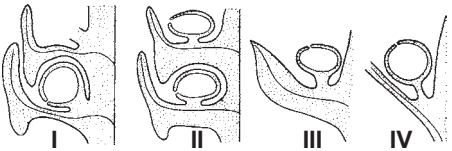


Рис. 214. *Схема расположения спорангиев на стебле и щели вскрывания в стенке спорангия у плаунов:*
I – плаун заливаемый; II – плаун поникший; III – плаун оттопыренный; IV – плаун светловатый (по Филину)

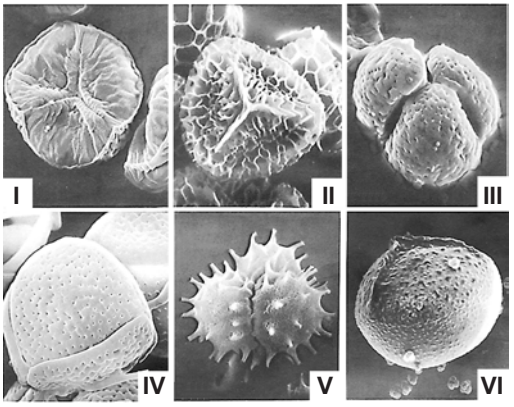


Рис. 215. *Споры плаунов и плауновидных под сканирующим электронным микроскопом:*
I – споры плауна заливаемого (увел. около 1200); II – спора плауна булавовидного (увел. около 2000); III – тетраэдрическая тетрада спор плауна баранца (увел. около 1200); IV – тетраэдрическая тетрада спор плауна флегмарии (увел. около 2000); V – мегаспора и тетрады микроспор селагинеллы селаговидной (увел. около 160); VI – тетрада микроспор селагинеллы селаговидной (увел. около 1200) (по «Жизнь растений», т. 4)

поверхностных клеток спорофилла. Зрелый спорангий имеет округлую или почковидную форму и посредством короткой ножки связан со спорофиллом. Внутри спорангия находится большое количество материнских клеток спор. В результате деления каждой из них посредством мейоза образуются четыре мелкие споры, ничем между собой не различающихся. Отдельная спора заключена в две оболочки: внутреннюю – *интину* и наружную – *экзину*, которая у разных представителей имеет различный рельеф поверхности (рис. 215). В сухую погоду зрелый спорангий раскрывается поперечно ориентированной щелью, которая закрывается при увеличении влажности атмосферного воздуха.

Спорангии *разноспоровых* плауновидных (к ним относятся селагинелловые и полушниковые) неодинаковые (рис. 216). Различают более крупные *мегаспорангии*, которые развиваются на мегаспорофиллах, и относительно небольшие *микроспорангии*,

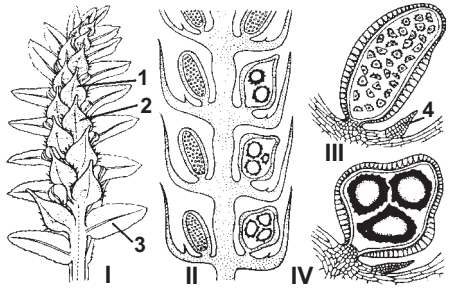


Рис. 216. *Строение стробила и спорангиев у селагинеллы:*
I – стробил селагинеллы золотистостебельной, вид с нижней стороны: 1 – микроспорофилл, 2 – мегаспорофилл, 3 – боковой лист; II – схема продольного разреза стробила селагинеллы Крауса; III – микроспорангий селагинеллы Крауса: 4 – язычок; IV – мегаспорангий селагинеллы Крауса (по Филину)

развивающиеся на микроспорофиллах. Обычно оба типа спорофиллов развиваются на одном и том же растении, будучи при этом собранными в стробилы. Как правило, в верхней части стробилы находятся микроспорофиллы, а в нижней – мегаспорофиллы. Значительно реже спорофиллы распределяются беспорядочно.

Окруженные различного рода выростами листа спорангии располагаются в его пазухе, где посредством мейоза из материнских клеток образуются споры. Размеры спор изначально неодинаковые, и у различных видов колеблются от 20 мкм до 100 мкм у микроспор и от 100 мкм до 1500 мкм у мегаспор. Количество образовавшихся спор может быть различным и широко варьирует у разных форм. Микроспор всегда больше, и в спорангии их может насчитываться до миллиона. Количество мегаспор гораздо меньше и исчисляется десятками или сотнями (у некоторых полушниковых в мегаспорангии могут находиться свыше двух тысяч мегаспор), у некоторых видов в мегаспорангии развивается всего лишь одна мегаспора. Разнообразный рельеф поверхностной оболочки споры служит видовой характеристикой (см. рис. 215).

Выход спор из спорангия осуществляется несколькими способами. В частности, створки спорангия могут традиционно раскрываться, и споры выбрасываются в воздух, увлекаясь при этом ветром, который переносит их на определенное расстояние от материнского растения. У полушников все происходит еще проще – после сезонного отмирания листьев стенка спорангия разлагается и споры оказываются в почве, где распространяются потоками воды или беспозвоночными животными – обитателями почвы (реже более крупными позвоночными). Наконец, у некоторых видов выходят только микроспоры, а мегаспоры вообще не покидают мегаспорангия (подробнее об этом будет рассказано ниже при описании развития гаметофита разноспоровых плауновидных). У многих разноспоровых из спорангиев выходят не споры, а женские и мужские гаметофиты.

Дальнейшее развитие споры у равно- и разноспоровых плауновидных происходит неодинаково. У *равноспоровых* возможны два варианта прорастания спор. При первом из них (более быстром) спора прорастает уже через несколько дней после очень непродолжительного периода покоя. Молодой гаметофит имеет фотосинтезирующую надземную часть и лишенную хлорофилла подземную, которая вступает в симбиоз с почвенными грибами. Причем, если поблизости отсутствуют гифы гриба, развитие гаметофита прекращается, и он погибает.

У других равноспоровых плауновидных спора находится в состоянии покоя значительно дольше и прорастает через несколько лет. При этом споры постепенно погружаются в субстрат (с током воды, с помощью членистоногих и червей и т. п.) и со временем оказываются

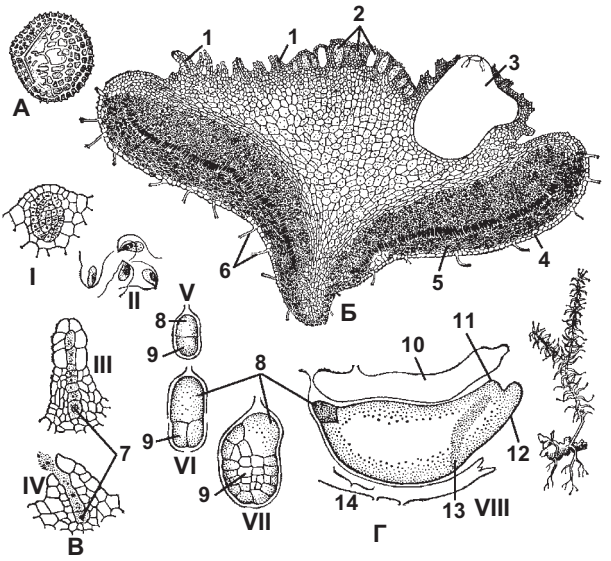


Рис. 217.
Развитие плауна:
А – спора; Б – подземный заросток: 1 – архегоний; 2 – антеридий; 3 – зародыш; 4 – эпидермис; 5 – гифы гриба; 6 – ризоиды; В – антеридий и архегоний: I – антеридий; II – сперматозоиды; III – молодой архегоний; IV – вскрывшийся архегоний; 7 – яйцеклетка в брюшке архегония; Г – строение и развитие зародыша: V – оплодотворенная яйцеклетка (зигота) поделилась поперечной перегородкой, образовав две клетки – 8 и 9; VI – клетка 8 больше не делится и образует подвесок, клетка 9 делится продольной перегородкой; VII – дальнейшее деление клеток зародыша; VIII – зародыш с дифференцированными органами; 8 – подвесок; 9 – зародыш; 10 – заросток (гаметофит); 11 – точка роста (апикальная меристема); 12 – примордий (зачаток) первого листа; 13 – корень; 14 – ножка (по Комарницкому и соавт., с изменениями и дополнениями)

на глубине в несколько сантиметров. Из-за отсутствия под землей света гаметофит не может фотосинтезировать и вынужден жить сапрофитно, как и в предыдущем случае, на самых ранних этапах развития, вступая в симбиоз с почвенными грибами, без которых жизнь гаметофита невозможна.

Гаметофит растет очень медленно. Вначале он представляет собой мало упорядоченный комок клеток, но со временем наблюдается организованный рост за счет выделившейся верхушечной меристемы. Появляются ризоиды, в клетки которых проникают гифы гриба. Постепенно гаметофит достигает нескольких миллиметров в поперечнике и приобретает форму, характерную для данного вида. Этот процесс занимает до 15 лет. На верхней стороне гаметофита развиваются половые органы, причем как мужские, так и женские, поскольку заростки равноспоровых плауновидных однодомные. Антеридии и архегонии довольно многочисленны и почти полностью погружены в ткань гаметофита (рис. 217) (над поверхностью возвышаются только шейки архегониев).

Оплодотворение, как и у всех папоротникообразных, возможно лишь в присутствии капельно-жидкой воды. Антеридии развиваются несколько раньше архегониев и из них выходят многочисленные сперматозоиды, подвижность которых определяется наличием на переднем конце клетки двух жгутиков (редко жгутиков

бывает три). Активно перемещаясь в воде по направлению к архегонию, гаплоидные сперматозоиды достигают последнего, через шейку проникают в брюшко архегония, где один из них сливается с гаплоидной яйцеклеткой. *В результате образуется диплоидная зигота*.

Без выраженного периода покоя зигота приступает к делению, причем *оно совершается перпендикулярно вертикальной оси*. После этого верхняя клетка уже не делится и трансформируется в подвесок или ножку. Подвесок проникает в ткань гаметофита (т. е. является присоской – гаусторией) и обеспечивает снабжение нужными веществами зародыш, который, в свою очередь, развивается из нижней клетки в результате ее многократных делений. У зародыша последовательно образуется *стебелек*, *первый лист* (не имеющий проводящего пучка), а в основании листа *корень*, который является придаточным, так как образуется не на корне, а на листе.

Наземная часть молодого спорофита зеленеет, и постепенно в ней накапливается значительное количество фотосинтезирующей ткани, достаточное для самостоятельного существования. У форм с наземным гаметофитом эти события происходят в течение одного сезона, а у форм, имеющих полностью сапрофитный подземный гаметофит, процесс может растянуться на несколько лет, поскольку у них побег молодого спорофита преодолевает до поверхности почвы более или менее значительные расстояния. Все это время проросток растет очень медленно, а необходимые для жизни вещества он получает из гаметофита (который при этом также продолжает свой рост) через подвесок.

Прорастание мега- и микроспор происходит несколько иначе. При этом следует отметить, что среди всех папоротникообразных гаметофит разноспоровых плауновидных наиболее значительно упрощен. В особенности это относится к мужскому гаметофиту, который вообще не покидает споры. Так, у *селягинелловых* деление ядра микроспоры дает начало двум клеткам – небольшой *проталлиальной* (вегетативной, или ризоидальной) и более крупной *антеридиальной*, из которой развивается единственный антеридий, к тому же сильно редуцированный. В типичном случае он состоит из однослойной стенки, состоящей из восьми стерильных клеток, которая отграничивает и в определенной мере защищает две или четыре сперматогенные клетки. К этому моменту приурочен выход микроспор из микроспорангия, что осуществляется посредством быстрого образования продольной щели на стенке спорангия, из которой микроспоры энергично выбрасываются наружу на расстояние в несколько сантиметров. В итоге они попадают на землю, где и будут разворачиваться последующие события развития мужского гаметофита. Вначале из немногочисленных сперматогенных клеток путем

митотических делений образуются 256 материнских клеток сперматозоидов – сперматидиев. Такой антеридий является зрелым, а все его стерильные клетки ослизняются. В образовавшейся слизи плавают подвижные сперматидии до тех пор, пока оболочка споры не лопается и сперматидии не выйдут наружу. Там из них выходят по одному сперматозоиду, снабженному двумя жгутиками, с помощью которых сперматозоиды в капельно-жидкой воде подплывают к архегонию, проникают через шейку в его брюшко и один из них сливается с находящейся там яйцеклеткой.

У *полушниковых* мужской гаметофит редуцирован в еще большей степени, чем у селягинелловых. Он по-прежнему состоит из одной проталлиальной клетки и антеридия. Однако стенка антеридия образована не восемью, а всего лишь четырьмя клетками, которые защищают четыре сперматидия. Из них впоследствии выходят четыре сперматозоида, причем их подвижность обеспечивается не двумя жгутиками (как у селягинелл), а многими.

Развитие *женского гаметофита* происходит внутри мегаспоры. Этому способствует наличие в ней значительных запасов питательных веществ, за счет которых гаметофит растет и развивается. Чаще всего мегаспоры покидают мегаспорангий, но у многих видов развитие гаметофита возможно при нахождении мегаспоры в пределах спорангия (при этом стробилы с мегаспорангиями обычно сами опадают со спорофита на землю, однако у ряда видов развитие гаметофита и даже последующее оплодотворение яйцеклетки в архегонии осуществляется внутри мегаспорангия, находящегося на функционирующем материнском растении). Развитие женского гаметофита разноспоровых плауновидных начинается с многократных митотических делений сначала ядра самой споры, а затем образовавшихся в результате этого дочерних ядер. При этом образуется многоядерная масса, которая лишь впоследствии разделяется межклеточными перегородками, давая начало многоклеточному женскому заростку. Клетки, расположенные в верхней части заростка, делятся более энергично, в результате чего оболочка мегаспоры в этом месте лопается и через образовавшуюся щель женский гаметофит частично вываливается из мегаспоры наружу. Будучи освещенными, клетки заростка зеленеют, и поэтому гаметофит способен самостоятельно снабжать себя органическими соединениями. На не зеленой части заростка образуются ризоиды и немногочисленные архегонии с короткими шейками (1 – 3 канальцевые клетки), погруженными в ткань гаметофита.

Развитие зародыша из зиготы у разноспоровых плауновидных широко варьирует. Сам зародыш, будучи полностью сформированным, состоит из стебелька с верхушечной точкой роста, двух листочков, корешка и ножки, с помощью которой зародыш получает из гаметофита необходимые ему вещества.

Зависимость молодого спорофита от питающего его заростка может быть довольно длительной, но в конечном счете корешок и листочек прорывают ткань гаметофита, выходят наружу и, достигнув достаточного уровня развития, самостоятельно снабжают спорофит водой с минеральными веществами и продуктами фотосинтеза. После этого заросток постепенно отмирает. Схема развития разноспоровых плаунов представлена на рис. 218.

Современных плауновидных насчитывается значительно меньше, чем папоротниковидных, но в предыдущие геологические эпохи (особенно в каменноугольном периоде палеозойской эры) они были весьма широко представлены в фитоценозах (растительных сообществах) того времени, образуя заросли и даже леса. В начале мезозойской эры подавляющее большинство плауновидных (и практически все крупные формы) вымерли, не выдержав конкуренции с более прогрессивно организованными голосеменными растениями. Среди ископаемых плауновидных было немало форм, способных к вторичному утолщению. Ныне живущие формы такой способностью не обладают, поэтому в течение всей жизни растения стебель

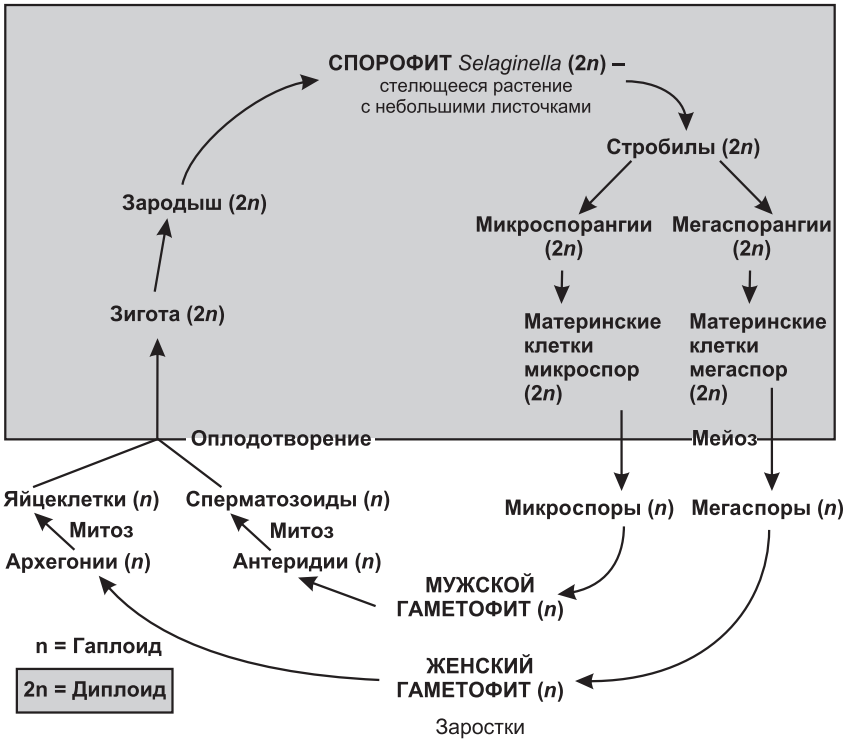


Рис. 218. *Схема жизненного цикла Selaginella*

остается травянистым и не одревесневает. Сам побег чаще всего бывает ползучим или стелющимся, у многих видов он вьющийся (лианы), лишь немногие виды имеют относительно прямостоячий побег.

Размеры современных плауновидных обычно небольшие, они варьируют у представителей различных видов от нескольких сантиметров до нескольких десятков сантиметров. Однако некоторые тропические виды имеют прямостоячий побег, достигающий двухметровой высоты, а длина побега лиан может достигать 20 м.

Подавляющее большинство плауновидных обитает во влажных местах. Такая экологическая привязанность объясняется потребностью в капельно-жидкой воде при оплодотворении. При этом плауновидные обычно довольствуются очень незначительной освещенностью, занимая самый нижний ярус в лесу. Большинство *селягинелловых* произрастают во влажных тропических лесах. *Полушниковые* ведут водный или полуводный образ жизни, при этом в высокогорных озерах они нередко доминируют над другими водными растениями, поскольку способны довольствоваться настолько малыми концентрациями углекислого газа и растворенных в воде минеральных веществ, что другие растения в подобных условиях просто не выживают. *Плауны* в основном также предпочитают хорошо увлажненные места, но в то же время успешно живут в разнообразных климатических условиях – от влажных тропиков до умеренных широт и даже в тундре или высоко в горах. Весьма оригинальными являются *эпифитные* формы, использующие в качестве опоры стволы деревьев. Кроме того, среди плауновидных имеются *ксерофитные* формы, способные выдерживать значительный дефицит влаги и произрастать на сильно освещенных местах.

Значение плауновидных в природе относительно невелико. Очень немногие из них поедаются травоядными животными, а содержащие сильнодействующее вещество, способное эффективно останавливать перенос нервного импульса через синапс (наподобие яда кураре), плауны вообще остаются без внимания, и лишь некоторые беспозвоночные изредка поедают их без вреда для себя.

Также скромно плауновидные используются в хозяйственной деятельности человека. В частности, заготавливаемые в значительных количествах споры плаунов применяются в медицине в качестве присыпки, ими пересыпают пилюли. Высокое содержание в спорах жира служит причиной использования их в изготовлении фейерверков и в металлургии. В медицине также нашли применение некоторые высокоактивные соединения, содержащиеся в плаунах. Некоторые виды полушников украшают аквариумы, а многие тропические селягинеллы, обладающие красивой окраской, охотно выращивают любители оранжерейных растений. В настоящее время на Земле насчитывается около 400 видов плауновых, 700 видов селягинелловых и 64 вида полушниковых.

Класс клинолистовидные, или членистые

Среди папоротникообразных членистые в настоящее время являются самым малочисленным классом. В него входит только один порядок – *хвощовые* с единственным семейством (*хвощовые*), к которому относится опять-таки единственный род – *хвощ*, насчитывающий 32 вида. Остальные виды вымерли в начале мезозойской эры и сохранились лишь в виде ископаемых остатков в залежах каменного угля.

Представители этого класса имеют выраженное расчленение побега на узлы и междоузлия (рис. 219). От узла наземного побега отходит мутовка веточек, которые часто несправедливо принимают за листья. Сами листья хвощовых в значительной мере редуцируются. Они, как правило, лишены хлорофилла и, срастаясь между собой, образуют влагалища, которые охватывают основания междоузлия. На верхнем крае влагалища сращение листовых пластинок нарушается и отдельные листья заметны в виде зубчиков (но иногда листья срастаются и там). У разных видов хвощей листья, образованные ими влагалища и зубчики неодинаковы по своей длине, форме и окраске, что весьма важно при определении видовой принадлежности.

Поскольку листья хвощей практически не фотосинтезируют, эту функцию берет на себя стебель (разумеется, его освещенная надземная часть). Хлоренхима в нем находится в периферической части первичной коры. Там она более или менее последовательно перемежается с тяжами живых вытянутых клеток, оболочки которых содержат много кремнезема и поэтому обладают высокими механическими свойствами. При этом механические элементы соответствуют ребрам стебля, а хлоренхима располагается вдоль межреберных ложбинок. Поскольку тяжи проецируются вдоль ребер стебля, они получили название *каринанальных*.

Проводящая система хвощей оригинальна. Она образована закрытыми коллатеральными пучками (отсутствие в пучке камбия исключает вторичный рост), ориентированными вдоль ребер стебля и, соответственно, вдоль каринальных тяжей. Вода по пучку транспортируется несколькими путями. Во-первых, по *каринальным каналам*. Эти каналы возникают в результате растворения элементов протоксилемы. Иногда в каналах можно обнаружить отдельные кольчатые или спиральные трахеиды протоксилемы, имеющие очень большую длину. Кнаружи от каринальных каналов находится флоэма, а по бокам от нее располагаются еще две группы латеральной метаксилемы, которую образуют лестничные трахеиды. По ним также движется водный раствор минеральных веществ.

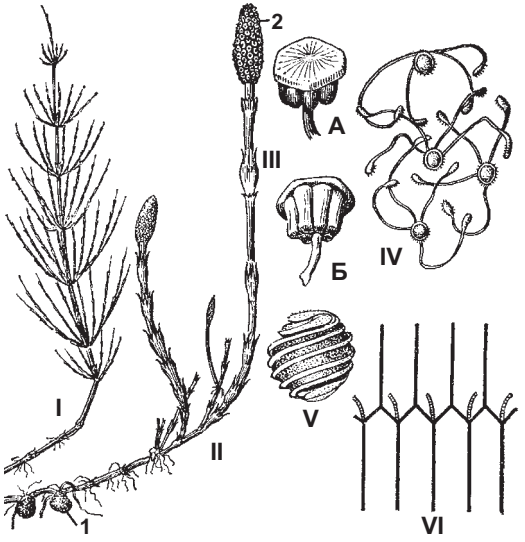


Рис. 219. *Хвощ полевой: I – летний бесплодный побег; II – весенний спороносный побег (1 – клубеньки, 2 – колоски с мутовками спорофиллов); III – спорофилл (спорангиофор) со спорангиями: А – вид сбоку; Б – вид снизу; IV – споры с развернутыми элатерами; V – спора с завернутыми элатерами; VI – схема прохождения пучков в стебле хвоща (по Комарницкому и соавт.)*

В типичном случае осевой цилиндр снаружи окружен эндодермой. У некоторых видов эндодерма выстилает стель еще и изнутри или же каждый пучок в отдельности. Чрезвычайно интересно ведут себя проводящие пучки при переходе из одного междоузлия в другое. При этом незадолго до вышележащего узла пучок разделяется на три ветви. На уровне узла срединная ветвь отклоняется наружу и продолжается в лист, становясь его жилкой (листовой след), а боковые ветви сливаются с такими же боковыми ветвями соседних пучков и образуют пучок, который продолжается в вышележащее междоузлие. Листовые прорывы в осевом цилиндре в результате отхождения листовых следов не образуются.

Внутри от осевого цилиндра у молодого стебля располагается сердцевина, но у зрелого органа она разрушается и замещается наполненной воздухом полостью.

Поверхность стебля хвоща неровная и покрыта продольно ориентированными гребнями, или ребрами, между которыми располагаются ложбинки. Количество гребней возрастает по мере увеличения диаметра стебля. Оболочки клеток эпидермы пропитаны кремнеземом, что придает им высокую механическую прочность (напомним, что кремнеземом также пропитаны клетки механической ткани, тяжи которой располагаются под ребрами, а под тяжами находятся проводящие пучки, также ориентированные вдоль ребер и повышающие механическую прочность стебля). В эпидерме междоузлий стебля имеется большое количество устьиц, располагающихся продольными тяжами вдоль ложбинок между ребрами.

Верхушечный рост хвощей обеспечивается апикальной меристемой, расположенной на конце побега. Там выделяется клетка,

имеющая трехгранную форму. Ее последовательные деления по граням откладывают молодые узлы и междоузлия, при этом несколько слоев клеток, расположенных над узлом, долгое время сохраняют свойства интеркалярных (вставочных) меристем. Они защищены влагалищем расположенного ниже узла и определенное время продолжают делиться, в результате чего происходит рост побега в длину. Однако постепенно клетки вставочных меристем перестают делиться и трансформируются в специализированные ткани.

Под защитой листовых влагалищ находятся и почки, которые не всегда четко приурочены к пазухе листа (поэтому многие специалисты до сих пор не считают почки хвощей пазушными). Многие из них остаются в состоянии покоя (спящие почки), а другие продолжают развиваться в боковой побег, который постепенно прорывает листовое влагалище. Поэтому отдельные растения хвощей очень значительно различаются по степени разветвления своих побегов.

Строение подземных побегов – корневищ – во многом сходно с наземными, однако имеется ряд различий. Сами побеги имеют значительно более ровную поверхность по сравнению с наземными (ребра на них почти не выражены). Поскольку они не освещены, отсутствует фотосинтезирующая хлоренхима. Кроме того, у подземных побегов нет устьиц. Зато в клетках основной паренхимы могут накапливаться значительные запасы крахмала, которые по мере необходимости используются для нужд растения. Большинство закладывающихся почек не развиваются в боковые побеги, зато на них в виде мутовок образуются придаточные корни. Способность формировать корни имеется и у почек наземных побегов, потому что и зачаточные побеги, и корни развиваются из общей массы клеток, возникших из одной материнской. При этом из клеток верхней части этой массы развивается боковой побег, а из нижней – корень. Соответственно у наземных побегов преимущественно развивается побег (хотя если его присыпать почвой, корни появятся), у подземных – корень. Любопытно, что некоторые корни у хвощей относительно толстые и длинные, демонстрируют обязательный для корней вообще положительный геотропизм. Другие (их больше) имеют меньшую длину и толщину и на силу тяжести не реагируют.

Некоторые почки трансформируются в *клубеньки*, представляющие собой отдельные укороченные междоузлия. В клетках клубеньков в очень большом количестве откладывается крахмал.

Все современные хвощовые являются равноспоровыми растениями (разноспоровость имела место лишь у некоторых вымерших форм). Спорангии развиваются на особых, присущих только

хвощовым, структурах – *спорангиофорах*. Побеги, на которых они образуются, у большинства видов могут, наряду со спорогенной функцией, выполнять и фотосинтетическую. Такие побеги имеют очень высокую механическую прочность, они вечнозеленые и многолетние. У других видов (например, у *хвоща лесного*, *хвоща полевого* и др.) зеленые однолетние побеги бывают двух типов – чисто вегетативные и спорогенные. На последних вначале образуются стробилы, но после созревания спор и опадания стробилов эти побеги нельзя отличить от обычных вегетативных. И наконец, у третьих (например, у *хвоща полевого*) однолетние побеги изначально четко дифференцируются морфологически и функционально. При этом имеющие большую толщину спорогенные побеги лишены хлорофилла и имеют розовато-бурую окраску. Они не ветвятся, появляются рано весной вместе с вегетативными побегами или несколько раньше их и отмирают в тот же год, обычно сразу же после спороношения.

Стробилы у хвощей образуются на верхушке главного побега или (реже) боковых ветвей. У большинства видов стробилы единичны, но у хвоща многощетинкового их численность может достигать ста. Основание стробила окружено видоизмененным листовым влагалищем – воротничком, а на его оси собраны мутовки многочисленных спорангиофоров (напомним, что так у хвощей называются спорофиллы). *Спорангиофоры* имеют ножку, которая заканчивается щитовидным диском, чаще всего имеющим форму шестигранника. На нижней части щитовидного диска развивается до полутора десятков спорангиев, расположенных вокруг ножки спорангиофора.

Спорангии образуются из группы эпидермальных клеток, среди которых выделяется одна самая крупная – *осевая клетка*. В результате последовательных делений образуется клеточная масса, из которой наружные клетки впоследствии образуют стенку спорангия (она в начале развития многослойная, а у зрелого спорангия состоит из одного слоя клеток), а внутренние становятся спорогенными. Из спорогенных клеток в результате митоза образуются *материнские клетки спор*. Затем каждая из них делится мейозом, давая начало четырем (тетраде) одинаковым спорам. Внутри споры находится крупное ядро, окруженное небольшим количеством цитоплазмы с многочисленными хлоропластами. Оболочка спор устроена довольно сложно. Кроме обычных двух оболочек – *интины* и *экзины* (*эндоспорий* и *экзоспорий*), имеется еще и третья, расположенная снаружи (*эписпорий*). Эта оболочка не образует сплошного слоя, а трансформируется в две ленты, по спирали

закрученные вокруг споры, – пружинки, или элатеры (см. рис. 220). Как и положено элатерам, они гигроскопичны и, закручиваясь вокруг споры в сырую погоду, раскручиваются в сухую, способствуя тем самым рассеиванию спор.

Спорофиллы с созревающими спорангиями на оси стробила располагаются близко друг к другу, но по мере завершения процесса спорогенеза несколько отдаляются друг от друга (это осуществляется из-за деятельности интеркалярных меристем). Истонченная стенка зрелого спорангия разрывается продольной щелью (чему немало способствует давление, которое изнутри оказывают на стенку спорангия элатеры спор), и через нее выходят споры, но не по одной, а комочками, что также обеспечивается элатерами. Комочки спор подхватываются ветром и разносятся на значительные расстояния.

Подавляющее большинство спор погибает, оказавшись в неблагоприятных условиях. Поэтому, несмотря на то что они образуются в огромных количествах, лишь очень немногие продолжают развитие, попав на хорошо увлажненную почву, защищенную от прямого света. Прорастание споры начинается с деления ее ядра (рис. 220). Из образовавшихся при этом двух клеток одна трансформируется в *первичный ризоид*, а из другой *развивается фотосинтезирующая часть заростка с половыми органами*. Первоначально молодой гаметофит напоминает нитчатую водоросль, но со временем приобретает довольно сложно устроенную пластинчатую форму с многочисленными уплощенными зелеными выростами, направленными вверх. На нижней

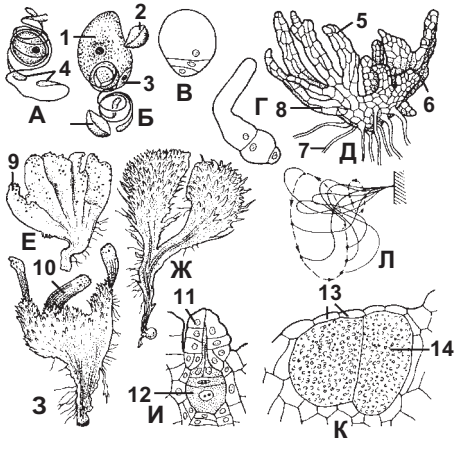


Рис. 220. *Прорастание споры, строение заростков (гаметофитов), гаметангиев и зародыша у хвоща:*
А – Г – прорастание споры (и первые стадии развития заростка у хвощаветвистого: 1 – заростковая клетка; 2 – срединный слой; 3 – ризоидальная клетка; 4 – элатеры; Д – молодой заросток хвоща большого: 5 – пластинка; 6 – меристема подушки; 7 – ризоид; 8 – подушка; Е – мужской заросток хвоща ветвистого: 9 – антеридиальная ветвь; Ж – женский заросток хвоща ветвистого; З – обоеполый заросток хвоща ветвистого: 10 – антеридиальная ветвь; И – архегоний хвоща ветвистого: 11 – шейка архегония; 12 – яйцеклетка; К – антеридии хвоща ветвистого: 13 – клетки крышечки; 14 – сперматогенная ткань; Л – схема движения спиральной волны по жгутику сперматозоида хвоща (по Филину)

поверхности заростка формируются бесцветные нитевидные ризоиды, снабжающие растение водой и минеральными веществами. В зависимости от условий развития размеры заростков варьируют от миллиметра до нескольких сантиметров.

Несмотря на то что хвощовые являются равноспоровыми растениями, их гаметофиты далеко не всегда бывают однодомными. По причинам, которые пока неизвестны, на заростке в одних случаях могут образовываться или только антеридии, или только архегонии, а в других гаметофит однодомен. Мужские гаметофиты по размерам уступают женским, но половые органы на них появляются немного раньше. У обоеполых гаметофитов последовательно сменяют друг друга три стадии: женская (когда первыми появляются архегонии), обоеполая (при последующем возникновении антеридиев), мужская (когда после отмирания архегониев остаются одни антеридии). Вообще, при определенных условиях однополые гаметофиты способны изменять свой пол (причем женские заростки трансформируются значительно чаще мужских).

В погруженных в ткань гаметофита антеридиях развивается несколько сотен крупных многожгутиковых сперматозоидов. Архегонии также погружены в гаметофит, но над поверхностью возвышаются их шейки. Оплодотворение у хвощей идет обычным для споровых растений способом в капельно-жидкой воде. *Зигота* дает начало зародышу, который состоит из *корешка, стебелька* и двух-трех *листочков*. От других папоротникообразных зародыш хвощей отличается тем, что не имеет подвеска и необходимые для развития вещества он получает из гаметофита через основание первого листового влагалища. Вначале зародыш окружен тканью гаметофита, но по мере развития корешок пробивает ее и оказывается в почве, где начинает активно выполнять свои функции. Но зародышевый корешок живет недолго. Из первичного побега сначала образуется корневище (от узлов которых отходят придаточные корни), а затем надземные побеги.

Самые ранние ископаемые остатки предковых форм обнаружены в отложениях начала девонского периода палеозойской эры, но максимального развития и разнообразия форм хвощовые достигли в каменноугольном периоде той же эры. Тогда были широко распространены очень похожие на современные хвощи древовидные каламиты, достигавшие двадцатиметровой высоты, которые, наряду с другими крупными папоротникообразными, образовывали целые леса. После этого (в триасовом периоде мезозойской эры) настала эпоха более высокоорганизованных семенных растений, и споровые (хвощовые в их числе) в большинстве своем вымерли.

Современные хвощи неспособны к вторичному утолщению стебля, поэтому древовидные формы в настоящее время отсутствуют. Наиболее крупные хвощи растут во влажных тропических лесах и способны достигать десятиметровой длины, однако такой стебель не способен поддерживать себя в пространстве и в качестве опоры использует более мощные растения. Подавляющее большинство видов имеет размеры от нескольких сантиметров до метра в высоту. Четко определенные размеры не являются постоянной характеристикой вида, поскольку могут широко варьировать в зависимости от условий произрастания растения.

Несмотря на небольшое видовое разнообразие, хвощовые являются очень распространенными растениями во всех географических областях, за исключением Австралии и Новой Зеландии (хотя искусственным путем они в настоящее время занесены и туда). Эти растения легко приспосабливаются к разнообразным условиям произрастания, заселяя болота, луга, пашни и леса на многих широтах. Часто хвощи численно доминируют над другими растениями, поскольку с успехом растут на переувлажненных почвах или в непосредственной близости грунтовых вод. Хорошо развитая система подземных побегов позволяет им выживать после пожаров.

Значение хвощей в природе и хозяйственной деятельности человека невелико. Травоядные животные в естественных условиях не поедают большинство из них. Попадание хвощей в корма для домашних животных (если поле, на котором заготовлялись сенопродукты, было сильно засорено хвощами) резко снижает их ценность, а в больших количествах может привести к гибели животных, поскольку хвощи содержат токсичные вещества. Значительные трудности возникают при очищении полей от хвощей, где они являются сорняками (хорошо развитые корневища при культивировании многократно разрубаются, что способствует не уничтожению хвощей, а, напротив, их вегетативному размножению). Молодые спороносные побеги и клубеньки, содержащие большое количество крахмала, во многих странах население употребляет в пищу. Некоторые соединения, обладающие биологической активностью, употребляют при изготовлении лекарств. Жесткие стебли хвощей используют для полировки различных материалов, а также для чистки металлической посуды.

СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

С появлением семенных растений на Земле происходит быстрое вымирание доминировавших ранее крупных папоротникообразных, которые не выдержали возникшей конкуренции. Какие же адаптационные механизмы позволили семенным растениям так быстро укрепиться в растительных сообществах и занять в них господствующее положение? Таких приспособлений несколько, но главным из них является размножение с образованием семян. В общем виде *семя можно охарактеризовать как маленькое растение, имеющее все главные вегетативные органы, снабженное запасом питательных веществ и надежно защищенное собственной оболочкой*. Семена производятся в гораздо меньших количествах, нежели споры, но при этом значительная их часть продолжает свое развитие, потому что, защищенные оболочкой, они способны переживать неблагоприятные условия, причем зачастую очень продолжительное время, а при наступлении необходимых перемен в очень короткие сроки прорастают и развиваются в самостоятельное растение. Тогда как громадное большинство слабо защищенных спор не попадает в благоприятные условия и, не имея возможности переждать их в состоянии покоя, погибает. Однако на производство семян материнское растение затрачивает весьма значительные количества органического материала, что представляет собой существенный лимитирующий фактор, ограничивающий образование большого количества семян. Поэтому, если соотносить количество генеративного материала с массой родительского растения, семян производится меньше, чем спор. Таким образом, семенные растения, сократив количество производимых генеративных структур (семян), резко повысили их качество и жизнеспособность (по сравнению со спорами).

Семя развивается из *семязачатка* (*семяпочки*) после оплодотворения находящейся там яйцеклетки. **У семенных растений внутреннее оплодотворение.** Это также является важнейшей адаптацией, поскольку позволяет им обойтись без воды (как было указано ранее, у всех предыдущих описанных групп растений оплодотворение возможно только при наличии капельно-жидкой воды, в которой снабженные жгутиками сперматозоиды перемещаются в направлении архегония). В то же время при внутреннем оплодотворении отпадает потребность в подвижных мужских гаметах, так как они транспортируются к яйцеклетке с помощью пыльцевой трубки. И действительно, за исключением некоторых голосеменных, *мужские гаметы семенных растений лишены жгутиков (а потому и неподвижны)*.

Семязачаток представляет собой функционирующий мегаспорангий – *нуцеллус*, окруженный стерильными мегаспорангиями,

которые, сливаясь, образуют защитный покров – *интегумент*, аналогичную защиту мегаспорангия имели и жившие в карбоне (каменноугольный период палеозойской эры) некоторые плауновидные, но у них она была представлена видоизмененным листом. С материнским спорофитом семязачаток связан посредством *халазы*, через которую он получает необходимые ему вещества. Противоположный полюс имеет отверстие в интегументе – *микропиле*, через него в семязачаток проникают для оплодотворения *спермии* (так принято называть неподвижные мужские гаметы растений, в отличие от подвижных сперматозоидов).

Несмотря на то что семенные растения размножаются семенами, они все равно образуют споры. Как и у других высших растений, у семенных последовательно сменяют друг друга фазы жизненного цикла – половая и бесполая. Спорофит всегда преобладает, а гаметофит (особенно мужской) подвергается сильнейшей редукции и развивается внутри споры. **Все семенные растения являются разноспоровыми.**

В процессе размножения у семенных растений появился совершенно новый этап – *опыление – перенос различными способами проросших микроспор (пыльцевых зерен): либо непосредственно на семязачаток (у голосеменных), либо на рыльце пестика (у покрытосеменных)*. После этого в пыльцевом зерне образуется пыльцевая трубка, по которой неподвижные спермии доставляются непосредственно к микропиле семязачатка. Интересно, что если мужской гаметофит в составе пыльцевого зерна (проросшей микроспоры) транспортируется из места своего возникновения к семязачатку, то образование мегаспоры, развитие из нее женского гаметофита, оплодотворение находящейся в нем яйцеклетки и дальнейшее развитие зародыша и всего семени происходит стационарно без нарушения связи с материнским спорофитом. Напомним, что эта связь осуществляется через халазу, по которой из спорофита поставляются вещества, необходимые для последовательного осуществления всех перечисленных процессов.

Основной предпосылкой возникновения семени, несомненно, можно считать появление разноспоровости у папоротникообразных, причем, как показывают исследования ископаемых остатков, это качество появлялось несколько раз, к тому же у разных групп папоротникообразных. Биологическое значение этого очень велико, поскольку появляется возможность развития гаметофита внутри защищающей его споры, причем за счет питательных веществ, запасенных в процессе ее формирования. Значительное количество органического материала в мегаспоре позволяет ускорить развитие зародыша. Но, какими бы прогрессивными ни были разноспоровые папоротникообразные, семенные растения стоят на ином, качественно более высоком уровне организации.

Большинство исследователей считают, что семенные растения имеют общее происхождение от одной из ветвей разноспоровых папоротникообразных. Самое древнее семя было найдено **Д. Петтитом** и **Ч. Беком** в отложениях верхнего девона. Вероятно, к этому периоду можно отнести и появление семенных растений на Земле, первые из которых были голосеменными. Позднее (в юрском периоде мезозойской эры) от них произошли покрытосеменные растения. Эти две группы семенных растений мы и рассмотрим в следующих разделах.

ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ

В этот отдел входят только древесные формы. Подавляющее большинство из них имеет прямостоячий побег (деревья и кустарники), но он может быть стелющимся или даже лиановидным (гнетум, эфедры). Размеры растений широко варьируют от небольших кустарничков до гигантских деревьев, достигающих 120 м в высоту и 12 м в диаметре (секвойядендрон гигантский). Многие голосеменные долгожители, например, упоминавшийся секвойядендрон гигантский, достигают своих колоссальных размеров за более чем 3 000 лет. *Все представители отдела ведут наземный образ жизни, водные формы у голосеменных отсутствуют.*

Спорофит расчленен на вегетативные органы – побег и корень. При этом **главный корень** почти всегда четко выражен в течение всей жизни растения, что принципиально отличает голосеменные от папортникообразных. От главного корня отходят боковые, а у некоторых форм голосеменных (чаще всего примитивных) могут образовываться и придаточные корни.

Стебель организован достаточно сложно. *Осевой цилиндр* (*эустель*) содержит коллатеральные проводящие пучки. Строение флоэмы сходно с папоротникообразными – как и у них, ситовидные клетки содержат ядра, а ситовидные поля на них рассеяны по боковым стенкам клеток. Ксилема представлена различного типа трахеидами, которые в большинстве случаев являются ее единственными проводящими структурами, и лишь у оболочкосеменных в древесине имеются настоящие сосуды. Проводящие элементы ксилемы и флоэмы организованы в коллатеральные проводящие пучки, которые образуют весьма совершенный осевой цилиндр – эустель. Наличие камбия делает возможным вторичное утолщение стебля. Степень ветвления у разных голосеменных неодинакова и может варьировать от очень выраженной до полного отсутствия таковой.

Анатомическое строение **листьев** сложнее, чем папоротникообразных. Это выражается в более совершенном строении проводящих пучков и организации хлоренхимы. У низших голосеменных,

а также у произрастающих в зонах с постоянно высокой температурой листья крупные и рассеченные. У некоторых форм они имеют верхушечную, или интеркалярную (вставочную), меристему, за счет которой могут достигать значительной длины (например, вельвичия удивительная, чьи листья растут в течение всей очень продолжительной жизни, достигая при этом нескольких метров в длину). У высокоорганизованных голосеменных листья, как правило, имеют более скромные размеры и цельную листовую пластинку. Часто они представлены в виде чешуй или хвои. *Большинство голосеменных являются вечнозелеными растениями*, даже те из них, которые произрастают в условиях резко континентального климата с суровыми зимами. Для этого растения выработали ряд адаптаций, повышающих их зимостойкость. Но есть и листопадные формы, например, сибирская лиственница, сбрасывающие к наступлению холодов листву (кстати, лиственница является самым холодоустойчивым растением).

Как и все семенные растения, *голосеменные являются разноспоровыми*. У самых древних голосеменных – семенных папоротников – спорофиллы располагались на побеге без особого порядка. Мегаспорофиллы и микроспорофиллы современных форм собраны в группы – *стробилы* или *шишки*. Спорофиллы и образованные из них стробилы у разных видов могут существенно различаться. У примитивных форм спорофиллы крупные, располагаются в стробиле рыхло и сохраняют некоторое сходство с перистыми спорофиллами семенных папоротников. У более сложно организованных спорофиллы становятся более мелкими и цельными, часто подвергаются различным видоизменениям, а стробилы при этом более компактные.

У всех современных голосеменных стробилы образованы либо только мегаспорофиллами – *мегастробилы*, либо только микроспорофиллами – *микростробилы*. Часто их еще называют женскими и мужскими стробилами соответственно, однако определять половую принадлежность стробил не совсем корректно, поскольку в них первоначально развиваются споры, посредством которых осуществляется не половое, а бесполое размножение. В зависимости от того, какие стробилы развиваются на спорофите, последние могут быть однодомными (если имеются как мегастробилы, так и микростробилы) или двудомными (если образуются стробилы только одного типа), чего никогда не отмечалось у спорофитов мохообразных или папоротникообразных. Размеры стробил у разных голосеменных разнятся от нескольких сантиметров до метра, соответственно варьирует и их масса. У *саговников* стробилы одиночные, но у большинства других голосеменных они собраны в группы.

В микроспорангиях голосеменных в больших количествах развиваются микроспоры. Однако название этих спор не всегда правильно отражает соотношение их размеров с размерами мегаспор,

поскольку микроспоры голосеменных нередко имеют размеры, сходные с мегаспорами или даже превышающие их. *Микроспора*, окруженная экзиной и интиной, начинает развиваться еще в микроспорангии. При этом мужской гаметофит голосеменных растений, по сравнению с папоротникообразными, значительно редуцирован. Половые органы здесь в полной мере не формируются, а вместо полноценного антеридия появляется *антеридиальная клетка*, дающая начало *сперматогенной клетке,* из которой, в свою очередь, при делении образуются два неподвижных спермия или у низших голосеменных два подвижных сперматозоида.

Гаметофит, развиваясь внутри микроспоры, увеличивает свой объем. Для того чтобы оболочка споры из-за этого не лопнула, на дистальном полюсе микроспоры почти у всех голосеменных имеется борозда, значимость которой возрастает еще от того, что через нее из микроспоры выходит гаустория (у примитивных форм) или пыльцевая трубка. Назначение этих структур неодинаково. *Гаустория* служит для прикрепления мужского гаметофита к мегаспорангию и обеспечивает его питание. *Пыльцевая трубка* высокоорганизованных голосеменных обеспечивает доставку неподвижных спермиев к яйцеклеткам. Но, так или иначе, оба процесса осуществляются после опыления – переноса проросшей микроспоры (пыльцевого зерна) на семязачаток, за счет которого мужской гаметофит теперь будет развиваться до полного своего формирования.

Мегаспорангий у голосеменных развивается внутри семязачатка и никогда его не покидает. Следует подчеркнуть, что *семязачатки ничем не прикрыты*, т. е. лежат «голо», что и дало название всему отделу. Они никогда не теряют связи с материнским спорофитом (напомним, что такая связь осуществляется через халазу, соединяющую семязачаток со спорофитом), из которого получают все необходимые питательные вещества. Женский гаметофит тоже значительно упрощен (по сравнению с гаметофитами папоротникообразных или тем более мохообразных), хотя и в меньшей степени, чем мужской. Он в течение всего развития находится внутри мегаспорангия, где на нем сравнительно быстро формируются слаборазвитые архегонии (обычно по два). В каждом архегонии находится по одной яйцеклетке. У некоторых голосеменных архегонии на женских гаметофитах не образуются. Спермии из попавшего на семязачаток пыльцевого зерна с мужским гаметофитом (в результате опыления) попадают на мегаспорангий через микропиле с помощью пыльцевой трубки, которая попросту пробивает его стенку. У более примитивных голосеменных после опыления подвижные сперматозоиды сами проникают в мегаспорангий через пыльцевые камеры после его раскрытия.

Голосеменные появились в девонском периоде палеозойской эры и были первыми на Земле семенными растениями. Полагают,

что именно с ними связано вымирание менее организованных папоротникообразных, размножение которых всецело зависело от присутствия воды. Наибольшего расцвета голосеменные достигли в мезозойской эре, где они доминировали в растительных сообществах. Появление и широкое распространение значительно более прогрессивных цветковых прервало гегемонию голосеменных и привело к вымиранию большинства из них.

Видовое разнообразие современных голосеменных незначительно – около 800 видов. Однако их биомасса во многих растительных сообществах чрезвычайно велика. В наибольшей мере это относится к хвойным, которые широко распространены на Земле, и особенно в областях с умеренным климатом, где эти растения имеют ландшафтное значение. К голосеменным растениям относятся давно вымершие семенные папоротники и беннеттитовые, а также современные саговниковые, гнетовые, гинкговые и хвойные. В настоящей книге мы рассмотрим только наиболее высокоорганизованных представителей голосеменных – класс хвойные.

КЛАСС ХВОЙНЫЕ

Хвойные являются самыми распространенными среди всех голосеменных растений. По своей значимости в природных сообществах они прочно занимают второе место после покрытосеменных. Хвойные чрезвычайно широко используются в хозяйственной деятельности человека.

Подавляющее большинство хвойных являются деревьями, но имеется и небольшое количество кустарниковых форм. Один вид – паразитаксус опаленный –является настоящим паразитом. Поскольку все они имеют моноподиальный тип ветвления, для хвойных характерно наличие хорошо выраженного верхушечного побега, у которого в течение всей жизни растения сохраняется апикальная меристема. Ее деятельность обеспечивает неограниченный верхушечный рост, при этом боковые ветви закладываются по спирали. Именно поэтому у многих видов хвойных образуется крона правильно конусовидной формы. Однако нижние ветви у старых деревьев длительное время сохраняются лишь у теневыносливых видов (например, у ели), а у светолюбивых (например, у сосны) быстро отмирают, из-за чего их ствол на значительном расстоянии от земли оказывается лишенным ветвей. При механическом повреждении верхушки главного побега и утрате апикальной меристемы рост растения в высоту на некоторое время приостанавливается, но затем начинает усиленно развиваться ближайшая к верхушке боковая ветвь, которая и берет на себя функции главного побега. Однако при этом может нарушаться правильная форма кроны. Для защиты верхушечной меристемы от всевозможных повреждающих факторов на апексах



Рис. 221. *Укороченный побег с пятью листьями сосны сибирской (по «Жизнь растений», т. 4)*

ветвей многих хвойных образуются своеобразные «колпачки» из плотно прилегающих друг к другу чешуй.

Если главный побег у хвойных характеризуется неограниченным верхушечным ростом, то боковые ветви многих видов часто имеют ограниченный рост. Такие «укороченные» побеги называются *брахибластами* (*греч.* brachys – короткий, blastos – росток), в отличие от «нормальных» побегов с неограниченным ростом – *ауксибластов* (*греч.* auxano – увеличиваю, расту, blastos – росток). Нередко функционирующие листья имеются лишь на укороченных побегах, например, у сосны (рис. 221), а на длинных они не развиваются. Между тем у ряда видов (лиственницы, кедра) нормальные листья образуются на обоих типах побегов.

Многие хвойные живут очень долго. В частности, произрастающие в Северной Америке секвойядендроны гигантские (как мы уже выше говорили) могут достигать 3000 лет, а возраст одного из экземпляров другого североамериканского долгожителя – сосны долговечной – специалисты оценили в 4900 лет! Разумеется, постоянный верхушечный прирост в течение такого значительного промежутка времени позволяет этим деревьям приобретать поистине циклопические размеры. Тот же секвойядендрон достигает более 100 м высоты при толщине ствола 12 м, за что вполне обоснованно получил название «мамонтово дерево».

Большую часть объема стебля составляет древесина, а кора и сердцевина развиты относительно слабо. Особенно это характерно для старых деревьев. Вся ксилема хвойных состоит из трахеид, сосуды у них не обнаружены. Причем в течение тысячелетий происходило последовательное уменьшение длины трахеид. Проводящая способность ксилемы хвойных очень высока, чему в немалой степени способствует наличие в трахеидах окаймленных пор с торусами (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном проводящим тканям). Проводящие элементы флоэмы (ситовидные клетки) еще не имеют сопровождающих клеток, а ситовидные поля располагаются на боковых стенках. Сам проводящий цилиндр хвойных представляет собой эндархный эвстель.

Между ксилемой и флоэмой располагается камбий, обеспечивающий хвойным вторичное утолщение стебля. А поскольку в условиях сезонного климата деятельность камбия зависит от времени года, в стеблях большинства хвойных образуются хорошо выраженные кольца ежегодного прироста древесины. Многократное заложение перидермы и деятельность феллогена приводят со временем к образованию на периферии стебля толстого слоя корки.

Характерной особенностью класса является слабое развитие паренхимы в стебле. Однако ее можно обнаружить в виде очень узких лучей (из одного или двух рядов клеток) в промежутках между рядами трахеид. Кроме того, паренхима может окружать многочисленные смоляные ходы. Сами смоляные ходы (или каналы) также являются характерным признаком для большинства хвойных. Они располагаются в коре и древесине стебля, а у некоторых видов, кроме того, еще и в листьях.

Листья у хвойных всегда цельные (изредка листовая пластинка может иметь неровные края). Продольные и поперечные размеры листьев широко варьируют. Причем у подавляющего большинства хвойных продольные размеры многократно превышают поперечные (см. рис. 222). Такие сильно вытянутые игольчатые листья называются хвоей. Длина отдельных хвоинок колеблется от одного сантиметра у ели до 45 см у произрастающей в Северной Америке *сосны болотной* (самые длинные листья среди ныне живущих хвойных вообще).

Реже игловидных у хвойных бывают чешуевидные листья, у некоторых видов, обитающих в условиях теплого климата (араукариевые, подокарповые), листья крупные с широкой листовой пластинкой (рис. 222). В частности, у *подокарпа наибольшего* листья достигают 35 см в длину и 9 см в ширину. У рода *филлокладус* функционирующие листья имеются лишь до трехлетнего возраста, после чего они опадают. При этом фотосинтетическую функцию берут на себя листовидные филлокладии, которые развиваются в пазухах опавших листьев. Кроме фотосинтезирующих зеленых листьев, у многих хвойных образуются видоизмененные чешуевидные листья коричневого цвета, выполняющие, главным образом, защитную роль.

Листья некоторых хвойных соединяются со стеблем посредством короткого черешка, но у большинства видов они сидячие, кроме того, у кипарисовых листья срастаются не только со стеблем, но и друг с другом. Листорасположение зависит от возраста растения. В частности, у всех хвойных первые листья на стебле располагаются поочередно, а последующие спирально (у большинства видов), мутовчато или супротивно (у кипарисовых).

При изучении анатомического строения листьев большинства хвойных

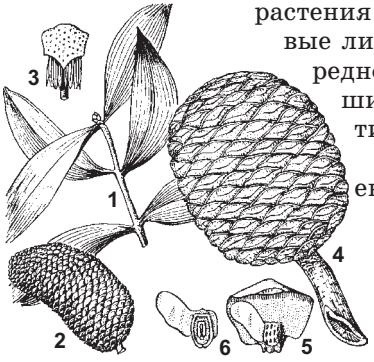


Рис. 222. *Агатис крупноколосковый: 1 – ветвь; 2 – микростробил; 3 – микроспорофилл; 4 – шишка; 5 – семенная чешуя с семенами; 6 – семя с крылом в продольном разрезе (по Муравьевой и соавт.)*

выявляются адаптации, позволяющие максимально экономить воду (напомним, что такой тип листьев называется ксероморфным). Поверхность листа покрыта толстым слоем кутикулы, в которую глубоко погружены устьица. Следует отметить, что *тип строения устьичного аппарата видоспецифичен*, и это обстоятельство оказывается весьма кстати при определении систематического положения исследуемого растения. Сами эпидермальные клетки обычно некрупные, с толстыми оболочками. Изнутри к эпидерме прилежат несколько слоев *гиподермы* (*греч*. hypo – внизу, снизу, derma – кожа), которая и обеспечивает жесткость хвои. Под гиподермой располагается фотосинтезирующий мезофилл. Чаще всего он складчатый, но у многих (пихты, тиса, а также у видов с широкими листьями) мезофилл подразделяется на палисадный и губчатый. Часто в мезофилле присутствуют смоляные ходы.

Транспорт растворенных веществ в листе осуществляется по проводящим структурам жилок. Жилкование зависит от формы листа. У игловидных (хвои) обычно имеется одна жилка (у сосен она раздваивается), а у широких листьев жилкование параллельное. Сами проводящие пучки коллатеральные открытого типа и окружены склеренхимой.

За редким исключением, листья у хвойных многолетние. Однако некоторые виды, например лиственница, к зиме сбрасывают хвою и тем самым вообще исключают какую-либо потерю воды через устьица в течение зимы, у других видов могут опадать целые ветви, разумеется, вместе с находящимися на них листьями.

Корневая система у хвойных обычно развита очень хорошо. При этом у большинства из них в течение всей жизни сохраняется главный корень, т. е. корневая система у них стержневого типа. У растений, произрастающих на переувлажненном (болота) или каменистом (скалы) субстрате, главный корень выражен значительно слабее, и часто его бывает трудно определить среди многочисленных, хорошо развитых боковых корней, ориентированных более или менее горизонтально.

Отдельные особи хвойных могут быть однодомными или двудомными, но *стробилы у них всегда однополые*. При этом стробилы обычно не одиночные, а собраны в группы, которые часто называют «шишками», или «соцветиями» (отметим, что употребление обоих терминов в этом случае весьма условно, поскольку шишка и есть сам стробил, а здесь речь идет о собрании стробилов, соцветия же имеются только у цветковых растений, но никак не у голосеменных).

Собрания микростробилов располагаются в пазухах вегетативных листьев (реже они имеют верхушечное расположение). Сами микростробилы в пределах одного собрания располагаются на общей оси в пазухах кроющих чешуй. Чешуи, расположенные

вблизи основания оси, обычно не имеют стробилов, а сама ось заканчивается верхушечным микростробилом. Такой примитивный тип собраний микростробилов в настоящее время сохранился лишь у некоторых подокарповых. У других же хвойных в собрании сохранился лишь верхушечный микростробил, а остальные постепенно редуцировались.

Микростробил устроен очень просто и представляет собой укороченую ось с расположенными на ней микроспорофиллами (рис. 223). У большинства хвойных спорофиллы располагаются по спирали, исключением являются кипарисовые, у которых они располагаются супротивно или мутовчато (напомним, что расположение на стебле вегетативных листьев у них имеет такой же порядок).

На микроспорофиллах образуются микроспорангии, чаще всего их два, но у некоторых хвойных на микроспорофилле может насчитываться до 15 микроспорангиев. Из находящейся внутри спорангия спорогенной ткани образуются материнские клетки спор. Необходимые для спорогенеза вещества поставляет тапетум, который снаружи окружает спорогенную ткань. Еще более периферийно располагаются несколько слоев клеток, причем оболочки самых наружных из них имеют вторичные утолщения, напоминающие таковые у проводящих элементов ксилемы. Такие утолщения оболочки необходимы для раскрывания зрелого микроспорангия.

Каждая из материнских клеток спор, подвергшись редукционному делению, дает начало тетраде микроспор. Как и положено, спора окружена двумя оболочками: интиной и экзиной, но при этом покровы микроспор хвойных имеют немало особенностей. Некоторые из них свойственны всему классу в целом, другие же специфичны лишь для определенных видов. Прежде всего это относится к форме микроспор, которая может быть весьма разнообразной. Зачастую причиной этому служат воздушные мешки, которые образуются у микроспор многих хвойных в результате расхождения интины и экзины. Считают, что наиболее ранним и примитивным является вариант с одним воздушным мешком, расположенным по окружности микроспоры (он имелся у некоторых вымерших хвойных, а также присутствует у различных видов современного рода *тсуга*). У большинства сосновых и подокарповых наличествуют два воздушных мешка. У некоторых видов их может быть больше, в то же время у лиственницы и некоторых других воздушных мешков нет вообще. Кроме формы, чрезвычайно вариабелен рельеф наружной оболочки микроспоры – экзины, что позволяет с высокой точностью определить видовую принадлежность исследуемых образцов. Благодаря присутствию в покровах микроспор спорополленинов последние длительное время не разрушаются и хорошо сохраняются в ископаемых остатках.



Рис. 223. *Мужские и женские шишки сосны:*
1 – собрание мужских шишек; 2 – молодая женская шишка на верхушке побега; 3 – прошлогодняя женская шишка; 4 – продольный разрез микроспорофилла; 5 – поперечный разрез микроспорофилла (а – микроспорангий); 6 – микроспора (б – антеридиальная клетка; в – вегетативная клетка; г – воздушный мешок); 7 – продольный разрез мужской шишки, на оси расположены чешуйки со спорангиями (по Кудряшову, с изменениями и дополнениями)

У большинства хвойных развитие мужского гаметофита начинается еще когда микроспоры находятся внутри микроспорангия (рис. 224), что, впрочем, отнюдь не оригинально и характерно для многих других растений – голосеменных и покрытосеменных. Однако у большинства кипарисовых и тиссовых деление ядра микроспоры и, соответственно, формирование мужского заростка происходит уже после опыления семязачатка. У разных хвойных процессы идут неодинаково, поэтому мы более подробно рассмотрим этапы развития мужского гаметофита сосны, отмечая по ходу иные возможные варианты. После двух первых делений ядра микроспоры образуются две проталлиальные клетки (небольшого размера) и крупная антеридиальная. Проталлиальные

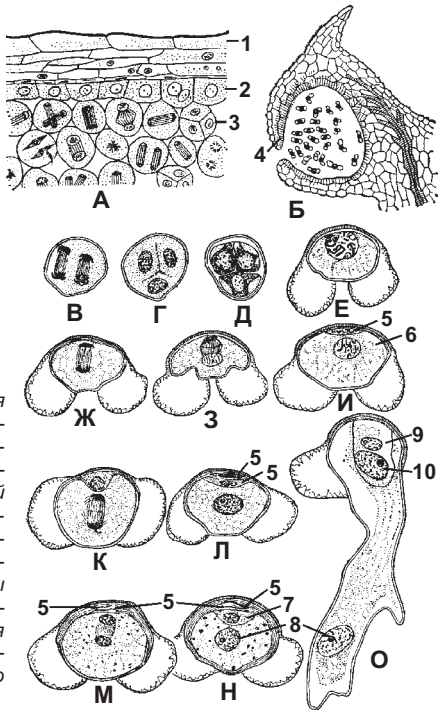


Рис. 224. *Микроспорангии хвойных. Образование микроспор и формирование мужского гаметофита у сосны:*
А – продольный разрез микроспорангия Pinus laricio (1 – эпидермис; 2 – выстилающий слой; 3 – тетрада спор среди делящихся материнских клеток спор); Б – продольный разрез через микроспорангий Pseudolarix (4 – эндотеций); В – первое деление материнской клетки спор; Г – второе деление; Д – тетрада спор; Е – микроспора; Ж – О – прорастание микроспоры сосны (5 – проталлиальные клетки; 6 – вегетативная клетка; 7 – антеридиальная клетка; 8 – вегетативное ядро; 9 – клетка-ножка; 10 – сперматогенная клетка) (по Комарницкому и соавт.)

клетки недолговечны и вскоре отмирают, причем это всегда происходит вблизи оболочки микроспоры, где уплотненные остатки этих клеток образуют дисковидной формы структуры. У других хвойных ситуация с проталлиальными клетками может обстоять совершенно иначе: от полного отсутствия таких клеток (у кипарисовых, тиссовых и некоторых других) до значительного развития проталлиальной ткани мужского гаметофита (у араукариевых и некоторых подокарповых), которая в итоге может насчитывать до 40 клеток. На этом развитие мужского заростка временно приостанавливается, и микроспоры выпадают наружу через продольную щель, к тому времени появившуюся на стенке микроспорангия. Полагают, что этому способствуют особенности утолщения на оболочках наружного слоя стенки микроспорангия, о которых мы говорили выше.

На одном растении образуется громадное количество микроспор. И, если дерево растет не одиночно, а в лесу или в роще, составленной особями одного вида, микроспоры в период массового высеивания могут покрывать субстрат довольно толстым слоем. Естественно, при этом подавляющее большинство спор погибает, но часть из них окажется на семязачатках и продолжит (или начнет, если в момент опыления микроспора находилась в одноядерном состоянии) свое развитие. *Хвойные являются ветроопыляемыми растениями*. Процессу переноса пыльцы в немалой степени способствует наличие воздушных мешков (разумеется, у тех видов, которые их имеют, например у той же сосны).

Семязачатки развиваются на мегастробилах, о которых стоит рассказать подробнее. Они, как и микростробилы, собраны в группы, но организация этих собраний имеет свои принципиальные особенности. На протяжении тысячелетий у хвойных отмечено два основных направления видоизменения собраний мегастробилов. Первый, наиболее примитивный тип представляет собой длинную ось, на которой спирально располагаются кроющие чешуи, несущие в своих пазухах одиночные мегастробилы. Такие собрания, напоминающие сережки, свойственны некоторым подокарповым (собрания микростробилов у них также организованы в виде сережек). При этом у большинства видов отмечается уменьшение числа мегастробилов, чаще всего остается лишь один из них – верхушечный.

Второй тип собраний характеризуется сильным укорочением оси за счет уменьшения длины междоузлий. У головчатотиссовых такое образование еще довольно рыхлое, но у большинства хвойных имеются компактные скопления мегастробилов, которые чисто тривиально называют «шишками» (к сожалению, в ботанической номенклатуре отсутствует общепринятый термин, который бы в полной мере и ясно определял такие собрания).

На оси шишки сидят кроющие чешуи, в пазухах которых находятся семенные чешуи (сильно упрощенные мегастробилы), названные так потому, что на верхней стороне у них расположены семязачатки. У многих хвойных обе чешуи (кроющая и семенная) свободны, но нередко они срастаются между собой. При этом одна из них доминирует, а другая в значительной степени редуцируется. Гораздо чаще преимущественно развита семенная чешуя (в частности у сосновых), но у некоторых таксодиевых больше выражена кроющая чешуя, а семенная почти неразвита.

На верхней стороне семенных чешуй находятся семязачатки. Чаще всего их два, реже один или более двух. Семязачаток у хвойных в своем строении не имеет принципиальных особенностей и, как у всех семенных растений, состоит из нуцеллуса (мегаспорангия) и его покрова – интегумента. Зачаток нуцеллуса возникает первым в виде небольшого бугорка. После этого вокруг нуцеллуса появляется валик, со временем обрастающий нуцеллус, однако не полностью – на вершине семязачатка обязательно остается отверстие (микропиле, или пыльцевход). Интегумент обычно состоит из трех слоев. Средний из них одревеснеет, а наружный и внутренний становятся мясистыми и даже сочными.

В нуцеллусе большинства хвойных образуется единственная материнская клетка спор (мегаспороцит). В результате мейотического деления она дает начало четырем мегаспорам, расположенным цепочкой одна над другой (рис. 225). Из всей тетрады развивается лишь одна мегаспора – нижняя, расположенная дистальнее других от микропиле, а остальные погибают. У кипарисовых, таксодиевых, тиссовых и некоторых сосновых в мегаспорангии формируются сразу несколько мегаспороцитов, из которых образуются довольно много мегаспор, однако и у этих растений полного развития достигает лишь одна из них.

Развитие женского гаметофита (как и у всех голосеменных, у хвойных оно происходит внутри мегаспоры) начинается с последовательной серии свободных митотических делений ядра мегаспоры (интересно, что деления всех ядер сбалансированы и происходят одновременно). В результате в общей цитоплазме появляется довольно большое количество ядер. Крупная центральная вакуоль оттесняет эти ядра на периферию, и все они оказываются в постенном слое цитоплазмы. Следующим этапом является разделение многоядерного гаметофита на отдельные клетки. Вначале возникают клеточные перегородки, ориентированные перпендикулярно поверхности мегаспоры, после чего наметившиеся компартменты полностью разделяются между собой. Следует отметить, что и здесь события разворачиваются одновременно во всех ячейках. На верхней части женского заростка (напомним,

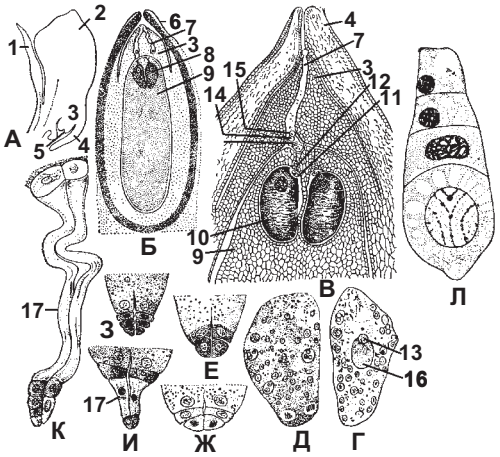


Рис. 225. *Строение семяпочки, оплодотворение и образование зародыша у сосны: А – продольный разрез молодых чешуек из шишки Pinus laricio; Б – продольный разрез семяпочки Pinus laricio; В – верхняя часть семяпочки Pinus silvestris на втором году ее развития; Г – яйцеклетка Pinus silvestris в момент оплодотворения; Д – К – последовательные стадии развития зародыша; Л – тетрада мегаспор Pinus laricio; 1 – кроющая чешуя; 2 – семенная чешуя; 3 – нуцеллус; 4 – интегумент; 5 – пыльцевая камера; 6 – интегумент; 7 – пыльцевая трубка; 8 – архегоний; 9 – эндосперм; 10 – яйцеклетка; 11 – брюшная канальцевая клетка; 12 – клетки шейки архегония; 13 – мужские гаметы (спермии); 14 – остаток клетки-ножки антеридия; 15 – ядро пыльцевой трубки; 16 – ядро яйцеклетки; 17 – подвесок (по Комарницкому и соавт.)*

что его еще называют первичным эндоспермом) формируются чаще всего два сильно редуцированных архегония с крупными яйцеклетками и шейками (см. рис. 225-Б, 225-В), которые у большинства представителей класса образованы восемью клетками, расположенными в два этажа. У некоторых хвойных (в частности у кипарисовых) количество архегониев может быть гораздо более значительным – до 200. При этом они располагаются тесной группой, тогда как у остальных два архегония отделены друг от друга прослойками ткани женского гаметофита.

Развитие мужского гаметофита у разных хвойных осуществляется неодинаково, и мы попытаемся рассмотреть лишь наиболее типичные варианты. Чаще всего встречается тот из них, который характерен для сосны и наиболее полно изучен (к сожалению, в соответствующей учебной литературе нередко его приводят как единственный). Опыление у них происходит обычно в конце весны – начале лета, когда семенные чешуи в шишке немного расходятся, открывая при этом семязачатки. В образовавшуюся щель проникает пыльца, которая в это время в изобилии присутствует в перемещающихся воздушных массах. Как у многих других голосеменных, через микропиле семязачатка хвойных выделяется опылительная жидкость. К ней и пристает пыльца. Затем в течение короткого промежутка времени (за несколько минут) опылительная жидкость всасывается семязачатком и вместе с ней пыльцевые зерна перемещаются по направлению к нуцеллусу. Важно отметить, что благодаря воздушным мешкам пыльцевые зерна все это время имеют постоянную ориентацию в пространстве. При этом действующие в качестве поплавка мешки

обращены кверху, а противоположный полюс – к нуцеллусу. После этого семенные чешуи плотно смыкаются и остаются в таком положении вплоть до момента созревания семян, а мужской гаметофит продолжает свое развитие.

Антеридиальная клетка, поделившись, дает начало небольшой генеративной клетке и более крупной клетке трубки. Разумеется, у тех хвойных, у которых проталлиальные клетки не образуются и опыление семязачатка осуществляется одноядерной микроспорой, генеративная клетка и клетка трубки возникают сразу после первого деления ядра микроспоры. Затем лопается наружный покров микроспоры – экзина и из нее выходит пыльцевая трубка, окруженная интиной. В отличие от клетки-гаустории некоторых других голосеменных, пыльцевая трубка хвойных служит только для доставки неподвижных спермиев к находящейся в брюшке архегония яйцеклетке. За некоторое время до этого генеративная клетка делится и образует стерильную клетку-ножку, которая незадолго до оплодотворения отмирает, и сперматогенную клетку, после деления которой появляются два спермия. Следуя по ходу разросшейся пыльцевой трубки через шейку архегония в его брюшко, спермии выходят из трубки и один из них оплодотворяет яйцеклетку. У тиссовых, араукариевых, а также у ели и пихты спермии, возникшие из нескольких развившихся пыльцевых зерен, оплодотворяют сразу несколько яйцеклеток. Образовавшиеся при этом зиготы приступают к развитию, но полноценный зародыш формируется лишь из одной из них.

Сразу же после оплодотворения в зиготе происходит последовательный ряд свободных делений ядра. В результате появляются 16 клеток, которые относительно друг друга демонстрируют строгую ориентацию, располагаясь друг над другом в четыре этажа (или уровня) по четыре клетки в каждом. Эта стадия именуется *первичным, или зачаточным, зародышем* (*предзародыш*, *проэмбрио*). Обращаем внимание читателя на то, что у хвойных, в отличие от более примитивных голосеменных, ядра, образовавшиеся в результате свободных делений ядра зиготы, занимают не постенное расположение, а опускаются в нижнюю часть клетки (см. рис. 225-Д).

Стадия проэмбрио завершается началом формирования зародыша и структур, обеспечивающих его развитие. Первым появляется подвесок. Он берет начало из клеток второго (снизу) этажа предзародыша, которые при этом удлиняются. Эти клетки активно выделяют гидролитические ферменты, расщепляющие сложные органические соединения, накопленные в эндосперме, до состояния, удобного развивающемуся зародышу. В процессе его снабжения деятельное участие принимают клетки, возникшие из самого верхнего этажа проэмбрио. Судя по всему, клетки

третьего этажа особой роли не имеют и в дальнейшем не дифференцируются. Сам зародыш образуется из клеток самого нижнего этажа проэмбрио. В окончательно сформированном виде зародыш хвойных состоит из корешка, подсемядольного колена (стебелька) и семядолей, количество которых может сильно варьировать, причем даже у родственных видов, и колеблется от 2 (у тиссовых) до 18 (у некоторых сосновых). Обычно сохраняется и подвесок, который у разных хвойных широко различается по форме и размерам (рис. 226).

Тем временем интегумент семязачатка трансформируется в покров семени. Обычно (но не всегда) покровы семян у хвойных твердые, и в дальнейшем они надежно защищают зародыш от неблагоприятных воздействий факторов окружающей среды. Кроме того, из семенной чешуи, с которой семя все еще остается связанным, образуется тонкое крылышко, благодаря которому семя после выпадения из шишки подхватывается ветром и переносится им зачастую на значительные расстояния от материнского растения.

Прорастание семян хвойных всегда происходит после периода покоя. Этот период отличается от временного промежутка между опаданием семени и его прорастанием, который имеет место у примитивных голосеменных, поскольку у последних в это время попросту продолжается развитие зародыша, и его прорастание тем самым становится невозможным до полного завершения процесса. Поэтому этот отрезок времени нельзя считать периодом покоя. Иное дело у хвойных – их семя содержит окончательно сформированный зародыш, в периоде покоя в семени не происходит никаких принципиальных событий, за исключением процессов, направленных на поддержание жизнеспособности семени.

Для подавляющего большинства хвойных вегетативное размножение нехарактерно. Но и здесь можно найти исключения. Например, стелющиеся ветви можжевельника могут образовывать придаточные корни, после чего связь с главным стволом и местом укоренения постепенно прерывается и ветви становятся самостоятельными растениями.

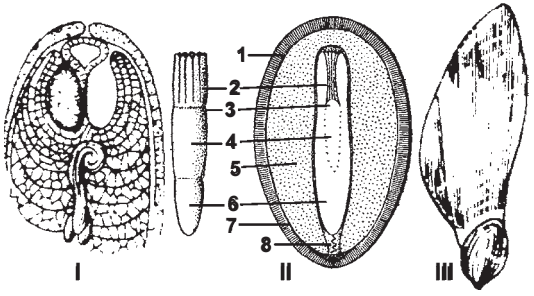


Рис. 226. *Семя сосны: I – образование семени; II – семя в продольном разрезе; III – зрелое семя с крылышком; 1 – интегумент; 2 – семядоли; 3 – точка роста зародыша; 4 – подсемядольное колено; 5 – эндосперм; 6 – корешок; 7 – нуцеллус; 8 – подвесок (по Комарницкому и соавт., с изменениями и дополнениями)*

Из всех ныне живущих семенных растений хвойные первыми появились на Земле. Их ископаемые остатки обнаружены в отложениях каменноугольного периода палеозойской эры (для сравнения, гинкго, которое ввиду древности уважительно именуют «живым ископаемым», обнаружено лишь в слоях, относящихся к перми). За прошедшие после этого 370 млн. лет хвойные последовательно и успешно конкурировали со многими группами споровых и семенных растений, которые появлялись и вымирали, не выдержав борьбы за выживание. При этом им постоянно удавалось приспосабливаться к изменениям климатических условий. Несмотря на то что хвойные появились еще в палеозое, наиболее громко о себе они заявили несколько позднее – в мезозое. Уже в триасовом периоде эти растения были широко распространены, а в юрском и меловом хвойные нередко доминировали в растительных сообществах и были представлены максимальным количеством видов. Появление цветковых приостановило наметившуюся было гегемонию хвойных, однако, пережив многих современников, они прекрасно приспособились и к нынешним условиям многих географических районов. При этом хвойные часто доминируют в растительных сообществах (например, таежные леса).

В середине мезозойской эры наметились различия в сосредоточении и распространении различных семейств хвойных. При этом сосновые, кипарисовые, тиссовые и таксодиевые оказались привязанными к северному полушарию, а араукариевые и подокарповые – к южному. В настоящее время хвойные главным образом произрастают в северном полушарии. Там они могут образовывать огромные по протяженности лесные массивы, которые часто состоят из представителей всего лишь одного или нескольких видов. В южном полушарии хвойные леса (правда, менее грандиозные, чем в северном полушарии) можно встретить в Южной Америке (Огненная Земля, Патагония) и в Океании (Тасмания, Новая Зеландия). Сравнительно недавно (уже в четвертичном периоде кайнозойской эры) хвойные произрастали в Антарктиде. До ледникового периода эти растения равномерно заселяли территории, однако последнее оледенение привело к вымиранию значительного числа их видов. В особенности это относится к Евразии, где вымерли большинство древних теплолюбивых хвойных (секвойя, таксодиум и др.).

На сегодняшний день хвойные являются самыми распространенными среди всех голосеменных и не только ввиду частой встречаемости, но и по видовому разнообразию. В настоящее время на Земле произрастают около 600 видов, которые объединяют в 55 родов и 7 семейств.

ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ

В этот отдел входят самые высокоорганизованные растения из когда-либо существовавших на нашей планете. От других они отличаются многими прогрессивными особенностями, но прежде всего их объединяет наличие совершенно нового образования, осуществляющего размножение (причем как половое, так и бесполое), – *цветка*.

Преобладающим поколением у покрытосеменных является автотрофный спорофит. Гаметофит при этом редуцирован, причем степень этой редукции максимальна во всем растительном мире. К тому же гаметофит никогда не бывает самостоятельным и живет за счет спорофита (т. е. является гетеротрофным).

В отличие от голосеменных, которые представлены исключительно древесными растениями, жизненные формы покрытосеменных гораздо разнообразней. Считается, что деревянистые стебли были присущи самым ранним цветковым, т. е. такая форма является изначальной и более древней, чем травянистая. Выделяют три основные морфологические группы: *деревья, кустарники* и *кустарнички*. У всех древесных форм на протяжении всей жизни в осевых органах имеется активный камбий, который последовательно откладывает слои вторичной древесины, обеспечивая тем самым растению вторичный рост в толщину. При этом надземные побеги древесных растений всегда являются многолетними.

Обладая более совершенным по сравнению с другими растениями способом размножения, цветковые растения быстро распространились по Земле. Но, оказавшись под воздействием самых разнообразных экологических факторов, им пришлось приспосабливаться, чтобы выжить. Одной из наиболее важных форм адаптаций было появление травянистых растений, которые независимо друг от друга возникли у многих групп, произраставших в разных условиях. Так, в лесах, образованных высокорослыми деревьями, травянистые растения с лазящими побегами, или эпифиты, использующие другие растения в качестве опоры, относительно легко могут достигать освещенных пространств. В засушливых условиях травянистые растения обладают несомненными преимуществами перед древесными, потому что за очень непродолжительный влажный период они успевают сформировать вегетативную массу, достаточную для развития генеративных органов и образования семян. Те же преимущества имеют травы, произрастающие в полярных широтах, а также на высокогорьях. К тому же там они надежно защищены снегом после завершения вегетационного периода. Производимая масса семян относительно вегетативной массы спорофита у травянистых растений значительно больше, чем у древесных. То есть на создание семян у них затрачивается значительно меньше материала.

В зависимости от продолжительности жизни травянистые растения подразделяют на однолетние, двулетние и многолетние. Однолетние отмирают сразу же после развития плодов. Двулетние обычно в первый год жизни образуют только вегетативные органы, а во второй цветут и плодоносят. Многолетние травы живут и плодоносят несколько лет, но при этом каждый год все надземные побеги у них отмирают, а подземные перезимовывают и на следующий год дают начало новому поколению надземных побегов.

Полагают, что травы возникли в результате прекращения деятельности латеральных меристем (камбия). Это сделало невозможным вторичное утолщение стебля. Одновременно с этим происходило увеличение относительного объема паренхимных тканей и прежде всего сердцевинных лучей. При этом строение такого побега во многом напоминает молодые однолетние побеги древесных форм. Есть промежуточные варианты, которые трудно с уверенностью отнести к травянистым или древесным растениям. Среди живущих на Земле в настоящее время цветковых большую часть составляют именно травы.

Травянистые формы появились в разных группах цветковых растений, причем независимо друг от друга. Вместе с тем у некоторых растений происходил обратный процесс трансформации травянистых форм в древесные. Однако исчезнувшие ранее признаки не могут появиться вновь в прежнем виде и возврат от травянистых растений к древесным не мог привести к повторному появлению исходных древесных форм. И действительно, вторично древесные цветковые растения очень непохожи на привычные нам деревья с «классической» анатомией стебля. Вторичное утолщение у них происходит не в результате постоянной деятельности камбия, а из-за последовательной закладки в паренхиме коры новых слоев камбия, который и образует слои проводящих тканей (такой тип вторичного роста называется *поликамбиальным*, он свойствен вторично древовидным двудольным, в частности саксаулу). У однодольных первичный камбий вообще неактивен, и у них значительная толщина стебля обычно достигается за счет изначальной деятельности верхушечных меристем (пальмы).

У покрытосеменных тело расчленено на главные вегетативные органы – побег и корень. В зависимости от условий обитания и конкретной специализации вида побег может иметь самое разнообразное строение (здесь цветковым вообще нет равных во всем царстве растений). Он может быть прямостоячим, лежачим, вьющимся, лазящим, цепляющимся и т. д. Самыми разнообразными могут быть и метаморфозы побегов.

Во внутреннем строении цветковых прежде всего необходимо отметить прекрасно развитую систему проводящих элементов. Проводящие ткани у них самые совершенные среди всех растений.

В частности, ксилема почти всегда имеет сосуды, которые обеспечивают более быстрый транспорт воды и растворенных в ней веществ от корня по стеблю и далее в листья. Очень немногие покрытосеменные не имеют сосудов. Чаще всего это примитивные формы, но у некоторых отсутствие сосудов носит вторичный характер и связано с условиями жизни (например, у водного растения ряски).

Изменения затронули и флоэму цветковых. Как и ксилема, она стала более совершенной по сравнению с предыдущими группами высших растений. Проводящие элементы в ней представлены уже не ситовидными клетками с ядрами, а ситовидными трубками. К особенностям последних относят отсутствие в деятельном состоянии ядер и наличие рядом одной или нескольких сопровождающих клеток. Ситовидная трубка и сопровождающие клетки образуются из общей *материнской клетки*. После ее деления из дочерней клетки большего размера образуется *элемент ситовидной трубки*, а из меньшей – *сопровождающая клетка,* которая иногда после этого делится еще, образуя не одну, а несколько сопровождающих клеток. Ситовидные поля на ситовидных трубках располагаются группами, причем не на боковых стенках, а на концах ситовидных трубок, образуя простые (одно ситовидное поле) или сложные (несколько полей) ситовидные пластинки. Напоминаем, что ситовидные поля представляют собой группы сквозных отверстий в клеточной оболочке, через которые осуществляется связь и транспорт между соседними клетками.

Имеющиеся живые клеточные элементы составляют паренхиму. В ксилеме она ориентирована вертикально и составляет древесинную или тяжевую паренхиму или горизонтально, образуя радиальные древесинные лучи. Но в любом случае при этом образуется система связанных между собой живых клеток. В горизонтальных лучах древесинной паренхимы клетки могут быть вытянуты вдоль продольной оси органа или радиально (перпендикулярно) по отношению к ней. Такие лучи называются *гетероцеллюлярными*, или *гетерогенными*, обычно они имеются у примитивных цветковых. Более же прогрессивные формы имеют древесинные лучи, клетки которых ориентированы только перпендикулярно продольной оси побега. Называются они *гомоцеллюлярными*, или *гомогенными*. Судя по всему, последний вариант лучше приспособлен к переносу веществ в радиальном направлении, что и требуется от такого рода паренхимы.

Вертикальные лучи паренхимы тоже могут быть организованы по-разному. Так, у бессосудистых цветковых или у обладателей примитивных сосудов с лестничными перфорациями паренхима в ксилеме располагается без выраженного порядка между проводящими элементами. Это *метатрахеальная* паренхима. Более

продвинутой является *терминальная* паренхима, которая формирует непрерывные тяжи тонкостенных клеток вдоль образовавшихся проводящих элементов ксилемы, но не вокруг них, а лишь в той области, где ежегодная деятельность камбия завершает прирост древесины. Наконец, наиболее совершенной ботаники считают *околососудистую,* или *вазицентрическую*, паренхиму, образующую вокруг сосудов своеобразную муфту.

Сказанное выше в общих позициях относится не только к побегу, но и к корню. Корневая система у покрытосеменных всегда начинается с зародышевого корешка семени и возникающими от него боковыми корнями. В зависимости от преимущественного развития корневая система цветковых бывает двух типов: стержневая, в которой в течение всей жизни деятельно сохраняется главный корень, и мочковатая, в которой главный корень рано приостанавливает свой рост и корневая система формируется за счет большого количества придаточных корней, имеющих приблизительно равный калибр. Вместе с тем отмечается чрезвычайно большое разнообразие видоизменений корней, вызванных особенностями условий произрастания.

Листья, покрывающие стебли, у покрытосеменных отличаются большим морфологическим разнообразием. Это относится как к их размерам, так и степени рассеченности, а также форме листовой пластинки. Согласно современным воззрениям, исходной формой листа у цветковых была овальная пластинка с перистым жилкованием. В дальнейшем происходило расширение ближайшей к черешку части листовой пластинки, в результате чего появились яйцевидные листья. В дальнейшем происходило рассечение пластинки, что привело к появлению сначала трехлопастной, а затем и пятилопастной листовой пластинки. Более глубокое рассечение вначале привело к пальчатосложному листу, а впоследствии к перистосложному. Одновременно происходила дифференцировка листа на листовую пластинку и черешок, которые у исходных форм не были четко дифференцированы.

Цветок

Главной и уникальной особенностью покрытосеменных является их способность формировать укороченные и видоизмененные побеги – цветки.

Цветки состоят из различных частей, образующих в своей совокупности удивительным образом организованную систему, которая обеспечивает течение сложных процессов размножения, причем как бесполого, так и полового (рис. 227).

Цветок всегда занимает апикальное положение, но при этом он может располагаться как на верхушке главного побега, так и

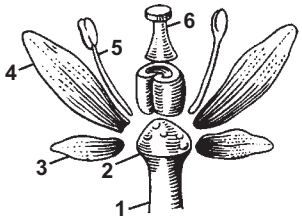


Рис. 227. *Схема строения цветка:*
1 – цветоножка; 2 – цветоложе; 3 – чашелистик; 4 – лепесток; 5 – тычинка; 6 – пестик (по Хржановскому и соавт.)

бокового. Относительно удлиненное междоузлие – *цветоножка* – связывает цветок с остальным растением. Но у многих видов она отсутствует или сильно укорочена. В таких случаях цветки называют сидячими. Расширенная дистальная часть цветоножки называется *цветоложем*. Обычно оно уплощено, но иногда может быть вогнутым или, наоборот, выпуклым. Цветоложе является осью цветка, только сильно укороченной, и в пазухах очень коротких ее междоузлий располагаются все органы цветка. Часть из них несет генеративные функции, а другие предназначены лишь для того, чтобы наилучшим образом обеспечить протекание процессов размножения.

Околоцветник

Околоцветник составляют *чашечка* и *венчик*. У подавляющего большинства растений они присутствуют в цветке одновременно, такой околоцветник называют *двойным* (рис. 228), если же имеется только чашечка или только венчик (что бывает чаще) – *простым*. Наконец, у небольшого числа видов цветок вообще лишен околоцветника и поэтому называется *беспокровным*, или *голым* (рис. 229).

Чашечка (Calex) образована из различного количества *чашелистиков*. Они происходят из обычных вегетативных листьев и очень часто имеют зеленую окраску, благодаря чему фотосинтезируют. Однако основной функцией чашелистиков является не снабжение растения органическими веществами, а защита развивающихся частей цветка до его распускания. В случае отсутствия венчика чашелистики принимают лепестковидную форму и ярко окрашены (например, у некоторых лютиковых). Иногда они выполняют некоторые другие функции и в соответствии с ними подвергаются различным морфологическим трансформациям. Чашелистики могут быть обособлены друг от друга или срастаться между собой.



Рис. 228. *Части цветка:*
А – цветок с двойным околоцветником, множеством тычинок и апокарпным гинецеем (лютик); Б – цветок с двойным околоцветником, множеством тычинок, рано опадающей чашечкой и ценокарпным многоплодолистиковым гинецеем (мак) (по Тутаюк, с изменениями)



Рис. 229. *Цветок без околоцветника (голый):*
белокрыльник (по Хржановскому и соавт.)

Венчик (Corolla) образован различным количеством лепестков. Их происхождение также может быть связано с вегетативными листьями, но у большинства видов они представляют собой уплощенные и разросшиеся стерильные тычинки. У многих покрытосеменных (например, у розовых, гвоздичных, маковых и др.) в пределах одного цветка видны различные переходные формы от тычинок к лепесткам. Нередко в процессе формирования из тычинки лепестка происходят нарушения, в результате чего появляются махровые лепестки. Это обстоятельство подметили селекционеры культурных цветов и пользуются им для выведения нужных форм.

Вблизи основания лепестков иногда образуются дополнительные структуры, которые в совокупности называются *привенчиком*. Как и чашелистики, лепестки венчика могут срастаться между собой краями (*сростнолепестный* венчик) или оставаться свободными (*свободнолепестный* венчик). Сростнолистная чашечка не обязательно влечет за собой наличие сростнолепестного венчика (и наоборот). Нередко сростнолистная чашечка соседствует со свободнолепестным венчиком или свободные чашелистики сочетаются со сросшимися лепестками венчика.

Венчик особенно хорошо развит у цветков, опыляемых насекомыми. Как правило, лепестки у них очень крупные и ярко окрашенные, поскольку это необходимо для привлечения желаемых опылителей. Другим способом привлечь к себе внимание насекомых пользуются растения с мелкими и относительно невзрачными цветками. У них цветки собираются в крупные соцветия и сообща дают о себе знать. У ветроопыляемых покрытосеменных венчик развит относительно слабо или даже подвергается редукции.

Тычинки (андроцей) представляют собой микроспорофиллы. Тычинка состоит из тычиночной нити, представляющей собой остаток стерильной ткани и пыльника, образованного значительно сближенными микроспорангиями.

В тычиночной нити обычно сохраняется лишь центральная жилка, а две боковые не развиваются. У некоторых цветков нить укорочена настолько, что практически не видна, и пыльник выглядит сидячим, но значительно чаще она хорошо выражена. Пыльник также образован четырьмя микроспорангиями, расположенными попарно относительно разделяющего их остатка стерильной ткани – *связника* (рис. 230). Через связник проходит проводящий пучок, доставляющий необходимые для развития микроспорангиев вещества. Отдельные микроспорангии у цветковых называются *пыльцевыми гнездами*. Обычно их численность равняется четырем (четырехгнездные, или тетраспорангиатные, пыльники), но нередко, по завершении созревания, между соседними микроспорангиями разрушаются соединяющие их стенки, и пыльники становятся двугнездными (не совсем корректный термин, поскольку каждое из таких «гнезд» образовано двумя

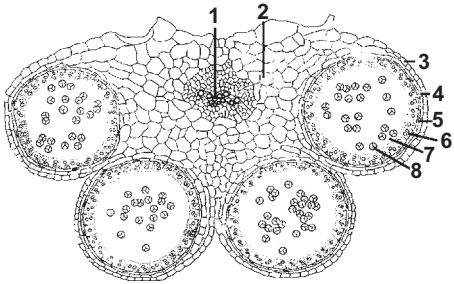


Рис. 230. *Поперечный разрез пыльника капусты огородной:*
1 – проводящий пучок; 2 – связник; 3 – эпидерма; 4 – эндотеций; 5 – средний слой; 6 – тапетум; 7 – гнездо пыльника; 8 – тетрады микроспор (по Тахтаджяну)

микроспорангиями). Изредка разрушаются стенки между всеми четырьмя микроспорангиями, образуя одно гнездо. А у ведущего паразитический образ жизни арцеутобиума вообще изначально образуется только один микроспорангий.

Количество тычинок в одном цветке у разных покрытосеменных широко варьирует от одной до нескольких сотен. У более прогрессивных видов обычно наблюдается небольшое количество тычинок, но иногда увеличение их численности носит вторичный характер. Часто расположенные в одном цветке тычинки имеют разное строение. В частности, они могут различаться по форме или длине тычиночных нитей. Кроме того, все или несколько тычинок могут срастаться между собой – *однобратственный* андроцей, если срастаются все тычинки; *двубратственный*, если одна из тычинок не срослась с остальными; *многобратственный*, если тычинки срастаются в несколько групп. Полагают, что морфологическое разнообразие тычинок напрямую связано с особенностями опыления конкретных цветков.

Совокупность тычинок одного цветка называют *андроцеем*.

Плодолистики (гинецей) являются мегаспорофиллами. У покрытосеменных пыльцевые зерна попадают не на сам семязачаток, как это происходит у голосеменных, а на специальную рыльцевую область. Сами семязачатки при этом скрыты в полости плодолистика и надежно защищены его стенками. В типичном случае *плодолистик состоит из трех частей: завязи, столбика и рыльца*. Если завязь не срастается с окружающими стерильными частями цветка, а возвышается над цветоложем (рис. 231), ее называют верхней (такое строение присуще бобовым, пасленовым и др.). Если происходит полное обрастание завязи элементами околоцветника или цветоложем, что встречается значительно реже, она называется нижней (например, у тыквенных). Между этими двумя крайними вариантами наблюдается огромное количество промежуточных, которые все вместе получили название полунижней завязи (например у земляники). С точки зрения эволюционной теории, нижняя завязь считается более прогрессивной, поскольку в ней семязачатки, кроме стенок завязи, имеют еще дополнительный защитный покров.

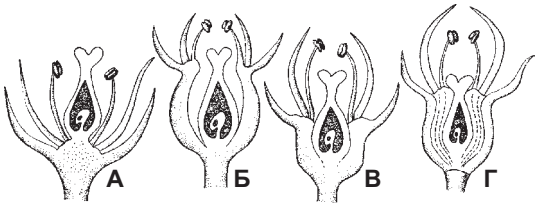


Рис. 231. *Различные типы завязи в цветке:*
А – завязь верхняя, цветоложе выпуклое, околоцветник подпестичный, свободный; Б – завязь верхняя, погружена в вогнутое цветоложе, сросшееся с чашечкой; В – завязь полунижняя; Г – завязь нижняя, околоцветник надпестичный (по Тутаюк, с изменениями)

Иногда плодолистики называют *карпеллами* (*греч.* karpos – плод), указывая на то, что из них впоследствии разовьется плод. Другое название (сугубо русское) – *пестик*, но его чаще употребляют, характеризуя все плодолистики одного цветка. Однако правильнее называть всю совокупность плодолистиков, находящихся в одном цветке, *гинецеем*.

В зависимости от того, насколько тесно связаны плодолистики между собой, различные типы гинецеев принято подразделять на две большие группы: *апокарпный*, если все плодолистики свободны, и *ценокарпный*, если происходит сращивание боковых стенок соседних плодолистиков. Апокарпный гинецей состоит из различного количества свободных плодолистиков, при этом каждый из них имеет самостоятельную завязь, столбик и рыльце. Такой тип считается более примитивным, он характерен для магнолиевых, некоторых лютиковых, розовых, бобовых и некоторых других.

В более прогрессивном ценокарпном гинецее происходит срастание плодолистиков с образованием общей завязи, но столбики отдельных плодолистиков при этом могут оставаться свободными или также срастаются. В зависимости от степени срастания плодолистиков выделяют три типа ценокарпного гинецея: *синкарпный*, *паракарпный* и *лизикарпный* (рис. 232).

Синкарпный гинецей образуется в результате срастания боковых стенок плодолистиков, причем каждый из них сохраняет целостность своей полости. Число гнезд при этом соответствует числу плодолистиков. Семязачатки у них располагаются вдоль швов по брюшной стороне плодолистика,

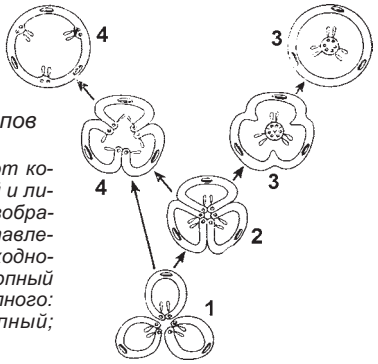


Рис. 232. *Схема эволюции основных типов гинецея:*
Апокарпный гинецей дает начало синкарпному, от которого, в свою очередь, происходят паракарпный и лизикарпный. Паракарпный и лизикарпный типы изображены в двух стадиях эволюции, что дает представление о двух разных путях их происхождения от исходного синкарпного типа. Во многих случаях паракарпный гинецей происходит непосредственно от апокарпного: 1 – апокарпный; 2 – синкарпный; 3 – лизикарпный; 4 – паракарпный (по Тахтаджяну)

занимая угловое положение, поэтому такой тип плацентации (плацентой называют место соединения семязачатка с плодолистиком) также называется *угловым*. Описанный тип гинецея свойствен некоторым двудольным (например яблоневым) и большинству однодольным.

Паракарпный гинецей характеризуется наличием общей для всех плодолистиков полости. Это достигается за счет расхождения швов плодолистиков, но при этом они сохраняют между собой связь. Поскольку края плодолистиков расходятся, семязачатки также занимают не центральное, а пристеночное положение, соответственно и плацентация называется *пристенной*, или *париетальной*. Вне зависимости от числа плодолистиков паракарпный гинецей всегда одногнездный, поскольку образуется одна полость, общая для всех плодолистиков, но в этом случае происходит разрастание и ветвление плацент. Срастаясь между собой, плаценты могут образовывать ложные гнезда (например, у арбуза). Такой тип гинецея очень широко распространен среди различных покрытосеменных.

Лизикарпный гинецей возникает в результате растворения боковых стенок плодолистиков. Поэтому этот тип также является одногнездным. Но при разрушении боковых стенок остаются нетронутыми несущие семязачатки краевые части плодолистиков. Они не расходятся, а остаются сросшимися между собой, формируя центральную колонку с семязачатками. Следовательно, такой тип плацентации семязачатков называется *колончатым*, или *свободным центральным*. Этот тип гинецея встречается у относительно небольшого числа двудольных (например, у первоцветных).

Нектарники представляют собой особые железки, продуцирующие жидкие секреты с очень высоким содержанием растворимых сахаров – *нектар*. Этому термину, обозначающему в греческой мифологии напиток богов, ботаники обязаны **К. Линнею**, который ввел его еще в 1753 г. Основная задача нектара – привлекать питающихся им опылителей, поэтому нектарники особенно хорошо развиты у энтомофильных (насекомоопыляемых) растений. Нектарники могут возникать в качестве вполне самостоятельных структур, но нередко они представляют собой видоизменение какой-либо части цветка. Нектарники лучше всего развиты у двудольных. У однодольных они обычно представлены участками железистой эпидермы, которые в распустившихся цветках располагаются в области срастания плодолистиков. Морфологическое строение нектарников очень разнообразно, они могут представлять собой волоски (нектарники-эмергенцы), углубления (медовые ямки) или различной формы утолщения. Полагают, что самыми примитивными являются растения с многочисленными нектарниками, расположенными на элементах околоцветника (значительно чаще они встречаются на лепестках венчика). Более

прогрессивным считается нектарник в виде сплошного кольца, окружающего завязь, и, наконец, самыми прогрессивными являются нектарники, расположенные непосредственно на завязи или столбике плодолистиков.

Нектар представляет собой водный раствор многочисленных органических и неорганических соединений, среди которых преобладают низкомолекулярные сахара. У разных растений в нектаре могут преобладать фруктоза, глюкоза или сахароза. Кроме них, всегда присутствуют различные аминокислоты, белки и определенные биологически активные вещества, стимулирующие процессы оплодотворения и развития семени.

Количество выделяемого нектара в одном цветке у разных покрытосеменных широко варьирует от микроскопического до многих десятков миллиграмм. Понятно, что цветки растений с высоким содержанием нектара привлекают много насекомых-опылителей и особенно медоносных пчел, за что эти растения по праву принято называть медоносными.

Большинство цветков одновременно имеют как тычинки, так и плодолистики, поэтому их называют обоеполыми. Но существует множество видов, в цветках которых можно обнаружить или только тычинки, или только плодолистики. Первые из них принято называть мужскими, а вторые женскими. У некоторых покрытосеменных на одном растении могут одновременно или последовательно развиваться как мужские, так и женские цветки. Такие формы называют однодомными, потому что все происходит как бы «под одной крышей» (например, огурец). У других же на одной особи формируются цветки только одного пола, и в соответствии с этим показателем отдельные экземпляры делят на мужские и женские, а вид в целом называют двудомным. При этом мужские экземпляры могут в значительной мере отличаться от женских не только по строению цветка, но и по целому ряду других показателей (например, конопля, тополь, ива и другие).

Как мы уже говорили, цветок представляет собой видоизмененный побег. Сильное укорочение междоузлий привело к соответственному сближению расположенных на цветке органов. В результате различные однотипные части цветка могут располагаться в нем в виде плотной спирали. Такое расположение представляет собой наиболее архаичный вариант. Гораздо более прогрессивными считаются цветки с круговым (или циклическим) расположением органов. В них однотипные части образуют несколько (четыре-пять) кругов или мутовок. При этом два наружных круга составляет околоцветник, следующие два круга – тычинки, последний круг – плодолистики. Между этими двумя крайними вариантами (спиральное и циклическое расположение) можно обнаружить немало промежуточных. В таких случаях расположение частей цветка называют полумутовчатым (спироциклическим или гемициклическим).

Вокруг продольной оси большинства цветков можно провести несколько плоскостей, каждая из которых разделит этот цветок на равные половины с одинаковым набором однотипных органов. Такие цветки называются *актиноморфными*, или *правильными* (подобный тип симметрии в животном мире носит название радиально-симметричного). Однако у многих покрытосеменных приспособительные адаптации привели к тому, что относительно продольной оси стало возможным провести лишь одну плоскость, делящую цветок на две равные половины. Такой цветок будет называться *зигоморфным*, или *неправильным* (у животных аналогичный тип именуется билатерально-симметричным). Наконец, можно встретить цветки, которые невозможно разделить даже на две равные половины. Это *ассиметричные* цветки.

Формула и диаграмма цветка. Лаконичную и компактную характеристику морфологических признаков цветка можно дать посредством соответствующей формулы и диаграммы. *Формула цветка* представляет собой краткую запись, в которой в зашифрованной форме обозначены все части цветка, а также указаны их численность и особенности. Обычно вначале указывают пол цветка. Если в нем имеются только тычинки, но нет плодолистиков, то он обозначается как мужской – ♂ (стрела Марса), или тычиночный, если, наоборот, имеются только плодолистики – женский – ♀ (зеркало Венеры), или пестичный. Обоеполые (гермафродитные) цветки, имеющие как тычинки, так и плодолистики, либо не указываются вообще, либо обозначаются совмещенным значком – ⚥.

После указания пола цветка обозначается тип его симметрии. Если цветок имеет радиальную симметрию, т.е. вокруг его продольной оси можно провести неограниченное количество плоскостей и каждая из них делит цветок на две равные половины, то он обозначается звездочкой – ✳ или знаком плюс, заключенным в кружочек – ⊕. Такой цветок в ботанике называется *актиноморфным,* или правильным, как, например, у розы или тюльпана. Билатерально-симметричный цветок (т. е. такой, вокруг продольной оси которого можно провести лишь одну плоскость, делящую цветок на две равные половины) обозначается вертикальной или косой стрелкой – ↑ или вертикальной линией с точками по обеим сторонам – ⁝. Билатерально-симметричный цветок называется *зигоморфным*, он имеется, например, у гороха. Наконец, у некоторых растений цветки асимметричные, т. е. вокруг продольной оси у них вообще нельзя провести ни одной плоскости, которая делила бы цветок на две равные половины. Асимметричный цветок обозначается зигзагообразной стрелкой – ϟ.

Затем в формуле указываются отдельные части (члены) цветка. Для обозначения каждого такого члена используются буквенные символы, соответствующие их латинскому звучанию.

Количество одноименных членов выражается в цифрах, если их не более 12, а если количество превышает 12 или непостоянно, то знаком бесконечность – ∞. Поскольку члены цветка нередко срастаются между собой, то в этом случае цифру, обозначающую их численность, помещают в скобки, например (5). Если срастаются не все одноименные члены, то сросшиеся помещаются в скобки, а свободные вне: например, (3) + 2 указывает, что три члена сросшиеся, два несросшиеся. Кроме того, бывает, что одноименные члены цветка, например тычинки, имеют разную длину. Это также находит отражение в формуле – более длинные части выделяются размером обозначающих их цифр: например, запись $_{2+3}$ говорит, что два члена имеют бóльшую длину, чем три другие.

Чашечка обозначается *Ca* (Calyx), венчик – *Co* (Corolla), простой околоцветник – (Perigonium), андроцей – (Androeceum), гинецей – (Gynoeceum). Если одноименные члены цветка располагаются несколькими кругами, то последовательно записывают количество их в каждом круге, соединяя знаком +, например P_{3+3}. Кроме того, характеризуя завязь, необходимо показать, является ли она верхней или нижней. Для этого над (если завязь нижняя) или под (если завязь верхняя) цифрой, показывающей количество плодолистиков в гинецее, ставится черточка. В качестве примера приведем формулу цветка обычного растения средней полосы России *яснотки белой (Lamium album)* – $Ca_{(5)}Co_{(2+3)}A_{2+2}G_{\underline{(2)}}$. Это говорит о том, что цветок у яснотки зигоморфный, имеет сложный околоцветник, состоящий из пяти сросшихся чашелистиков и такого же количества лепестков венчика, расположенных в два круга, причем лепестки также сросшиеся. Андроцей состоит из двух тычинок, причем две их них выделяются большей длиной. Гинецей образован двумя сросшимися плодолистиками, завязь – верхняя. Несколько иной будет формула цветка лютика едкого: ✳ $Ca_5\,Co_5\,A\infty\,G\,\underline{\infty}$, т. е. цветок обоеполый, актиноморфный со сложным околоцветником, состоящим из пяти свободных чашелистиков и такого же количества свободных лепестков. Тычинок и плодолистиков много, завязь верхняя.

Другим типом схематического обозначения цветка является диаграмма, которая представляет собой проекцию поперечного разреза цветка. Диаграмма не менее, а часто даже более информативна, нежели формула, поскольку более четко и зримо показывает взаимное расположение в цветке всех его членов. Ось соцветия в диаграмме обозначают маленьким кружком сверху, а кроющий лист – серповидной дугой с килем внизу. У верхушечных цветков ось не обозначают. Так же, как и кроющий лист, обозначают прицветники и чашелистики, а лепестки венчика – серповидными дугами, но без киля. Символом тычинок в диаграмме является фигура, напоминающая пыльник, а плодолистика – завязь (кроме



Рис. 233. *Построение диаграммы цветка (по Хржановскому и соавт.)*

того, в завязи могут быть обозначены семязачатки). Сросшиеся члены в диаграмме объединяются общими линиями (рис. 233).

Развитие цветка, цветение. Развитие у покрытосеменных растений генеративных органов представляет собой очень сложный и многоступенчатый процесс. На начальных этапах развития у молодого растения образуются только вегетативные почки, и лишь по достижении зрелости начинают формироваться почки, в которых вместо листовых примордиев закладываются части цветка. После этого цветок развивается и распускается, т.е. растение приступает к *цветению*. Переход от чисто вегетативной фазы развития к цветению осуществляется через две фазы: *индукция* и *эвокация*.

Индукция представляет собой первую фазу подготовки растения к цветению. Наступление этой фазы возможно лишь по мере достижения растением определенного возраста. Наряду с этим растение в фазе индукции восприимчиво к внешним воздействиям абиотических факторов: температуре и продолжительности дня. Реакция растительного организма на эти факторы называется *яровизацией* и *фотопериодизмом* соответственно.

Яровизация протекает в растениях при воздействии на них низких температур. Эти процессы идут в молодых органах (апексы стебля, молодые листья), поэтому для яровизации необходимо наличие деятельных меристем. Некоторые могут зацветать без предварительного воздействия низких температур, такие растения называются *яровыми*. Для цветения других растений яровизация необходима, поэтому они называются *озимыми*. У части из них цветение может произойти и без низких температур, но холод значительно ускоряет ее наступление (это количественная реакция). Для других предварительное охлаждение совершенно необходимо и без него цветение вообще не наступает (качественная реакция). Например, цветоводы, которые выращивают цветы в оранжереях, знают, что если луковицы весенних цветов – тюльпана, нарцисса или крокуса – не выдержать на холоде, они не зацветут. Примером озимых и яровых растений могут служить различные сорта чеснока. Озимые сорта высаживают осенью в грунт, и там они прорастают, но под воздействием осеннего холода рост приостанавливается до весны и с наступлением тепла возобновляется. Такой чеснок нельзя хранить зимой, поскольку он обязательно прорастет. Яровой чеснок можно хранить зимой,

и он не прорастет. Когда его высаживают весной в грунт, он быстро прорастает и зацветает. То же самое относится к озимым и яровым сортам пшеницы.

Продолжительность яровизации также неодинакова, в среднем она длится около одного – трех месяцев. Для холодостойких растений температура должна быть в пределах 0 ... + 7°С, причем более низкие температуры могут привести к гибели растений. Например, озимые зерновые прорастают осенью и прекращают рост до весны, при этом они должны находиться под снежным покровом. В случае малоснежной морозной зимы наклюнувшиеся семена вымерзают. Теплолюбивые растения в период яровизации нуждаются в более высоких температурах: +10 ... + 13°С.

Фотопериодизм представляет собой реакцию растений на длину светового дня, т. е. *фотопериода*. В зависимости от направления внутренней реакции на продолжительность фотопериода организмы делят на *длиннодневные* и *короткодневные*. Длиннодневные растения (или растения длинного дня) зацветают только при большой продолжительности светового дня (к ним относятся все растения, цветущие летом, например, рожь, пшеница, ячмень, укроп и др.). Короткодневные растения (растения короткого дня), напротив, зацветают при уменьшении времени суточного освещения. Такими растениями являются все осенние цветы, например, хризантемы, а также рис, конопля, соя и др. Наряду с растениями, демонстрирующими выраженную реакцию на конкретный фотопериод, существуют также те, для которых необходимо чередование различных фотопериодов. Это *длинно-короткодневные* и *коротко-длиннодневные* растения. Наконец, есть растения, для которых продолжительность суточного освещения вообще не играет никакой роли и они прекрасно цветут в любое время года (например, гранат, на котором цветки образуются и весной, и летом, и осенью). Такие растения являются *нейтральными* – по отношению к длине дня у них переход к зацветанию не связан со световыми сигналами и стимулируется только эндогенными (внутренними) факторами.

Фотопериодизм (так же как и яровизация) представляет собой замечательные адаптации, которые позволяют растению приспособиться к абиотическим факторам конкретной географо-климатической области. За счет этих качеств организм может переждать неблагоприятные условия, а при наступлении благоприятных – зацвести и дать семена.

Кроме того, фотопериодизм важен тем, что в его ходе образуются вещества, которые стимулируют цветение. Эти вещества изучены недостаточно и в своей совокупности называются *флоральным стимулом*, или *стимулятором цветения*. Известно, что стимулятор цветения образуется на свету в листьях, причем наиболее продуктивными являются те листья, которые недавно перестали расти.

По мнению исследователей, процесс образования стимулятора запускается при химическом изменении молекулы *фитохрома* под воздействием света.

Одним из отличий растительного организма от животного является отсутствие у растений морфологически выраженных органов чувств. Однако раздражимость, как общая функция живого, растениям все же присуща. Изменения окружающей среды у них воспринимаются рецепторами, расположенными в различных структурах клетки (главным образом, в мембранах), с помощью которых растения способны определять химические, механические и световые раздражения. Восприятие световых сигналов обеспечивают молекулы фитохромов и флавопротеидов.

Следует отметить, что фоторецепция и фотосинтез – совершенно разные процессы, и их не нужно путать! Фотосинтетические пигменты, воспринимая свет, возбуждаются и передают высокоэнергетичный электрон, который дает энергию для построения органических веществ. Тогда как фоторецепторы воспринимают свет как внешний сигнал для того, чтобы изменить направленность внутренних процессов (например, перевести растение с наращивания вегетативной массы на формирование генеративных органов).

Фитохромы были открыты американскими учеными **Х. Бортвиком** и **С. Хендриксом**, изучавшими условия прорастания семян салата. Они выяснили, что прорастание стимулируется синим и красным светом (660 нм), но подавляется дальним (длинноволновым) красным светом (730 нм). Из проростков семян, которые вообще не освещались (такие проростки называются этиолированными), исследователи сумели выделить рецепторный белок, которым оказался фитохром. Молекула фитохрома имеет сложное строение. Она состоит из белковой части, включающей в себя две субъединицы (напоминаем, что молекулы белка, состоящие из двух и более полипептидных цепей, имеют четвертичную структуру), и небелковой части – хромофора. Химическое строение хромофора позволяет отнести его к фикобилинам (более подробно о них рассказано в разделе, посвященном фотосинтетическим пигментам).

Фитохром синтезируется в различных частях растения (главным образом в меристемах корня и побега) в неактивной форме, такой фитохром обозначается как $Ф_{660}$. При кратковременном воздействии коротковолнового красного света происходит активация фитохрома и он переходит в форму $Ф_{730}$. Однако если растение осветить дальним (длинноволновым) красным светом или поместить в темноту на несколько часов (от четырех часов до суток), $Ф_{730}$ дезактивируется и вернется в неактивное состояние $Ф_{660}$ или разрушится (рис. 234).

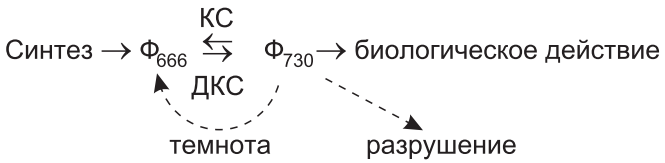


Рис. 234. *Схема обращения фитохрома (по Полевому)*

Неактивный фитохром ($Ф_{660}$) можно обнаружить в любой части растительной клетки (кроме вакуолей и ядра), но после активации $Ф_{730}$ фиксируется на мембранах, прежде всего на плазматической мембране. В настоящее время ученые не могут четко объяснить механизм внутреннего действия фитохрома. Возможно, он изменяет активность ферментов или проницаемость мембран, а может быть, фитохром оказывает воздействие на синтез различных информационных РНК в ядре. Участие фитохрома в восприятии фотопериодического воздействия также не совсем ясно. Возможно, различная продолжительность освещения влияет на соотношения синтезируемого, активируемого и разрушающегося фитохрома, что, в свою очередь, запускает пока неизвестные внутренние процессы.

Эвокация представляет собой вторую (после фазы индукции) фазу инициации цветения, в ходе которой инициируется закладка зачатков цветка. Для наступления эвокации необходимо поступление в апикальные меристемы инициирующих веществ, известных как флоральный стимул. Эти вещества синтезируются в листьях после восприятия фитохромом светового сигнала.

Если факторы окружающей среды не благоприятствуют цветению или продолжительность светового дня не соответствует особенностям данного растения, в его листьях синтезируются *ингибиторы цветения*.

Развитие цветка начинается после того, как под действием флорального стимула в клетках апикальной меристемы активизируются гены, контролирующие заложение зачатков частей цветка вместо листовых примордиев. Этот процесс идет в определенной последовательности. Вначале формируются зачатки чашелистиков, затем лепестков, тычинок и последними закладываются плодолистики. Рост тычинок (точнее, тычиночных нитей) первоначально осуществляется только за счет апикальных меристем зачатка, а затем включаются интеркалярные меристемы. Если закладывается несколько плодолистиков (напоминаем, что среди покрытосеменных есть формы, у которых гинецей состоит из одного плодолистика, например протейные, большинство бобовых и др., или из нескольких – большинство цветковых), то они

вначале имеют форму подковы. В процессе дальнейшего роста зачатки срастаются краями (у растений с ценокарпным гинецеем) или же остаются свободными (у растений с апокарпным гинецеем). Затем на внутренней поверхности развивающегося плодолистика закладываются зачатки семязачатков, в которых формируются покровы (интегументы) и мегаспорангий (нуцеллус). Спорогенез и развитие гаметофитов будут описаны ниже.

Цветение у разных видов растений наступает в определенном возрасте и в разное время года. Однолетние растения, как это следует из названия, зацветают в первый (и единственный) год жизни, двулетние – обычно на второй, а многолетние травы – на второй, третий, четвертый годы и позднее, в соответствии с видовой принадлежностью и внешними факторами.

У древесных форм первое цветение наступает позже. Раньше всех это происходит у культурных сортов персика и черешни (третий год). Большое влияние оказывают условия окружающей среды. Например, в южных широтах произрастающий на открытом месте дуб впервые зацветает в 7 – 12 лет, тогда как на севере – в 20 – 25 лет. Дубы, растущие в лесу, цветут в первый раз еще позже – в 80 – 100 лет.

В теплом климате цветение начинается раньше, чем в холодном. Продолжительность цветения у разных растений также неодинакова. При этом выделяют периоды начала цветения (раскрываются отдельные первые цветы), полного цветения (когда распускается основная масса цветков) и окончания цветения (когда большинство цветков уже завершили цветение, но отдельные цветки еще распускаются). У некоторых растений цветки способны распускаться и закрываться несколько раз, в зависимости от внешних факторов (например, погоды, времени суток и др.). Большое значение для времени распускания цветка имеет способ опыления. Например, растения, опыляемые ночными насекомыми, распускаются с наступлением темноты.

У многих растений, произрастающих в относительно стабильных условиях, сезон цветения отсутствует вообще, и они способны закладывать цветки и цвести в течение всего года. У таких растений – их называют *ремонтантными* (например кофе, цитрусовые и др.) – одновременно могут закладываться и распускаться цветки и развиваться плоды.

Микроспорогенез. Формирование пыльника начинается на самых ранних этапах развития тычинки. Вначале выделяется эпидерма, которую образуют наружные клетки бугорка пыльника. Клетки, расположенные под эпидермой, продолжают активно делиться, причем в плоскости, параллельной поверхности. У подавляющего большинства цветковых в пыльнике образуется четыре микроспорангия. Они возникают из четырех обособившихся групп

быстро делящихся клеток, расположенных вблизи эпидермы пыльника. По мере продолжения делений в каждой из таких групп дифференцируются наружные клетки, которые останутся стерильными и сформируют стенку микроспорангия, а также внутренние – предшественники микроспороцитов.

В процессе развития оболочка микроспорангия разделяется на три слоя. Самый наружный из них (эндотеций) образуют клетки с фибриллярными утолщениями оболочки, ориентированные к эпидерме. Эта особенность в последующем способствует раскрытию созревшего микроспорангия. Средний слой стенки формируют относительно тонкостенные клетки, и этот слой часто разрушается по мере развития микроспорангия. Наиболее интересным представляется внутренний выстилающий слой стенки, или *тапетум*. Его образуют два слоя клеток. Снаружи располагаются вытянутые вдоль поверхности клетки постенного слоя. Клетки внутреннего слоя более крупные, кубической формы, многоядерные. Тапетум активно участвует в процессах микроспорогенеза. Он синтезирует и выделяет нужные биологически активные вещества и ферменты. Кроме того, сами клетки тапетума используются для формирования микроспор в качестве источника питательных веществ.

Расположенные в центре развивающегося микроспорангия первичные спорогенные клетки после определенного числа делений дают начало материнским клеткам микроспор (микроспороцитам). Они делятся мейозом, в результате чего из каждой возникают по четыре гаплоидные микроспоры. Микроспора содержит очень густую цитоплазму, поскольку в ней мало воды (всего 10 – 14%). В ней находятся запасные вещества (крахмал, липиды, белки) и биологически активные вещества (витамины, активаторы и ингибиторы роста). Как и у других высших растений, оболочка микроспор покрытосеменных состоит из двух основных слоев – внутреннего (интины) и наружного (экзины). Интина образована преимущественно пектином, целлюлозой и белками. Она представляет собой тонкую двухслойную мембрану, окружающую микроспору. Экзина имеет более сложное строение, ее толщина непостоянна. В определенных местах, характерных для каждого вида, имеются неутолщенные участки – борозды и даже перфорации – поры или апертуры, необходимые для выхода пыльцевой трубки при последующем прорастании пыльцевого зерна (рис. 235). В этой области интина содержит много ферментов, которые активируются при попадании пыльцы на рыльце. У однодольных поры устроены просто, и чаще всего на одной микроспоре или пыльцевом зерне у них можно обнаружить лишь одну пору. У двудольных чаще всего встречаются сложные поры. От простых они отличаются тем, что имеют дополнительную апертуру, в области которой

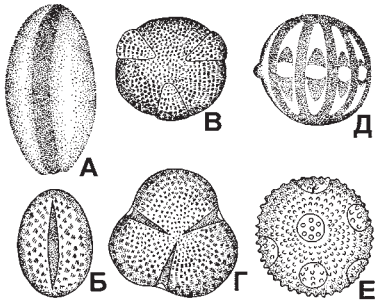


Рис. 235. *Типы пыльцевых зерен: А, Б – однобороздчатые (А – у магнолии; Б – у сусака); В, Г – трехбороздчатые (В – у джизгуна; Г – у пиона); Д – многобороздчатое – у истода; Е – многопоровое – у лютика (по Хржановскому и соавт.)*

интина тоньше или полностью отсутствует. Обычно сложных пор три (реже меньше), и располагаются они по экватору микроспоры или пыльцевого зерна.

Если интина легко разрушается и не может сохраняться длительное время, то экзина легко выдерживает агрессивную среду благодаря одному из своих компонентов – спорополленину. Поэтому споры прекрасно сохраняются в течение очень длительного времени в ископаемых породах.

Мужской гаметофит. Гаметофиты цветковых максимально редуцированы, особенно мужской гаметофит, который настолько мал, что состоит из минимального количества клеток, способных обеспечить половой процесс. Все его формирование происходит в результате всего лишь двух митозов. Первое из них всегда происходит в микроспоре, когда она еще находится в пыльцевом гнезде (микроспорангии). В результате появляются две клетки разных размеров (рис. 236). Маленькая клетка называется генеративной и обычно занимает пристенное положение. Более крупная клетка называется вегетативной. В дальнейшем события развиваются несколько необычно: маленькая генеративная клетка постепенно вдавливается в крупную вегетативную и в конце концов полностью отшнуровывается от ее поверхности, оказываясь внутри нее. Находясь внутри вегетативной клетки, генеративная

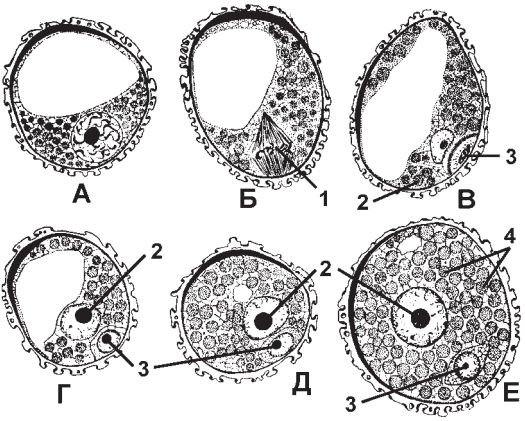


Рис. 236. *Первое деление в микроспоре гальтонии: А – микроспора; Б – ядро микроспоры в процессе деления (метафаза); В – образование вегетативной и генеративной клеток; Г, Д – начало проникновения генеративной клетки внутрь вегетативной; Е – генеративная клетка целиком проникла в вегетативную клетку и приняла веретеновидную форму; 1 – метафазная пластинка; 2 – вегетативная клетка; 3 – генеративная клетка; 4 – крахмальные зерна (по Герасимовой-Навашиной, с изменениями и дополнениями)*

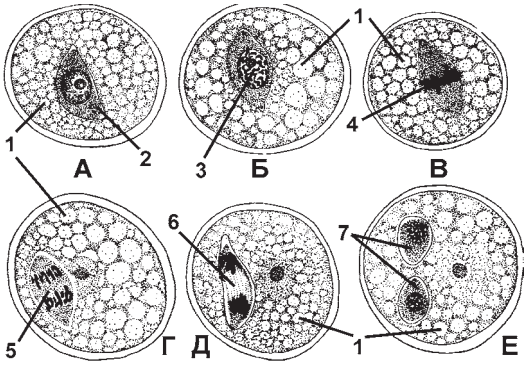


Рис. 237. *Деление генеративной клетки в пыльцевом зерне сусака и образование спермиев:*
А – пыльцевое зерно с вегетативной и генеративной клетками; Б – Д – последовательные фазы деления ядра генеративной клетки; Е – образование двух спермиев; 1 – вегетативная клетка; 2 – генеративная клетка; 3 – профаза; 4 – метафаза; 5 – анафаза; 6 – телофаза; 7 – спермии (по Герасимовой-Навашиной, с изменениями и дополнениями)

обычно вытягивается и приобретает веретенообразную форму. Все это время оболочка микроспоры остается интактной, да и сама она теперь будет называться не микроспорой, а пыльцевым зерном. Ко второму митотическому делению приступает только генеративная клетка. Делясь внутри вегетативной клетки, она дает начало двум неподвижным спермиям (рис. 237). Более чем у двух третей цветковых второе деление мужского гаметофита совершается после прорастания пыльцевой трубки (т. е. после опыления), но у остальных это происходит внутри пыльцевого зерна, еще находящегося в микроспорангии. Полагают, что второй вариант является более прогрессивным, поскольку в этом случае все развитие мужского гаметофита завершается под защитой оболочки пыльцевого зерна.

Вскрытие микроспорангиев обычно происходит в сухую и теплую погоду. Этому процессу способствуют клетки эндотеция (наружного слоя стенки микроспорангия) и прилежащие к ним подэпидермальные клетки пыльника, имеющие неравномерные утолщения оболочек.

Семязачаток и мегаспорогенез. Семязачаток цветковых возникает из меристематического бугорка на плодолистике и в общих чертах повторяет устройство такового у голосеменных. В отличие от голосеменных, семязачаток цветковых окружен двумя интегументами. Полагают при этом, что внутренний интегумент гомологичен единственному интегументу голосеменных и происходит из слившихся стерильных мегаспорангиев. Появление же наружного интегумента до сих пор неясно. Многие ботаники допускают его листовое происхождение.

Покровы семязачатка защищают находящийся под ними единственный фертильный мегаспорангий. Как и у голосеменных, он называется нуцеллус. Однако интегументы не полностью обрастают нуцеллус, оставляя неприкрытой его верхушку. Над ней образуется отверстие в покровах – микропиле, или пыльцевход,

через которое в последующем проникнет пыльцевая трубка, несущая неподвижные спермии. В зависимости от массивности нуцеллуса семязачатки разделяют на *крассинуцелятные* (с хорошо развитыми мегаспорангиями) и *тенуиноцелятные* (если мегаспорангий относительно небольшой). Ножка семязачатка, которая связывает его с плодолистиком, называется фуникулюсом, а переход фуникулюса в нижнюю часть семязачатка – халазой. Все перечисленные выше структуры (один или два интегумента с микропиле, нуцеллус, халаза и фуникулюс) вместе и составляют семязачаток.

В мегаспорангии семязачатка образуется единственный мегаспороцит (материнская клетка мегаспор) и после мейотического деления образуются четыре гаплоидные мегаспоры. Чаще всего они располагаются друг над другом в виде цепочки. Дальнейшее развитие продолжит лишь одна из них, обычно та, что находится вблизи халазного полюса, а остальные отмирают и разрушаются. Однако у некоторых цветковых в ходе мейоза мегаспороцита не происходит последовательного разделения перегородками дочерних клеток после первого или второго деления. В результате этого вместо тетрады мегаспор появляются две двуядерные клетки, соответствующие по происхождению двум неразделившимся мегаспорам (такое случается, если не происходит разделения после второго деления мейоза). Если же разделения дочерних клеток не происходит ни после первого, ни после второго деления ядер, образуется одна четырехъядерная клетка, соответствующая целой тетраде мегаспор. Такие двуили четырехъядерные образования (разумеется, все их ядра гаплоидны) называются *ценоцитами*, они образуются у ландыша, лука, тюльпана, лилии и некоторых других.

Женский гаметофит, или зародышевый мешок. Развитие женского гаметофита цветковых начинается с усиленного роста объема оставшейся в нуцеллусе мегаспоры, которая при этом удлиняется и принимает вытянутую форму (рис. 238). Ядро мегаспоры делится митозом, образуя сначала два ядра (первое деление митоза), которые расходятся к полюсам мегаспоры (одно ядро следует к микропиллярному полюсу, а другое – к халазному) и в последующем оказываются разделенными крупной вакуолью. Затем эти ядра также синхронно делятся (второе деление митоза). Появившиеся в результате этого четыре ядра синхронно делятся еще раз (третье и последнее деление), совместно образуя восемь ядер. Поскольку после первого деления ядра мегаспоры дочерние ядра разошлись к ее полюсам и там синхронно делились по два раза, то у каждого из полюсов в итоге оказывается по четыре ядра. На этом этапе женский гаметофит состоит из восьми ядер.

В дальнейшем от каждой из двух полярных тетрад (четверок) ядер к центру отходит по одному ядру (так называемые полярные ядра), которые сразу же сливаются между собой или

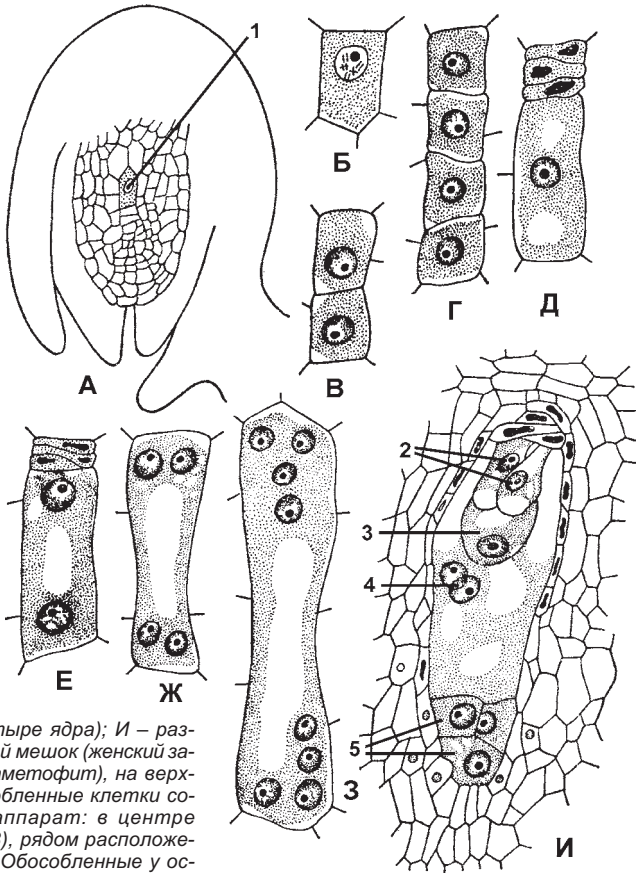


Рис. 238. *Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита – зародышевого мешка:*

А – развитие семязачатка, возникновение единственной археспориальной клетки (материнской клетки мегаспор): 1 – археспориальная клетка в семязачатке; Б – археспориальная клетка; В – редукционное деление археспориальной клетки на две; Г – деление на четыре клетки (четыре мегаспоры); Д – дегенерация трех мегаспор (они сплющиваются) и усиленное развитие одной мегаспоры; Е – начало прорастания мегаспоры – ее ядро делится на два; Ж, З – двукратное деление двух ядер с последующим образованием восьми ядер (на каждом полюсе по четыре ядра); И – развившийся зародышевый мешок (женский зароток, или женский гаметофит), на верхнем полюсе три обособленные клетки составляют лицевой аппарат: в центре крупная яйцеклетка (3), рядом расположены две синергиды (2). Обособленные у основания зародышевого мешка три клетки (5) являются антиподами, в центре зародышевого мешка – два несливших полярных ядра (4) (по Баранову, с изменениями и дополнениями)

сливаются после оплодотворения (иногда они вообще не сливаются), образуя *вторичное*, или *центральное, ядро зародышевого мешка*. После этого цитоплазма обособляется вокруг ядер гаметофита, который из ядерной стадии развития переходит в клеточную. Оставшиеся вблизи халазного полюса три ядра преобразуются в три клетки, называемые *антиподами*, их функция состоит в снабжении гаметофита питательными веществами. Три ядра вблизи микропиле также окружаются цитоплазмой и отделяются клеточными перегородками, образуя отдельные клетки. Но среди них одна клетка, занимающая центральное положение, выделяется более крупными размерами – это *яйцеклетка*. Две клетки, расположенные по ее бокам, называются *синергидами*, они выделяют химические вещества-аттрактанты, которые

привлекают пыльцевую трубку со спермиями к зародышевому мешку и, возможно, снабжают яйцеклетку питательными веществами, которые они поглощают из соседних тканей. Вся цитоплазма, расположенная между антиподами с одной стороны и клетками яйцевого комплекса с другой (яйцеклетка и две синергиды), называется центральной клеткой. В ней находятся гаплоидные полярные ядра (если они еще не слились) или диплоидное вторичное (центральное) ядро.

На этом этапе женский гаметофит полностью сформирован и состоит из шести гаплоидных (одной яйцеклетки, двух синергид и трех антипод) и одной диплоидной клеток (центральной). Поскольку его строение внешне напоминает мешочек, то другое название женского гаметофита покрытосеменных – *зародышевый мешок*.

Таким образом, женский гаметофит цветковых растений имеет наиболее простое строение среди всех высших растений – для его полного формирования необходимо всего восемь (!) клеток, которые образуются в результате четырех делений ядра мегаспоры. При этом половые органы (архегонии) у них отсутствуют вообще, т. е. покрытосеменные являются многоклеточными растениями, не имеющими половых органов. Если проследить относительное соотношение размеров гаметофита и спорофита у всех высших растений, то легко заметить, что по мере усложнения общей организации систематической группы последовательно происходит уменьшение гаметофита и усиление спорофита (рис. 239).

Опыление. Следующим очень важным этапом размножения цветковых является опыление – перенос пыльцевых зерен на рыльце пестика (напомним, что у голосеменных пыльцевые зерна при опылении попадают непосредственно на семязачаток). Обращаем особое внимание на огромное разнообразие у цветковых растений адаптаций, обеспечивающих или облегчающих опыление. Пыльца переносится на рыльце пестика различными способами, но в зависимости от того, с какого цветка эта пыльца берется, выделяют два основных типа: *самоопыление* и *перекрестное опыление*.

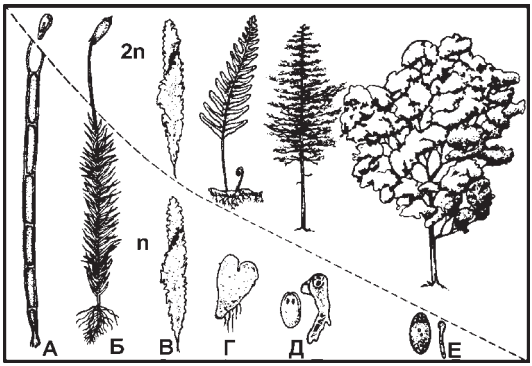


Рис. 239. *Схематическое изображение изменений растений в процессе исторического развития в направлении увеличения размеров и значения бесполого поколения (2n) и редукции размеров полового поколения (n)*
А – Водоросли (Oedogonium); Б – Мхи; В – Водоросли (Ulva); Г – Папоротники; Д – Голосеменные; Е – Покрытосеменные (по Вилли и соавт.)

Самоопыление встречается у относительно небольшого числа цветковых. В этом случае не происходит обмен генетической информацией между разными особями, поскольку пыльцевые зерна попадают на рыльце пестика либо из пыльника одной из тычинок этого же цветка, либо с другого цветка, расположенного на том же растении. Поскольку все события происходят в пределах одной особи, при самоопылении не происходит обмена генетической информации, а имеют место лишь комбинативные изменения наследственного материала в ходе соответствующих процессов в мейозе (при спорогенезе). Отсутствие новых аллелей приводит к появлению чистых линий гомозиготных популяций в пределах одного вида, неспособных обмениваться генами, подвергшимися мутациям (в том числе полезных), поэтому процессы видообразования в этих популяциях идут самостоятельно.

Постоянное самоопыление возникает при физической невозможности (в силу каких-либо объективных причин) переноса пыльцы с одного растения на другое, при этом обмен растениями пыльцой в обычных условиях не происходит. Такой тип опыления можно рассматривать как адаптацию, поскольку для растительного организма недоступна пыльца с других растений и использование собственных пыльцевых зерен представляется единственной возможностью образовать семена. Случайное самоопыление происходит у многих покрытосеменных в том случае, когда цветки обмениваются между собой пыльцой, но наряду с этим на рыльце возможно попадание пыльцевых зерен, образованных в собственном цветке. В этом случае образуется относительно небольшой процент гомозиготных организмов. Наконец, у ряда покрытосеменных в обычных условиях рыльце опыляется чужой пыльцой, но если по каким-либо причинам этого долго не происходит, в последний момент (когда плодолистик еще сохраняет способность воспринимать пыльцевые зерна) на рыльце попадает собственная пыльца, запас которой все это время имеется в цветке. В этом случае самоопыление представляет собой вынужденное событие, но это также представляет собой адаптацию, поскольку совершенно очевидно, что с точки зрения биологической целесообразности лучше произвести самоопыление и сформировать плоды с семенами, чем не опылиться вовсе и, соответственно, остаться без семян.

Самоопылением считается не только перенос пыльцы с тычинки на рыльце того же самого цветка, но и опыление пыльцой другого цветка, расположенного на том же растении. Причем последний способ самоопыления (он называется *гейтеногамией*) является единственным возможным у форм с однополыми цветками, поскольку у них тычинки с пыльниками и плодолистики с рыльцами

находятся в разных цветках. Читателя не должно вводить в заблуждение то обстоятельство, что при гейтеногамии пыльца переносится на рыльце с другого цветка, поскольку все органы в пределах одного организма (в данном случае растительного), в том числе и все цветки, имеют одинаковый набор хромосом. Это обстоятельство унифицирует все микроспоры, в том числе и сформировавшиеся в разных цветках одного растения. Однако при этом следует помнить, что микро- и мегаспоры, даже образовавшиеся в одном цветке, не являются совершенно одинаковыми и могут различаться по аллелям, что связано с комбинацией генетического материала в процессе мейоза (подробно об этом рассказано в разделе генетики, посвященном комбинативной изменчивости).

Если рыльце опыляется пыльцевыми зернами своего же цветка, такой способ самоопыления называется *автогамией*. Разновидностью автогамии можно считать *клейстогамию*, когда опыление собственной пыльцой происходит в нераспускающихся цветках.

Перекрестное опыление, или ксеногамия, представляет собой перенос различными способами пыльцы из пыльника одного растения на рыльце другого. Этот тип опыления у цветковых значительно более распространен, чем самоопыление. В этом случае между разными особями одного вида обязательно происходит обмен аллелями, что приводит к увеличению доли гетерозиготных организмов. Это можно рассматривать как преимущество по сравнению с самоопылением, поскольку здесь не происходит генетической изоляции отдельных клонов, а возникшие мутации свободно распространяются в пределах популяции.

Для того чтобы произошло перекрестное опыление, цветки выработали различные адаптации, которые либо вообще исключают саму возможность самоопыления, либо в какой-то степени ограничивают ее вероятность. Следует отметить, что полное отсутствие самоопыления не так уж и полезно для вида, поскольку в этом случае растение оказывается неспособным произвести семена, если по каким-либо причинам не произошло перекрестное опыление (например, отсутствие соответствующих опылителей, низкая плотность произрастания особей данного вида и др.). Для растения наиболее целесообразным является приобретение таких приспособлений, которые до последнего момента будут способствовать перекрестному опылению, но если оно не произойдет, обеспечат самоопыление, и растение при этом сможет образовать семена (пусть даже используя для этого лишь свой генетический материал). Приспособления, ограничивающие самоопыление, очень разнообразны. Рассмотрим некоторые из них.

Двудомность является наиболее надежным способом предотвращения самоопыления. Иными словами, у двудомных растений самоопыление в принципе невозможно, поскольку мужские

и женские цветки находятся на разных растениях (мужских и женских). Однако не следует считать, что такие растения приобрели идеальную адаптацию. Действительно, у них всегда происходит полноценная комбинация генетического материала и обмен аллелями, но у двудомных растений семена производят лишь женские организмы, тогда как мужские лишь продуцируют пыльцу. К двудомным растениям относятся тополь, ива, осина, конопля и др.

Своеобразным компромиссом между «достоинствами» и «недостатками» одно- и двудомных растений представляются описанные выше растения, у которых на одной особи развиваются не гермафродитные, а однополые цветки. Однако у них велика вероятность опыления пыльцой с мужских цветков собственного растения. У некоторых растений на одной особи могут развиваться как гермафродитные, так и однополые цветки. Если при этом образуются обоеполые и только мужские (но не образуются женские) цветки, то это называется *андромоноэцием*. Противоположное сочетание (обоеполые и только женские цветки) называется *гиномоноэцием*. Возможны также и другие варианты, например, на одной особи развиваются только двудомные, а на другой только мужские цветки – *андродиэций*. Или, наоборот, на одной особи только обоеполые, а на другой – только женские цветки – *гинодиэция*. Гинодиэции в природе распространены более широко, поскольку они позволяют свести к минимуму мужские цветки и максимально увеличить численность женских, способных образовывать плоды с семенами. Наконец, у ряда растений образуются цветки, имеющие строение обоеполых, но полного развития на одних из них достигают или только тычинки, или только плодолистики.

Дихогамия выражается в неодновременном функциональном развитии тычинок и рыльца в одном цветке. В зависимости от того, что созревает раньше, выделяют *протандрию* (раньше созревают пыльники с пыльцой) и *протогинию* (рыльца созревают раньше пыльников). Протандрия встречается чаще, она имеет место у большого количества семейств цветковых, например, у сложноцветных, зонтичных, гвоздичных, колокольчиковых и др. Гораздо реже встречается протогиния, более всего она выражена у ветроопыляемых (злаковых, ситниковых, осоковых, подорожниковых и др., но возможна и у розовых, крестоцветных, жимолостных и др.).

Самонесовместимость является наиболее совершенной адаптацией против самоопыления. В этом случае полноценное развитие пыльцевых зерен, попавших на рыльце собственного цветка, становится невозможным. При этом пыльца либо не прорастает вовсе, либо рост пыльцевых трубок идет медленно и через некоторое время прекращается. Эти механизмы управляются на молекулярном уровне генами самонесовместимости. Самонесовместимость широко распространена, она встречается примерно у 10 000 видов цветковых растений из 78 семейств.

Гетеростилия, или разностолбчатость, представляет собой развитие на одной особи цветков с различной высотой тычинок и столбиков. Это приводит к тому, что в основном опыляются цветки разных морфологических типов, т.е. пыльца с длинностолбчатых цветков переносится главным образом на короткостолбчатые цветки и наоборот – с короткостолбчатых цветков большая часть пыльцы попадает на длинностолбчатые. Опыление цветков сходного типа при этом также происходит, но очень редко. Разумеется, длина тычинок и столбиков контролируется генами, причем их локусы в хромосоме расположены очень близко и наследуются вместе. Гетеростилия встречается относительно редко (обнаружена у 56 родов из 23 семейств).

Перечисленные адаптации являются наиболее известными, но не единственными. У разных покрытосеменных существует большое количество разнообразных морфологических приспособлений, например, строение цветка, его ориентация в пространстве и т. д.

Способы опыления у перекрестноопыляемых цветковых растений очень разнообразны. Условно их можно разделить на две группы. В первой перенос пыльцы осуществляется животными, главным образом насекомыми, а также некоторыми позвоночными (большинство из которых также освоили воздушную среду – птицы и летучие мыши). Во второй группе пыльца переносится абиотическими факторами – ветром и реже водой.

У растений, опыляемых животными, обычно формируются различные адаптации, способствующие привлечению опылителей. Обычно они имеют яркоокрашенные крупные цветки. Если цветки мелкие, то они, как правило, оказываются собранными в соцветия, что также зрительно увеличивает их. Однако размеры, окраска и форма цветка позволяют опылителю только увидеть его. Для стимуляции животного исполнить роль опылителя этого обычно недостаточно, поэтому растения привлекают еще и пищей, которой чаще всего является нектар, выделяемый нектарниками. Некоторые растения также образуют большое количество пыльцы, которую опылители охотно поедают. Необходимо, чтобы пыльца любым способом попала на опылителя, который переносит ее на другой цветок этого же вида.

Биотическими опылителями являются насекомые, птицы и млекопитающие. Соответственно различают *энтомофилию*, *орнитофилию* и *зоофилию*.

Энтомофилия, или опыление насекомыми, чрезвычайно широко распространено в природе. Роль насекомых в историческом развитии покрытосеменных трудно переоценить, однако и сами насекомые многим обязаны цветковым. В итоге наблюдается большое разнообразие взаимных адаптаций, которые выработали растения и насекомые. Эти адаптации порой бывают настолько узкими, что растение может опыляться лишь определенным видом насекомых.

Чаще всего растение привлекает насекомых пищей – нектаром или пыльцой. При этом нектар выделяется именно в то время суток, когда опылитель активен – днем или ночью. Цветки таких растений обычно крупные и яркие. Однако насекомые зачастую воспринимают окраску цветков совсем иначе, нежели человек, поскольку они воспринимают свет, недоступный нам (например, ультрафиолетовые лучи). Это обстоятельство хорошо известно пчеловодам, которые могут ночью осматривать улей, пользуясь для освещения фонарем, используемым фотографами при проявке фотопленок и печатании снимков. Этот фонарь излучает длинноволновый красный свет, который пчелы не видят, но видит человек. Если бы пчеловод использовал при этом фонарь с синим светом, то он был бы неминуемо опознан пчелами и искусан. По мнению ботаников, незаметные для человека обозначения на частях цветка служат для насекомого указателем месторасположения нектарников, т. е. цветок представляет собой своеобразную карту, понятную опылителям.

Многих насекомых привлекает не только (или не столько) нектар, но и пыльца. Энтомофильные растения обычно вырабатывают пыльцу в большом количестве, кроме того, отдельные пылинки имеют шероховатую поверхность наружной оболочки, что способствует их прилипанию к покровам насекомого. Часто пыльца скатывается в комочки – поллинии, которые и прилипают к телу опылителя (например, у орхидных). Те же пчелы активно собирают пыльцу и переносят ее в гнездо на своих лапках (обножки).

Растения, опыляемые днем, имеют более яркие цветки, тогда как цветки «ночных» растений обычно окрашены в светлые тона – белые, желтые, светло-красные и т. д., чтобы выглядеть контрастно на общем темном фоне. Интересно, что многие ночные насекомые обладают цветовым зрением и хорошо различают не только яркость, но и оттенки.

Цветки привлекают насекомых не только внешним видом, но и запахом. Обычно для этого выделяются эфирные масла, которые представляют собой сложную смесь различных органических соединений (спирты, фенолы, альдегиды, эфиры, терпены и т. д.). Все эфирные масла летучи, им свойствен резкий и чаще всего приятный запах.

Среди составных компонентов наиболее распространены монотерпены ($C_{10}H_{16}$), причем как алифатических, так и циклических. Примером алифатических (ациклических) является *линалоол*, который придает цветкам ландыша характерный запах. Близкие по химическому строению к линалоолу *гераниол*, *цитронеллол* и *нерол* обеспечивают запах цветкам розы. *Коричный спирт* определяет запах гиацинта, кетон *пармон* – фиалки, смесь из *линалоола*, *индола*, *бензилацетата* и *жасмона* – жасмина и т. д.

Эфирные масла широко используются человеком в парфюмерной промышленности и в медицине. Наиболее известно в этом отношении розовое масло, для производства которого выращиваются обширные плантации роз. Примерно 80% всего объема розового масла получается из одного вида – Rosa damascena, причем для получения одного килограмма масла необходимо переработать 35 млн. розовых лепестков.

Установлено, что у насекомых обоняние развито очень хорошо, они способны различать запахи, даже если концентрация летучего вещества в воздухе крайне мала (более подробно об этом рассказано в разделе, посвященном насекомым), поэтому насекомые легко находят цветки. Поскольку отдельные части цветка источают разные запахи, насекомые легко их определяют и более легко ориентируются в цветке.

Отдельно следует выделить растения, цветки которых выделяют вещества, напоминающие половые аттрактанты насекомых. Напоминаем, что аттрактанты – это те вещества, которые выделяют самки насекомых в период размножения для привлечения самцов. Прилетевшие на запах возбужденные самцы пытаются копулировать с цветком (который вдобавок ко всему еще имеет форму насекомого) и при этом покрываются пыльцой, которую они потом переносят на другой цветок. Такие адаптации выработали некоторые орхидные, опыляемые одиночными перепончатокрылыми (рис. 240).

Таким образом, у растений имеется *дальняя сигнализация*, которая стимулируют *прилет* опылителя, и б*лижняя сигнализация*, которая стимулирует *посещение* опылителем цветка. Однако у разных насекомых дальняя и ближняя сигнализация воспринимается разными органами чувств. Например, у дневных опылителей прилет стимулируется внешним видом цветка, его размерами, окраской, формой, определяемыми зрительно, тогда как у ночных насекомых фактором дальнего привлечения является запах. Например, цветки душистого табака опыляются ночными бабочками. Поэтому они днем закрыты, а ночью распускаются и

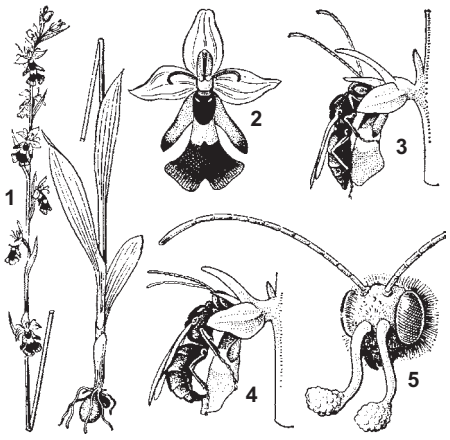


Рис. 240. *Опыление офриса насекомоносного:*
1 – общий вид растения; 2 – цветок; 3, 4 – оса в процессе псевдокопуляции; 5 – голова осы с прикрепившимися к ней поллинариями (по Гладковой)

усиливают аромат. Запах привлекает издалека не только ночных насекомых, но и многих дневных. В особенности это относится к цветкам, которые источают запах гниющего мяса или экскрементов (например, раффлезии, аронники, стапелии). Такие цветки привлекают тучи мух, которые и опыляют цветки.

Растения вырабатывают морфологические адаптации, которые обеспечивают попадание пыльцы на опылителя. Обычно строение цветка таково, что, добираясь до желанного нектара, опылитель покрывается пыльцой. Перелетая затем на другие цветки, он трется измазанным телом о рыльце, и пыльцевые зерна прилипают к нему. Нередко цветок при этом имеет очень сложное строение и вынуждает насекомое проделать движения, необходимые для попадания на него пыльцы.

Тесное и взаимовыгодное сотрудничество насекомых и покрытосеменных оказалось чрезвычайно плодотворным. Поэтому в настоящее время цветковые доминируют в царстве растений и имеют самое значительное видовое разнообразие. Это же относится и к насекомым, численность видов которых значительно превышает количество видов всех остальных животных, вместе взятых.

Орнитофилия, т. е. перенос пыльцы птицами-опылителями, распространена менее широко, чем энтомофилия. Чаще всего опыление производят мелкие птицы, такие как колибри и цветочницы в Америке, нектарницы, белоглазки и медососы в Евразии, гавайские цветочницы. Опылителями могут быть и довольно крупные птицы, например, попугаи лори, обитающие в тропической Азии. У этих попугаев очень своеобразный язык – его кончик представляет собой кисточку, с помощью которого птица поглощает нектар. Нектар орнитофильных растений гораздо более жидкий, чем у энтомофильных (содержание сахара всего около 5%), но его образуется очень много. Орнитофилия в основном распространена у тропических и экваториальных растений, однако встречается и у растений умеренного климата.

Зоофилия встречается наименее часто. Из позвоночных животных больше всего опылителей среди летучих мышей (опыление ими называется *хироптерофилией*). Летучими мышами в основном опыляются древесные растения, гораздо реже травянистые. Большая часть таких растений принадлежит к двудольным (баобабовые, миртовые, бобовые и др.), но есть и однодольные (некоторые агавы и бананы). Они образуют хорошо заметные крупные цветки или соцветия со свисающими прочными и длинными цветоножками, на которые садятся летучие мыши. Для привлечения опылителей растение выделяет много слизистого нектара и пыльцы, вдобавок к этому цветки источают затхлый запах, имитирующий пахучие выделения самих летучих мышей.

Опыляют и другие животные, причем нелетающие, например, хоботноголовый кускус. Это древесное животное ведет ночной

образ жизни и питается нектаром и пыльцой. В Австралии, кроме кускуса, имеются и другие сумчатые опылители, а также некоторые грызуны. На Мадагаскаре цветки опыляют некоторые лемуры, а в Южной Африке – грызуны. Растения, опыляемые нелетающими позвоночными, образуют крупные и прочные цветки или соцветия, которые выделяют много нектара и источают сильный аромат.

Среди абиотических факторов (т.е. факторов неживой природы) перенос пыльцы с тычинок на рыльца осуществляют ветер и вода, в связи с чем различают *анемофилию* и *гидрофилию*.

Анемофилия представляет собой опыление ветром. Полагают, что этот способ опыления носит вторичный характер, а предки таких растений опылялись насекомыми. Ветроопыляемых растений меньше, чем энтомофильных, среди них имеются как древесные, так и травянистые формы. Относительная доля анемофильных растений выше у однодольных. Среди их особенностей следует отметить более частую раздельнополость, в частности в Средней Европе только 1% энтомофильных растений имеют раздельнополые цветки, тогда как у анемофильных – 33%. Другим свойством является частая дихогамия (особенно протогиния).

Пыльца ветроопыляемых растений должна быть сыпучей, что обеспечивается отсутствием на поверхности пыльцевых зерен клейких веществ. Кроме того, у них тонкая наружная оболочка (экзина), поэтому такая пыльца быстро высыхает и погибает. Например, пыльца злаков, цветущих в послеполуденное время при высокой температуре и низкой влажности воздуха (например, пырей ползучий, ячмень короткоостый, кострец безостый, житняк гребенчатый и др.), утрачивает способность к прорастанию уже через три-пять минут. Чтобы обеспечить опыление максимального количества цветков, у таких растений выработалась способность к *взрывному цветению*. При этом пыльца одномоментно выбрасывается в воздух из цветков всей популяции в течение очень короткого времени (нескольких минут), после чего наступает пауза (от 30 минут до трех часов), во время которой цветки остаются закрытыми. Такие циклы повторяются несколько раз.

Основные различия между энтомофильными и анемофильными цветками приведены в табл. 35.

Гидрофилия представляет собой перенос пыльцы на рыльце при помощи окружающей растение воды. Такой способ опыления встречается редко, поскольку у большинства водных покрытосеменных цветки располагаются над водой и их пыльца переносится либо насекомыми, либо ветром.

Опыление в воде может осуществляться двумя путями. При первом из них цветки распускаются в толще воды и пыльца по ней попадает на рыльце. Так происходит у взморников, болотников, роголистников и некоторых других водных покрытосеменных.

Таблица 35

Основные различия между энтомофильными и анемофильными цветками

(по Грину и соавт., с изменениями и дополнениями)

Характерные признаки энтомофильных цветков	Характерные признаки анемофильных цветков
Крупные яркоокрашенные лепестки делают цветки хорошо заметными. Если цветки относительно невзрачны, то они могут быть собраны в соцветия	Мелкие лепестки, не имеющие яркой окраски (обычно зеленые), или же лепестков нет, так что цветки малозаметны
Издают запах	Лишены запаха
Нектарники имеются	Нектарников нет
Маленькое рыльце, не выступающее из цветка и секретирующее клейкое вещество, к которому прилипает пыльца	Крупное многолопастное и перистое рыльце свешивается из цветка наружу, чтобы захватить пыльцу
Тычинки заключены в цветке	Тычинки свешиваются из цветка наружу, так что пыльца высыпается
Пыльники неподвижные: они прикреплены к тычиночным нитям своим основанием или сращены с нитями дорсальной поверхностью	Пыльники подвижные: они прикреплены к кончикам тычиночных нитей только в своих средних точках, так что свободно раскачиваются ветром
Часто производят меньше пыльцы	Часто производят больше пыльцы, поскольку ее потери очень велики
Пыльцевые зерна относительно тяжелые и крупные. Шипики на стенках и клейкость способствуют прикреплению к телу насекомого	Пыльцевые зерна относительно легкие и мелкие, с сухими, часто гладкими стенками
Строение цветка часто усложненное, приспособлено к переносу пыльцы определенными насекомыми	Строение цветка относительно простое
Расположение и время появления цветков по отношению к листьям варьируют, хотя часто цветки возвышаются над листьями, что делает их более заметными	Цветки расположены значительно выше листьев благодаря длинным стеблям (например, у злаков) или появляются до развития листьев

Характерной особенностью таких растений является необычная морфология пыльцевых зерен – у них из оболочек остается только внутренняя (интина), тогда как наружная (экзина) практически редуцируется. Кроме того, у многих из них пыльцевые зерна имеют нитевидную форму, повышающую их плавучесть. Вероятность попадания пыльцы на рыльце при гидрофилии очень мала. Поэтому такие растения преимущественно размножаются вегетативно.

У других водных растений цветки распускаются не только в толще воды, но и на ее поверхности. При соприкосновении мужских и женских цветков пыльца попадает на рыльце и прорастает. Кроме того, на рыльце может попасть пыльца, которая плавает на поверхности воды. Вероятность опыления в этом случае значительно выше, чем у растений предыдущего типа, поэтому

семена у них образуются чаще. Таким способом опыляются цветки аквариумных водных растений – валлиснерии, элодеи, руппии и некоторых других.

У разных растений пыльца неодинаково жизнеспособна. У послеполуденных злаков пыльца в жару сохраняет способность прорастать очень недолго (три-пять минут), причем даже в оптимальных условиях этот период также невелик (например, у ячменя не более суток). Однако у многих растений жизнеспособность пыльцевых зерен может быть очень высокой (до 10 лет у финика).

Проблема увеличения периода жизнеспособности пыльцы очень актуальна для селекционеров, поскольку для получения желаемых качеств у выводимого растения им нередко приходится гибридизировать сорта, которые цветут в разное время года.

Оплодотворение. После попадания пыльцы на рыльце начинается новый этап – прорастание пыльцевого зерна, причем прорастают только совместимые (хотя на рыльце в принципе может оказаться пыльца самых разных видов). Обычно это происходит когда семязачатки уже полностью сформированы и готовы к оплодотворению. Вначале происходит набухание оболочки пыльцевого зерна, при этом из оболочки (главным образом из интины) выделяются белки (гликопротеиды) и взаимодействуют с рыльцем. Если пыльца несовместима, то вокруг ее зерен образуется чехол из каллозы, которая препятствует разрыву оболочки и дальнейшему развитию пыльцевой трубки. Иногда пыльца все же прорастает, но вскоре рост пыльцевой трубки прекращается, и она не доходит до семязачатка.

У совместимых пыльцевых зерен после взаимодействия белков оболочки с рыльцем активизируются ферменты, из-за чего экзина прорывается в области борозды или поры прорастания и начинает формироваться пыльцевая трубка. Для ее нормального роста необходимы некоторые соединения (сахароза, различные ионы и др.), которые пыльцевая трубка вероятнее всего поглощает из тканей рыльца и столбика через многочисленные плазмодесмы в своей стенке. Поэтому пыльцевую трубку можно считать гаусторией.

Растущая пыльцевая трубка сначала проникает в рыльце и через столбик движется по направлению к завязи, где находится семязачаток. Рост трубки осуществляется на ее кончике, где физиологические процессы наиболее активны. Кончик трубки защищен небольшим колпачком, предохраняющим его от повреждений в процессе роста. Перемещение пыльцевой трубки сквозь ткани столбика осуществляется либо по межклетникам, либо по пектиновым слоям оболочек клеток. Для облегчения прохождения трубка выделяет ферменты, которые разрыхляют и размягчают компоненты оболочек клеток и их срединных пластинок. Кроме того, установлено, что развитие пыльцевой трубки вызывает

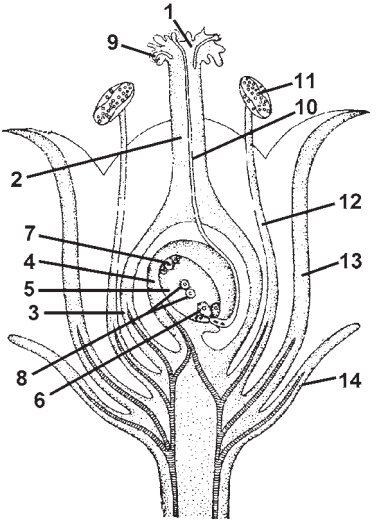


Рис. 241. *Схема двойного оплодотворения:*
1 – рыльце; 2 – столбик; 3 – завязь; 4 – семяпочка; 5 – зародышевый мешок; 6 – яйцевой аппарат; 7 – антисоды; 8 – два полярных ядра; 9 – прорастающее на рыльце пыльцевое зерно; 10 – пыльцевая трубка – на кончике виднеются два спермия; 11 – пыльник; 12 – тычиночная нить; 13 – венчик; 14 – чашечка (по Тутаюк)

деполяризацию плазматических мембран клеток рыльца, после чего волна возбуждения распространяется по направлению к завязи. Таким образом завязь с находящимися там семязачатками получает сигнал о развитии мужского гаметофита и перестраивает свой метаболизм для скорого оплодотворения.

В растущую пыльцевую трубку из пыльцевого зерна перемещается ядро клетки-трубки, а также генеративная клетка (если она еще не поделилась) или спермии (если это деление уже произошло). Оказавшись в трубке, генеративная клетка (если она есть) вскоре делится, образуя два спермия, которые не имеют жгутиков и потому неспособны к самостоятельному движению (рис. 241). Постепенно все они достигают кончика пыльцевой трубки, при этом чаще всего впереди движется ядро клетки-трубки, а за ним – спермии.

Обычно развитие пыльцевой трубки происходит тогда, когда семязачатки в завязи уже сформировались. Но у некоторых растений (например, у цитрусовых) развитие семязачатков продолжается вплоть до оплодотворения. Наконец, у некоторых орхидных семязачатки в завязи до опыления вообще отсутствуют и образуются только после прорастания пыльцевой трубки (если опыление не произойдет, то они не появятся вовсе).

Достигнув завязи, пыльцевая трубка проникает внутрь одного из находящихся там семязачатков. В подавляющем большинстве случаев это происходит через микропиле, что называется *порогамией*, или *акрогамией*. У относительно немногих растений с упрощенными цветками трубка проникает в семязачаток, минуя микропиле, который при этом не функционирует и может даже зарастать. Такой способ проникновения называется *апорогамией*, которая бывает двух типов – мезогамия и халазогамия. Проникновение трубки через боковую стенку (между микропиле и халазой) называется *мезогамией*, если же трубка проникает в нуцеллус семязачатка через халазу, то это называется *халазогамией*, или *базигамией*. Мезогамия встречается, например, у вяза,

тыквы, манжетки и др., а халазогамия у березовых и ореховых. Поскольку в семязачатках таких растений имеется микропиле (хоть и не функционирует), считается, что апорогамия носит вторичный характер и происходит от порогамии в ходе специализации.

Проникнув в семязачаток, пыльцевая трубка направляется к яйцевому аппарату. В случае порогамии (проникновение через микропиле) трубка проникает в одну из синергид и освобождает спермии. Иногда охватываются обе синергиды или, очень редко (например, у некоторых орхидных), трубка минует синергиды. Как мы помним, в результате деления генеративной клетки мужского гаметофита образуется два безжгутиковых спермия (напоминаем, что доставку неподвижных мужских гамет у семенных растений осуществляет пыльцевая трубка). Оказавшись в цитоплазме клетки-синергиды, спермии подвергаются воздействию гидролитических ферментов, которые разрушают их стенки и цитоплазму, оставляя неповрежденными ядра. При этом синергида погибает, а ядра обоих спермиев выходят в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой. Затем один из спермиев сливается с яйцеклеткой, при этом образуется зигота. Другой спермий сливается с полярными ядрами центральной клетки, образуя триплоидное ядро. При этом полярные ядра могут слиться до встречи с ядром спермия или одновременно со слиянием с ядром спермия (т. е. все три ядра сливаются одновременно). В последующем зигота дает начало зародышу, а из триплоидной центральной клетки образуется ткань эндосперма.

Время от опыления (попадания пыльцевого зерна на рыльце) до оплодотворения (слияние гамет) у разных цветковых неодинаково и варьирует в широких пределах. Быстрее всего оплодотворение наступает у сложноцветных – от нескольких минут до полутора часов (например, у кок-сагыза через 15 минут после опыления). У груши и яблони – через пять суток, у некоторых березовых – через один – четыре месяца, а у некоторых дубов оплодотворение наступает так же поздно, как и у голосеменных – через 12 – 14 месяцев. На скорость роста пыльцевых трубок и наступление оплодотворения активно влияют факторы внешней среды. Например, при повышении влажности и понижении температуры эти процессы замедляются и оплодотворение происходит позже, нежели при пониженной влажности и более высокой температуре.

Механизм оплодотворения у цветковых растений был открыт выдающимся отечественным цитологом и эмбриологом растений **С. Г. Навашиным** (1898) в ходе исследования эмбриогенеза рябчика и лилии и получил название *двойного оплодотворения*. Однако сам термин «двойное оплодотворение» нельзя считать корректным, поскольку понятие «оплодотворение» подразумевает слияние мужской и женской гамет с образованием зиготы,

из которой в дальнейшем развивается зародыш. При оплодотворении семязачатка цветковых на самом деле **оплодотворяется лишь одна только яйцеклетка и образуется только одна зигота**. Соответственно этому развивается **один (а не два) зародыш**. Слияние второго спермия с полярными ядрами и образование триплоидной центральной клетки нельзя считать оплодотворением в строгом понимании этого термина, поскольку в процессе не участвует яйцеклетка и, соответственно, не образуется зигота. Поэтому термин «двойное оплодотворение» следует считать скорее традиционным, нежели строгим.

В оплодотворении семязачатка участвуют спермии только одного пыльцевого зерна, несмотря на то, что к рыльцу обычно пристает значительное количество пыльцы и прорастает много пыльцевых трубок. Однако большинство из них вскоре прекращает свой рост и пыльцевые трубки чаще всего не доходят до семязачатка.

Развитие семени. После оплодотворения происходят значительные физиологические изменения растительного организма. Перераспределяются питательные и биологически активные вещества (в первую очередь фитогормоны). Большая часть их направляется к завязи, где морфологические и физиологические преобразования идут наиболее быстро.

Оплодотворенный семязачаток развивается в семя. При этом зигота дает начало зародышу, триплоидная центральная клетка – эндосперму, из интегументов образуется семенная кожура, а из стенок завязи цветка – стенки плода.

Развитие зародыша. Зигота некоторое время (у разных видов от нескольких часов до нескольких месяцев) остается в состоянии покоя. В это время синтезируется много РНК, увеличивается объем цитоплазмы и заметно утолщается оболочка. Клеточные компоненты в яйцеклетке (а затем, соответственно, и в зиготе) распределены неодинаково: ядро смещено к халазе, а к микропиле обращена крупная вакуоль, которая затем исчезает после преобразования яйцеклетки в зиготу. Такая полярность весьма важна при последующем делении зиготы для правильной ориентации зародыша в зародышевом мешке.

Первое деление зиготы происходит после того, как поделилась центральная клетка и образовались несколько клеток эндосперма. Оно осуществляется в экваториальной плоскости (перпендикулярно оси поляризации зиготы), при этом образуются две клетки: более крупная, обращенная к микропиле, называемая *суспензором*, или *подвеском*, и меньшая, обращенная к халазе, из которой в последующем непосредственно разовьется зародыш. Так возникает двухклеточный *предзародыш – проэмбрио* (рис. 242). Обращаем внимание читателя на то, что клетки предзародыша

цветковых растений разделены клеточными стенками, в отличие от начальных стадий развития голосеменных, у которых после первых делений зиготы ядра находятся в общей цитоплазме (исключением является пион, у которого, как и у голосеменных, вначале образуются свободные ядра).

Клетка подвеска несколько раз делится в одной плоскости (той же, что и при первом делении зиготы). В результате возникает цепочка клеток (которая, собственно, и является подвеском). Удлиняющийся подвесок вдавливает зародыш в ткань эндосперма (о его развитии мы расскажем позже) и снабжает зародыш питательными веществами, которые подвесок извлекает из окружающих тканей нуцеллуса и интегумента, т. е. он является гаусторией. Кроме того, клетки подвеска синтезируют биологически активные вещества, например, фитогормоны.

Более мелкая клетка предзародыша делится два раза в плоскости, противоположной первому делению зиготы, образуя четыре клетки – *квадрант*. Клетки квадранта синхронно делятся еще раз, в результате чего образуется восьмиклеточная структура – *октант*, клетки которой *морфологически сходны, но уже генетически детерминированы в различные структуры зародыша*. Из четырех дистальных клеток, более удаленных от подвеска, разовьются апекс побега и семядоли, а из четырех проксимальных клеток, расположенных ближе к подвеску, в дальнейшем возникнет подсемядольное колено (стебелек, или гипокотиль) и базальная часть корня. Заложение корневого зачатка (корневого полюса) инициирует клетка подвеска, примыкающая к зародышу, она называется *гипофизой*. У некоторых растений ближайшие к октанту клетки подвеска также

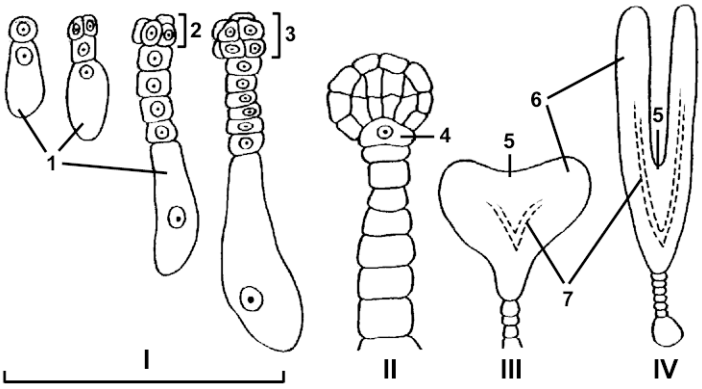


Рис. 242. *Основные фазы развития зародыша пастушьей сумки: I – проэмбрио; II – глобулярная фаза; III – сердцевидная фаза; IV – фаза торпедо; 1 – суспензор; 2 – квадрант; 3 – октант; 4 – гипофиза; 5 – апекс зародышевого побега; 6 – семядоли; 7 – прокамбий (по Полевому, с изменениями и дополнениями)*

входят в состав зародыша – из них образуется дистальная часть зародышевого корешка (его апекс).

После деления клеток октанта фаза проэмбрио сменяется следующей – *глобулярной фазой* (ее еще называют шарообразной), в ходе которой происходит разделение зачатков протодермы (ее впоследствии образуют наружные клетки глобулы) и первичной коры с осевым цилиндром (клетки, расположенные внутри глобулы). В этот период развивающийся зародыш нуждается в фитогормоне цитокинине, который поступает в основном из эндосперма.

В следующей фазе закладываются зачатки семядолей. При этом в верхней части зародыша клетки, расположенные по его бокам, делятся гораздо интенсивнее, чем в центре (из центральных клеток затем образуется апекс зародышевого побега), в результате чего сам зародыш приобретает форму сердца. Поэтому данная фаза носит название *сердцевидной*. Для ее нормального прохождения зародышу необходимы цитокинин, индолил-3-уксусная кислота и аденин.

В *торпедовидной фазе* (фазе торпедо) происходит усиленный рост клеточной массы зачатков семядолей. У двудольных покрытосеменных в семядолях откладывается запас питательных веществ, постепенно они становятся не просто самыми крупными структурами семени, но и заполняют его почти целиком. Менее интенсивно, чем семядоли, растет *гипокотиль* (так называется зародышевый стебелек, т. е. часть зародыша между семядолями и зародышевым корешком). Определяется промеристема корня, а подвесок разрушается. Кроме цитокинина, на этой стадии необходим другой фитогормон – гиббереллин, который стимулирует рост гипокотиля. После этого наступает фаза созревания семени.

Выше мы описали развитие зародыша двудольных. У однодольных этот процесс имеет ряд особенностей. В частности, у них отсутствует глобулярная фаза и редуцируется одна из семядолей. Когда зародыш преобретает билатеральную симметрию, клетки, расположенные на дорзальной поверхности, делятся более интенсивно, чем на вентральной и в апикальной части. Из-за этого зародыш изгибается и точка роста занимает боковое положение. Сохранившаяся единственная семядоля при этом закладывается терминально (рис. 243).

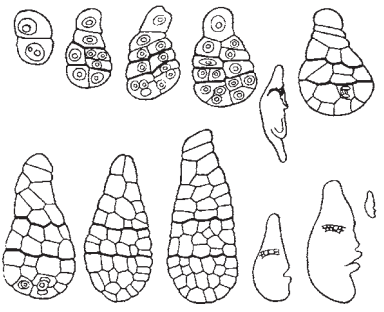
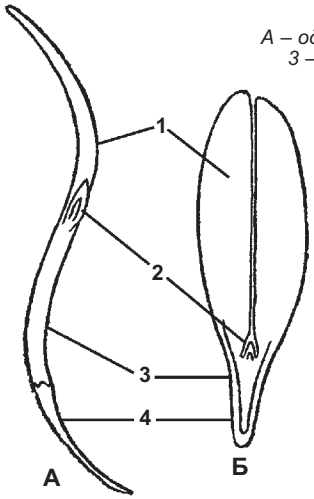


Рис. 243. *Развитие зародыша однодольного растения (по Гуигнарду)*

Поскольку зародыши двудольных и однодольных развиваются неодинаково, у них в строении имеется немало различий (рис. 244).



Р и с. 244. *Зародыши покрытосеменных:*
А – однодольные; Б – двудольные; 1 – семядоля; 2 – почечка; 3 – гипокотиль; 4 – корень (по Комарницкому и соавт.)

Развитие эндосперма. У всех покрытосеменных эндосперм образуется из триплоидной центральной клетки. В отличие от зиготы, центральная клетка не претерпевает периода покоя и вскоре после слияния с ядром спермия приступает к делению. Развитие эндосперма у разных представителей цветковых растений идет неодинаково, поэтому следует выделить три наиболее общих типа: нуклеарный (ядерный), целлюлярный (клеточный) и гелобиальный (промежуточный, или базальный).

При *нуклеарном* способе развития эндосперма вначале происходит многократное деление триплоидного ядра центральной клетки, не сопровождаемое разделением цитоплазмы. В результате образовавшиеся многочисленные ядра располагаются в общей цитоплазме, занимая периферическое (пристеночное) положение. Этот процесс сопровождается ростом клетки и накоплением в ней питательных веществ. В редких случаях эндосперм сохраняет неклеточное строение и в зрелом семени, однако обычно клеточные стенки со временем все же образуются, хотя и со значительным опозданием. Нуклеарный тип характерен для многих семейств двудольных – маковых, лютиковых, гвоздичных, кактусовых, гречишных и многих других, а также для некоторых однодольных.

При *целлюлярном* (*клеточном*) типе развития эндосперма образование клеточных перегородок происходит сразу же после каждого деления ядра и, в отличие от нуклеарного типа, свободные ядра в общей цитоплазме не образуются. Среди двудольных целлюлярный тип характерен для большинства представителей магнолиевых, колокольчиковых, сложноцветных и др. Среди однодольных – у аронниковых и рясковых.

Гелобиальный (*промежуточный*, или *базальный*) тип развития эндосперма начинается с того, что оплодотворенная центральная клетка делится на две клетки неравной величины: бо́льшую – микропилярную и ме́ньшую – халазальную. Халазальная клетка после этого обычно не делится и функционирует как гаустория. Ядро микропиллярной клетки делится несколько раз, образуя ряд свободных ядер, погруженных в общую цитоплазму. Позднее, когда ядер становится достаточно много, образуются клеточные стенки, разделяющие отдельные ядра с участками

цитоплазмы, и эндосперм приобретает клеточное строение. Несмотря на то что этот тип развития эндосперма чаще всего называют промежуточным, этот термин не совсем корректен, предпочтительнее называть его гелобиальным (или тип Helobiae). Он характерен прежде всего для однодольных.

Таким образом, эндосперм цветковых не имеет ничего общего с первичным эдоспермом голосеменных. Напомним, что у последних первичный эндосперм представляет собой гаплоидную вегетативную ткань женского гаметофита, где накапливаются питательные вещества семени. Тогда как у покрытосеменных эндосперм происходит из триплоидной центральной клетки, в образовании которой участвуют вторичное ядро (или полярные ядра) женского гаметофита и ядро спермия.

Дальнейшая судьба эндосперма у разных растений может быть неодинаковой. У одних он сильно разрастается и занимает большую часть семени, оттесняя на периферию маленький зародыш (рис. 245). К ним относятся злаки, ситниковые, магнолиевые и др. У других растений события идут в противоположном направлении. У них эндосперм полностью поглощается зародышем и ассимилируется в его семядолях, которые становятся самыми большими структурами зрелого семени. Так происходит у тыквенных, бобовых, сложноцветных и др. Наряду с приведенными крайними вариантами существует множество переходных форм, имеющих самое разнообразное относительное содержание эндосперма.

У большинства растений в ходе эмбриогенеза стенки мегаспорангия (нуцеллуса) разрушаются, а сам он используется для питания развивающегося зародыша. Однако у некоторых стенка сохраняется, причем в ее клетках накапливаются энергетически ценные вещества и она видоизменяется в наружную питательную ткань *перисперм*. Эндосперм при этом может не образовываться, хотя у перцевых, нимфейных, саврурового и некоторых других в семени одновременно присутствуют как эндосперм, так и перисперм. При этом задача эндосперма состоит в том, чтобы

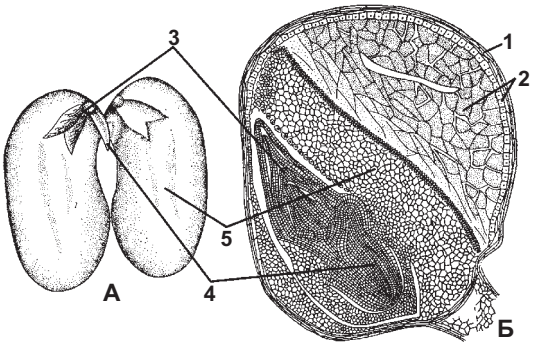


Рис. 245. *Схема строения семени с эндоспермом (у кукурузы) и семени без эндосперма (у фасоли): А – семя фасоли обыкновенной; Б – семя кукурузы; 1 – кожура семени; 2 – эндосперм с наружным алейроновым слоем, расположенным под кожурой; 3 – зародышевая почечка; 4 – зародышевый корень; 5 – семядоли (у кукурузы щиток – одна семядоля)(по Тутаюк)*

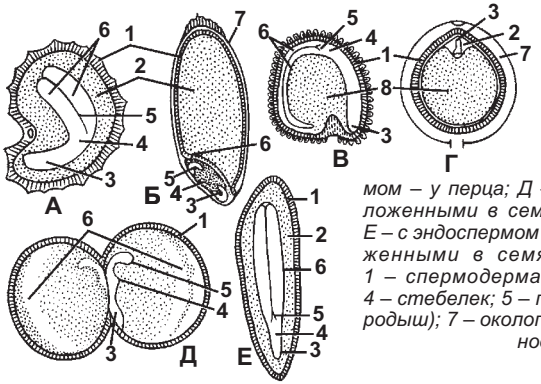


Рис. 246. *Типы семян: А – с эндоспермом, окружающим зародыш, – у мака; Б – с эндоспермом, лежащим рядом с зародышем, – у пшеницы; В – с перисперм – у куколя; Г – с эндоспермом, окружающим зародыш, и мощным перисперм – у перца; Д – с запасными продуктами, отложенными в семядолях зародыша, – у гороха; Е – с эндоспермом и запасными продуктами, отложенными в семядолях зародыша, – у льна; 1 – спермодерма; 2 – эндосперм; 3 – корешок; 4 – стебелек; 5 – почечка; 6 – семядоля (3 – 6 – зародыш); 7 – околоплодник; 8 – перисперм (по Хржановскому и соавт.)*

в процессе прорастания семени поглощать из перисперма питание для зародыша. Основные типы семян, различающихся по локализации запасных веществ, представлены на рис. 246.

Эндосперм и перисперм служат, главным образом, для накопления запасных веществ. У разных растений такими веществами могут быть нерастворимые формы полисахаридов (чаще всего крахмал) и белка, а также масла в различных соотношениях. Соответственно этому различают крахмалистые (пшеница, ячмень, овес и др.), белковые и масличные семена. Кроме того, в эндосперме могут присутствовать и другие вещества (например, алкалоиды, кристаллы и др.). Распределение питательных веществ в пределах эндосперма также неодинаков. Например, в семенах пшеницы под семенной кожурой располагается слой мелких клеток, содержащих алейроновые зерна белка, а в расположенных глубже крупных клетках, кроме белка, запасается крахмал.

Развитие семенной кожуры. Покровы семени образуются из интегументов (напомним, что у цветковых два интегумента, тогда как у голосеменных лишь один). До оплодотворения клетки интегументов содержат большое количество питательных веществ. Однако после проникновения ядер спермиев в семязачаток эти вещества перемещаются в развивающийся зародыш и эндосперм. Постепенно из интегументов формируются основные ткани кожуры зрелого семени. Снаружи располагается мясистая и сочная *саркотеста*, под ней жесткая *склеротеста*, обеспечивающая кожуре механическую прочность, слой паренхимы – *паренхотеста* и ослизняющаяся *миксотеста*. Далеко не у всех цветковых в семенной кожуре одновременно присутствуют все эти слои, часто некоторые из них отсутствуют. В образовании кожуры главным образом принимает участие наружный интегумент семязачатка, тогда как внутренний интегумент почти полностью ослизняется и растворяется. По мере созревания семени толщина семенной кожуры увеличивается, ее ткани уплотняются и одревеснеют.

Таким образом, со временем формируются все компоненты семени – зародыш, эндосперм и семенные оболочки. По мере созревания в семени снижается активность ферментов, падает содержание воды (до 5 – 10%), а запасные вещества откладываются в нерастворимой форме. Образование семени у разных растений, начиная с момента оплодотворения, длится от 10 – 15 дней (у салата, кок-сагыза и др.) до нескольких недель (злаки, хлопчатник и др.) или месяцев (например, черный саксаул).

Семя

Размер, форма и окраска зрелых семян различных цветковых растений чрезвычайно разнообразна. Если семена кокосовой пальмы очень велики, то у орхидей они могут быть вообще неразличимы невооруженным глазом (их размер исчисляется микрометрами). Чаще всего семена имеют округлую форму, что вполне целесообразно, поскольку именно сфера дает оптимально малую поверхность при наибольшем объеме. Реже встречаются вытянутые или уплощенные семена.

Снаружи семя покрыто достаточно прочной *семенной кожурой*, которая отграничивает зародыш и запасные вещества от окружающей среды и обеспечивает защиту от различного рода внешних повреждений. У большинства покрытосеменных поверхность кожуры гладкая, но нередко она образует различные утолщения, борозды или выросты (шипы, крылья и пр.). У некоторых (например, у хлопчатника) семена покрыты волосками. По характерной структуре покровов семени можно определить систематическое положение исследуемого растения.

Над кожурой располагается кутикула, толщина которой у разных видов неодинакова. Часто снаружи имеется восковой слой, поэтому семена могут быть блестящими. Это становится заметным, если потереть сухой тряпочкой семя фасоли. На месте прикрепления к семени фуникулюса остается шершавый след – *рубчик*, который имеет различные очертания, размеры и цвет, что также является видовым признаком. Напоминаем, что фуникулюс, или семяножка, соединяет семязачаток с родительским спорофитом, и через него питательные вещества поступают сначала в семязачаток, а после его оплодотворения – в развивающееся семя. Вблизи рубчика находится *микропилярное отверстие* (его еще называют *семявход*), которое происходит из микропиле семязачатка. Через него в семя поступает вода в процессе прорастания семени. Но случается, что отверстие микропиле полностью зарастает. Кроме того, рядом с отверстием находится кончик зародышевого корешка.

Обычно зрелое семя содержит хорошо развитый зародыш со всеми зачатками вегетативных органов: *зародышевый корешок*

(или точка роста корня), *семядоли*, *подсемядольное колено – гипокотиль* (участок зародыша от семядолей до корешка), *зародышевый побег – зародышевая почечка*. У некоторых растений зародыш может быть более дифференцированным. Например, у злаков в зародыше образуются пара добавочных корешков и листовые примордии (рис. 247). У других (в частности у многих эпифитов и паразитов), напротив, зародыши дифференцированы в меньшей степени. Так, у зародыша паразитического растения заразихи вообще отсутствуют зародышевый корешок и семядоли. А у орхидей зародыш представляет собой скопление недифференцированных меристем. Однако у всех семян с недоразвитым зародышем к моменту прорастания он быстро растет и развивается, и у зародыша формируются все присущие ему зачатки вегетативных органов.

Форма зародыша в семени может быть самой разнообразной: прямая, согнутая, подковообразная, спиралевидная, кольцевая и др. Он может располагаться в центре семени или на его периферии. Однако в любом случае кончик зародышевого корешка всегда находится вблизи отверстия микропиле, через которое он первым выходит из семени при его прорастании.

Внутреннее строение зрелого семени во многом зависит от числа семядолей и от наличия эндосперма. У разных цветковых растений семена могут содержать четко различимый эндосперм или не иметь его (см. рис. 245, 246). Эндосперм хорошо развит в семенах злаков, у которых он занимает значительную часть. Поверхность эндосперма, прилежащая к семенной кожуре, обычно гладкая, но у пальм и некоторых других семейств на поверхности образуются складки, совпадающие со складками семенной кожуры. У злаков сохраняется

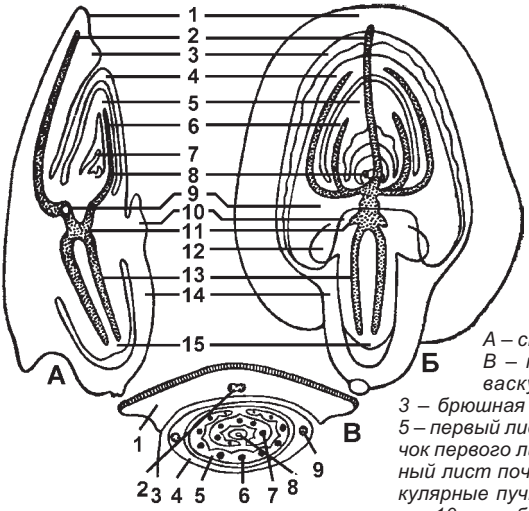


Рис. 247. *Схема строения зародыша пшеницы и проваскулярной меристемы в различных плоскостях:*
А – спинно-брюшной срез; Б – брюшной; В – поперечный; 1 – щиток; 2 – проваскулярный пучок, идущий в щитке; 3 – брюшная чешуйка-лигула; 4 – колеоптиль; 5 – первый лист почечки; 6 – проваскулярный пучок первого листа почечки; 7 – второй зачаточный лист почечки; 8 – точка роста; 9 – прозаскулярные пучки колеоптиля и место присоединения их к проваскулярному пучку щитка; 10 – эпибласт; 11 – узел; 12 – первая пара добавочных зародышевых корешков; 13 – проваскулярная система центрального корешка; 14 – колеориза; 15 – центральный зародышевый корешок (по Яковлеву)

только одна семядоля (поэтому их относят к классу однодольных покрытосеменных), которая называется *щитком*. В семени щиток отделяет зародыш от эндосперма, в ходе прорастания он всасывает из эндосперма питательные вещества и передает их зародышу.

Семена с эндоспермом обычно имеют очень крупные семядоли, занимающие большую часть семени. Именно в семядолях у таких растений откладываются запасные вещества.

Зрелое сухое семя большинства растений какое-то время находится в состоянии покоя, в течение которого оно не прорастает. Способность прорастать у разных семян сохраняется неодинаковое время. Раньше всех теряют всхожесть семена тех растений, у которых период покоя перед прорастанием непродолжителен (ива, серебристый клен и др.), у них семена сохраняют жизнеспособность в течение нескольких недель или даже дней. Сухие семена других растений могут сохранять всхожесть весьма значительное время. В литературе сообщалось об успешной попытке прорастить семена лотоса, извлеченные из торфяника в Маньчжурии, в котором они пролежали, по первоначальной оценке, 200 лет, а согласно более точному радиоизотопному анализу – 1000 лет! Но абсолютный рекорд из известных случаев принадлежит семенам люпина, которые сохранили жизнеспособность, будучи извлеченными из ледника Аляски, где они пролежали 10 000 лет!

Плод

Развитие плода. После оплодотворения у цветковых растений происходит развитие *плода* – образования, присущего исключительно этой группе растений. У большинства растений плод формируется, главным образом, из завязи, однако в этом могут участвовать и другие части цветка. Завязь формируется в цветке еще до опыления, но после попадания пыльцевого зерна на рыльце и прорастания пыльцевой трубки клетки завязи усиленно делятся, этот процесс ускоряется после оплодотворения. Разрастание завязи происходит даже при попадании на рыльце чужеродной или мертвой пыльцы или даже при нанесении выжимки веществ пыльцы, следовательно, факторы инициации роста завязи не имеют видовой специфичности и, по-видимому, являются фитогормонами. Период интенсивного деления клеток завязи у разных растений неодинаков. Так, например, у томатов он длится всего несколько дней, а у поздних сортов груш – до полутора месяцев. Этап увеличения количества клеток завязи сменяется этапом их растяжения, который сопровождается значительным увеличением размеров завязи.

У плодов-костянок после размножения клеток завязи, следующего за опылением, наступает временная пауза, в течение которой развиваются зародыш и эндосперм, а клетки завязи делятся редко. Когда зародыш полностью сформирован, наступает второй

этап роста завязи, который продолжается вплоть до полного созревания плода.

На развитие плода существенным образом воздействует семязачаток и развивающийся в нем зародыш. Если семя в силу каких-либо факторов развивается не полностью, то плод обычно опадает. Если в многосеменных плодах часть семян не развивается или развитие идет неравномерно, то плод преимущественно формируется в области полноценных семян и поэтому приобретает неправильную форму. Рост и развитие плода регулируется биологически активными веществами: гормонами (вначале – вскоре после оплодотворения – гиббереллинами, а затем – при обретении эндоспермом клеточной организации – ауксинами), регуляторами клеточного деления (цитокининами, особенно у самых молодых плодов), ингибиторами роста (салициловой, феруловой кислотами и др.), ингибиторами прорастания и др.

Несмотря на то что молодой плод способен осуществлять темновую фиксацию углекислого газа, далеко не все необходимые вещества синтезируются в развивающемся плоде. Поэтому последний зависит от поступления метаболитов от родительского растения, с которым плод связан через плодоножку (фуникулюс). После опыления происходит существенное изменение направленности транспортных потоков и перераспределение питательных веществ в сторону развивающихся плодов. Для того чтобы формирование плода прошло успешно, родительское растение должно иметь значительную фотосинтезирующую вегетативную массу, способную синтезировать достаточное количество органических веществ. У травянистых растений (особенно у однолетних) практически все синтезируемые органические вещества используются развивающимися семенами и плодами, что ведет к истощению других тканей растений. Это хорошо известно животноводам, которые стремятся скосить кормовые травы до того, как они зацветут и начнут плодоносить, так как позднее кормовая ценность травы резко снижается. Напоминаем, что продуктивность семян и плодов у травянистых растений выше, чем у деревьев.

Завершение развития плода (его созревание) контролируется этиленом, концентрация которого в этот период в плодах очень высока. Обработка недозрелых плодов этиленом широко используется поставщиками фруктов для того, чтобы ускорить созревание и получить спелые плоды к нужному сроку. Созревание начинается с того, что плод прекращает рост, разлагаются хлорофилл и дубильные вещества, в вакуолях накапливаются пигменты, определяющие характерную для данного вида окраску плода (в основном антоцианины), а разрушение содержавшихся в оболочках клеток пектинов ведет к смягчению стенок плода. В сочных плодах уменьшается содержание кислот и возрастает содержание сахаров. Этим объясняется более приятный вкус спелых съедобных плодов по сравнению с незрелыми.

Созревший плод переходит в последнюю стадию – отмирания, в ходе которой в плод обычно не поступают новые вещества, не делятся и не растут клетки, и постепенно ткани плода разрушаются и сгнивают. У большинства цветковых растений созревший плод опадает и отмирает уже на грунте, но у некоторых растений плоды могут оставаться еще довольно долго на родительском организме.

Строение плода. В образовании плода принимают участие различные части цветка, но прежде всего завязь. Стенка плода всегда состоит из трех слоев: наружного – *экзокарпия* (*эпикарпия*), среднего – *мезокарпия* и внутреннего – *эндокарпия*. Все вместе они называются *перикарпием,* или *околоплодником*. У разных растений строение стенок плода имеет особенности. Например, в зерновке злаков или семянке подсолнечника оболочки плода сильно редуцированы, из-за чего очень трудно разделить слои.

Проводящие пучки в стенках разных плодов развиты неодинаково. Например, у сочных плодов абрикоса, персика, сливы и др. пучки в мезокарпии хорошо различаются, тогда как у яблока (особенно после созревания) проводящие структуры подвергаются редукции. Мезокарпий сухих плодов часто одревеснеет и содержит много каменистых клеток (склереид). У некоторых растений перикарпий плода развит слабо, но сильно разрастается его семенная кожура.

Оболочка плода срастается с кожурой семени (например, в зерновке злаков) или отделена от семени, а связь с ним осуществляется через фуникулюс (рис. 248).

Околоплодник (перикарпий) надежно защищает семена от высыхания, микроорганизмов, механических повреждений и пр., вплоть до их созревания. Кроме того, незрелые плоды многих растений содержат ядовитые вещества и поэтому несъедобны для травоядных животных. Однако защита семенам необходима до момента окончания их развития, и созревшие плоды должны обеспечить выход находящихся в них семян наружу. У сочных плодов (например, у томатов) околоплодник попросту сгнивает после достижения стадии отмирания и семена освобождаются. У многих других цветковых для освобождения семян плоды раскрываются. Обычно это происходит благодаря тому, что клетки стенок плода имеют неодинаковую толщину. При этом среди толстостенных клеток располагается полоска из тонкостенных клеток, по которой и происходит разрыв стенок

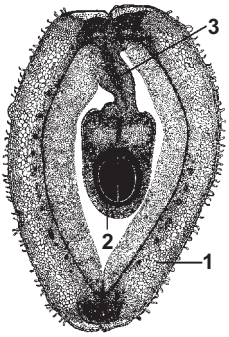


Рис. 248. *Поперечный разрез плода фасоли и семени, свисающего в его полость:*
1 – стенка плода; 2 – семенная кожура; 3 – фуникулюс (по Александрову)

плода после его созревания. Таким образом раскрываются коробочки, бобы и др. Плоды листовки раскрываются за счет неодинакового утолщения стенок клеток верхней и нижней эпидермы.

Производительность семян и плодов у разных цветковых неодинакова. Относительное соотношение массы и количества семян к массе родительского растения (речь идет о спорофите) более высоко у травянистых растений. Если семена мелкие, то на одном растении их может образовываться очень много (например, у лебеды до 500 000 семян на одном растении). Еще больше семян продуцируют некоторые деревья (например, тополь и ива образуют свыше миллиона семян на одном плодоносящем дереве), однако соотношение общей массы семян и дерева будет намного меньше.

Масса семян и плодов у разных растений также широко варьирует. Например, у заразихи одно семя весит всего 0,001 мг, тогда как у других растений семена имеют значительно большую массу. Аналогично и у плодов – зерновка пшеницы весит меньше одного грамма, а масса одного плода тыквы при соответствующем уходе за растением может измеряться сотнями кг.

Классификация плодов. Существует большое количество вариантов классификации плодов, каждый из которых основывается на каком-то признаке (морфологическом, эволюционном и др.). Рассмотрим принципы деления по особенностям строения (*морфологическая классификация*), в соответствии с чем плоды подразделяются на простые, сборные и соплодия.

Простые плоды могут быть сухими и сочными, вскрывающимися и невскрывающимися. Сухие простые плоды обычно

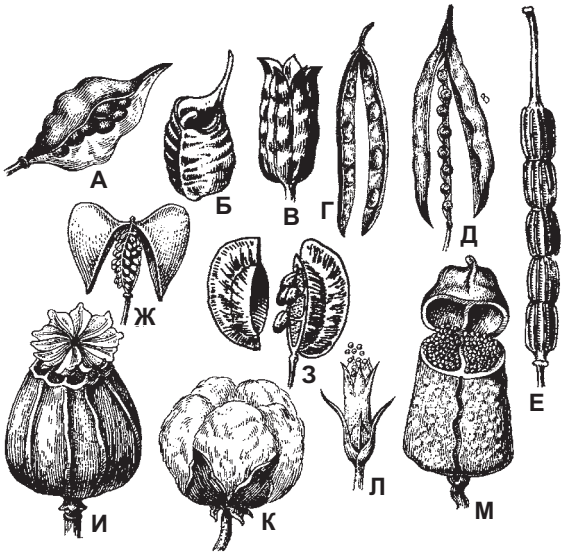


Рис. 249.
Вскрывающиеся сухие плоды:
А – листовка (живокость); Б – листовка (морозник); В – сборная листовка (водосбор); Г – боб (фасоль); Д – стручок (капуста); Е – членистый стручок (редька); Ж – стручочек (пастушья сумка); З – стручочек (ярутка); И – М – коробочки вскрывающиеся: И – дырочками (мак); К – щелями (хлопчатник); Л – верхушечной щелью (гвоздика); М – крышкой (белена) (по Тутаюк и по Хржановскому и соавт., с изменениями)

содержат много семян – многосеменные плоды (реже семян два или одно), они способны вскрываться по достижении зрелости. К таким плодам относится листовка, боб, стручок, стручочек и коробочка (рис. 249).

Листовка, которая вскрывается по всей передней (брюшной или вентральной, например, у некоторых лютиковых) или реже (например, у магнолии) по дорзальной (спинной) стороне (см. рис. 249-А, 249-Б). Когда плод вскрывается, он становится похожим на лист, отсюда и название. Если плод включает в себя не одну, а несколько листовок (см. рис. 249-В), он называется *многолистовкой* (например, у магнолии, калужницы и др.). Листовка может быть не только сухой, но и сочной (например, многолистовка лимонника или однолистовка дегенерии).

Боб – сухой одно- или многосеменной плод, одновременно вскрывается по брюшной и спинной сторонам, благодаря чему его створки, раскрываясь, еще и закручиваются, разбрасывая при этом семена в стороны и способствуя их расселению. Боб формируется из одного плодолистика. Как и следует из названия, такими плодами обладают представители семейства бобовых (см. рис. 249-Г).

Стручок – сухой, многосеменной плод, развивающийся из двух сросшихся плодолистиков, поэтому семена у него сидят двумя рядами по обе стороны тонкой ложной перегородки (см. рис. 249-Д, 249-Е). Эта перегородка возникает при сращивании стенок плодолистиков и после вскрытия стручка (процесс идет снизу вверх) остается на плодоножке. Если длина стручка превышает его ширину не более чем в 2 раза, его называют *стручочком* (см. рис. 249-Ж, 249-З). Стручки и стручочки имеются у крестоцветных.

Коробочка – сухой плод, образованный в результате полного сращения нескольких плодиков (см. рис. 249-И, 249-К, 249-Л, 249-М). В формировании коробочки принимают участие один или несколько плодолистиков. Чаще всего встречаются трех- или пятигнездные коробочки, реже одно- или многогнездные, причем количество плодолистиков не всегда соответствует числу гнезд (например, одногнездная коробочка мака состоит из многих плодолистиков – от 7 до 11). Коробочка вскрывается в результате неодновременного высыхания клеток стенки плода в процессе его созревания, что приводит к неравномерному распределению нагрузки на разные участки стенки. Часто в коробочке лопаются наружные стенки плодолистиков, открывая полость гнезд, – это *гнездоразрывные,* или *локулицидные,* коробочки, они имеются, например, у хлопчатника, лука, гиацинта, тюльпана, лилии и др. Несколько реже коробочка раскрывается продольными трещинами, которые идут вдоль перегородок, разделяющих соседние плодолистики. Это *продольно-перегородчатое* раскрывание, а сама коробочка называется *септицидной* (например у рододендрона,

зверобоя, табака и др.). У дурмана, вереска, молочая и др. коробочка открывается посредством обламывания створок, такой тип вскрывания называется *септифрагным*. При этом либо отламываются наружные стенки плодолистиков, либо сами перегородки, оголяя колонку посередине коробочки. У некоторых растений (например, у мака) в стенке околоплодника образуются мелкие дырочки, через которые семена высыпаются из коробочки.

Дробная коробочка, или *регма*, интересна тем, что после созревания все плодолистики раскрываются продольной щелью на наружной стенке, при этом гнезда энергично отделяются друг от друга и от центральной колонки.

Крыночка, или *пиксидий*, представляет собой разновидность коробочки, которая раскрывается посредством кольцевой поперечной трещины, в результате чего верхняя часть плода отпадает в виде крышечки (например, у белены, подорожника и др.).

К сухим невскрывающимся односеменным плодам относят ореховидные плоды: орех, орешек, желудь, семянка, крылатка и зерновка (рис. 250).

Орех – плод с жестким деревянистым околоплодником, развивающийся из одного или нескольких плодолистиков нижней завязи (в последнем случае часть гнезд и семязачатков прекращают свое развитие, и плод остается односеменным). Семя свободное, оно не срастается с околоплодником. Такие плоды имеет лещина. Мелкие орехи называют *орешками*, они образуются, например, у гречихи. Плод, состоящий из многих орешков, называется *многоорешком,* или *сборным орешком* (например, у лютика, лапчатки, гравилата, липы и др.), такие плоды относят к сборным плодам (см. рис. 250-А, 250-Б, 250-В).

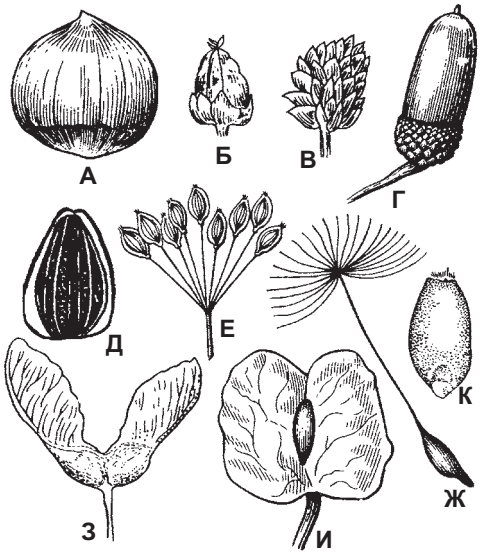


Рис. 250. *Невскрывающиеся сухие плоды:*
А – орех (лещина обыкновенная); Б – орешек (гречиха); В – сборный орешек (лютик); Г – желудь (дуб пробковый); Д – семянка (подсолнечник); Е – двусемянка (укроп пахучий); Ж – семянка с хохолком (одуванчик лекарственный); З – дробная крылатка (клен); И – семянка крылатая (ильм горный); К – зерновка (пшеница) (по Тутаюк и по Хржановскому и соавт., с изменениями)

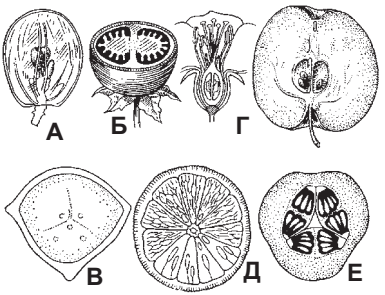


Рис. 251. *Ягодовидные плоды:*
А – В – ягода (А – у винограда; Б – у картофеля; В – у банана); Г – яблоко – у яблони; Д – гесперидий – у апельсина; Е – тыквина – у огурца (по Хржановскому и соавт.)

Желудь отличается от ореха менее жестким околоплодником, который у своего основания окружен чашевидной плюской, образовавшейся из защитного покрова цветка – чешуевидных брактей (см. 250-Г).

Семянка – паракарпный плод, образованный из двух плодолистиков из нижней завязи и содержащий одно семя. Околоплодник семянки кожистый, более мягкий, чем у ореха или желудя. Такие плоды характерны для представителей семейства сложноцветных (например, подсолнечника) (см. рис. 250-Д, 250-Е, 250-Ж).

Крылатка представляет собой своеобразный тип плода, околоплодник которого по степени жесткости соответствует семянке, но, в отличие от нее, у крылатки по краям околоплодника образуется тонкий крыловидный кожистый или перепончатый вырост (например, у ильма (см. рис. 250-И), крылатка у вяза становится дробной) (см. рис. 250-З).

Зерновка – односеменной плод, образованный двумя плодолистиками. Околоплодник зерновки настолько тесно прилегает к семенной кожуре, что срастается с ней. Зерновку имеют злаковые (пшеница, рожь, ячмень и др.) (см. рис. 250-К).

Сочные плоды – это ягода, тыквина, яблоко, земляничина, костянка, померанец (рис. 251, 252).

Костянка и костянковидные плоды характеризуются околоплодником, дифференцированным на тонкий экзокарпий, толстый мясистый и сочный мезокарпий и многослойный деревянистый эндокарпий, образующий косточку. Редко встречаются сухие костянки (например, костянка миндаля, кокосовой пальмы). Наиболее распространены однокосточковые костянки (персик, абрикос, вишня, слива и др.), но бывают и многокосточковые костянки, которые также называют сборными костянками (например, ежевика, малина и др.), их относят к *сборным плодам* (о них мы поговорим позже).

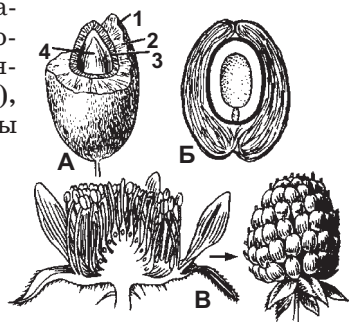


Рис. 252 *Костянковидные плоды:*
А, Б – костянка (А – у сливы; Б – у кокосовой пальмы); В – поперечный разрез цветка и сборная костянка – у малины: 1 – экзокарп; 2 – мезокарп; 3 – эндокарп; 4 – семя (по Хржановскому и соавт.)

Костянка может быть не только сочной, но и сухой (например, плоды миндаля, грецкого ореха и кокосовой пальмы, несмотря на то, что в обыденной жизни называются орехами, на самом деле являются сухими костянками).

Ягода и ягодообразные плоды представляют собой сочный ценокарпный плод, который развивается из одного или нескольких плодолистиков и обычно содержит много семян, заключенных в мясистый и сочный околоплодник. В отличие от костянки, в ягоде не образуется косточка. Существует большое разнообразие индивидуальных особенностей строения ягод различных растений (виноград, смородина, баклажан, крыжовник и др.). Большинство из них развивается из верхней завязи, но некоторые ягоды происходят из нижней завязи (например, клюква, черника, голубика и др.).

Померанец, или *гесперидий*, – многогнездный многосеменной плод, относящийся к группе ягодообразных плодов. Экзокарпий окрашен в желтые или оранжевые цвета и содержит много эфирных масел. Мезокарпий сухой, губчатый, белого цвета. Срастаясь с экзокарпием, он образует кожисто-губчатый экзо-мезокарпий (кожуру плода). Эндокарпий мясистый, сочный, образован сильно увеличившимися волосками внутренней эпидермы плодолистиков, которые в зрелом состоянии наполнены соком. Такой тип плода имеют цитрусовые (апельсин, мандарин, лимон и др.).

Тыквина является разновидностью ягоды. Этот паракарпный многосеменной плод развивается из нижней завязи, включающей в себя три плодолистика. Околоплодник тыквины состоит из жесткого экзокарпия, мясистого мезокарпия и сочного эндокарпия. Характерен для представителей семейства тыквенных (огурец, тыква, дыня, арбуз и др.).

Яблоко представляет собой разновидность плода, в образовании которого, кроме завязи, принимают активное участие другие части цветка: разросшееся цветоложе, основания чашелистиков, лепестков, нижние части тычинок. Полагают, что яблоко возникло из синкарпной многолистовки путем обрастания ее цветочной трубкой. Яблоко развивается из пятигнездной нижней завязи с пятью плодолистиками. Твердый и кожистый эндокарпий окружает гнезда, в каждом из которых свободно находится по два семени. Наружная часть околоплодника становится мясистой, сочной и сливается с цветочной трубкой. Яблоко характерно для яблони, груши, айвы, боярышника, рябины и др.

Земляничина на самом деле представляет собой разросшееся сочное цветоложе, на котором располагаются настоящие простые плодики – орешки.

Сборные плоды. К сборным плодам относят уже упоминавшиеся плоды, образованные из сложного апокарпного гинецея. Это сборная костянка ежевики и малины, многоорешек или сборный орешек лютика, лапчатки, гравилата, липы и др., плод лотоса,

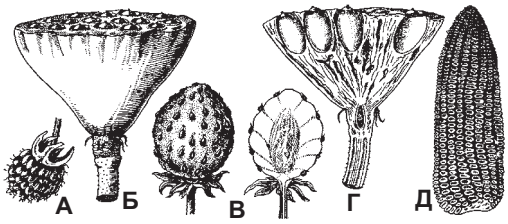


Рис. 253. *Сборные плоды: А – сборная костянка (малина обыкновенная); Б, Г – сборный орех с мясистым ложем (лотос каспийский); В – сборная семянка (земляника лесная); Д – початок кукурузы (по Тутаюк)*

который представляет собой мясистое цветоложе, в которое погружены орешки, земляничина с многочисленными орешками (рис. 253). Разновидностью многоорешка является *цинародий* розы и некоторых других растений, в котором отдельные орешки располагаются на внутренней поверхности разросшегося кувшиновидного цветоложа.

Соплодия. В отличие от плодов, соплодия образуются из нескольких цветков (например, у свеклы) или соцветий (ананас, инжир и др.), причем нередко соплодие включает в себя и ось соцветия (рис. 254).

Филогенетическая классификация основана на разделении плодов по группам в зависимости от типа гинецея. В соответствии с этим признаком различают апокарпные и ценокарпные плоды. Следует отметить, что морфологическая классификация плодов, несмотря на очевидную легкость и простоту в применении, во многом является искусственной, поскольку в группы зачастую объединяются совсем не родственные плоды. Филогенетическая классификация, напротив, весьма сложна и поэтому используется редко.

Апокарпные, или свободноплодиковые, плоды (апокарпии образуются из апокарпного гинецея, в котором плодолистики не срастаются друг с другом, т. е. остаются свободными). При образовании апокарпного плода из каждого плодолистика возникает отдельный плодик. Поскольку при описании морфологических типов плодов мы уже рассматривали особенности их строения, ограничимся лишь перечислением типов плодов, относящихся к конкретной группе.

Наиболее простым апокарпным плодом считается листовка. Полагают, что исходным вариантом была многолистовка, из которой впоследствии образовалась однолистовка путем редукции излишних плодолистиков.

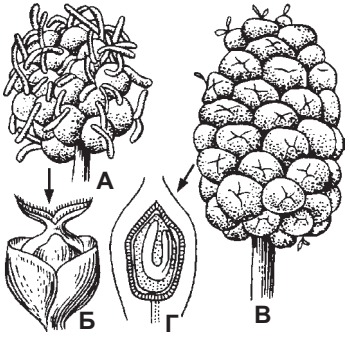


Рис. 254. *Соцветие и соплодие шелковицы (Morus alba): А – соцветие пестичных цветков; Б – пестичный цветок; В – соплодие; Г – один плод на продольном разрезе (по Хржановскому и соавт.)*

В результате видоизменения листовки в различных направлениях возникли три типа плодов: орешек (многоорешек), к которому также относится и земляничина, поскольку у нее отдельные плодики устроены по типу орешка; боб и костянка.

Ценокарпные, или сростноплодиковые, плоды (*ценокарпии*) являются более прогрессивным типом плодов. Полагают, что ценокарпные плоды происходят от многолистовки с мутовчатым расположением плодиков (циклической многолистовки). Синкарпная многолистовка имеется у троходендрона, чернушки и др. От этого типа плода возникла коробочка, которая в зависимости от типа гинецея может быть синкарпной, паракарпной или лизикарпной. Производным от коробочки плодом является стручок и стручочек.

К сухим ценокарпным плодам относят орех, желудь, крылатку, семянку и зерновку, которые обычно не вскрываются. Сочные ценокарпные плоды – это костянка, ягода, померанец (гесперидий), тыквина и яблоко.

Распространение семян и плодов. Для растения чрезвычайно важно, чтобы созревшие семена оказались на большем или меньшем расстоянии от родительского растения и там проросли. Для этого имеется немало веских причин. Прежде всего этим ограничивается или вообще исключается внутривидовая конкуренция, которая обычно более жесткая, чем межвидовая, поскольку особи одного вида тяготеют к одинаковым условиям произрастания и на ограниченной территории могут мешать друг другу. Кроме того, это облегчает перекрестное опыление. Наконец, перенос семян обеспечивает расселение растения, что приводит к освоению ими новых территорий, а также обогащает видовое разнообразие растительных сообществ – фитоценозов.

Переноситься могут отдельные семена (такие растения обычно имеют вскрывающиеся плоды), плоды, соплодия, отдельные части растения и даже целые растения (как это происходит, например, у «перекати-поля»). Переносимые части растения называются *диаспорами*.

Относительно немногие растения распространяют свои семена самостоятельно, у большинства это осуществляют животные, человек или физические факторы (ветер или вода). В зависимости от того, каким образом происходит распространение семян и плодов, различают автохорию и аллохорию. Полагают, что именно из-за специализированного приспособления к конкретному типу переноса возникло такое богатое разнообразие морфологических особенностей различных плодов (рис. 255).

Автохория представляет собой распространение семян и плодов самим растением без участия каких-либо внешних факторов, при этом сами растения называются *автохорами*.

В наиболее простом варианте автохорию можно наблюдать при опадании созревших плодов (например, грецкого ореха или дуба) под действием силы тяжести – барохория. Такой тип широко распространен среди растений с тяжелыми плодами и семенами, однако у многих из них упавшие плоды впоследствии разносятся животными или водой, т. е. у них автохория сочетается с другими типами распространения.

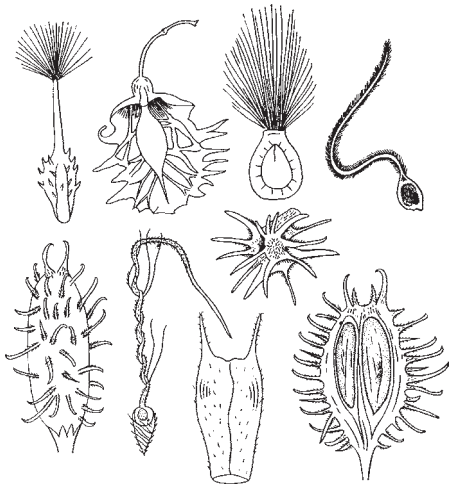


Рис. 255. *Придатки для распространения семян (по Тутаюк)*

Баллисты представляют собой растения, у которых семена выбрасываются под силой внутреннего давления в живых или мертвых клетках. Наиболее известным примером является бешеный огурец из семейства тыквенных. У него в зрелом плоде создается высокое тургорное давление, доходящее до шести атмосфер. При отделении плода от плодоножки семена с большой силой выбрасываются через образовавшееся отверстие и отлетают от родительского растения на несколько метров. Если плод случайно сбивается проходящим мимо животным, то семена вместе со слизью попадают на его шерсть, прилипают, а когда подсохнут, постепенно отпадают (т. е. в этом случае также возможно комбинированное распространение семян). Так же распространяет семена другой представитель семейства тыквенных – цикланте́ра взрывающаяся.

У кислицы клетки наружного слоя семенной кожуры содержат много сахаров, из-за чего к моменту созревания они сильно обводняются и набухают. Когда тургорное давление становится чрезмерным, наружный слой кожуры с силой разрывается и выбрасывает семена из коробочки.

У других баллист семена разбрасываются из-за возросшего напряжения в мертвых клетках плода. Например, когда зрелый боб раскрывается, его створки быстро скручиваются, отбрасывая семена на большое расстояние (например, у баухинии пурпурной – до 15 метров!).

Ползучие диаспоры имеют щетинки, которые способны поглощать водяной пар из атмосферного воздуха (напоминаем, что такое свойство называется гигроскопичностью), в результате этого щетинки изменяют свою форму и, отталкиваясь от земли,

передвигают семя на некоторое расстояние. Поскольку этот процесс обратим (щетинки то высыхают, то набухают вновь), семена могут отодвинуться от родительского растения на достаточное расстояние. Так распространяются семена у крупины обыкновенной, многих бобовых, сложноцветных и некоторых злаков.

Аллохория представляет собой распространение семян и плодов какими-то внешними факторами (биотическим или абиотическими). В зависимости от природы распространяющего фактора различают *зоохорию, антропохорию, анемохорию и гидрохорию.*

Зоохория – распространение семян и плодов животными. Этот способ распространения диаспор является весьма эффективным и осуществляется разными путями. Значительное число цветковых растений имеет съедобные плоды или семена, которые охотно поедают животные. У многих семена, проходя через желудочно-кишечный тракт, не перевариваются и сохраняют всхожесть. Поэтому, выйдя с пометом, семена оказываются не только на значительном расстоянии от родительского растения, но и находятся в окружении плодородных органических веществ (самого помета), которые обогащают почву вокруг семени и способствуют его прорастанию и дальнейшему развитию. Такой способ распространения семян животными называется *эндозоохорией*.

Как правило, эндозоохорные растения имеют сочные плоды или соплодия с яркой окраской, чтобы быть хорошо заметными, и сильным ароматом, чтобы привлекать животных с большого расстояния, особенно в темное время суток. Если поедаются не целые плоды, а лишь семена, то они обычно обладают яркой и сочной саркотестой или развитым ариллусом.

Наибольшее значение для эндозоохоров имеют птицы. Обладая склонностью к дальним перелетам, они перемещаются очень быстро, в результате чего семена могут оказаться на расстоянии в несколько сотен километров от родительского растения. Есть сообщения о нахождении в желудке голубя семян, которые могли быть съедены на расстоянии не менее 700 миль! Известно, что птицы совершают длительные перелеты на пустой желудок, чтобы не утяжеляться, однако, если в желудке все-таки сохраняется небольшое количество семян, то их переваривание замедляется, и дефекация наступает значительно позже, чем обычно, что также способствует увеличению дальности переноса. Возможно, именно птицы являются главными факторами переноса многих растений на значительно удаленные территории. У определенных растений семена вообще не могут прорасти без предварительного прохождения через пищеварительный тракт птиц, где они подвергаются воздействию пищеварительных ферментов, размягчающих покровы семени. Так, семена некоторых растений после истребления человеком нелетающей птицы дронта на протяжении

нескольких столетий не давали проростков. Однако, когда эти семена скормили гусям и после дефекации посадили в почву, они проросли! В поисках пищи птицы обычно ориентируются на внешний вид и вкус поедаемых плодов и семян, поэтому распространяемые ими диаспоры должны быть ярко окрашенными и вкусными (с точки зрения птиц, конечно). До созревания плоды и семена имеют зеленую окраску и содержат много кислот и горечи, что отпугивает птиц. Наличие или отсутствие у диаспор запаха для птиц, как правило, не имеет никакого значения, поскольку для нахождения пищи обоняние у них играет значительно ме́ньшую роль, чем зрение. Остается добавить, что перенос семян и плодов называется *орнитохорией*.

Кроме птиц, эндозоохорные диаспоры разносят различные млекопитающие. Чаще всего это различные обезьяны, грызуны и рукокрылые. Однако далеко не всегда съедобные плоды или семена поедают травоядные животные. Например, спелые арбузы при возможности включают в свой рацион лисы и шакалы, медведи охотно кормятся на ягодниках и т. д. В отличие от птиц, животные в поисках пищи в бо́льшей степени ориентируются на обоняние, чем на зрение, поэтому семена и плоды, которые они поедают, обычно имеют сильный аромат, что также является адаптацией растений, привлекающей распространителей.

Значительно ме́ньшую роль в распространении семян и плодов путем эндозоохории играют другие животные, однако их также следует назвать. Это некоторые рептилии (например, черепахи) – *заурохория*, рыбы и некоторые беспозвоночные животные.

Очень часто животные не поедают сразу семена или плоды, а уносят их и откладывают про запас, особенно в период изобилия пищи. В последующем обладатель запасов далеко не всегда вспоминает о своих кладовых, кроме того, он может попросту погибнуть прежде, чем успеет ими воспользоваться. В таких случаях семена через некоторое время прорастут, причем на бо́льшем или ме́ньшем расстоянии от родительских растений. Такой способ распространения диаспор получил название *синзоохории*.

Как правило, синзоохорные плоды сухие, что обеспечивает их способность к долгому хранению (понятно, что сочные плоды животным запасать невыгодно, поскольку сочная мякоть быстро сгниет и плод теряет для распространителя пищевую ценность), и богаты питательными веществами.

Запасы делают многие птицы (например, сойка, ореховка и др.) и грызуны (мыши, белки, бурундуки, хомяки и др.). Причем количество запасенной пищи может быть весьма значительным, например, обыкновенный хомяк в своих защечных мешках может натаскать на зиму в свои подземные кладовые до 30 кг (!) зерна, из-за чего его очень не любят земледельцы.

Очень велика роль муравьев в распространении семян и плодов посредством синзоохории. Многие муравьи носят в свое жилище семена и плоды различных растений. Некоторые из них в последующем поедаются целиком и поэтому не могут прорасти, однако часть растений выработали специфические адаптации для распространения семян муравьями. В частности, на кожуре таких семян имеются выросты из паренхимных клеток (обычно светлоокрашенные), богатые маслами, – *элайосомы*, или курункулы, которые привлекают муравьев, и в последующем они съедают не все семя, а только питательные выросты. Такие семена имеет первоцвет, подснежник, фиалка, молочай и др. У перловника выросты образуются не на семенах, а у основания колосков.

Наиболее часто *мирмекохоры* (т. е. растения, чьи семена разносятся муравьями) произрастают в нижних ярусах широколиственных лесов. Например, среди травянистых растений дубрав относительная доля таких растений составляет 46%. Однако мирмекохоры можно обнаружить и в других фитоценозах, особенно в Австралии, где произрастает 1500 видов, тогда как во всех остальных регионах планеты – всего около 300 видов мирмекохоров.

Муравьи не могут унести крупные семена, поэтому диаспоры мирмекохоров обычно невелики, кроме того, в отличие от птиц или даже грызунов, муравьи перемещают семена относительно недалеко (обычно не далее десяти метров от родительского растения, редко дальше), однако они уносят почти все опавшие диаспоры, что практически гарантирует их распространение.

Далеко не всегда животные переносят съедобные семена и плоды, довольно часто им приходится распространять диаспоры, которые они сами не едят, причем делают это отнюдь не по собственной воле. Дело в том, что очень многие виды цветковых растений выработали адаптации, благодаря которым их диаспоры способны прикрепляться к телу проходящего мимо животного, которое в дальнейшем переносит их на значительные расстояния. Такой способ распространения получил название *эпизоохории*.

Способы прикрепления диаспор весьма разнообразны. Чаще всего для этого используются различные прицепки, которые образуются на отдельных плодиках, плодах или целых соплодиях, но никогда на семенах. Так распространяются плоды всем известных лопуха и череды из семейства сложноцветных, различных представителей семейств зонтичных и бурачниковых. У других растений плоды или семена выделяют клейкие вещества, с помощью которых диаспоры приклеиваются к телу животного. Очень клейкие плоды имеет тропическое растение пизония, причем если их приклеивается слишком много, то животное или птица оказывается настолько скованным в движениях, что может из-за этого даже погибнуть. Здесь уместно вспомнить семена бешеного

огурца, которые выбрасываются из плода окруженные клейкой слизью и прилипают к телу оказавшегося рядом животного. Клейкие диаспоры имеются у некоторых видов шалфея, плюмбаго европейского, некоторых сложноцветных и др.

Кроме адаптированных диаспор, имеющих специальные приспособления для прикрепления к телу животных и птиц, возможно также распространение семян и плодов (особенно мелких), которые вместе с комочками почвы пристают к телу того или иного распространителя.

Антропохория. Роль человека в качестве распространителя диаспор растений проявляется весьма разнообразно. Во-первых, человек способен распространять семена и плоды всеми способами, которые были описаны выше для зоохории (поедая съедобные диаспоры, перенося их на своей одежде и т. д.). Во-вторых, человек вольно или невольно распространяет растения, когда путешествует, пересылает почту и товары, производит передислокацию войск и т.д. В-третьих, человек часто осознанно распространяет семена, прежде всего в соответствии со своими хозяйственными нуждами или для внедрения новых растений в уже имеющиеся фитоценозы.

Очевидно, в доисторический период роль человека как распространителя диаспор мало чем отличалась от животных или птиц. Но по мере становления цивилизаций участие человека в распространении растений становилось все более выраженным. Переход от собирательства к оседлому образу жизни сопровождался культивированием вблизи жилища полезных для человека растений. Миграция населения, военные походы, а в последующем и путешествия также способствовали переносу семян и плодов на новые территории. Открытие и освоение новых территорий человеком сопровождалось взаимным обогащением местной флоры. Например, после открытия Америки Колумбом в Старый Свет были перевезены неизвестные доселе растения: томаты, картофель, кукуруза и, к сожалению, табак. Все эти растения, а также много других пришлись по вкусу европейцам и к настоящему времени широко распространились. Вместе с культурными растениями в Европу попали такие сорняки, как мерколепестник канадский, ромашка пахучая и др., а из Европы в Америку – пырей, василек, куколь и др. Однако далеко не всегда искусственная интродукция человеком новых видов оказывается полезной для местных видов, гораздо чаще это приводит к нарушению связей в сообществах. Например, перенесенный на новую территорию водяной гиацинт настолько размножился, что полностью вытеснил из водоемов местные виды растений, нарушив тем самым трофические связи, и даже сделал водоемы несудоходными.

Анемохория представляет собой распространение семян и плодов потоками воздуха – ветром. Наиболее простые приспособления для переноса ветром имеют многие эпифиты и паразиты –

очень мелкие, а потому легкие семена. Например, масса семени эпифита орхидеи составляет всего 0,003 мг, а паразитического растения заразихи – 0,001 мг! Естественно, столь легкие семена образуются в огромном количестве и, подхватываясь даже слабым ветром, переносятся довольно далеко от родительского растения. Мелкими семенами также обладают рододендрон, эвкалипт, толстянковые и др. У некоторых растений семена не только мелкие, но еще и уплощенные, что увеличивает их парусность и позволяет планировать.

Семена мака высыпаются из дырочек в созревших коробочках, однако если при этом растение еще и раскачивается ветром, то диапазон распространения семян заметно увеличивается (например, у мака снотворного семена в ветреную погоду могут разлетаться на 15 м).

Если семена относительно крупные, то у них в качестве адаптаций к переносу ветром образуются различные плоские выросты – крылья или различного рода оперение. Крылатые семена имеют вяз, береза, граб, ольха, хмель и др. Плоское крыло позволяет семени планировать в полете, а поскольку у них смещен центр тяжести, семя крутится в воздухе и совершает поступательное движение, что позволяет ему улететь на некоторое расстояние от родительского растения, даже если ветра нет вообще.

Оперенные семена широко распространены, их имеют представители разных семейств. Чаще всего оперение образуют волоски различной длины. Волоски могут покрывать всю поверхность семени (например, у ветреницы) или группироваться на определенной его части (обычно на верхушке), образуя хохолок (например, у семян одуванчика и других сложноцветных).

У некоторых растений диаспоры перемещаются ветром не в полете, а на поверхности грунта. У одних из них плоды представляют собой наполненный воздухом пузырь (естественно, там находится не только воздух, но и семена), благодаря чему они легко перекатываются под силой воздушных потоков. У других (например, у ревеня) плоды снабжены уплощенными крыльями и также перекатываются, когда дует ветер.

Наиболее ярким примером, когда в качестве диаспоры выступает целое растение, оторвавшееся от корня после созревания семян, является перекати-поле (к ним относятся клоповник, василек раскидистый и др.). Ветер легко гонит такие кусты, которые, перекатываясь, рассеивают свои семена. Подытоживая сказанное, следует отметить, что ветром могут распространяться не только специализированные для этого диаспоры, но также семена и плоды всех растений без исключения, если только ветер имеет достаточную силу (например, мощный смерч способен перенести на значительное расстояние даже самые крупные и тяжелые диаспоры).

Гидрохория так же, как и анемохория, представляет собой распространение диаспор посредством абиотического фактора, только на сей раз в его качестве выступает вода. Семена или плоды, которые переносятся таким способом, должны обладать двумя качествами: защитой семени от морской воды и плавучестью. Для увеличения плавучести на диаспорах могут образовываться различные вспомогательные структуры. У разных растений диаспоры способны держаться на воде неодинаково долго. Например, плодики рдеста плавают несколько дней, а стрелолиста – несколько недель и даже месяцев. Наиболее долго способны находиться в соленой воде без потери всхожести семян плоды некоторых пальм (например, кокосовых) – до нескольких лет. Это свойство позволяет диаспорам пальм мигрировать в просторах океана и заселять острова.

Вообще гидрохория широко распространена в природе, и реки, ручьи, паводковые воды и т. д. переносят семена и плоды многих растений, причем зачастую на большие расстояния.

Прорастание семян. Лишь у относительно небольшого числа покрытосеменных семена способны прорастать сразу после завершения созревания. Большая часть таких растений произрастает в условиях постоянно теплого климата без резких температурных скачков. В качестве примера можно привести ризофору, которая входит в состав мангровых зарослей. Напоминаем, что мангровые растения образуют густые заросли деревьев и кустарников по илистым берегам океанов и в устьях рек в зоне тропических лесов. Семена этого растения прорастают, еще находясь на дереве (т. е. до опадания), после чего уже сформированный проросток падает в илистое дно, быстро укореняется и развивается в молодое растение. Однако растения с быстропрорастающими семенами можно обнаружить не только в географических зонах с постоянным климатом, но и в умеренной полосе. Как правило, такие растения цветут и плодоносят ранней весной, и к наступлению холодного периода их проростки уже успевают нарастить достаточную вегетативную массу, окрепнуть и благополучно перезимовать. Если семена по каким-то причинам не проросли, они теряют всхожесть (напомним, что термином «всхожесть» обозначают способность семян прорастать).

Однако подавляющему большинству цветковых растений прорастанию предшествует более или менее длительный период покоя. Семена с недоразвитым зародышем находятся в состоянии *морфологического покоя*. У большинства таких семян доразвитие зародыша происходит в набухших семенах на фоне высокой температуры окружающей среды (+10° ... +25°С). Если условия не благоприятствуют прорастанию, то семена находятся в состоянии *вынужденного покоя*, который сопровождается максимальным

замедлением физиологических процессов в структурах семени. Вынужденный покой позволяет семени «дождаться» благоприятного сочетания условий внешней среды и прорасти. Однако не всегда внешние факторы стабильны, и благоприятные условия нередко вскоре сменяются более суровыми. Поэтому семена растений, произрастающих в географических зонах с сезонными изменениями климата (прежде всего умеренного климата и тропического, сопровождающегося сменой засушливого и влажного сезонов), должны прорастать только тогда, когда условия внешней среды будут устойчиво благоприятными более или менее длительное время, чтобы проросток успел развиться в молодое растение и окрепнуть до наступления холодов или засухи. До этого времени семена находятся в состоянии *физиологического покоя*. Данное состояние отличается от вынужденного покоя тем, что физиологические процессы вовсе не заторможены, а напротив, могут быть довольно активными (дыхание, рост тканей зародыша и др.), но прорастание при этом не происходит.

Глубина физиологического покоя может изменяться даже у семян одного вида. Например, свежесобранные семена злаков легко вывести из состояния покоя, удалив покровы или частично их повредив, после чего они прорастут. У других растений (например, у яблони, клена и др.) семена находятся в состоянии глубокого физиологического покоя, и вывести их из этого состояния путем удаления покровов семени не удастся. Даже если семена и прорастут, проросток не разовьется в нормальное растение, а останется карликовым.

Для того чтобы вывести семена из глубокого физиологического покоя, необходимо воздействие низких температур. В природе это происходит при наступлении холодов, а в лабораторных условиях семена подвергают холодной стратификации – длительному (несколько месяцев) воздействию пониженных температур (от 0° до $+ 7^{\circ}$ С) при хорошей аэрации во влажном субстрате (например, в песке или опилках). Если по каким-то причинам стабильно низкая температура повышается, семена прекращают готовиться к прорастанию и впадают в состояние вторичного покоя. Для того чтобы вызвать у них прорастание, необходимо после этого стратификацию начинать сначала. Это имеет большое адаптивное значение для растений, поскольку предотвращает нежелательное прорастание семян при кратковременном повышении температуры в период зимней оттепели.

Прорастание семян возможно только при благоприятном сочетании внешних абиотических факторов – температуры, влажности и аэрации. Причем для разных семян растений интенсивность этих факторов может быть различной и обычно зависит от условий произрастания растений данного вида. Например, семена северных растений прорастают при более низких температурах

(пшеница при t от 0° до + 1°С), а южные – при более высоких (семена пальмы при t от + 20° до + 25°С).

Процесс прорастания семян осуществляется в несколько этапов: набухание семян; проклевывание; гетеротрофный рост проростка и переход к автотрофному питанию. Инициирует *набухание* (начало прорастания) поступление воды в семя, которая, взаимодействуя с его биополимерами, вызывает их гидратацию. Это приводит к увеличению внутреннего объема семени и развитию онкотического давления (давления набухания), в результате чего семенная кожура лопается. Набухание очень мало зависит от внешней температуры и совсем не зависит от содержания кислорода и освещения.

Часто препятствует набуханию водонепроницаемость семенной кожуры, которую обеспечивают удлиненные клетки палисадного слоя, имеющие толстые оболочки, и водонепроницаемая кутикула, покрывающая кожуру. Такие семена называют твердыми, их набухание возможно после нарушения целостности покровов. В природных условиях это обычно происходит при чередовании высоких и низких температур, подмораживании семян. Искусственно повредить кожуру можно обычным ошпариванием семян. Когда содержание воды в семени достигает 40 – 65% (напомним, что сухое зрелое семя обычно содержит не более 10% воды), начинается следующий этап – *проклевывание*. К этому моменту в семени активизируются ферменты, которые переводят нерастворимые запасные вещества в легкоусвояемую форму, усиливается дыхание. Первым из семени всегда появляется корешок, который выходит через микропиле, расположенное вблизи рубчика. Следует отметить, что в этот период рост тканей зародыша осуществляется путем обычного растяжения клеток за счет поступающей в них воды. Позже начинается деление клеток, и рост становится более интенсивным.

Вслед за корнем начинается развитие побега, причем оба эти органа демонстрируют противоположную реакцию на силу тяжести: у корня – положительный геотропизм, а у побега – отрицательный. Это обеспечивает правильную ориентацию главных вегетативных органов растения в пространстве. Рост корня и побега контролируется фитогормонами, которые у двудольных синтезируются непосредственно в тканях зародыша, а у однодольных поступают из эндосперма.

В развивающемся корне постепенно дифференцируются зоны, присущие молодому корню (зоны деления, растяжения, дифференциации, проведения), в нем начинают самостоятельно синтезироваться фитогормоны (цитокинины и гетероауксин), которые затем поступают в побег. Весь период времени, начиная с проклевывания семени и до формирования фотосинтезирующих вегетативных органов, развивающееся растение питается гетеротрофно за счет питательных веществ, запасенных в семени. Это *гетеротрофный этап*.

Развитие побега у разных растений идет неодинаково. У одних (например, огурец, фасоль, подсолнечник и др.) происходит сильное удлинение гипокотиля, или подсемядольного колена (участок побега между корнем и семядолями), в результате чего семядоли выносятся на поверхность почвы. При этом эпикотиль (участок побега, расположенный между семядолями и первым листом) до наступления автотрофной стадии не развивается, а первыми фотосинтезирующими листьями становятся семядоли. Такой тип прорастания называется *надземным*, или *эпигеальным*. У других (например, каштана, дуба) семядоли остаются в почве и обеспечивают питание проростка, при этом эпикотиль удлиняется. Этот тип прорастания называется *подземным*, или *гипогеальным*. У злаков единственная семядоля превращается в щиток, поэтому рост побега осуществляется за счет мезокотиля. В расположенной на апексе побега почечке (плюмуле) синтезируется индолилуксусная кислота, которая является фитогормоном и относится к группе ауксинов.

Напоминаем, что все время, пока побег находится в почве, он (и корень тоже) питается гетеротрофно за счет запасенных в семени питательных веществ. Такой побег еще не имеет окраски, поскольку он развивается без освещения, и называется *этиолированным*. Когда он достигает поверхности почвы, под действием света в его тканях образуются хлоропласты (более подробно механизм развития пластид описан в разделе, посвященном растительной клетке), в результате чего молодой побег зеленеет и постепенно переходит к автотрофному (фототрофному) питанию. Пока молодой побег пробивается сквозь почву, он остается искривленным в своей верхней части: при надземном прорастании искривляется гипокотиль, а при надземном – эпикотиль. Это происходит для того, чтобы защитить нежную почечку от механических повреждений грубой почвой. Как только проросток окажется над землей, содержащийся в его тканях фитохром реагирует на освещение и искривленный побег быстро выпрямляется (рис. 256).

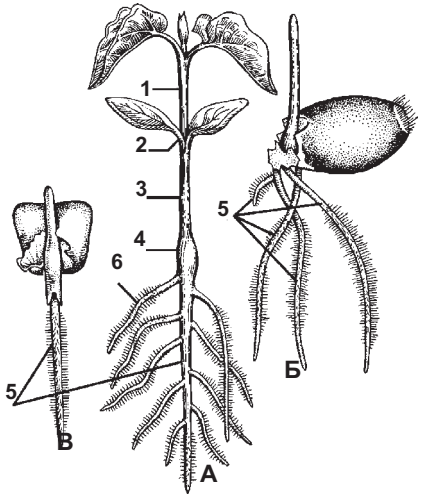


Рис. 256. *Строение проростков: А – фасоли; Б – пшеницы; В – кукурузы; 1 – надсемядольное колено, или первое междоузлие стебля; 2 – узел семядолей; 3 – подсемядольное колено; 4 – корневая шейка; 5 – зародышевые корни (главные корни); 6 – боковые корни (по Тутаюк)*

Вегетативное размножение цветковых

Вегетативное размножение является одним из типов бесполого размножения, поскольку в увеличении числа особей участвует только один организм, который традиционно называют материнским. Напомним, что половое размножение осуществляется двумя организмами: отцовским и материнским, каждый из которых производит специальные клетки (гаметы), содержащие обязательно гаплоидный набор хромосом. При слиянии гамет образуется зигота с восстановленным (диплоидным) набором хромосом, из которой впоследствии развивается новый организм. Вегетативное размножение отличается от размножения спорами (которое также является бесполым) тем, что его осуществляют не отдельные клетки (споры), а части одного из вегетативных органов – корня или побега, т.е. многоклеточные структуры (отсюда и название самого способа размножения). Вегетативным путем могут размножаться подавляющее большинство цветковых растений, причем нередко этот способ увеличения численности популяции является единственным (некоторые растения в обычных условиях не образуют семян, а размножаются только вегетативно). Кроме покрытосеменных, вегетативное размножение присуще и другим высшим растениям (мохообразным, папоротникообразным), но крайне редко встречается среди голосеменных, для которых размножение семенами является основным. Широкое распространение вегетативного размножения среди цветковых позволило им успешно освоить многие экологические ниши и стать самой процветающей группой растений. Цветковые растения выработали различные способы вегетативного размножения, наиболее распространенные из них будут рассмотрены ниже. Многие растения образуют специализированные органы вегетативного размножения – луковицы, клубни, клубнелуковицы, формирование которых происходит в результате индукции факторами внешней среды (продолжительность светового дня, температура), воспринимаемой листьями. При этом образуются характерные химические соединения, которые стимулируют закладку и развитие специализированных органов вегетативного размножения. После дифференцировки и роста наступает этап созревания, напомним, что все эти этапы имеют место и при половом размножении растений.

Размножение луковицами. Луковица представляет собой видоизмененный побег, у которого стебель сильно укорочен в виде донца (см. рис. 201). От донца тесно отходят мясистые листья, содержащие большое количество запасных питательных веществ, в пазухах листьев развиваются пазушные почки. Междоузлия в луковице очень короткие, на вершине донца находится верхушечная почка. Снаружи луковицу покрывают сухие омертвевшие

листья бурого цвета. Луковица не впадает в состояние полного покоя, поэтому в ней постоянно идут ростовые процессы, правда, очень медленно. При активизации этих процессов на донце образуются корни, которые таким образом являются придаточными (главный корень луковица не образует).

Из верхушечной почки развивается надземный побег, пазушные почки также могут образовывать побег, но к окончанию вегетативного периода они становятся дочерними луковичками. Иногда пазушная почка не образует надземный побег, а преобразуется в боковую луковичку, используя питательные вещества материнского растения (например, у гиацинта, тюльпана и др.). Надземный побег может развиваться из пазушной почки, в таком случае новая луковица формируется из верхушечной почки. У некоторых растений маленькие луковички могут образовываться в соцветиях или в пазухах вегетативных листьев.

Луковичные растения обычно являются длиннодневными, т.е. зацветают весной или летом, когда светлое время суток длится долго. Многие из них отличаются очень коротким вегетационным периодом, что очень важно для растений, произрастающих в пустынях и полупустынях, поскольку за короткий весенний период благоприятных погодных условий они успевают сформировать достаточную вегетативную массу, отцвести, образовать новые луковицы с запасом питательных веществ. Многие луковичные растения не цветут, а размножаются только вегетативно. С наступлением засухи их надземная вегетативная часть отмирает, а спрятанная в почве луковица сохраняется до следующей весны, при этом продолжительность неблагоприятного периода может быть очень значительной (до 10 месяцев в году). Луковичные растения также широко распространены на высокогорных альпийских лугах. Многие культурные растения размножаются луковицами (лук, чеснок, тюльпаны, гиацинты, нарциссы и др.).

Размножение клубнелуковицами. Клубнелуковица также является видоизмененным подземным побегом, она внешне похожа

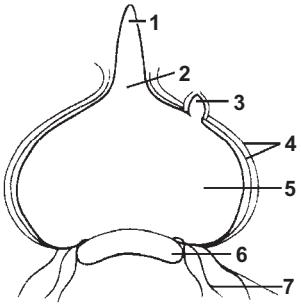


Рис. 257. *Схематический продольный разрез через покоящуюся клубнелуковицу:*
1 – верхушечная почка с закладками стебля, надземных листьев и цветка для следующего вегетационного периода; 2 – стебель и клубнелуковица следующего вегетационного периода; 3 – пазушная почка, из которой тоже может развиться новое растение; 4 – бурые пленчатые листья – сморщенные остатки прошлогодних листьев, несут защитную функцию; 5 – клубнелуковица, образовавшаяся в результате накопления в основании стебля питательных веществ к концу вегетационного периода; 6 – клубнелуковица предшествующего года; 7 – придаточные корни (некоторые из них способны сокращаться и втягивать новую клубнелуковицу в землю) (по Грину и соавт., с изменениями)

на луковицу, но не имеет мясистых листьев, а запасные вещества накапливает в коротком вздутом стебле (рис. 257). Снаружи клубнелуковица покрыта сухими пленчатыми листьями – остатками прошлогодних надземных вегетативных листьев. Корни, как и у луковицы, придаточные, они способны укорачиваться, поэтому по окончании вегетационного периода, сокращаясь, они втягивают клубнелуковицу, углубляя ее в почве. Увеличение количества клубнелуковиц происходит путем образования нескольких дочерних (деток). Клубнелуковицы образуют гладиолус, шафран и другие растения.

Размножение клубнями. *Клубни образуются в результате утолщения корня или подземной части побега, соответственно этому различают* корневые *и* стеблевые *клубни. В течение вегетационного периода в клубне накапливаются питательные вещества, из перезимовавшего клубня развивается надземный побег, а сам клубень атрофируется и заменяется несколькими новыми. Это отличает клубни от клубнелуковиц, которые образуются на основе старых.*

Корневые клубни имеются, в частности, у чистяка, батата, георгина (см. рис. 182) и др., они представляют собой вздувшиеся придаточные корни. В области отхождения этих корней от старого стебля имеются пазушные почки, из которых впоследствии развиваются новые растения. Примером стеблевых клубней являются клубни картофеля, которые представляют собой сильно утолщенные побеги с короткими междоузлиями, в этих клубнях содержится большое количество крахмала. Почки (глазки) располагаются спирально, как и на других побегах, всегда выделяется верхушечная почка. В последующем каждая почка может дать начало новому растению, об этом хорошо знают земледельцы, поэтому для разведения особо ценного сорта часто перед посадкой в почву разрезают клубень на несколько частей по числу глазков. Установлено, что клубнеобразование зависит от фитогормонов, так, в частности, ауксины подавляют, а гиббереллины стимулируют этот процесс.

Размножение мясистыми корнями. Сильно утолщенные мясистые корни образуются у различных представителей зонтичных, орхидных и других семейств. Чаще всего утолщаются придаточные корни, которые при этом могут образовывать разветвления, мясистые главные корни встречаются реже.

Размножение корнеплодами. В составе корнеплода выделяют головку, которая образуется из побега и представлена укороченной розеткой укороченных междоузлий; утолщенную шейку, которая является разросшимся подсемядольным коленом; мясистый корень, всегда стержневой (разросшийся главный корень). В процессе вегетационного периода в главный корень формирующегося

корнеплода поступают питательные вещества, однако преимущественная локализация этих веществ может быть различной. В соответствии с этим различают корнеплоды с запасающей паренхимой в ксилеме (репа, редька, редис); корнеплоды с запасающей паренхимой во флоэме (петрушка, морковь); корнеплоды с запасающей паренхимой, возникшей от деятельности нескольких добавочных слоев камбия (свекла). Удельная доля запасных веществ в корнеплодах может быть очень высокой, например, до 20% в корнеплодах сахарной свеклы.

Корнеплоды характерны для двулетних растений, при этом у них в первый год образуется мощная вегетативная масса, которая синтезирует много питательных веществ, откладываемых в корнеплоде. На следующий год перезимовавший корнеплод использует запасные вещества для цветения и образования семян.

Размножение усами. Ус представляет собой надземный ползучий побег с пленчатыми листьями и пазушными почками, способный в определенных местах укореняться и образовывать укороченный розетковидный побег, от которого также отходят новые усы. Некоторое время розеточные растения остаются связанными с родительским и получают от него нужные вещества, но укоренившись, они способны обеспечивать себя самостоятельно, к этому моменту связывающий стебель обычно отгнивает. Размножение усами очень эффективно, оно позволяет растениям быстро размножаться (например, один экземпляр земляники за два года дает начало примерно 200 новым растениям) и распространяться (куст земляники за год заселяет 1,5 м^2 окружающей территории).

Размножение корневищами. Корневище очень напоминает корень, однако представляет собой видоизмененный подземный побег, растущий горизонтально. В отличие от корня корневище несет чешуевидные листья и почки, из которых развиваются надземные побеги или боковые ответвления. На узлах образуются придаточные корни. На конце корневища имеется конус нарастания, обеспечивающий верхушечный рост, подобно типичному побегу там находится верхушечная почка, а не корневой чехлик, как на корне. На поперечном срезе корневище имеет строение стебля, но иногда прослеживаются структуры, характерные для корня. Корневище может быть укороченным и вздутым (например, у канны, купены, ириса (рис. 258) или удлиненным и тонким (например, у пырея ползучего, мяты, астры, камыша, мятлика и др.). Укороченные корневища содержат много запасных веществ, они обычно ветвятся симподиально, тогда как ветвление удлиненных корневищ чаще всего бывает моноподиальным.

Корневища широко распространены в природе, они имеются у многих травянистых многолетников, встречаются среди кустарников и даже древесных форм (бамбук). Кроме цветковых

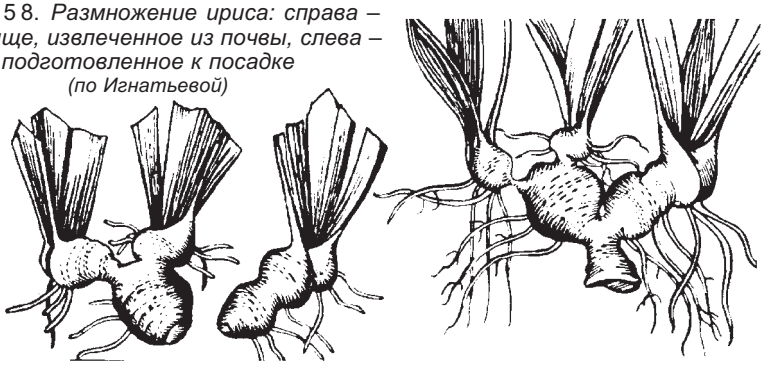


Рис. 258. *Размножение ириса: справа – корневище, извлеченное из почвы, слева – подготовленное к посадке (по Игнатьевой)*

растений, корневищами обладают все папоротникообразные. Корневища позволяют растению переждать под землей неблагоприятные условия внешней среды, например, зиму или засуху, при этом надземная часть побега отмирает. Для вегетативного размножения достаточно небольшого участка корневища, содержащего почку, поэтому корневищные растения очень быстро распространяются, захватывая большие территории (ежегодный прирост одного корневища пырея ползучего достигает 30 – 40 см). Между тем корневища надежно укрепляют почву, поэтому такие растения активно используют для укрепления оврагов, оползней, сыпучих берегов и т.д.

Размножение корневыми отпрысками. У многих древесных и некоторых травянистых цветковых на корнях образуются придаточные почки, из которых развиваются надземные побеги, образующие корневую поросль (рис. 259). Отделившись от родительского организма, они становятся самостоятельными растениями. Такие растения называются корнеотпрысковыми, к ним относятся слива, вишня, тополь, липа, сирень, хрен, ежевика и др. Образование корневых отпрысков активизируется в случае повреждения корня.

Размножение отводками. Отводком называется однолетний побег, прижатый к почве и в этом месте присыпанный землей. В присыпанной части вскоре развиваются придаточные корни и формируется новое растение. Отводки могут образовываться в естественной среде, особенно у лиан, вегетативное размножение отводками очень распространено в сельском хозяйстве, таким способом размножают виноград, инжир, гранат, крыжовник и многие другие культурные растения. Для этого от многолетнего побега пригибают



Рис. 259. *Корневые отпрыски (по Корчагиной)*

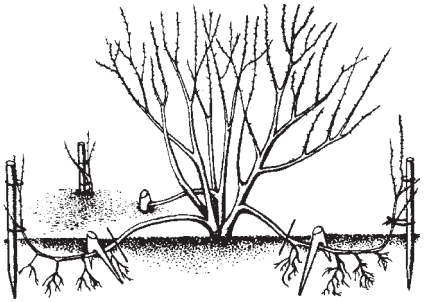


Рис. 260. *Размножение крыжовника горизонтальными отводками. На второй год, когда отводки дадут корни, их отрезают от материнского растения (по Матисен)*

к земле заранее выбранные здоровые и сильные однолетние побеги, специально пришпиливают и засыпают почвой (рис. 260). Обычно это делают ранней весной (тогда отводок укоренится в этот же вегетационный сезон) или осенью (укоренение произойдет на следующий год). Обработка ростовыми стимуляторами (например, ауксинами) ускоряет образование корней.

Размножение делением кустов. Этот способ вегетативного размножения обычно применяют для увеличения количества посадочного материала ценных сортов кустарников. Для этого куст делят на несколько частей, каждая из которых должна иметь корневую систему и надземные побеги. Обычно это делают весной или ближе к осени.

Размножение черенками. Очень часто для искусственного вегетативного размножения используют черенки – отделенные от родительского растения отрезки. В зависимости от принадлежности к тому или иному вегетативному органу различают корневые, стеблевые и листовые черенки. В любом случае черенки следует брать только со здоровых полноценных растений.

Корневыми черенками размножают шиповник, липу, вишню, гранат и многие другие растения, для чего осенью вырезают участки корня длиной 10 – 20 см и толщиной 0,5 см и хранят зимой во влажном песке. Черенки лучше развиваются, если их сначала высаживают в парник, а после разрастания пересаживают на постоянное место.

Стеблевые черенки используют чаще всего, при этом они могут быть зелеными (если имеют листья) или зимними. Зелеными черенками размножают многие комнатные растения, а также кустарниковые и древесные породы. Для этого в конце весны – начале лета со здоровых растений срезают черенки с четырьмя-пятью листьями. Нижние 2 – 3 листа после этого срезают целиком, а верхние – наполовину. Это делается для того, чтобы уменьшить транспирацию (ведь собственной корневой системы у черенка еще нет!), но в то же время не прерывать полностью фотосинтез, поскольку органические вещества необходимы. Затем черенки высаживают во влажный песок и накрывают сверху прозрачной пленкой, чтобы увеличить относительную влажность

воздуха, вместе с тем избыточная влажность также губительна, поскольку позволяет быстро развиваться болезнетворным организмам, например, грибам. Окружающая температура должна быть достаточно высокой, особенно при черенковании теплолюбивых растений. Процесс укоренения начинается с формированием вокруг места среза раневой ткани – каллюса, которая содержит меристемы (см. раздел, посвященный образовательным тканям). После этого начинают закладываться придаточные корни и развиваться почки, формирующие надземные побеги (рис. 261). Укоренившиеся черенки переносят на постоянное место и высаживают в хорошо удобренную почву.



Рис. 261. *Размножение зеленым черенком: 1 – каллюс (по Тутаюк)*

Зимними черенками размножают, главным образом, древесные растения. Лучше всего укореняются черенки, взятые от молодых растений в период замедления их вегетативного роста, когда в них содержится максимальное количество эндогенных (собственных) ауксинов. Для этого поздней осенью или ранней весной с маточного растения срезают однолетние побеги диаметром не менее 0,5 см и делят на отрезки длиной 18 – 25 см. Зимние черенки сохраняют до весны во влажном песке при температуре около 0°С или высаживают сразу в грунт. При посадке большую часть черенка углубляют в почву под углом 45°, оставляя на поверхности 1 – 2 почки (рис. 262). При осенней посадке черенки необходимо окучивать, так как они не имеют корней и под действием мороза могут быть выдавлены на поверхность грунта. При посадке черенков необходимо учитывать полярность черенка – нижний морфологически конец должен быть в почве, а верхний на поверхности, иначе корни окажутся на воздухе, а развивающиеся побеги в почве. Обработка черенков ауксинами (особенно инолилмасляной кислотой) стимулирует их укоренение. Стеблевыми черенками могут размножаться многие растения (например, ива, тополь, гранат и др.), однако у некоторых древесных пород (груша, яблоня, дуб и др.) отделенные участки побегов не укореняются.

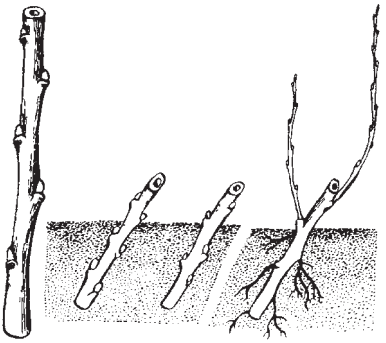


Рис. 262. *Посадка черенков смородины: слева – черенок; в середине – посадка; справа – черенок, давший побеги и корни (по Матисен)*



Рис. 263. *Размножение листовыми черенками (по Тутаюк)*

Листовыми черенками размножают, главным образом, оранжерейные и комнатные растения, а также некоторые садовые культуры. Этот способ вегетативного размножения также основан на способности растений к регенерации. Срезанные листья высаживают во влажный песок и через некоторое время в области перерезанных жилок начинают закладываться придаточные корни, затем развиваются почки и появляются надземные побеги (рис. 263). Иногда для размножения бывает достаточно не целого листа, а лишь маленького кусочка. Листовыми черенками хорошо размножаются бегонии, герань душистая, глоксиния, ирезина, а также томаты.

Размножение черенками чаще всего бывает искусственным, т.е. осуществляется человеком, однако оно возможно и в естественных условиях, например, при сильном ветре от растений часто отрываются ветки. Будучи присыпанными почвой во время дождя или просто прижатыми к земле, они вполне могут укорениться и дать начало новым растениям.

Размножение прививкой. Этот способ вегетативного размножения основан на искусственной пересадке части вегетативного органа одного растения на другое, поэтому его еще называют трансплантацией. Пересаженную (прививаемую) часть растения-донора называют привоем, а растение-реципиент – подвоем (дичком). Основной задачей прививки является тесное сближение камбия привоя и подвоя, после чего живые клетки в области поверхностей среза дедифференцируются и становятся меристемами. Активно делясь, они заполняют пространство между раневыми поверхностями срезов паренхимной тканью. Затем клетки формируют между собой многочисленные плазмодесмы, которые их связывают и в итоге дифференцируются в проводящие элементы, общие для привоя и подвоя. После этого пазушные почки привоя получают необходимые вещества и развиваются в боковые побеги.

Наиболее часто используют окулировку и прививку черенком. При *окулировке* с однолетнего побега прививаемого дерева срезают *глазок* – одну пазушную почку с небольшим слоем коры и нижележащей древесины (рис. 264). Для получения лучшего результата глазки срезают со средней части побегов, расположенных в средней части кроны с южной стороны – там развиваются наиболее сильные побеги. Делают это рано утром непосредственно перед окулировкой. После этого специальным окулировочным

ножом на подвое делается Т-образный надрез (сначала поперечный, а затем снизу вверх – продольный). Отогнув по линии надреза кору, в образовавшуюся щель вставляют глазок и продвигают его вниз до упора. Щиток глазка при этом должен плотно прилегать к древесине подвоя, а кора подвоя прижимается снаружи к щитку, для этого ее плотно обвязывают мочалом, сохраняя при этом открытым глазок. Результат окулировки становится ясным очень скоро – примерно через 10 дней. Если черешок листа глазка легко отваливается при легком прикосновении, то глазок прижился, если черешок гнется и не отваливается, а сам глазок потускнел – окулировка прошла неудачно и ее нужно повторить, причем это можно сделать на том же подвое только немного выше и сбоку от прежнего надреза. Вегетативное размножение окулировкой используют летом, когда кора легко отделяется от древесины, в средней полосе России это обычно происходит в конце июля – начале августа. До конца вегетационного сезона глазок срастается с подвоем, а на следующий год из его почки развивается побег.

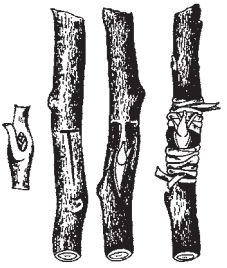


Рис. 264. *Размножение окулировкой (по Тутаюк)*

Прививка черенком чрезвычайно распространена в садоводстве. Для прививки используют черенки привоя с несколькими пазушными почками. Существует около ста способов прививки, отличающиеся друг от друга особенностями соединения привоя и подвоя, их толщиной и т.д. (рис. 265). Если привой и подвой имеют одинаковую толщину, то прививку называют *копулировкой*, ее делают на молодые (одно-, двулетние) подвои.

Если прививка прошла успешно, формируется растение, которое совмещает в себе признаки обоих компонентов – привоя и подвоя. Это обстоятельство широко используется селекционерами при выведении сортов с нужными свойствами. Например, культурные растения имеют высокие потребительские достоинства, но при этом часто гораздо менее жизнеспособны, чем их дикие сородичи, это проявляется в более слабой корневой системе, восприимчивости к вредителям и заболеваниям, скорости роста и т.д. Прививая культурные растения на подвои-дички, получены сорта винограда, устойчивые к корневой тле (филлоксере), также можно получить растения с более мощной корневой системой и другими свойствами. Выдающийся отечественный селекционер-самоучка И.В. Мичурин сформулировал учение о менторах, т.е. взаимном влиянии друг на друга подвоя и привоя, а также воздействии окружающей среды. В результате прививки молодой

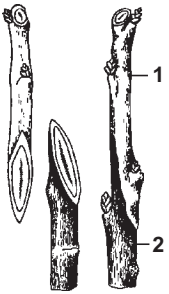


Рис. 265 *Копулировка: 1 – привой; 2 – подвой (по Тутаюк)*

яблони в крону дичка он получил сорт яблони Ренет бергамотный, плоды которого сочетали в себе признаки, как яблони, так и груши (т.е. привоя и подвоя). Мичурин называл это воспитанием одного из компонентов прививки другим.

Прививки и другие способы вегетативного размножения представляют собой очень удобный способ размножать ценные сорта культурных растений, которые при этом сохраняют все свои потребительские свойства. Известно, что семенное размножение культурных растений приводит к резкому вырождению сортовых признаков, при этом культурное растение активно возвращает признаки, присущие ее дикому предку, от которого оно берет свое начало. Процессы, которые вызывают эти явления, изучены плохо, поэтому качественно влиять ни них ученые не могут. Поэтому вегетативное размножение часто является единственным путем воспроизводства культурных растений.

Весьма интересным и многообещающим способом вегетативного размножения является *клонирование,* суть которого состоит в получении идентичного потомства из единичных клеток, взятых из донорского растения. Таким образом можно производить неограниченное количество посадочного материала с необходимыми качествами, при этом свободного от вирусов и других болезней.

Вегетативное размножение, несмотря на распространенность, менее прогрессивно, чем половое, поскольку при этом не происходит не только обмена генетического материала (как при половом размножении), но даже его рекомбинации (как при размножении спорами). В результате образуются точные копии материнского организма, с идентичными наборами аллелей. Однако не следует считать, что при этом вообще не происходит распространение полезных мутаций – особи, получившие в результате мутации более ценный признак, размножаются активнее и соответственно увеличивают количество особей, обладающих им.

Схематично жизнь растения можно разделить на несколько периодов. *Эмбриональный период* начинается с момента образования зиготы и завершается полным созреванием семени. *Ювенильный период* длится от прорастания семени до перехода к автотрофному питанию. Таким образом, в течение первых двух периодов питание осуществляется гетеротрофно, причем необходимые для этого вещества дает родительский спорофит. *Виргинальный период* жизни растения продолжается от начала автотрофного питания до первого цветения. Его продолжительность у разных покрытосеменных может широко варьировать от нескольких недель (однолетние травы) до десятилетий (многие деревья). Часто при этом строение молодых растений отличается от взрослых (например, форма листьев). Период жизни от первого цветения до последнего называется *периодом зрелости* и *размножения*,

Таблица 36

Продолжительность жизни различных растений
(по Тутаюк, с дополнениями)

Вид растения	Максимальная продолжительность жизни
Эфемеры	2–3 недели
Однолетние травы (однолетники)	1 год
Двулетники	2 года
Клевер (Trifolium)	от 2 до 5 лет
Костер (Bromus)	10–30 лет
Виноград европейский (Vitis vinifera)	80–100 лет
Яблоня карликовая (Malus baccata)	200 лет
Груша обыкновенная (Pyrus communis)	300 лет
Орех грецкий (Juglans regia)	300–400 лет
Роза собачья (Rosa canina)	400 лет
Тополь серебристый (Populus alba)	300–900 лет
Маслина европейская (Olea europaea)	600 лет
Бук лесной (Fagus silvatica)	600–900 лет
Липа крупноцветная (Tilia grandiflora)	1000 лет
Дуб черешчатый (Quercus pedunculata)	1000 лет
Сосна сибирская (Pinus sibirica)	1200 лет
Ливанский кедр (Cedrus libani)	2000 лет
Можжевельник обыкновенный (Juniperus communis)	2000 лет
Каштан благородный (Castanea sativa)	2000 лет
Тисс, негной-дерево (Taxus baccata)	2000 лет
Кипарис (Cupressus fastigiata)	3000 лет
Секвойядендрон (Sequoja gigantea)	5000 лет

или *генеративным периодом*. Именно в этом периоде онтогенеза растение обильно плодоносит и оставляет потомство – плоды с семенами. У многих древесных растений этот этап длится не только десятилетия, но и столетия, а у некоторых долгоживущих деревьев даже тысячелетия! Однако рано или поздно любое растение постепенно прекращает плодоносить и у него начинается этап увядания жизненных функций, который продолжается вплоть до естественной смерти растения. Этот последний этап жизни растения называется *этапом старости и отмирания*. Вместе с тем следует отметить, что старение может касаться не всего организма целиком, а какой-нибудь его отдельной части (рис. 266. Общая продолжительность жизни у разных растений чрезвычайно широко варьирует (гораздо шире, чем, например, у разных животных), и в табл. 36 приведены некоторые примеры.

Основные различия между классами двудольных и однодольных представлены в табл. 37.

Таблица 37

Основные различия между представителями классов двудольных и однодольных покрытосеменных растений
(по Тахтаджяну, с дополнениями)

Класс двудольные, или магнолиопсиды (Dicotyledonis, или Magnoliopsida)	Класс однодольные, или лилиопсиды (Monocotyledones, или Liliopsida)
1	*2*
Зародыш обычно с двумя семядолями, которые, как правило, прорастают надземно. Иногда зародыш с одной семядолей (например, у чистяка, некоторых зонтичных); редко зародыш с тремя-четырьмя семядолями (дегенерия и идиоспермум). Семядоли обычно с тремя главными проводящими пучками. Конус нарастания располагается между семядолями, часто он окружен зачаточными листьями, вместе с которыми образует верхушечную почечку	Зародыш обычно с одной семядолей, которая занимает концевое положение, продолжая ось зародыша. Семядоли обычно с двумя главными проводящими пучками. Конус нарастания и почечка смещены и располагаются сбоку от продольной оси зародыша. В большинстве случаев подземное прорастание
Боковые вегетативные побеги имеют два предлиста – профилла (самые нижние, недоразвитые листья) и соответствующий им прицветничек (брактеолей), расположенных латерально, (за исключением некоторых примитивных групп (например, кирказоновые, нимфейные и др., у которых они непарные и расположены вентрально)	Предлистья и брактеоли непарные (одиночные) и расположены на вентральной стороне побега или реже парные и расположены латерально (многие представители семейств лилейных, осоковых, злаковых и др.)
Листья обычно с перистым или реже с пальчатым жилкованием, иногда жилкование дуговидное или параллельное; обычно имеются свободные концы жилок (жилкование незамкнутое). Черешок обычно ясно выражен, и листья редко имеют влагалищное основание. Листовых следов обычно один – три, иногда больше	Листья обычно с параллельным жилкованием, однако главные жилки соединяются между собой короткими боковыми жилочками; реже жилкование дуговидное и очень редко пальчатое или перистое; свободных концов жилок, как правило, не бывает (жилкование обычно замкнутое). Листья обычно не расчленены на черешок и пластинку, часто с влагалищным основанием. Число листовых следов обычно большое
Проводящая система стебля обычно эустелическая и состоит из одного кольца проводящих пучков, реже сифоностелическая. Однако в обоих случаях развит камбий, обеспечивающий вторичное нарастание стебля в толщину. Камбий отсутствует у некоторых семейств (например, нимфейных). Во флоэме обычно имеется паренхима (отсутствует у некоторых семейств, например у кирказоновых и лютиковых). Кора и сердцевина обычно хорошо дифференцированы	Проводящая система стебля обычно атактостелическая, состоит из многих отдельных пучков. Иногда проводящие пучки образуют два и большее количество колец. Проводящие пучки обычно лишены камбия (иногда остаточный пучковый камбий присутствует, например, у красоднев или гемерокаллис). Во флоэме нет паренхимы. Обычно нет ясно дифференцированных коры и сердцевины

Окончание табл. 37

1	2
Первичный (зародышевый) корешок обычно развивается в главный корень, от которого отходят более мелкие вторичные (боковые) корни, в результате формируется стержневая корневая система (но у многих травянистых форм корневая система мочковатая). Чехлик и эпидерма имеют в онтогенезе общее происхождение (за исключением порядка нимфейных)	Первичный корешок рано отмирает, заменяясь системой адвентивных (придаточных) корней, обычно образующих мочковатую корневую систему. Чехлик и эпидерма имеют в онтогенезе разное происхождение
Древесные или травянистые растения (травянистые растения возникли из древесных). Иногда вторичные древовидные формы (например, саксаул)	Обычно травы, иногда вторичные древовидные формы (например, пальмы). Первично древесные растения отсутствуют
Цветки 5- или реже 4-членные и лишь у некоторых, преимущественно примитивных групп, бывают 3-членные (например, у анноновых и кирказоновых)	Цветки обычно 3-членные, иногда 4- или 2-членные, но никогда не бывают 5-членными
Нектарники разных типов, часто представляют собой видоизмененные тычинки, редко бывают септальными	Нектарники преимущественно септальные, т.е. расположены на перегородках завязи
При делениях материнской клетки микроспор клеточные перегородки закладываются преимущественно по симультанному типу	При делениях материнской клетки микроспор клеточные перегородки закладываются преимущественно по сукцессивному типу
Оболочка пыльцевых зерен обычно трехбороздная или производных от нее типов (одноборозднаяя только у немногих примитивных групп)	Оболочка пыльцевых зерен обычно одноборозднаяя или производных от нее типов (чаще всего однопоровая), но никогда не бывает трехборозднаяой
Эндосперм обычно целлюлярный или нуклеарный, редко гелобиальный	Эндосперм гелобиальный или нуклеарный, очень редко целлюлярный

Классификация покрытосеменных

В настоящее время цветковые растения являются наиболее процветающей группой растений. Это нашло отражение и в видовом разнообразии – по самым скромным подсчетам, на Земле произрастают не менее 250 000 видов и каждый год ботаники находят и описывают новые виды.

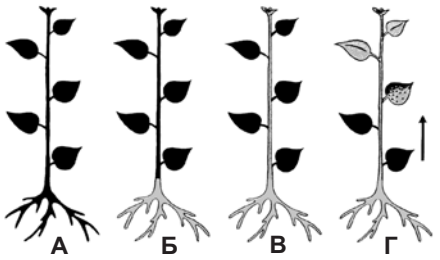


Рис. 266. *Типы старения растений:*
А – растение отмирает полностью; Б – отмирает только надземная часть; В – одновременное старение и опадение всех листьев; Г – постепенное старение листьев (по Полевому)

Таблица 38

Основные признаки важнейших семейств одно- и двудольных цветковых

Семейство	Формула цветка	Особенности цветка, соцветие	Плод	Представители
1	*2*	*3*	*4*	*5*
Сложноцветные	✳$Ca_0Co_{(5)}A_{(5)}G_1$	Мелкие цветки собраны в соцветие корзинку, окруженную оберткой, краевые цветки выполняют функцию венчика. Цветки трубчатые и язычковые (асимметричные); их расположение в корзинке разное: 1) все трубчатые, 2) все язычковые, 3) центральные трубчатые, по краям язычковые, 4) центральные трубчатые по краям воронковидные	Семянка, орешек	Большинство представителей – травы. Есть лекарственные и масличные. Одуванчик, цикорий, василек
Крестоцветные	✳$Ca_4Co_4A_{2+4}G_1$	Четырехчленный околоцветник; соцветия – кисть, реже в виде щитка	Стручок, стручочек	Одно-, дву- и многолетние растения. Много культурных форм: репа, редис, турнепс, редька, брюква, капуста и др.
Розоцветные	✳$Ca_5Co_5A_\infty G_\infty$ ✳$Ca_5Co_5A_\infty G_1$	Одиночные цветки	Костянка, сборная костянка, сборный орешек	Травы, кустарники, деревья. Шиповник, малина, земляника, слива, яблоня, груша и др.
Бобовые	↑$Ca_{(5)}Co_5A_{(9)+1}G_1$	Кисть, головка	Боб	Фасоль, горох, чечевица, арахис, клевер, люцерна, люпин
Пасленовые	✳$Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_1$	Одиночные цветки или соцветия – кисть, завиток	Ягода, коробочка	Травы и деревья. Много культурных и лекарственных форм. Баклажаны, томаты, перец, картофель, паслен

Окончание табл. 38

1	2	3	4	5
Злаковые	↑$O_{(2)+2}A_3G_1$	Околоцветник состоит из двух цветковых чешуй и двух цветковых пленочек. Мелкие цветки собраны в соцветия – сложный колос, метелка, початок	Зерновка	Много важнейших зерновых культур: пшеница, рожь, ячмень, кукуруза, рис, овес и др.
Лилейные	✳$Ca_6Co_6A_6G_1$	Цветки одиночные или собраны в соцветие	Ягода, коробочка	Большинство представителей – многолетние травы. Спаржа, алоэ, тюльпан, чеснок, лук

Отдел Цветковые растения делят на два класса: класс двудольные, или магнолиопсиды, и класс однодольные, или лилиопсиды. В класс двудольных входит около 180 000 видов, которые объединяются в 10 000 родов и 325 семейств. Класс однодольных объединяет около 60 000 видов, 3000 родов и 65 семейств. Между этими классами имеется довольно много отличий (табл. 37), однако ни одно из них не является всеобъемлющим. Родственные связи между отдельными подклассами (согласно систематики А. Л. Тахтаджяна) показаны на рис. 267.

Основные признаки важнейших семейств одно- и двудольных цветковых показаны в табл. 38.

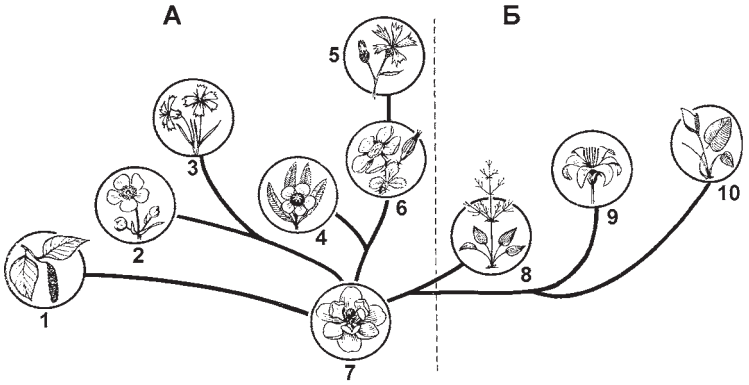


Рис. 267. *Родственные связи подклассов двудольных и однодольных цветковых растений:*
А – двудольные; Б – однодольные; 1 – гамамелидиды; 2 – ранункулиды; 3 – кариофиллиды; 4 – диллениды; 5 – астериды; 6 – розиды; 7 – магнолииды; 8 – алисматиды; 9 – лилииды; 10 – арециды (по Тахтаджяну, с изменениями)

ГРИБЫ

Грибы составляют отдельное царство живых организмов. Длительное время их относили к растениям, но детальный анализ организации грибов говорит о том, что это самостоятельная группа, сочетающая в себе признаки как растений, так и животных. С растениями грибы сближает способность к неограниченному росту и тенденция к расчленению тела с формированием плодовых тел. Кроме того, грибы неспособны к фагоцитозу, подобно животным, но они поглощают необходимые вещества через всю поверхность тела (адсорбированное питание), для чего у них имеется очень большая внешняя поверхность, что нехарактерно для животных. К признакам животных можно отнести и отсутствие пластид и, соответственно, гетеротрофный тип питания, отложение в качестве запасных веществ гликогена, а не крахмала (у подавляющего большинства грибов). В клетках грибов также откладываются жиры. Строение клетки грибов вносит некоторую сумятицу – как и растения, грибы обладают клеточной стенкой, однако в ее составе редко присутствует целлюлоза (она имеется только у некоторых низших грибов), зато есть азотсодержащий полисахарид хитин, характерный для животных (например, для кутикулы членистоногих). Поэтому грибы справедливо выделяют в отдельное царство.

Общее строение грибов противоречит и основным положениям клеточной теории, согласно которой структурной и функциональной единицей любого организма является клетка. Организация грибов не всегда истинно клеточная: их протопласт заключен в оболочку, которая может быть разделена поперечными перегородками (септированные, или членистые грибы), или не иметь их (асептированные, несептированные, или нечленистые грибы). Отдельные компартменты септированных грибов при этом оказываются разделенными неполными перегородками с отверстиями в них, через которые цитоплазма соседних компартментов свободно перетекает из одного в другой. Поскольку образование перегородок не связано с делением ядра, некоторые отсеки могут содержать одно или несколько ядер, а другие вовсе не иметь их.

Такая очень тонкая трубочка, содержащая многоядерный протопласт, называется *гифой* гриба. Напоминаем, что гифы могут быть членистыми (разделенными септами на отдельные компартменты) и нечленистыми (если поперечных перегородок по ходу гифы нет). Некоторые грибы не имеют гифовой организации и состоят из отдельных нерасчлененных клеток (например, дрожжи). Цитоплазма грибов содержит все органоиды, которые свойственны эукариотической клетке.

Отдельные гифы нарастают путем верхушечного роста, по своему ходу они могут сильно ветвиться. Группы гиф способны объединяться в продольные группы, образуя более крупные (в несколько метров длиной и несколько мм толщиной) тяжи, которые называются *ризоморфами*, они хорошо развиты у домовых грибов и у опят. Более плотные сплетения гиф формируют *склероции*, из которых могут образовываться органы плодоношения. Совокупность гиф гриба составляет *мицелий*, или *грибницу*. Из мицелия также образуются плодовые тела грибов, которые в обыденной речи собственно и называются грибами. При этом плотно переплетенные группы гиф образуют *ложную ткань*, или *плектенхиму* (рис. 268). Плектенхима напоминает обыкновеную паренхиму, но, в отличие от последней, она образована не трехмерно делящимися клетками, а плотно сближенными тяжами гиф.

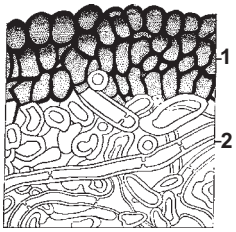


Рис. 268. *Ложная ткань гриба:*
1 – наружный слой; 2 – внутренний слой (по Горленко)

Питание грибов. Все грибы являются гетеротрофами, т. е. нуждаются в поступлении готовых органических веществ. Минеральные вещества гриб способен усваивать из окружающей среды, но органические он должен получать в готовом виде. В зависимости от потребности в конкретных веществах тот или иной вид грибов заселяет определенный субстрат. Грибы неспособны усваивать крупные частички пищи, поэтому всасывают исключительно жидкие вещества через всю поверхность тела. В этом случае огромная общая поверхность мицелия чрезвычайно выгодна. Для грибов характерно внешнее пищеварение, т. е. сначала выделяются в окружающую среду, содержащую пищевые вещества, ферменты, которые вне организма расщепляют полимеры до легкоусваиваемых мономеров, затем мономеры всасываются через всю поверхность гиф в цитоплазму. Некоторые грибы способны выделять все основные типы пищеварительных ферментов – протеазы, расщепляющие белки, липазы, расщепляющие жиры, и карбогидразы, расщепляющие полисахариды, поэтому они способны поселяться практически на любом органическом субстрате. Другие грибы выделяют лишь определенные классы ферментов и заселяют субстрат, содержащий соответствующие вещества.

В зависимости от способа потребления органических веществ грибы могут быть симбионтами, паразитами или сапрофитами. *Симбионты* вступают во взаимовыгодные отношения с растениями в форме микоризы, о которой подробно рассказано ранее в соответствующем разделе ботаники. При этом гриб получает от растения необходимые ему органические соединения (главным образом углеводы и аминокислоты), в свою очередь снабжая растение

неорганическими веществами. Симбионтами растений являются известные базидиальные грибы (например, белый гриб, подосиновик, подберезовик и многие другие).

Паразиты используют другие организмы в качестве поставщика нужных веществ односторонне, не принося хозяину никакой пользы, а нанося ему вред. Хозяевами паразитических грибов чаще всего являются высшие растения, но ими также могут быть животные, человек, а также грибы других видов. Для высасывания веществ из клетки-хозяина на гифах паразитов часто образуются гаустории, которые представляют собой боковые ответвления гифы, проникающие внутрь клетки-хозяина. Форма гаусторий разнообразна. Паразиты проникают в тело хозяина через мелкие повреждения в его покровах, а паразиты растений для этого часто используют естественные отверстия в эпидерме – устьица. В ходе роста гриб выделяет ферменты, разрушающие срединные пластинки между растительными клетками (пектиназы), из-за чего ткани размягчаются. Некоторые паразиты ограничиваются тем, что постепенно высасывают вещества из хозяина, но не приводят к его гибели, поскольку способны существовать только в живом организме. Другие выделяют ферменты, расщепляющие целлюлозу клеточной стенки (целлюлазы), что приводит к гибели клетки-хозяина, после чего паразит питается органическими остатками хозяина. К паразитическим грибам растений относят фитофтору, головневые и ржавчинные грибы, а также многие другие.

Некоторые грибы становятся паразитами только в определенных случаях. Например, известны виды, которые являются сапрофитами, но при этом они способны поселяться на ослабленных организмах (обычно высших растениях), переходя на паразитический образ жизни. Когда хозяин погибает, они продолжают жить на нем как сапрофиты, поглощая органические вещества того организма, на котором ранее паразитировали. Грибы, которые способны вести исключительно паразитический образ жизни (т. е. живут только на живом хозяине), называются *облигатными паразитами*. Формы, которые способны периодически менять образ жизни с сапрофитного на паразитический и обратно, называются *факультативными паразитами*. При этом облигатные паразиты обычно не приводят к смерти хозяина, поскольку для них это будет также губительно, тогда как деятельность факультативных паразитов чаще всего убивает хозяина, но они в дальнейшем могут жить и на мертвых остатках.

Сапрофиты питаются органическими веществами, которые не входят в состав живых клеток, поэтому они никому не приносят вреда. Напротив, утилизируя органические фрагменты погибших организмов, они (наряду с сапрофитными бактериями)

составляют блок редуцентов – необходимое звено в трофической цепи любого биоценоза. Примерами таких грибов являются пеницилл и мукор, известные любому в качестве плесени (соответственно голубого или белого цвета), покрывающей продукты питания, которые длительно хранятся при комнатной температуре. Сапрофитами также являются дрожжи и многие другие грибы.

Размножение грибов. Грибы размножаются половым и бесполым способами. Бесполое размножение может быть вегетативным и собственно бесполым. Под вегетативным размножением подразумевают почкование гиф или отдельных клеток (например, у дрожжей). Образующиеся почки постепенно отделяются, растут и со временем сами начинают почковаться. Гифы некоторых грибов могут распадаться на отдельные клетки, каждая из которых впоследствии дает начало новому мицелию. При этом если гифа распадается на тонкостенные клетки, то они называются *артроспорами*, или *оидиями*. Если клетки имеют толстые оболочки, то они называются *хламидиоспорами*.

Собственно бесполое размножение осуществляется посредством спор, зооспор и конидий, которые обычно образуются на специальных ветвях мицелия. В зависимости от способа образования различают *эндогенные* и *экзогенные* споры. Эндогенные споры характерны для бесполого размножения низших грибов. Они образуются внутри особых клеток, которые называются *спорангиями*, если образуются неподвижные споры (*спорангиоспоры*), или *зооспорангиями*, если споры подвижны. Зооспоры характерны для грибов, живущих в водной среде.

Экзогенные споры обычно называются конидиями, они имеются у высших и некоторых низших грибов. Конидии образуются на вершинах или сбоку

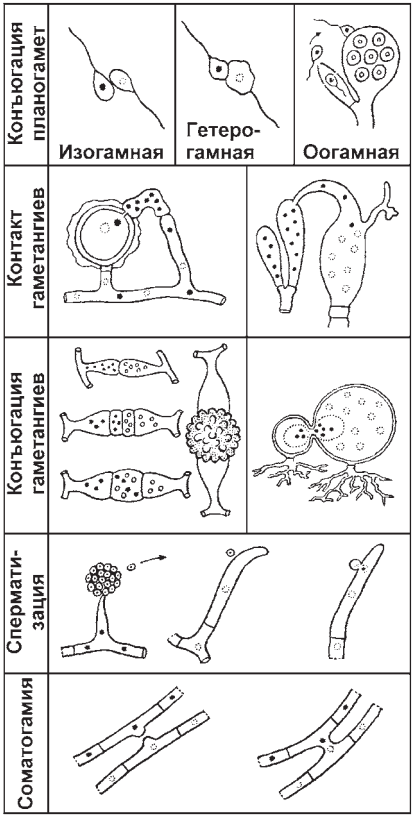


Рис. 269. *Типы полового процесса у грибов*
(по Горленко)

специальных гиф, ориентированных вертикально (*конидиеносцах*), которые могут быть простыми или разветвленными. Конидии покрыты плотной оболочкой, поэтому довольно устойчивы, но неподвижны. Они могут подхватываться воздушными потоками и переноситься с ветром на значительные расстояния (например, описан случай, когда конидии гриба, вызывающего стеблевую ржавчину, были по воздуху перенесены на расстояние около 1000 км).

Половое размножение грибов может осуществляться разными способами (рис. 269). Для низших грибов свойственно слияние гаплоидных клеток путем изогамии, анизогамии (гетерогамии) и оогамии с образованием зиготы, которая покрывается толстой оболочкой, некоторое время остается в состоянии покоя, после чего прорастает. В случае оогамии развиваются половые органы – оогонии (женские) и антеридии (мужские). У многих грибов сливаются только клетки, находящиеся на разных типах мицелия, обозначаемых как «+» или «–», причем внешнее строение у них одинаковое, но в пределах своих групп половой процесс невозможен. Такие грибы называются *гетероталличными*, а те, которые имеют только один тип мицелия, – *гомоталличными*. Разные типы мицелия у гетероталличных грибов не следует связывать с каким-либо полом, т. е. называть их мужскими и женскими.

У высших грибов половой процесс упрощается. При этом у сумчатых грибов могут сливаться не отдельные клетки, а половые органы – *гаметангиогамия*. Оплодотворение также может осуществляться посредством мелких неподвижных клеток *спермаций*, такой процесс называется *сперматизацией*. У базидиальных грибов половой процесс представляет собой слияние участков вегетативных гиф, такая форма полового размножения называется *соматогамией*. При этом вначале сливается цитоплазма (плазмогамия), а затем ядра (кариогамия).

Грибы, у которых половой процесс не обнаружен, относят к группе *несовершенных грибов*. Эта группа во многом является искусственной и по мере обнаружения у того или иного вида несовершенных грибов полового процесса его относят к определенной систематической группе.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ГРИБОВ

Условия жизни грибов могут быть самыми разнообразными. Грибы заселяют тот или иной субстрат в зависимости от потребности в конкретных веществах и способности синтезировать ферменты, расщепляющие эти вещества. Большинство

грибов тяготеют к влажным местам – каждый знает, что плесень гораздо скорее разовьется на хлебе, который находится в полиэтиленовом пакете, а не открыто. Поэтому многие грибы весьма охотно заселяют различные виды почв, это *почвенные грибы*. Они питаются детритом, почвенным гумусом и участвуют в почвообразовательных процессах. Часто почвенные грибы вступают в симбиотические отношения с корнями высших растений, образуя микоризу. Грибы, предпочитающие жить на навозных кучах или богатой гумусом почве, относят к *копрофилам*. Часть почвенных грибов могут не только разлагать органические вещества отмерших организмов, но при случае питаются почвенными нематодами (представители класса круглых червей), т. е. являются хищниками.

Грибы, использующие в качестве пищевого субстрата древесину, называются *ксилофитами*. Некоторые из них питаются мертвой древесиной (поваленные деревья, ветви, листья и т. д.), поэтому являются сапрофитами. Другие используют древесину живых растений, т. е. являются паразитами.

Большинство *паразитических* грибов в качестве хозяев используют различные высшие растения, при этом они легко выдерживают кислую среду, которая создается в растительных клетках (для бактерий это обычно губительно). Однако многие поражают животных (беспозвоночных и позвоночных), а также человека.

Отдельной экологической группой грибов являются те из них, кто вместе с водорослями образуют лишайники. В этом симбиозе грибы составляют микобионт, а водоросли – фикобионт.

Происхождение грибов до сих пор неизвестно. Полагают, что разные группы имеют самостоятельное происхождение, в качестве возможных предковых форм микологи (специалисты по грибам) рассматривают амебоидных флагеллят и бесцветных жгутиковых. Установлено, что грибы, соответствующие современным, уже существовали в меловом периоде мезозойской эры.

Систематика грибов. Грибы составляют самостоятельное царство гетеротрофных организмов, а не являются отделом царства растений. Поэтому в обозначении систематических групп мы употребляем -mycota, а не -mycetes, как принято у ботаников. Соответственно различают следующие отделы: *Хитридиомикоты, Оомикоты, Зигомикоты, Аскомикоты, Базидиомикоты* и *Несовершенные гр*ибы (Fungi imperfecti). Первые три отдела условно относят к низшим грибам, аскомикоты и базидиомикоты – к высшим грибам, а несовершенные грибы представляют собой сборную группу грибов, половой процесс которых еще не установлен.

НИЗШИЕ ГРИБЫ

У всех низших грибов гифы не имеют поперечных перегородок, т. е. они являются несептированными. Половой процесс у них происходит в форме гаметогамии (изогамия, гетерогамия, оогамия), или гаметангиогамии. Зигота некоторое время находится в состоянии покоя, после чего прорастает, образуя короткую гифу с зооспорангием с зооспорами, или спорангием с неподвижными спорами. Первое деление зиготы мейотическое, после чего все последующие деления ядер осуществляются митотически, следовательно, диплоидной является только зигота, а все остальное поколение имеет гаплоидные ядра. К низшим грибам относятся три отдела: хитридиомикоты, оомикоты и зигомикоты.

ВЫСШИЕ ГРИБЫ

Отдел аскомикота. Все высшие грибы характеризуются наличием членистых гиф, так как по ходу гифы имеются поперечные перегородки – септы (рис. 270), которые делят их на отсеки (компартменты), сообщающиеся между собой через поры. Сковые грибы представляют собой одну из самых многочисленных групп грибов – к ним относится около 30 000 видов, т. е. 30% всех грибов. Их отличает огромное морфологическое разнообразие, среди них имеются микроскопические одноклеточные почкующиеся формы (например, дрожжи) и формы, образующие крупные плодовые тела (например, строчки). Содержание хитина в клеточных стенках относительно невелико (до 25%).

Размножение происходит половым и бесполым путями. *Бесполое размножение* осуществляется конидиями, которые чаще всего образуются экзогенно (реже эндогенно) на конидиеносцах, собранных в группы. Скопления конидиеносцев могут представлять собой пучки (коремии), подушечки (спородохии), образовывать слой на сплетении гиф – ложе.

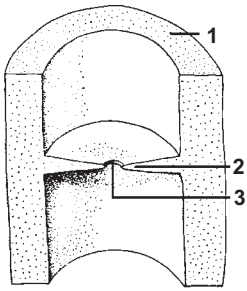


Рис. 270. *Септа (перегородка) в мицелии аскомицета: 1 – наружная стенка гифы; 2 – септа; 3 – пора (по Сидоровой)*

Половое размножение проходит в форме гаметангиогамии, без образования дифференцированных гамет. Для этого на разных гифах образуются половые органы: мужские – антеридии и женские – архикарпы, которые представляют собой видоизмененные оогонии. У низших форм половой процесс напоминает зигогамию у зигомикот, поскольку образующиеся гаметангии внешне сходны и после их

объединения сразу происходит слияние ядер. Однако у низших асковых грибов сливаются только два ядра многоядерных гаметангиев, а не все, т.е. отсутствует множественная кариогамия. Образовавшееся диплоидное ядро без периода покоя (в отличие от зигомикот) делится мейотически, образуя гаплоидные ядра, а зигота трансформируется в сумку – аск.

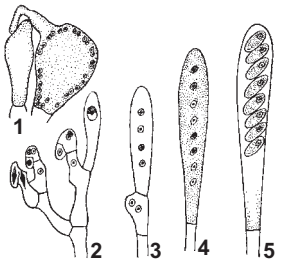


Рис. 271. *Половой процесс и развитие сумок у аскомицетов: 1 – аскогон с трихогиной и антеридий; 2 – развитие сумок по способу крючка; 3 – молодая сумка после мейоза; 4 – молодая сумка с восемью гаплоидными ядрами; 5 – зрелая сумка с аскоспорами (по Сидоровой)*

У высших форм половой процесс проходит более сложно. Архикарп у них дифференцирован на расширенную нижнюю часть – *аскогон* и верхнюю в виде изогнутой трубочки – *трихогину*. Антеридий представляет собой одноклеточную структуру цилиндрической формы. При соприкосновении гаметангиев трихогина врастает своим концом в антеридий, после чего содержимое антеридия перетекает по трихогине в аскогон (рис. 271). Слияние цитоплазмы гаметангиев (плазмогамия) не сопровождается слиянием их гаплоидных ядер, хотя они сближаются и располагаются попарно, образуя *дикарионы*. Затем из аскогона вырастают *аскогенные гифы*, одновременно ядра дикарионов делятся, что ведет к увеличению численности дикарионов. В каждую из аскогенных гиф проникают дикарионы. Завершается процесс образованием сумок (асков), которыми становятся концевые клетки, расположенные на концах аскогенных гиф, содержащие дикарион. Вначале гаплоидные ядра дикариона сливаются (происходит кариогамия), образуя диплоидное ядро. Без периода покоя это ядро делится мейотически, образуя четыре гаплоидных ядра, а те, в свою очередь, делятся митотически. В итоге появляются восемь гаплоидных клеток, которые становятся *аскоспорами*, а клетка, в которой они находятся, становится аском – сумкой. У некоторых видов количество спор может быть меньшим (четыре) за счет отсутствия митотического деления после мейотического или за счет дегенерации части гаплоидных ядер или большим (например, у подоспоры семь последовательных делений дают начало 128 аскоспорам).

Таким образом, в жизненном цикле асковых грибов имеется три стадии: гаплоидная стадия, когда мицелий размножается бесполым путем; стадия дикариона и самая короткая – диплоидная стадия, когда молодая сумка непродолжительное время содержит диплоидное ядро.

У многих сумчатых грибов половой процесс упрощается. У них не образуются антеридии, а вместо них функционируют вегетативные гифы, конидии или мелкие клетки *спермации*, которые могут образовываться даже не на соседних гифах, а на достаточном расстоянии от архикарпа. Потоками воздуха, воды или через насекомых спермации переносятся на трихогину, после чего происходит слияние цитоплазмы клеток. Случается, что могут отсутствовать оба гаметангия, тогда половой процесс протекает в форме *соматогамии*, т. е. сливаются вегетативные клетки. При этом следует отметить, что у сумчатых грибов есть формы с гомоталличным и гетероталличным мицелиями, причем последние всегда отличаются набором аллелей.

Аскогенные гифы с асками могут образовываться не только беспорядочно (в любом месте мицелия), как это происходит у низших форм, но и на *плодовых телах*, которые состоят из плотно переплетенных гиф. У сумчатых грибов имеются три типа плодовых тел: клейстотеций, перитеций и апотеций. *Клейстотеций* представляет собой полностью замкнутое плодовое тело с находящимися внутри асками, которые освобождаются после разрушения его стенок. *Перитеций* обычно имеет кувшинообразную форму с отверстием в верхней части. *Апотеций* – это открытое плодовое тело, обычно чашевидной формы. В плодовых телах аски находятся в *гименеальном слое*, кроме них, там еще имеются стерильные гифы – *парафизы*, которые предохраняют аски от повреждений и, возможно, способствуют рассеиванию аскоспор.

Сумчатые грибы широко распространены в природе. Они способны жить на различных субстратах и активно участвуют в почвообразовательных процессах. Сапрофитные формы обитают в почве, органических остатках подстилки, некоторые сумчатые способны усваивать животный кератин, чего не могут делать другие грибы. Поселяясь на строительных материалах, содержащих органические вещества (например, древесина), они могут вызывать их порчу, чем приносят существенный вред. Часть видов, являясь паразитами растений (например, спорынья), грибов (например, нектрия), лишайников, животных, а также человека, приводят к развитию ряда заболеваний.

Вместе с тем многие сумчатые грибы широко используются в хозяйственной деятельности человека. Различные виды трюфелей (особенно черный французский трюфель) обладают великолепным вкусом и ароматом, за что высоко ценятся гурманами. Соответствующим образом приготовленные сморчки и строчки также годятся в пищу. Дрожжи незаменимы в хлебопечении и на бродильных производствах, другие виды используются для получения биологически активных веществ (антибиотиков, витаминов,

ферментов, алкалоидов, гиббереллинов и др.). Многие виды широко используются в генетических исследованиях.

Сумчатые грибы подразделяются на три группы.

1. *Голосумчатые*, или *первичносумчатые,* не образуют плодовых тел, сумки развиваются непосредственно на мицелии, размножение обычно осуществляется почкованием, при недостатке питательных веществ эти грибы образуют сумки с 4 – 8 аскоспорами. Часть видов являются сапрофитами, например, дрожжевые грибы, другие ведут паразитический образ жизни.

2. *Собственно сумчатые*, или *плодосумчатые,* образуют плодовые тела всех трех типов, в которых развиваются сумки. Среди них имеются сапрофиты и паразиты. Некоторые сапрофиты (трюфель, сморчок, строчок) съедобны, многие используются для получения биологически активных веществ, например, пенициллина.

3. *Локулоаскомикоты* образуют аски в аскостромах, которые представляют собой строму из переплетенных гиф, в которой по мере развития аскогенных гиф формируют полости – *локулы*, где в последующем будут находиться одна или несколько сумок. Освобождение аскоспор происходит через отверстие, которое прорывается в ткани стромы над локулой.

Отдел базидиомикота. Базидиальные (*греч*. basidion – небольшое основание, фундамент), как и сумчатые, относятся к высшим грибам. Для их мицелия характерно членистое строение гиф. Бесполое размножение осуществляется конидиями, но происходит редко. Половое размножение происходит в виде соматогамии, при которой сливаются две вегетативные одноядерные клетки гаплоидного мицелия. У небольшого количества гомоталличных видов могут сливаться клетки одного и того же мицелия. Большинство видов являются гетероталличными, соответственно, у них соматогамия происходит только между гифами с противоположными знаками «+» и «–». Половые органы у базидиальных грибов не образуются.

Как и у сумчатых грибов, вначале следует плазмогамия, т. е. слияние цитоплазмы клеток. Гаплоидные ядра сближаются, образуя дикарион, но не сливаются между собой. Клетки при этом могут делиться – одновременно митотически делятся и оба ядра дикариона. В результате каждая клетка гифы содержит по дикариону.

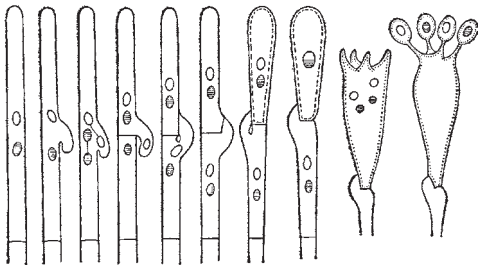


Рис. 272. *Образование «пряжки» на мицелии гименомицета (по Комарницкому и соавт.)*

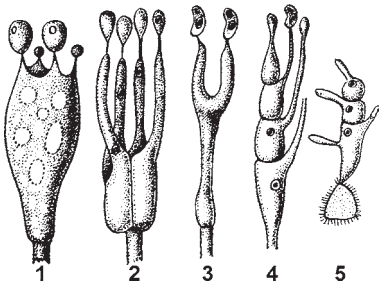
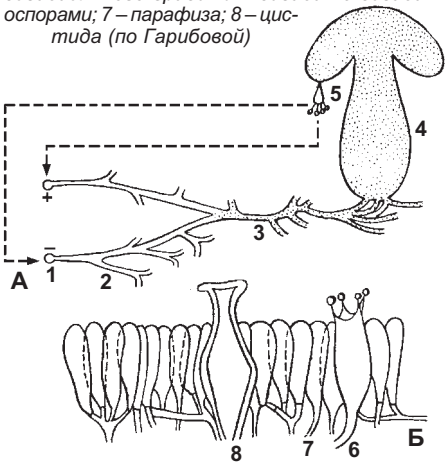


Рис. 273. *Типы базидии:*
1 – холобазидия; 2, 3, 4 – гетеробазидии; 5 – склеробазидия, или фрагмобазидия (по Гарибовой)

У большинства видов деление клеток сопровождается образованием боковых выростов – *пряжек*, что обеспечивает равное деление сестринских ядер и их распределение в дочерние клетки (рис. 272). Стадия дикариона очень длительная, она может продолжаться годами (у трутовиков даже десятилетиями). Мицелий при этом растет, пронизывая субстрат. Дикарионы, кроме того, могут образовываться при переносе конидий на мицелий противоположного знака, у некоторых видов (например, у головневых) могут сливаться базидиоспоры.

Органы полового спороношения – *базидиоспоры* – развиваются экзогенно в особых структурах – *базидиях*. При этом происходит кариогамия – слияние ядер дикариона, и образуется зигота, которая без периода покоя делится мейотически. Образовавшиеся при этом четыре гаплоидные клетки становятся базидиоспорами, а клетка, от которой они возникли, – базидией. Обычно базидиоспоры располагаются на маленьких и тонких выростах базидии – *стеригмах*.

Рис. 274. *Развитие базидиальных грибов:*
А – цикл развития шляпочного базидиального гриба: 1 – базидиоспоры; 2 – гаплоидный мицелий; 3 – дикариофитный мицелий; 4 – плодовое тело из дикариофитного мицелия; 5 – базидия с базидиоспорами; Б – гимений базидиального гриба: 6 – базидия с базидиоспорами; 7 – парафиза; 8 – цистида (по Гарибовой)



В зависимости от строения различают несколько типов базидий (рис. 273). *Холобазидия* имеет булавовидную форму и одноклеточное строение. *Гетеробазидия* состоит из расширенной нижней части – *гипобазидии* и верхней – *эпибазидии*, которая является выростом гипобазидии. *Фрагмобазидия*, или *телиобазидия*, образуется из толстостенной покоящейся клетки путем образования поперечных перегородок, которые делят ее на четыре клетки. По бокам от этих клеток развиваются базидиоспоры.

У примитивных форм базидии образуются на концах дикарионных гиф без формирования плодового тела. Однако

у большинства видов базидиальных грибов базидии образуются на плодовых телах в спороносном (гимениальном) слое, или гимении. Кроме базидий, там имеются стерильные нити – парафизы, а у некоторых форм еще крупные клетки – цистиды, которые возвышаются над спороносным слоем и защищают его. Вся поверхность плодового тела, несущая гимениальный слой, называется *гименофором*. У низших форм он остается гладким, а у более высокоорганизованных образует пластинки, трубочки или шипы.

Перед отделением базидиоспоры внутри нее активируется гидролиз гликогена. Образовавшаяся при этом растворимая глюкоза является осмотически активным веществом, поэтому внутрь клетки извне поступает вода, повышая тем самым тургорное давление протопласта. Когда давление становится слишком высоким, базидиоспора отделяется, получая некоторое ускорение, что обычно оказывается вполне достаточным, чтобы отлететь немного от плодового тела и быть подхваченной воздушными потоками. Так происходит рассеивание базидиоспор. Попав на подходящий субстрат, базидиоспора прорастает и постепенно формируется мицелий, состоящий из гиф с гаплоидными ядрами. Разрастаясь, гифы сталкиваются с гифами другого мицелия, и, если они оказываются с противоположными знаками, происходит соматогамия с образованием дикарионных гиф.

Таким образом, жизненный цикл базидиальных грибов состоит из трех стадий (рис. 274): короткой гаплоидной, которая включает в себя гаплоидную базидиоспору и выросший из нее мицелий; самой длинной дикарионной, которая продолжается с момента соматогамии до образования базидиоспор, и самой короткой диплоидной стадии, соответствующей диплоидной зиготе, с момента кариогамии до мейотического деления.

Базидиальные грибы распространены очень широко. Среди них имеются как микроскопические формы, так и формы с очень крупными плодовыми телами. Почти все шляпочные грибы являются базидиальными. По способу питания они могут быть сапрофитами и паразитами. Многие виды вступают в симбиоз с корнями растений, образуя микоризу. Большое количество шляпочных грибов съедобны, поэтому имеют серьезное хозяйственное значение. Напротив, ядовитые формы (например, бледная поганка, различные мухоморы и др.) содержат очень сильные яды, поэтому они опасны для человека.

Всего насчитывается свыше 30 000 видов базидиальных грибов, которые делят на три группы: Холобазидиомикоты, Гетеробазидиомикоты и Телиобазидиомикоты. *Холобазидиомикот* отличает наличие в плодовых телах гимениального слоя (гимения), который развивается на трубчатом (трутовиковые – различные

трутовики и болетусовые – белый гриб, подберезовик, подосиновик и др.) или пластинчатом (пластинниковые – шампиньон, опенок, мухомор, бледная поганка и др.) гименофоре. Большинство из них сапрофиты. *Гетеробазидиомикоты* образуют сложные многоклеточные гетеробазидии, очень часто формируют студенистые плодовые тела. В основном они являются сапрофитами, но есть и паразитические виды. Бóльшая часть видов обитает в теплом климате (тропики и субтропики). *Телиобазидиомикоты* образуют фрагмобазидии, которые вырастают из покоящейся клетки – *телиоспоры*, способной переждать неблагоприятные условия (например, зиму) благодаря наличию толстой оболочки. Сюда относятся головневые и ржавчинные грибы, которые паразитируют только на высших растениях. Некоторые из них поражают культурные злаки (например, головня), чем сильно снижают урожай.

Несовершенные грибы. В эту гетерогенную группу объединены все грибы с членистыми гифами, но с неизвестным до настоящего времени половым процессом. Экспериментально установлено, что рекомбинация генетического материала у них осуществляется в ходе *гетероядерности* и *парасексуального процесса* (**Дж. Понтекорво**). Гетероядерность возникает в тех случаях, когда разнородные ядра переходят из одной гифы в другую. Если они после этого сливаются, возникает диплоидное ядро с разными аллелями. Дальнейшие митотические деления этого ядра обогащают генетическое разнообразие организма, причем измененные ядра могут опять стать гаплоидными в случае потери хромосом. Таким образом, рекомбинация аллелей у несовершенных грибов происходит не в процессе мейоза, а митоза.

Бесполое размножение осуществляется конидиями и систематическая характеристика (совершенно условная) базируется на форме конидий и расположении конидиеносцев. Представители этой группы имеют неодинаковое происхождение, поэтому их еще называют *формальной группой*. Несовершенные грибы чрезвычайно широко распространены в природе, среди них есть сапрофиты и паразиты, некоторые из них приводят к гибели высших растений. Всего насчитывается более 30 000 видов несовершенных грибов. Согласно наиболее распространенной систематике итальянского миколога **П. А. Саккардо**, различают три группы несовершенных грибов: *Гифомикоты*, *Мелянкониевые* и *Сферопсидные*.

Значение грибов. Являясь не самыми заметными организмами (обычно видны только плодовые тела грибов, поскольку мицелий спрятан в субстрате), грибы, однако, играют важную роль в жизни природных сообществ. Их основное значение состоит в участии в круговороте веществ. Грибы-сапрофиты перерабатывают различные органические остатки, повышая плодородие почв.

Наличие специальных ферментов (например, целлюлазы) позволяет им расщеплять компоненты клеточных стенок растительных клеток. Подстилочные сапрофиты успешно разлагают лесную подстилку, которая образуется из опавших листьев, сучьев и т. д. Велика роль грибов в качестве симбионтов высших растений (микориза).

Некоторые виды муравьев (листорезы) специально культивируют грибы в особых отсеках своего муравейника. Для этого они предварительно срезают кусочки листьев с деревьев, которые нередко после слаженной работы муравьев остаются совершенно голыми и переносят их в муравейник, после чего измельчают и дожидаются развития грибов, которые они употребляют в пищу. Даже в процессе переселения такие муравьи не расстаются со своими кормильцами – они обязательно переносят с собой кусочки субстрата с мицелием, а после того как построят новый муравейник, опять приступают к разведению грибов.

Отрицательное значение грибов состоит в том, что многие из них являются паразитами и вызывают тяжелые заболевания растений, животных и других организмов. Ряд грибов продуцируют вещества, подавляющие рост высших растений. Интересно, что среди грибов встречается даже сверхпаразитизм, когда на одном паразите развивается другой, его собственный паразит (например, представитель спорыньевых *кордицепс спорыньевый* обитает на склероциях другой спорыньи, в свою очередь паразитирующей на злаке).

Очень большое значение имеют грибы в хозяйственной деятельности человека. Многие шляпочные грибы съедобны, поэтому широко употребляются в пищу. Это особенно удобно, поскольку для развития грибов не нужны предварительные затраты, как, например, при выращивании злаков или других сельскохозяйственных культур, поскольку грибы сами растут на подходящих для них субстратах. Однако в последнее время для удовлетворения возросшего спроса на грибы создаются специальные хозяйства по их промышленному выращиванию. К сожалению, для этого пока пригодны лишь немногие виды (например, шампиньон и вешенка), но, может быть, в недалеком будущем количество культивируемых человеком грибов увеличится.

Различные микроскопические виды широко используются для получения биологически активных веществ. Именно у грибов были открыты и выделены антибиотики. Еще в 70-х годах XIX в. отечественные ученые **В. А. Манассеин** и **А. Г. Полотебнов** использовали плесень пенициллов для лечения сифилиса и кожных заболеваний. Открытие в 1928 г. английским ученым **А. Флемингом** пенициллина позволило спасти миллионы людей от различных бактериальных инфекций. За это ученый был удостоен

Нобелевской премии. Активные штаммы пенициллa открыты отечественным иследователем профессором **З. В. Ермольевой** и ее сотрудниками (1942). Сейчас известно, что по меньшей мере 12 видов пенициллов способны выделять пенициллин, а также другие антибиотики (например, гризеофульвин, эффективное средство против стригущего лишая и других грибковых заболеваний). Различные антибиотики выделяют аспергиллы (например, фумагиллин, применяемый при амебиазе – дизентерии), триходермы, гладиокладиум и др.

Алкалоиды, полученные из склероциев спорыньи, широко применяют для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний.

В бродильном производстве и хлебопечении невозможно обойтись без участия дрожжевых грибов. Грибы являются активными продуцентами различных ферментов, что объясняется особенностями их питания. С помощью аспергилла получают промышленные объемы лимонной кислоты. Плесневые грибы используют для приготовления некоторых ценных сортов сыра (рокфор, камамбер, итальянская горгонцола и др.).

Использование в биотехнологическом производстве грибов позволяет получить вещества, необходимые для сельского хозяйства. Например, дрожжевые грибы содержат большое количество белка, из них получают кормовой белок. Другие грибы продуцируют фитогормоны, например, гиббереллин даже получил свое название от сумчатой стадии гиббиреллы фуджикуроя (гриб из рода фузариум). Эти производства очень выгодны, поскольку в качестве пищевого субстрата используют отходы производства, в том числе и углеводороды нефти. Вместе с сапрофитными бактериями грибы используются для очистки сточных вод.

Однако далеко не все грибы полезны для человека. Ряд грибов содержат высокотоксичные вещества, причем многие из них не разрушаются при кипячении (бледная поганка, мухоморы, ложные опята и др.). Употребление таких грибов в пищу чрезвычайно опасно и нередко приводит к смерти. Некоторые из них живут на человеке как паразиты, вызывая ряд заболеваний кожи (например, трихофитию – стригущий лишай, паршу, дерматиты), дыхательной и других систем. Несомненно, вредят хозяйственным интересам человека возбудители заболеваний сельскохозяйственных растений (фитофтора, спорынья, головневые, ржавчинные и многие другие). Например, в 1845 г. в Ирландии широкое распространение фитофторы привело к полной гибели урожая картофеля, что повлекло за собой голод и последующую панику. В результате к 1851 г. численность населения страны уменьшилась на 2 млн. человек – одни умерли от голода, другие сочли за благо уехать. Милдью, или ложная мучнистая роса,

была завезена в Европу из Америки и быстро уничтожила почти все виноградники Франции.

Иногда паразиты растений одновременно оказываются опасными и для человека. Например, сумчатый гриб спорынья поражает во время цветения хлебные злаки. В образующихся при этом рожках (склероциях) содержится много (0,0001 – 0,75%) сильнодействующих алкалоидов (производные лизергиновой и изолизергиновой кислот, а также клавинные алкалоиды – агроклавин, элимоклавин и др.), которые воздействуют на нервную систему, вызывают сокращение гладких миоцитов. Употребление в пищу продуктов, приготовленных из пораженного зерна, вызывает развитие клавицепсотоксикоза, или эрготизма, который протекает в гангренозной или конвульсивной форме (в народе называется «злыми корчами»). Гангренозная форма известна очень давно и ранее называлась «антонов огонь», по имени ордена Святого Антония, который занимался помощью заболевшим людям. Эрготизм проявляется в судорогах, галлюцинациях и может привести к смерти. От этого заболевания в средние века умирало немало людей (только в Лиможе в 994 г. умерло 40 000 человек).

Паразитические грибы вызывают заболевания домашних животных, например, аспергиллез птиц, развивающийся в легких, стахиботриотоксикоз (по названию гриба-возбудителя) лошадей, заболевания рыб и др.

Вредят не только паразиты, деятельность многих сапрофитных грибов тоже может быть опасной, но, в отличие от паразитов, они портят продукты питания и разрушают предметы окружения человека, используя их в качестве субстрата. Таким образом портятся меховые и кожаные изделия, ткани на основе природных волокон (шелковые, шерстяные, льняные, хлопчатобумажные). Чешский миколог **В. Рипчек** установил, что ксилофиты (грибы, разлагающие древесину) обычно уничтожают 10 – 30% заготовляемой древесины! Поселяясь на деревянных постройках, такие грибы постепенно разрушают их. Многие грибы разрушают бумагу. При отсутствии должного контроля они могут нанести невосполнимый вред ценным книгам – за три месяца грибы разрушают до 60% волокон бумаги. По данным **Л. А. Беляковой**, насчитывается не менее 200 видов грибов разрушителей бумаги. Вредоносная деятельность грибов хорошо известна работникам музеев – там грибы поселяются на картинах, иконах и других предметах искусства и культа, разрушая при этом лакокрасочный слой, холсты, древесину и другие части, содержащие органические вещества. Борьба с вредоносными грибами, мероприятия по предотвращению их деятельности и восстановление уже испорченных предметов требует весьма крупных затрат.

ЛИШАЙНИКИ

Лишайники представляют собой не самостоятельный организм, а симбиоз представителей двух царств – гриба и водоросли. Лишайники длительное время рассматривали в качестве отдельной группы низших растений, однако участие в их образовании гетеротрофного организма – гриба позволяет выделить их в самостоятельную группу. Кроме того, в составе лишайника могут находиться не настоящие водоросли (т. е. эукариоты), а сине-зеленые (прокариоты), которые к царству растений никакого отношения не имеют. Двойственная природа лишайников была открыта в 1867 г. немецким ботаником **Симоном Швенденером**.

Взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике настолько глубоки, что появляются совершенно новые морфологические формы, совершенно не похожие ни на грибы, ни на водоросли. Меняется их физиология и метаболизм, например, синтезируются *лишайниковые кислоты*, которые больше никто вырабатывать не может. Лишайники обладают особыми способами размножения.

КОМПОНЕНТЫ ЛИШАЙНИКА

Как мы уже говорили, лишайник образован из двух организменных компонентов: гетеротрофного гриба, который составляет *микобионт* лишайника, и автотрофной водоросли, которая составляет *фикобионт*. Тело лишайника представляет собой слоевище (таллом), причем основная часть объема слоевища (90 – 95%) приходится на гифы гриба. В качестве микобионта чаще всего присутствуют асковые (сумчатые) грибы, реже базидиальные. Строение гиф в лишайнике имеет ряд особенностей по сравнению с гифами обычных грибов. Гифы членистые, причем отверстия, соединяющие соседние компартменты, имеются не только в поперечных, но и в продольных перегородках (рис. 275). Поскольку лишайники обычно находятся над субстратом, они подвергаются иссушающему воздействию атмосферного воздуха. Для уменьшения потери воды клеточные стенки гиф сильно утолщены, особенно у гиф, расположенных во внешнем слое. Поскольку поперечные перегородки, разделяющие отсеки гифы, также утолщены, в этих местах увеличивается и диаметр.

Для взаимодействия водорослей и правильной их ориентации в теле лишайника имеются особые *двигающие гифы*, которые могут перемещать клетки водоросли в нужное место. Другой особенностью микобионта является наличие *ищущих* и *охватывающих* гиф, которые необходимы для улавливания из внешней среды водорослей в процессе формирования таллома (рис. 276). В нижней части слоевища часто имеются *жировые гифы*, содержащие

большое количество жира, интересно, что чаще всего такие гифы имеются у лишайников, живущих на известняках. Значение этих гиф еще не выяснено. Выделенные и культивированные на питательных средах микобионты становятся совершенно не похожими на слоевище лишайника, большую часть которого составляют именно гифы гриба, а не водоросли. Обычно при этом образуются слизистые массы (в жидких средах) или компактные структуры (на твердых средах). Рост лишайников и в природе идет очень медленно, при культивировании микобионта он еще более замедляется (примерно 1 – 2 мм в месяц). Полагают, что вне лишайника микобионт в природе выжить не может.

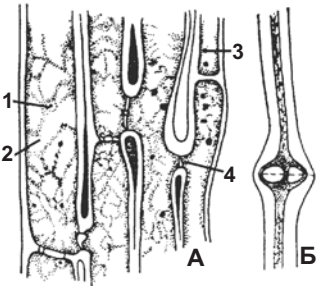


Рис. 275. *Гифы лишайников:*
А – строение гиф; Б – расширения гиф на месте расположения поперечной перегородки; 1 – ядро; 2 – вакуоли; 3 – резервные вещества; 4 – плазмодесма (по Голубковой)

В составе фикобионта (водорослевого компонента) лишайника встречаются сине-зеленые водоросли и различные представители настоящих (эукариотических) водорослей – зеленые, желтые и бурые. Установлено, что для гриба не имеет особого значения, какого вида водоросль ему захватить, обычно его гифы стремятся захватить любые автотрофные клетки, находящиеся в пределах досягаемости. Однако далеко не все виды водорослей способны сосуществовать с грибом, большинство из них не выдерживает и погибает (о возможных причинах этого мы поговорим позже). Только самые выносливые и неприхотливые водоросли способны занять место фикобионта в лишайнике.

Около половины из всех известных лишайников (примерно 10 000 видов) в качестве фикобионта имеют хлорококковую водоросль требуксию. Из других зеленых водорослей в лишайниках встречается хлорелла, псевдохлорелла, хлорококкум, а также улотриксовые (трентеполия, лептозира, фикопельтис и др.). Желто-зеленые водоросли в составе лишайника бывают очень редко, известны лишь два вида, содержащие гетерококкус. Бурая водоросль (петродерма) найдена только у одного вида лишайников. Достаточно часто фикобионтом являются сине-зеленые водоросли (носток, глеокапса, хроококкус и др.).

Находящиеся в составе лишайника водоросли тоже изменяют свою морфологию и зачастую их трудно узнать, сравнивая со свободными особями. Резко замедляется рост, поскольку значительная часть синтезированных органических веществ поглощается грибом. По этой же причине в цитоплазме клеток водорослей в лишайнике практически отсутствуют запасные трофические включения, несмотря на то что фотосинтетическая активность водорослей

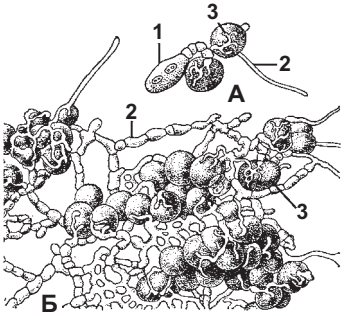


Рис. 276. *Развитие таллома лишайника из прорастающих спор гриба, захватывающих водоросли: А – начальная стадия: 1 – спора; 2 – гифа гриба; 3 – водоросль; Б – более поздняя стадия (по Комарницкому и соавт.)*

сохраняется на прежнем уровне (как и у свободных особей). Однако сожительство с грибом закаляет водоросль, она способна выдержать высушивание (в эксперименте слоевище лишайника сохраняли в высушенном состоянии 23 недели, после чего жизнедеятельность полностью восстанавливалась). Лишайники обладают значительной способностью выдерживать высокие температуры (до +90°С). Таким образом, водоросль (как и гриб), находясь в составе лишайника, в значительной степени изменяет свою морфологию (рис. 277) и физиологию. Но, в отличие от микобионта, водоросли, образующие фикобионт, вовсе не так заинтересованы в сожительстве с грибом, они прекрасно выживают и в свободном состоянии (хотя некоторые из них, в том числе и требуксия, в свободном состоянии еще не найдены).

Взаимоотношения компонентов лишайника. Традиционно взаимоотношения микобионта и фикобионта определяются как взаимовыгодные, т. е. симбиотические, при которых гриб защищает водоросль от высыхания, нагревания, избыточных солнечных лучей и т. д., а также снабжает ее неорганическими веществами, в том числе и водой. Водоросль, в свою очередь, снабжает оба компонента синтезированными органическими веществами. Между тем их взаимоотношения значительно сложнее. В природе не принято добровольно что-то отдавать представителям других видов, чаще всего имеет место обычный отъем, в том числе и нужных веществ. Еще С. Швенденер, открывший двойственную природу лишайников, выдвинул гипотезу о паразитизме гриба на водоросли. Гифы гриба образуют боковые выросты – гаустории, проникающие в клетки водоросли, через которые отбирают необходимые вещества, т. е. проявляют признаки настоящего паразитизма.

Дальнейшее исследование анатомии лишайников показало, что гриб способен формировать несколько типов всасывающих структур. Гаустории могут быть двух типов: *интрацеллюлярные*, если они глубоко проникают внутрь протопласта водорослевой клетки, и *интрамембранные*, которые только прорывают оболочку клетки, но не углубляются далеко в протопласт. Наряду с различными гаусториями гриб может образовывать другой тип боковых выростов – *импрессории*, которые вообще не разрушают клеточную оболочку водоросли, а только вдавливают ее. Особенно

часто и в больших количествах импрессории образуются у лишайников, обитающих в сухих местах. Третий тип всасывающей структуры – *аппрессория* – представляет собой не боковой вырост, как предыдущие типы, а концевую часть гифы, которая упирается в клеточную стенку водоросли, плотно к ней прижимается, но не повреждает ее и не вдавливает в протопласт. Часто специализированные структуры не образуются, а необходимые грибу вещества он получает посредством тонкостенных *обволакивающих гиф*, которые оплетают клетки водорослей (так происходит, например, у кладонии), но оставляют интактными оболочки. Если водоросль имеет нитчатую структуру, то она может быть оплетена слившимися гифами, образующими вокруг водоросли полую трубку.

Таким образом, видно, что гриб вовсе не является желанным объектом для водоросли, напротив, он ведет себя как выраженный паразит, отбирая у автотрофного организма синтезируемые им вещества. Подтверждением тому служит то обстоятельство, что в старых участках лишайника обычно находится много мертвых клеток водоросли, которые не выдержали агрессивного поведения гриба и погибли. При этом гриб использует органические вещества погибших клеток, питаясь сапрофитно. Теперь становится понятным, почему лишь очень малая часть видов водорослей способна жить в составе лишайника.

Однако для большинства паразитов несвойственно чрезмерно агрессивное поведение. Так и гриб, отбирая у водоросли органические вещества, совсем «незаинтересован» в том, чтобы истощить ее настолько, что она не сможет выжить. Поэтому для микобионтов высокоорганизованных лишайников характерно менее активное поведение. Обычно они используют лишь часть водорослевых клеток и не трогают другие, позволяя им расти и даже размножаться. У них также наблюдается образование более щадящих интрамембранных гаусторий, причем с наступлением холодного времени года гаустории вообще отходят от протопласта водоросли. Интрацеллюлярные гаустории свойственны примитивным формам.

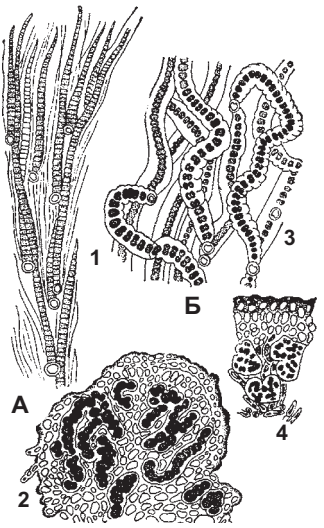


Рис. 277. *Водоросли в составе фикобионта лишайника и в свободном состоянии:*
А – ривулярия: 1 – часть колонии свободноживущей водоросли; 2 – водоросль в слоевище лишайника Lichina; Б – носток: 3 – часть колонии свободноживущей водоросли; 4 – водоросль в слоевище лишайника Pannaria (по Голубковой, с изменениями и дополнениями)

Следует отметить, что водоросль, в свою очередь, не остается безучастной жертвой и «предпринимает» ответные действия для нейтрализации агрессии гриба. Например, у молодых клеток образуются толстые оболочки, препятствующие развитию гаусторий, поэтому грибом поражаются обычно более старые клетки, успевшие вырасти. Часто клетка, в которую внедрилась гаустория, немедленно приступает к делению, плоскость которого проходит непосредственно через участок с гаусторией. В результате дочерние клетки оказываются вне гаустории.

Водоросль тоже проявляет потребность в определенных веществах, будучи автотрофным организмом, она способна самостоятельно синтезировать органические вещества. Однако окруженная гифами гриба водоросль не может поглощать воду и неорганические соли извне, поэтому ей приходится добывать их из тех же гиф. Следовательно, водоросль также проявляет признаки паразитизма, хоть и в значительно меньшей степени, чем гриб. Первым пришел к выводу, что взаимоотношения гриба и водоросли представляют собой взаимный паразитизм, отечественный лихенолог **А. Н. Окснер**.

Таким образом, микобионт и фикобионт в составе лишайника демонстрируют чрезвычайно сложные и противоречивые взаимоотношения.

Морфология лишайников. Тело лишайника не дифференцировано на органы и представляет собой *слоевище* (*таллом*). Часто лишайники окрашены в различные цвета из-за присутствия пигментов (фиолетовые, синие, зеленые, коричневые, красные), которые откладываются в оболочках или в цитоплазме гиф. Окраску слоевища также могут определять свойственные только этим организмам лишайниковые кислоты (они откладываются в виде кристаллов на поверхности гиф). Яркость окраски зависит от степени освещения лишайника – чем оно сильнее, тем ярче окрашен таллом. Лишайники, обитающие в холодном климате (например, в Антарктиде), часто окрашены в темные цвета или даже становятся черными. Такая окраска позволяет поглощать больше света и соответственно нагреваться (напомним, что темные предметы свет поглощают, а светлые – отражают). Внешний вид таллома может быть самым разнообразным, в связи с чем различают несколько морфологических типов: *накипные*, *листоватые* и *кустистые*.

Накипные лишайники имеют вид тонкого налета, или более толстой (несколько мм) корочки, прочно срастающейся с поверхностью субстрата. Их поперечные размеры обычно небольшие (несколько см), но они могут сливаться, образуя довольно крупные пятна (рис. 278). Самыми примитивными накипными лишайниками считаются *лепрозные* слоевища в виде тонкого порошкообразного налета, состоящего из комочков водорослей, окруженных грибными гифами. Такие комочки легко отрываются

и переносятся животными, ветром или водой, что обеспечивает их широкое распространение.



Рис. 278. *Накипные лишайники:*
1 – Rhizocarpon geographicum, ареолированное слоевище с темным подслоевищем; 2 – Haematomma ventosum, ареолированное слоевище (по «Жизнь растений», т. 3)

У более высокоорганизованных форм таллом дифференцирован на *коровой слой*, расположенный снаружи, *слой водорослей* и самый глубокий слой – *сердцевину*. Часто таллом делится на отдельные фрагменты, разделенные трещинами, которые называются *ареолами*, а само слоевище – *ареолированным*. Такие слоевища образуются только на камнях, при этом ареолированная структура помогает выдерживать тепловое расширение скальной породы при нагревании.

Чаще всего таллом накипного лишайника развивается на поверхности субстрата, однако некоторые виды частично или целиком погружаются в субстрат. Если субстратом служит камень, то лишайник называется *эндолитным*, если кора дерева – *эндофлеоидным*. В соответствии с субстратом накипные лишайники делят на *эпигейные* (поверхность почвы), *эпиксильные* (гниющая древесина), *эпифлеодные* (кора деревьев) и *эпилитные* (камень).

Листоватые лишайники имеют вид уплощенной в дорсовентральном направлении пластинки, чаще всего округлой формы. В составе таллома может иметься лишь одна пластинка, тогда он называется *монофильным* (рис. 279), или несколько – *полифильные*, причем пластинки могут быть цельными или рассеченными. Обычно верхняя и нижняя поверхности слоевища имеют разную окраску. Таллом срастается с субстратом посредством ножки – *гомфа* (см. рис. 279-Б), состоящего из грибных гиф (их еще называют *ризинами*). Такое прикрепление значительно менее прочно, чем у накипных лишайников, поэтому слоевище листоватых лишайников значительно легче отделяется от субстрата. Некоторые виды вообще не прикрепляются к субстрату, их слоевище свободно перекатывается ветром, т. е. они представляют собой кочующую форму.

Листоватые лишайники являются более высокоорганизованными, чем накипные. Таллом у них крупнее (10 – 20 см) и более дифференцирован, наряду с верхним коровым слоем в нем появляется нижний коровой слой, расположенный ниже

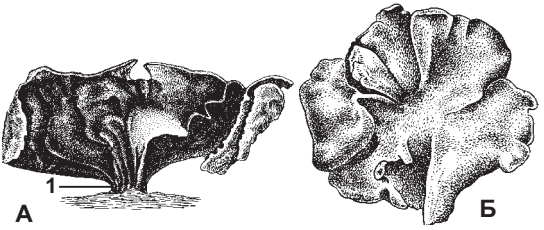


Рис. 279. *Монофильное пластинчатое слоевище:*
А – вид слоевища сбоку; Б – вид слоевища сверху; 1 – гомф (по Голубковой)

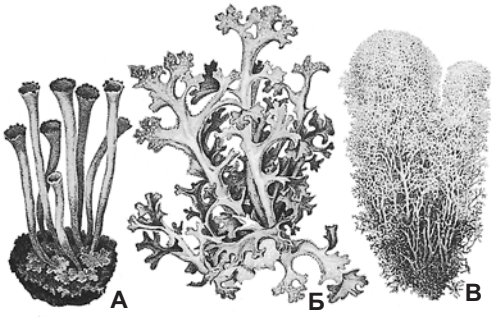


Рис. 280. *Напочвенные кустистые лишайники тундр и сосновых лесов:*
А – Cladonia deformis; Б – Cetraria islandica; В – Cladonia alpestris (по «Жизнь растений», т. 3)

сердцевины. Переходной морфологической формой от накипных к листоватым лишайникам считаются *чешуйчатые* лишайники.

Кустистые лишайники являются самыми высокоорганизованными. Их слоевище имеет вид разветвленного кустика, прикрепленного к субстрату посредством основания таллома – *псевдогомфа* (у лишайников, прикрепленных к камням или коре деревьев) или нитевидными ризоидами (у прямостоячих напочвенных форм). Значительно реже встречаются неветвящиеся формы в виде прямостоячего столбика. Ветвление кустистых лишайников возможно благодаря способности гиф расти не только в горизонтальном (как у накипных и листоватых), но и в вертикальном направлениях, образуя изгибы. Внешний вид кустистых лишайников может быть очень разнообразным (рис. 280). Анатомическое строение кустистых лишайников также более сложное. У видов с лентовидными лопастями имеется еще нижний слой, содержащий водоросли. Сердцевина разделяется на центральную часть, состоящую из плотно уложенных гиф, – осевой тяж и более рыхлую периферическую (рис. 281). Кустистые лишайники демонстрируют исключительную жизнеспособность, их обнаруживали в Антарктиде на расстоянии всего 500 км от Южного полюса.

Большую часть таллома лишайника занимают гифы гриба, относительный объем водорослевых клеток значительно меньше. В зависимости от взаимного расположения гриба и водоросли различают *гомеомерные* и *гетеромерные* слоевища. В первом случае водоросли распределяются среди грибных гиф без особого порядка. Такая более

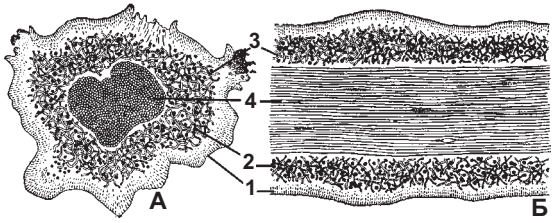


Рис. 281. *Разрезы через лопасть кустистого лишайника уснея:*
А – поперечный; Б – продольный; 1 – коровой слой; 2 – клетки водорослей; 3 – периферическая часть сердцевины, состоящая из рыхлорасположенных гиф; 4 – центральная часть сердцевины – осевой тяж (по Голубковой)

примитивная организация таллома характерна для слизистых лишайников. Фикобионтом в них обычно являются сине-зеленые водоросли. В сухом состоянии таллом представляет собой твердую корку или пленку, но при увлажнении они впитывают очень большое количество воды (в 30 раз больше своей собственной массы) и становятся похожими на студень.

Значительно чаще встречается гетеромерная структура, при котором слоевище дифференцировано на функциональные слои. Напоминаем, что уже у накипных лишайников различаются расположенный снаружи коровой слой, под ним находится слой водорослей (его еще иногда называют гонидиальным слоем) и наиболее близко к субстрату располагается сердцевина. У листоватых лишайников происходит отделение большей части таллома от субстрата, поэтому выделяется еще один слой – нижний коровой. У кустистых лишайников с лентовидными лопастями таллома имеется также дополнительный нижний слой водорослей, что делает ассимиляционные процессы более интенсивными. У некоторых кустистых лишайников дифференцируется центральная часть – сердцевина (см. рис. 281).

Гифы, образующие коровой слой, могут тесно переплетаться, формируя внешнее подобие паренхиматозной ткани. Однако настоящая тканевая организация формируется при трехмерном делении клеток, здесь же этого не происходит (гифы нарастают своими концами), поэтому структурные ансамбли корового слоя лишайника называются *параплектенхимой*, реже *псевдопаренхимой*. У многих кустистых лишайников гифы корового слоя имеют очень толстые оболочки, которые у соседних гиф сливаются в сплошную массу выделяемым ими клейким веществом. Такой слой называется *прозоплектенхиматическим*.

На нижнем коровом слое листоватых лишайников образуются тонкие выросты – *ризоиды*, которые способствуют прикреплению таллома к субстрату. Более толстые выросты называются ризинами, но в их образовании участвует не только кора, но и сердцевина, тяжи которой проходят по центру ризины. Нижняя кора и сердцевина также формируют гомф, которым слоевище крепится к субстрату (см. рис. 279-Б). Сердцевина образована рыхлорасположенными гифами, что позволяет воздуху циркулировать по слоевищу и обеспечивает газообмен.

Размножение лишайников. Размножение лишайников столь же своеобразно, как и вся их организация. Каждый из компонентов таллома способен размножаться индивидуально, например, клетки водоросли время от времени делятся, однако последующее развитие нового таллома возможно лишь в случае повторной встречи гриба и водоросли. Поэтому более перспективным (во всяком случае, для микобионта) будет такой способ размножения, при котором генеративные структуры содержат оба компонента.

Большинство лишайников размножаются преимущественно **вегетативным путем**, причем для многих из них этот способ размножения остается единственным. Высыхая, слоевище становится очень хрупким и от него легко отламываются кусочки, которые затем подхватываются ветром и распространяются. Так происходит у многих лишайников тундры.

Соредии и *изидии* являются специализированными структурами вегетативного размножения, причем каждая из них содержит элементы микобионта и фикобионта. Соредии представляют собой микроскопические комочки клеток водоросли, окруженные гифами гриба (рис. 282). Скопление соредий (они называются *соралями*) напоминает порошкообразную массу, которая покрывает сверху слоевище или окружает таллом по внешнему периметру. Образование соредий возможно только в слое таллома, содержащем водоросли (гонидиальном слое), и через разрывы верхнего корового слоя соредии выходят наружу, образуя скопления – сорали. Соредиями размножаются главным образом высокоорганизованные лишайники (листоватые и кустистые), которые обычно не образуют плодовых тел.

Изидии также свойственны листоватым и кустистым формам, но они образуются реже, чем соредии. Морфологически изидии представляют собой мелкие выросты на верхней поверхности таллома, внутри которых находятся водорослевые клетки, окруженные гифами. Снаружи изидии покрыты коровым слоем. Внешний вид изидий может быть самым разнообразным, но для каждого вида лишайников специфична определенная форма.

Бесполое размножение лишайников у каждого из компонентов происходит самостоятельно. Микобионт может образовывать конидии, пикноконидии и стилоспоры, формирующиеся экзогенно. *Конидии*, которыми размножаются многие свободноживущие грибы, у лишайников в природе образуются очень редко, гораздо чаще их можно наблюдать

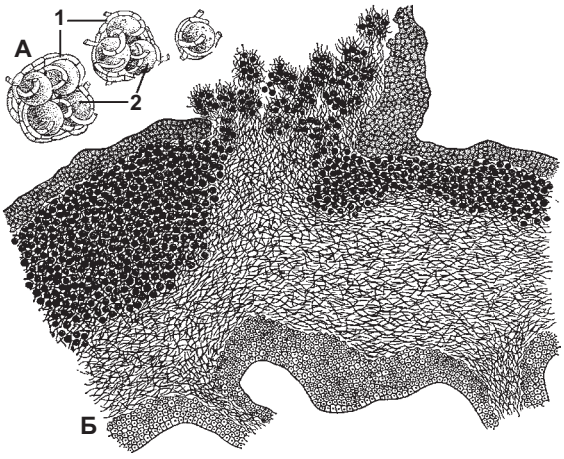


Рис. 282.
Вегетативное размножение лишайников с помощью соредий:
А – соредий (1 – клетки водорослей; 2 – гифы гриба); Б – схема образования соредий в слоевище (по Голубковой)

при искусственном культивировании микобионта. *Пикноконидии* представляют собой очень мелкие клетки (ширина около 1 мкм и длина около 5 мкм) различной формы, которые в огромном количестве образуются в замкнутых вместилищах округлой формы с отверстием в верхней части, называемых *пикнидиями* (*греч.* pyknos – плотный). Обычно они развиваются на верхней поверхности таллома или по его краям. *Стилоспоры* также развиваются в пикнидиях (только реже), но имеют большие размеры (до 100 мкм в длину) и состоят из двух и более клеток.

Половое размножение характерно для микобионта лишайников, оно сопровождается формированием плодовых тел. В зависимости от систематического положения микобионта различают базидиальные и сумчатые лишайники. Базидиальные лишайники в качестве микобионта имеют базидиальные грибы. Эта совсем небольшая группа (всего около 20 видов) имеет самостоятельное происхождение и распространена преимущественно в тропиках, хотя некоторые из них обитают в умеренном климате и даже в тундре. Базидии у них образуются на нижней стороне слоевища в открытом генеративном слое, где базидии перемежаются со стерильными гифами – парафизами. Плодовые тела нетропических базидиальных лишайников напоминают миниатюрные шляпочные грибы. Развитие базидиоспор во многом сходно с процессом полового спороношения у самостоятельных базидиальных грибов, о чем подробно рассказано в разделе настоящего пособия, посвященном этим грибам.

Большинство лишайников содержат сумчатые грибы, поэтому они объединяются в группу сумчатых лишайников. При половом спороношении у них также образуются плодовые тела, развитие которых у разных форм происходит неодинаково. У *асколокулярных* лишайников вначале образуется строма, состоящая из переплетенных гиф, после чего в ней формируются женские половые органы – архикарпы. Развитие асков со спорами сопровождается образованием вокруг сумок полостей в строме – локул.

У большинства сумчатых лишайников развитие архикарпа начинается на границе сердцевины и слоя водорослей (гимениального слоя), поэтому у них в плодовых телах всегда имеется гимениальный слой. Процесс оплодотворения у лишайников изучен недостаточно, многие исследователи полагают, что плодовое тело развивается из неоплодотворенного аскогона.

У сумчатых лишайников выделяют следующие основные типы плодовых тел: *апотеции*, *гастротеции* и *перитеции*.

Апотеции являются плодовыми телами открытого типа, которые наиболее широко распространены среди лишайников. Они

представляют собой мелкие (обычно 1 – 2 мм, реже крупнее или мельче) структуры округлой или овальной формы, расположенные на верхней (очень редко, только у нефромы и у нефромопсиса, на нижней) поверхности таллома. Апотеций состоит из уплощенной центральной части – диска и валика, окружающего этот диск по периферии. Репродуктивной функцией апотеция обладает диск, верхний слой которого (гимениальный слой) образован многочисленными сумками, ориентированными вертикально, и стерильными гифами (парафизами). Верхние концы парафиз имеют булавовидные утолщения, которые, смыкаясь, образуют над сумками (они лежат несколько ниже) защитный слой – *эпитеций*. Именно от эпитеция зависит окраска апотеция. Под гимениальным слоем находится слой плотно переплетенных гиф – *гипотеций*, в котором развиваются аскогенные гифы и находятся основания парафиз.

Валик, окружающий диск с боков и снизу, выполняет защитную функцию. В зависимости от строения валика, различают несколько типов апотециев: *леканоровые*, *лецидеевые* и *биаторовые* лишайники.

Леканоровые апотеции характеризуются тем, что их диск окружен валиком, сходным по внутреннему строению и окраской с талломом, причем окраска валика и диска всегда разная. В составе валика (так же как и таллома) выделяются коровой слой, слой водорослей и более рыхлая сердцевина. Название этого типа плодовых тел происходит от латинского названия рода *леканора*.

Лецидеевые апотеции имеют валик, окрашенный так же, как и диск (обычно в черный цвет), при этом они отличаются высокой твердостью. Строение валика иное, чем основной таллом, его образуют плотно прилегающие друг к другу темноокрашенные гифы, которые в совокупности составляют *эксципул*, окружающий со всех сторон диск. Лецидеевые апотеции образованы только грибными гифами и не содержат водорослей. Название этого типа плодовых тел происходит от латинского названия рода *лецидея*.

Биаторовые лишайники во многом похожи на лецидеевые, но, в отличие от них, имеют более мягкую консистенцию, кроме того, они окрашены в светлые тона и никогда не бывают черными.

Гастеротеции также являются открытыми плодовыми телами, но они встречаются очень редко (только у двух родов накипных лишайников: опеграфа и грифис). Их диск, располагающийся глубоко, имеет вид узкой полоски. Вокруг диска возвышается край, который может принадлежать слоевищу или самому гастеротецию.

Перитеции, в отличие от апотециев и гастеротециев, являются плодовыми телами закрытого типа. Морфологически они представляют собой округлые или кувшинообразные структуры, глубоко погруженные в слоевище. Перитеции сообщаются с окружающей средой через маленькие отверстия на вершине, которые иногда называют устьицами (не путать с настоящими устьицами высших растений!). Через эти же отверстия зрелые споры покидают перитеций. В составе стенки плодового тела выделяют наружный слой (эксципул), образованный несколькими слоями гиф, иногда снаружи имеется еще одна оболочка – *покрывальце*. Внутри лежит гимениальный слой, состоящий из развивающихся сумок и парафиз. Этот слой формируется на узком внутреннем слое стенки перитеция – гипотеции. Вблизи отверстия имеются особые нитевидные гифы – *перифизы*, выполняющие защитную функцию.

Форма сумок может быть самой разнообразной, количество созревающих в них спор у разных видов также неодинаково – от одной крупной до 200. У большинства видов стенка сумки имеет одну оболочку, но у некоторых форм (прежде всего у асколокулярных лишайников) оболочек может быть две.

Споры окружены двуслойной оболочкой, состоящей из наружного слоя (экзоспория) и внутреннего (эндоспория). Каждая спора содержит ядро и небольшое количество цитоплазмы. Форма и размеры спор разнообразны. Выход спор может быть пассивным в результате разрушения стенки сумки, но чаще они выбрасываются из сумки за счет увеличения внутри сумки осмотического давления. Общее количество спор, образуемых лишайником, очень велико. Например, только один апотеций лишайника солорины продуцирует около 124 000 спор. Выход спор из сумок зависит от погодных условий и прежде всего влажности – увлажнение стимулирует освобождение спор (споруляцию).

Большинство спор погибает и только немногие из них попадают в благоприятные условия и прорастают. Проросшие из споры гифы выживают только, если встретят поблизости подходящую водоросль. Тогда клетки водоросли оплетаются гифами гриба и постепенно формируется таллом (см. рис. 276).

Экология лишайников. Лишайники способны заселять практически любые субстраты, если только они располагаются неподвижно. По этому признаку различают *эпилитные* лишайники, которые поселяются на поверхности камней, *эпигейные* – на поверхности почвы, *эпиксильные* – на разлагающейся древесине, *эпифитные* – на коре деревьев и многие другие. При этом часть видов способна жить на разных субстратах, тогда как другие заселяют только определенный тип, поэтому каждая группа делится внутри себя на более мелкие подгруппы, живущие на определенных

типах горных пород, видах деревьев, типе почв и т. д. Эпилитные формы часто представлены накипными лишайниками. Вместе с ними можно встретить листоватые, но кустистые очень редко. Эпигейные лишайники обычно поселяются на очень бедных почвах, часто сильно закисленных (pH = 3), на которых растения не выживают. Среди таких форм много кустистых лишайников. Структура и состав коры заселяемого дерева оказывают большое влияние на видовой состав эпифильных лишайников, которые избирательно заселяют только определенные виды.

Лишайники очень требовательны к *освещению*, так как синтез органических веществ у них осуществляется фототрофным фикобионтом. Потребность в свете у разных лишайников неодинакова. Большинство видов предпочитают хорошо освещенные места, но имеются и тенелюбивые. При этом нужно помнить, что водоросли, входящие в состав лишайника сильно затенены гифами гриба, поэтому значительная часть света не используется. Очень часто лишайники можно обнаружить в тех местах, где растения жить не могут, в то же время более комфортабельные места обитания остаются неосвоенными. Объяснением этому является то обстоятельство, что лишайники значительно менее (примерно в 15 раз) эффективно ассимилируют органические вещества, чем растения, поэтому конкурировать с последними они не могут и заселяют недоступные для растений места.

Большинство лишайников способны длительное время переносить недостаток *увлажения* и по этому показателю превосходят растения. Однако вода им все же необходима, и они поглощают ее извне, причем не только в жидком виде, но и в виде паров из атмосферного воздуха. Некоторые виды могут жить и под водой, заселяя периодически затопляемые места.

Значение *температуры* среди других абиотических факторов менее велико. Лишайники удивительно выносливы и могут переносить как высокие (+50 ... +60°С в пустынях), так и низкие (ниже −50°С в Арктике и Антарктике) температуры. Причем фотосинтез может проходить при отрицательных температурах. Например, установлено, что у арктических видов происходит активное поглощение углекислого газа при −10°С и продолжается даже при −25°С, что невозможно для растений. Антарктические виды живут при ежедневных отрицательных температурах (даже летом). Однако при высоких температурах (свыше +35°С) фотосинтез у лишайников прекращается, тогда как у высших растений углекислый газ фиксируется и при большей жаре (до +50°С). Оптимальные температуры видоспецифичны, но у большинства видов фотосинтез наиболее интенсивен при +10 ... +25°С.

Считается, что лишайники чрезвычайно остро реагируют на загрязненность воздуха, поселяясь лишь в экологически чистых

местах. Действительно, некоторые виды не выдерживают малейшего загрязнения, и если оно имеет место, быстро погибают. Однако некоторые виды успешно приспосабливаются к этому фактору и способны жить даже в сильно загрязненных городах, причем отдельные формы даже предпочитают именно такие условия. Наименее выносливы кустистые лишайники, которые при усилении загрязнения воздуха погибают первыми, затем погибают листоватые, самыми выносливыми являются накипные формы.

Наиболее опасны для лишайников соединения серы (главным образом двуокись серы). Так, например, при концентрации этого вещества 0,08 – 0,10 мг/м^3 гибнут почти все виды лишайников. Отрицательное воздействие на лишайники оказывают и многие другие загрязнители воздуха.

Конкурентоспособность лишайников в борьбе с растениями невелика. Она ограничивается выделением различных веществ (например, лишайниковых кислот), ограничивающих прорастание семян и развитие корневой системы проростков. На взрослые растения лишайники почти не оказывают влияния, напротив, растения обычно вытесняют лишайники. Основной причиной этого является чрезвычайно медленный рост лишайников. Наиболее быстро растут кустистые и листоватые формы, например, кустистый лишайник рамалина сетчатая в среднем по влажности году вырастает на 36,5 мм, а в наиболее влажные годы – до 90 мм. Значительно медленнее растут накипные лишайники (особенно растущие на камнях), например, в арктических широтах ризокарпон географический прибавляет за год всего 0,25 – 0,5 мм. Столь медленный рост объясняет, почему большая часть слоевищ, которые можно встретить, имеют довольно почтенный возраст (около 50 лет), несмотря на скромные размеры.

Значительно более ожесточенно идет борьба между самими лишайниками, которая может быть внутривидовой и межвидовой. В первом случае обычно побеждает более молодой экземпляр, а во втором – относительно быстрорастущий (сам термин «быстрорастущий» применим здесь весьма условно). В процессе борьбы контактирующие слоевища воздействуют друг на друга своими выделениями, чисто механически стараются сдавить таллом соседа и смять или затенить его. В редких случаях слоевища сливаются, не нанося друг другу вреда (чаще всего это происходит у накипных лишайников, реже у листоватых).

Значение лишайников в природе достаточно велико, поскольку они способны расти даже там, где не могут жить растения. Первыми заселяя безжизненные субстраты, они участвуют в процессах почвообразования, что делает возможным дальнейшее поселение растений. Лишайники поглощают минеральные вещества из каменистого субстрата, включая их тем самым в биологический

круговорот. Талломы лишайников создают условия для формирования сообществ различных организмов (среди них находят себе убежища различные беспозвоночные).

Определенное воздействие на другие организмы оказывают различные вещества, выделяемые лишайниками. Это прежде всего лишайниковые кислоты, которые могут выделять только лишайники, но неспособны специально выделенные микобионты, или фикобионты. Установлено, что деревья, покрытые лишайниками, в меньшей степени страдают от разрушительной деятельности грибов, питающихся древесиной, поскольку лишайники выделяют вещества, которые подавляют рост гриба.

Лишайники накапливают в себе значительное количество энергетически ценных веществ, что делает их весьма привлекательными для многих животных, питающихся ими. Особенно большое кормовое значение лишайники имеют в тундровых и лесотундровых областях, где составляют значительную часть покрова. Именно лишайники являются основой рациона северных оленей – важных полудомашних животных оленеводческих народов Севера.

Участие лишайников в хозяйственной деятельности человека незначительно. Наиболее значимы тундровые лишайники (главным образом различные виды кладонии, которые обычно называют ягелем, или «оленьим мхом», что систематически совершенно неверно, поскольку все мхи являются высшими растениями, а не лишайниками), которые служат основным кормом для северных оленей. Используются пигменты, содержащиеся в грибах некоторых лишайников, например орсеин, используемый при окраске шерстяных тканей, или лакмус, которым определяют pH среды. Некоторые виды лишайников используются в парфюмерии и в медицине, например, исландский мох.

К сожалению, промышленное производство, сопровождаемое вредными выбросами в атмосферу, приводит к сокращению численности лишайников, особенно в городах. Небрежное, а часто даже преступное отношение к природе в ходе освоения нефтяных и газовых месторождений влечет за собой загрязнение огромных территорий, от чего страдают, в первую очередь, лишайники. Даже обычный след от гусениц прошедшего по тундре вездехода наносит лишайниковому покрову раны, которые будут зарастать долгие десятилетия. Поэтому лишайники нуждаются в срочной и долговременной программе по их защите.

ЖИВОТНЫЕ

Все животные являются эукариотическими организмами. Вместе с грибами и слизевиками они относятся к гетеротрофным организмам. Следовательно, для жизни им необходимы готовые органические вещества, которые они получают извне с пищей. В биоценозах животные входят в блок *консументов*, который подразделяется на несколько порядков: первого (животные, непосредственно питающиеся растениями, – травоядные), второго и последующего порядков (плотоядные животные, питающиеся травоядными животными и другими плотоядными). Поэтому существование животных возможно лишь в тесной связи с растениями, которые, напоминаем, составляют в любом биоценозе блок *продуцентов* (автотрофных организмов, связывающих неорганические вещества в сложные органические соединения).

Своеобразным исключением можно считать некоторых жгутиконосцев, обладающих хлоропластами. Они могут на свету осуществлять реакции фотосинтеза, а в темноте поглощать готовые органические вещества. Чередование автотрофного и гетеротрофного питания называется *смешанным*, или *миксотрофным*, питанием. При этом следует отметить, что систематическое положение таких микроорганизмов остается спорным, и многие ботаники относят их к растениям.

Видовое разнообразие животных очень велико, они значительно превосходят по этому показателю другие царства. К настоящему времени известно более двух миллионов видов, и каждый год ученые открывают новые. В основном это беспозвоночные, однако вполне возможно обнаружение новых животных более крупных размеров, потому что до сих пор человек раскрыл далеко не все тайны океанских глубин. Наверняка там обитает множество еще неизвестных форм, и нас со временем ожидают громкие открытия.

Царство животных разделяют на два подцарства: одноклеточные и многоклеточные, каждое из которых включает в себя по несколько типов.

ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ, ИЛИ ПРОСТЕЙШИЕ

Главной характерной особенностью представителей этого подцарства следует считать **одноклеточное строение организма**. В отдельных случаях некоторые формы простейших могут напоминать многоклеточные образования. В частности, книдоспоридии образуют многоядерные *плазмодии*. Кроме того, ряд простейших образуют колонии. Однако они не являются многоклеточными, поскольку ядра плазмодия не обособлены, а клетки колониальных форм,

несмотря на то, что они могут быть соединены между собой цитоплазматическими мостиками, всегда располагаются в один слой и остаются недифференцированными.

Клетка простейшего содержит все компоненты и органеллы, свойственные эукариотической клетке (более подробно об этом сообщается в разделе, посвященном строению животной клетки). Наряду с этим у них можно обнаружить самые разнообразные специфические структуры, свойственные только им. К таким образованиям можно отнести сократительные вакуоли, светочувствительное пятно (глазок, или стигма), трихоцисты, мионемы, клеточный рот, клеточная глотка, порошица и др. Цитоплазма простейших обычно разделяется на два слоя: более плотный наружный – *эктоплазму* и внутренний, содержащий большинство органоидов и ядро, – *эндоплазму*.

Между эктоплазмой и эндоплазмой у свободноживущих пресноводных форм имеется одна или две *сократительные вакуоли*. Их главной функцией является регуляция водно-солевого баланса в клетке. Содержание солей в клетке значительно выше, чем в окружающей ее пресной воде. По закону осмоса растворитель всегда пассивно перемещается из области низкой концентрации растворенного вещества в область его более высокой концентрации. В данном случае растворителем является вода, которая должна постоянно проникать в клетку простейшего, чтобы разбавить относительно высокое содержание солей в цитоплазме. Однако чрезмерное обводнение клетки неминуемо повлечет за собой ее гибель. Чтобы этого не случилось, сократительные вакуоли время от времени пульсируют, выбрасывая из клетки поступившую в нее излишнюю воду (*систола* сократительной вакуоли). Продолжительность паузы между двумя сокращениями пропорциональна концентрации солей в окружающей клетку жидкости – чем она ниже, тем чаще сокращаются вакуоли, и наоборот. Соответственно морские и паразитические простейшие не нуждаются в сократительных вакуолях, поскольку содержание солей вокруг них такое же, как и в цитоплазме. Поэтому такие органеллы имеют только пресноводные простейшие.

Подавляющее большинство простейших обладают способностью активно двигаться. Формы, не обладающие жесткой оболочкой клетки, или *пелликулой*, используют для этой цели временные выросты тела – *ложные ножки*, или *псевдоподии* (например, амебы). Если же оболочка имеется и форма тела постоянна, то образовывать псевдоподии клетка не может, и простейшее перемещается в пространстве посредством жгутиков или ресничек (например, жгутиконосцы и инфузории). Наличие органоидов движения обеспечивает клетке не только подвижность, но и позволяет ей захватывать пищу. Псевдоподии обволакивают со всех сторон пищевые частицы, и они в составе *пищеварительной вакуоли*

попадают в цитоплазму. Реснички (часто специализированные) направляют пищу в клеточный рот (*цитостом*), а винтообразное движение жгутика создает у его основания разреженное пространство, и в образовавшийся мини-водоворот вовлекаются в том числе и пищевые частицы. Образовавшаяся пищеварительная вакуоль затем сливается с первичными лизосомами, гидролитические ферменты последних расщепляют органический субстрат до доступных клетке мономеров.

Как уже отмечалось, многие простейшие имеют уплотненный слой цитоплазмы, которая называется *пелликулой*, или даже клеточную оболочку. Этот признак выделяет клетки простейших среди других животных клеток. Напоминаем, что животная клетка, в отличие от клеток растений и грибов, обычно не имеет внешней оболочки (более подробно об этом рассказано в разделах, посвященных строению животной и растительной клеток). У разных представителей строение пелликулы может иметь различные особенности, но при этом она обеспечивает надежную защиту микроорганизму. Ряд простейших не имеют плотной оболочки, но образуют защитную капсулу из плотного органического (например, псевдохитина у раковинных амеб) или неорганического (соединений кальция, кремния, стронция и др. у лучевиков и морских солнечников) вещества.

Как и у всех эукариот, клетка простейших содержит оформленное ядро. Чаще всего присутствует одно ядро, но встречаются и многоядерные (например, плазмодии, инфузории). Количество наборов хромосом также неодинаково. Зигота всегда диплоидна, однако двойной набор хромосом в течение жизни сохраняется не у всех простейших, и в результате последующего мейоза образуются гаплоидные клетки (например, у споровиков и жгутиконосцев). Кроме того, макронуклеус инфузорий представляет собой высокополиплоидное ядро.

Размножение простейших осуществляется половым и бесполым путями. У разных форм можно встретить все варианты полового процесса: изогамию, анизогамию и оогамию. Причем у колониальных жгутиконосцев отмечается тенденция к усложнению полового процесса по мере увеличения числа клеток в колонии. Так, у восьмиклеточной колонии стефаносферы гаметы не различимы между собой (изогамия). У пандорины колония состоит уже из 16 клеток, у нее гаметы различаются по размеру (анизогамия). Колонии вольвокса насчитывают свыше 10 000 клеток, у них уже четко выделяется крупная неподвижная женская гамета и мелкая подвижная мужская, причем последних образуется намного больше. Это пример оогамии. Половой процесс у простейших не обязательно сопровождается привычным слиянием гамет с образованием зиготы. У инфузорий, например, половые клетки вообще не образуются, а происходит лишь частичное соединение половых партнеров, в качестве которых выступают обычные клетки, но с гаплоидными ядрами, посредством

цитоплазматического мостика (такая форма полового процесса называется *конъюгацией*). Только у самых примитивных простейших (например, амеб) половое размножение неизвестно. Бесполое размножение осуществляется путем митоза ядра и последующего разделения цитоплазмы. У асимметричных простейших некоторые структуры при этом достаются лишь одной из дочерних клеток, а другая впоследствии формирует у себя такие же.

Важной особенностью простейших является их сложный жизненный цикл (не путать с клеточным циклом!), *представляющий собой закономерное чередование полового процесса и следующего за ним одно- или многократного бесполого размножения*. Жизненный цикл может быть довольно сложным, и его стадии широко варьируют у разных микроорганизмов.

К характерным особенностям простейших также следует отнести их способность образовывать цисты (инцистироваться) при наступлении неблагоприятных условий окружающей среды. В процессе *инцистирования* микроорганизм округляется, образует защитную оболочку и становится неподвижным. Так, в состоянии покоя он способен длительное время сохранять свою жизнеспособность. При этом его метаболизм затормаживается или сильно замедляется, что позволяет экономно расходовать питательные вещества. Когда условия среды становятся благоприятными, из цисты выходит нормальный подвижный микроорганизм, который называется *трофозоитом*, или *вегетативной формой*. Таким образом, *можно выделить две основные жизненные формы простейших (точнее, большинства из них) – активный трофозоит с органоидами движения и неподвижная циста.*

Все это позволяет простейшим благополучно выживать, причем нередко в чрезвычайно агрессивных условиях. Если сравнивать их с отдельными клетками многоклеточного организма, то в плане выполнения конкретной функции простейшее будет уступать специализированной клетке макроорганизма – мионемы не могут так же эффективно двигаться, как мышечные клетки, синтез веществ будет осуществляться медленнее, чем у железистых клеток, и т. д. Однако ни одна клетка многоклеточного организма не способна выжить, будучи отделенной от других – эффективно выполняя свою главную функцию, она полностью зависит от других клеток. Тогда как клетка простейшего представляет собой самостоятельный организм, способный выживать в условиях занимаемой экологической ниши, будь то грязная лужа или океан. В этом плане их можно сравнить с социальным укладом натурального хозяйства, когда человек сам изготавливает для себя пусть примитивные, но вполне функциональные предметы и сам добывает себе еду. В то же время более цивилизованные жители города, демонстрируя профессиональное совершенство, в удовлетворении своих потребностей целиком зависят от результата труда людей других профессий.

Простейшие обитают практически везде, где есть вода (напоминаем, что вне водной среды длительное время не может существовать ни одна клетка вообще), – в пресных и соленых водоемах, во влажной почве и других субстратах, в термальных источниках и даже на снегу. Значительная часть простейших (около 3500 видов) является паразитами растений и животных, описаны даже случаи сверхпаразитизма, когда в теле одноклеточного паразита находится другой (его собственный) паразит. Не стал исключением и человек – в его организме могут благополучно развиваться 25 видов одноклеточных микроорганизмов, многие из которых являются возбудителями тяжелых заболеваний (малярия, «сонная болезнь», дизентерия, ряд венерических заболеваний и др.), а другие являются безвредными сапрофитами, поэтому они являются вездесущими.

В отношении систематики простейших существуют определенные противоречия. Нередко всех их относят к одному типу, выделяя в его пределах классы. Однако масштаб специфических черт выходит за пределы классового разделения и требует объединения в более крупные таксоны. Поэтому здесь мы будем исходить из того, что одноклеточные животные микроорганизмы составляют подцарство одноклеточные, и в его пределах рассмотрим типы: 1) саркомастигофоры; 2) споровики; 3) книдоспоридии; 4) микроспоридии и 5) ресничные, или инфузории. Общая численность простейших по разным оценкам (в основном из-за систематических разногласий) колеблется от 10 000 до 50 000 и даже более. Само обиходное название этих животных – микроорганизмы – указывает на их микроскопические размеры. Действительно, подавляющее большинство их находится в пределах 3 – 150 мкм, однако некоторые раковинные саркодовые достигают 2 – 3 см в диаметре, а размеры некоторых многоядерных плазмодиев даже могут быть еще более значительными.

ТИП САРКОМАСТИГОФОРЫ

Этот тип составляют простейшие, которые перемещаются с помощью псевдоподий (саркодовые) или жгутиков (жгутиконосцы). Поскольку имеются своего рода переходные формы, способные образовывать ложные псевдоподии, и при этом они имеют жгутики, эти группы объединяют в один тип с двумя классами: саркодовые и жгутиконосцы.

Класс Саркодовые

Главной особенностью саркодовых является движение посредством псевдоподий. Большинство представителей этого класса – морские обитатели (около 80%), остальные живут в пресных водоемах,

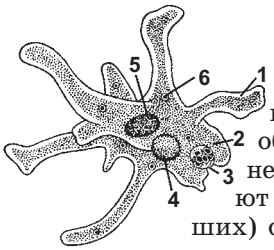


Рис. 283. *Амеба, захватывающая пищу: 1 – эктоплазма; 2 – эндоплазма; 3 – заглатываемые пищевые частицы; 4 – сократительная вакуоль; 5 – ядро; 6 – пищеварительные вакуоли (по Дофлейну)*

во влажной почве или ведут паразитический образ жизни. Выделяют три подкласса: корненожки, лучевики и солнечники. Все они имеют относительно простое (даже среди простейших) строение. Подавляющее их большинство ведет одиночный образ жизни, однако известны и колониальные формы, например, некоторые лучевики образуют колонии чаще всего округлой формы.

Корненожки являются самыми примитивными простейшими. Цитоплазма корненожек не дифференцирована, чаще всего они имеют одно ядро, но есть и многоядерные формы. Содержит все присущие животной эукариотической клетке органоиды. Размеры клеток колеблются от 10 мкм до 3 мм. Наиболее известным представителем подкласса является обыкновенная амеба протей (Amoeba proteus), которая обитает в любом пресном водоеме и достигает внушительных размеров (около 0,5 мм). Перемещается с помощью псевдоподий, которые временно образуются в результате перетекания цитоплазмы из одного участка клетки в другой. Скорость передвижения таким путем невелика (около 200 мкм/мин). Если амеба при этом натыкается на пищевые частицы (мелкие простейшие, бактерии, одноклеточные водоросли, мелкие органические фрагменты органики), она обтекает их и фагоцитирует (рис. 283). Образовавшаяся пищевая вакуоль сливается с первичными лизосомами, и полученные экзогенные органические частицы расщепляются. Расщепленные вещества поступают в цитозоль, а непереваренные остатки выбрасываются наружу посредством экзоцитоза. В отличие от высокоорганизованных простейших, у амебы нет постоянного места для удаления отходов (порошицы), и экзоцитоз осуществляется через любой участок плазматической мембраны. Как и все пресноводные микроорганизмы, амеба имеет сократительную вакуоль (примитивного строения), посредством которой удаляется излишняя вода. Размножается амеба только бесполым путем (рис. 284).

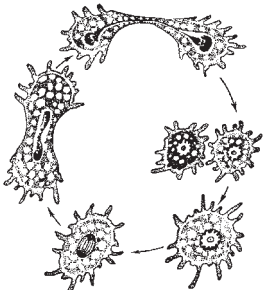


Рис. 284. *Последовательные фазы размножения амебы делением*

Среди саркодовых паразитов человека наиболее известна *дизентерийная амеба*, возбудитель амебной дизентерии (амебиаза). Эти микроорганизмы попадают в организм человека в виде цист, которые он заглатывает при несоблюдении правил гигиены (немытые руки, овощи, фрукты, сырая вода). Первоначально дизентерийная амеба живет

в просвете толстой кишки и питается обитающими там бактериями. Такую форму амебы называют *мелкой вегетативной*, или *формой минута*, ее поперечные размеры составляют 12 – 30 мкм.

Если защитные силы организма ослабляются, то форма минута превращается в патогенную, или *тканевую форму магна*. Ее размеры значительно крупней (до 50 мкм), поэтому ее также называют *крупной вегетативной формой*. Форма магна вырабатывает протеолитические ферменты, разрушающие кишечный эпителий и стенки кровеносных сосудов, вызывая образование язв и кровотечение (кровавый понос, один из симптомов этого заболевания). Сами амебы при этом питаются не кишечной микрофлорой, а эритроцитами. Без лечения может наступить смерть, но если больной лечится, то развитие патогенного микроорганизма идет в противоположном направлении – тканевая форма превращается в мелкую вегетативную, а та, в свою очередь, инцистируется. Огромное количество цист (до 300 млн. в сутки) выводится с фекалиями и оказывается в окружающей среде, заражая ее. Цисты могут выделять и незаболевшие носители микроорганизма. При диагностике следует различать цисты дизентерийной и кишечной амеб. Это легко сделать, пересчитав ядра: у дизентерийной амебы их четыре, а у кишечной – восемь (рис. 285). Кишечная амеба не причиняет вреда человеку, так же как и ротовая амеба.

Кроме амеб, корненожками также являются отряды раковинных амеб и фораминифер. *Раковинные амебы*, как это следует из названия, образуют защитные раковины. Основу их составляют органические вещества, но к ним также могут прилипать песчинки и другие чужеродные частицы, что, несомненно, упрочняет конструкцию раковины. В раковине обязательно присутствует отверстие – устье, через которое высовываются псевдоподии. Эти микроорганизмы живут в пресных водоемах.

Раковина *фораминифер* гораздо более сложна и часто состоит из нескольких камер. Псевдоподии выходят не только через устье, но и через многочисленные отверстия, которыми пронизана стенка раковины и из-за которых эти простейшие получили свое название. Они могут сливаться, в результате раковина снаружи покрыта слоем цитоплазмы (рис. 286). У фораминифер уже имеется половой процесс, в связи с чем жизненный цикл заметно усложняется – в нем выделяют половое и бесполое поколение (каждое из которых образует раковину). Эти микроорганизмы обитают в морях и очень многочисленные. Опадающие на дно пустые известковые раковины со временем

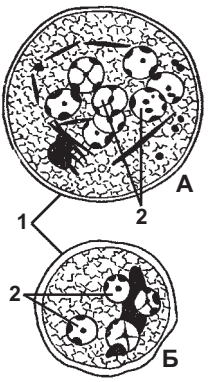


Рис. 285. *Цисты амеб:*
А – кишечной; Б – дизентерийной; 1 – оболочка амебы; 2 – ядра (по Кофоиду)

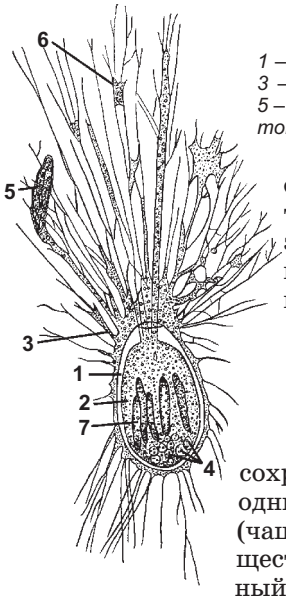


Рис. 286. *Однокамерная примитивная фораминифера:*
1 – хитиноидная раковина; 2 – цитоплазма внутри раковины; 3 – цитоплазма, обтекающая раковину снаружи; 4 – ядра; 5 – захваченная ризоподиями диатомовая водоросль; 6 – анастомозы между ризоподиями; 7 – перевариваемые диатомовые водоросли внутри раковины (по Шульце)

сформировали мощные залежи известняка, которые активно использует человек в своей хозяйственной деятельности. Поэтому фораминиферы приводят к значительным геологическим преобразованиям.

Класс Жгутиконосцы, или Жгутиковые

У большинства представителей этого класса сохраняется постоянная форма тела. Для этого у одних форм образуется жесткая оболочка клетки (чаще всего она состоит из хитиноподобного вещества или из целлюлозы), у других поверхностный слой эктоплазмы уплотняется, образуя пелликулу. Она достаточно эластична, но не настолько, чтобы могли образовываться псевдоподии. Поэтому для передвижения и захвата пищи у жгутиковых имеются жгутики (подробно об их строении и функционировании рассказано в разделе, посвященном ресничкам и жгутикам). Их количество у разных представителей класса варьирует от одного до нескольких тысяч. Вместе с тем встречается небольшое количество видов, совмещающих морфологические признаки саркодовых и жгутиковых. Они обладают жгутиками, но при этом способны также образовывать и псевдоподии. Жгутики обеспечивают значительно более высокую подвижность, чем псевдоподии. Если их несколько, то один из жгутиков тянется вдоль тела и, соединяясь с цитоплазмой, образует тонкую *ундулирующую* мембрану (рис. 287). Эта мембрана совершает волнообразные движения, обеспечивая движение микроорганизма. Необходимую для активной работы жгутика АТР синтезируют расположенные рядом митохондрии.

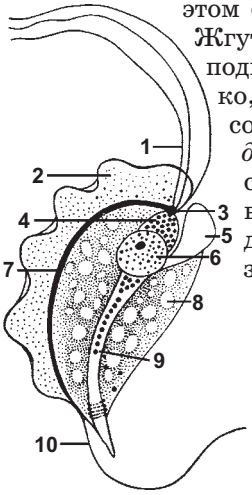


Рис. 287. *Схема строения трихономы:*
1 – передние жгутики; 2 – ундулирующая мембрана; 3 – базальные зерна жгутиков; 4 – парабазальное тело; 5 – цитостом (клеточный рот); 6 – ядро; 7 – опорная фибрилла, проходящая по краю тела у основания ундулирующей мембраны; 8 – вакуоли в цитоплазме; 9 – аксостиль; 10 – задний жгутик – продолжение жгутика ундулирующей мембраны (по Кофоиду и Свизи)

У представителей отряда кинетопластидных неподалеку от базального тельца располагается крупная митохондрия, богатая ДНК, получившая название *кинетопласта*. Жгутиконосцы обычно содержат одно ядро, но встречаются и двуядерные (например, лямблии) и многоядерные (многие опалины), у которых количество ядер может превышать 100.

По типу питания жгутиковые могут быть гетеротрофами или миксотрофами. Последние содержат хлоропласты и совмещают фотосинтез с потреблением готовых органических веществ. Иногда выделяют еще автотрофов, живущих исключительно за счет фотосинтеза, однако систематическое положение таких микроорганизмов среди животных многим кажется сомнительным. Гетеротрофное питание может осуществляться двумя способами: поглощением жидкости или твердых частиц. Растворенные вещества поступают в цитоплазму через всю поверхность тела микроорганизма. Такой способ получил название *сапрофитного* питания.

Поступление твердых частиц обычно осуществляется через фиксированные участки тела, где находится *клеточный рот* (*цитостом*) или участок *липкой цитоплазмы*. Обычно они располагаются у основания жгутика, винтообразное движение которого привлекает в эту область взвешенные частицы. Клеточный рот представляет собой углубление на поверхности клетки. Он ведет в узкий канал – *клеточную глотку* (*цитофарингс*), заканчивающийся в эндоплазме, где от него по мере поступления пищи отшнуровываются пищевые вакуоли. Если цитостома нет, то у основания жгутика на определенном участке может отсутствовать пелликула. Этот участок называется липкой цитоплазмой, поскольку там фагоцитируются твердые частицы. Потребление микроорганизмом твердой пищи получило название *анимального* питания.

Выделение излишней воды (осморегуляция), как и у всех других простейших, осуществляется при помощи сократительных вакуолей, которые имеют более сложное, чем у саркодовых, строение.

Размножение жгутиковых происходит половым и бесполым способами. *Бесполое размножение* сопровождается делением ядра митозом, после чего разделяется вся клетка. Жгутик при этом может отделяться (тогда обе дочерние особи формируют его заново) или отходит одной из клеток, в этом случае отстраивать его приходится только одной молодой клетке. Бесполое размножение также возможно в состоянии цисты. При этом чаще всего происходит несколько митотических делений по типу дробления, т.е. без промежуточного роста делящихся клеток. В результате образуются мелкие клетки.

Половой процесс известен лишь у небольшого числа жгутиковых. В основном, это фотосинтезирующие колониальные формы, но встречаются и одиночные. При этом у одиночных микроорганизмов и малочисленных колоний половое размножение осуществляется в виде изогамии, т.е. сливаются (копулируют) одинаковые

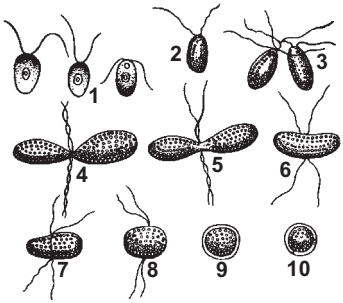


Рис. 288. *Жгутиконосец, половой процесс:*
1 – вегетативные особи; 2 – гаметы;3 – 8 – последовательные стадии копуляции гамет; 9, 10 – зигота (по Догелю)

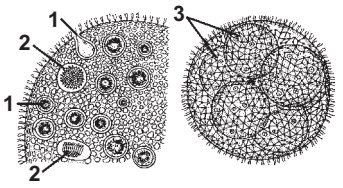


Рис. 289. *Вольвокс – участок колонии с половыми клетками:*
1 – макрогамета; 2 – микрогаметы; 3 – дочерние колонии (по Кону)

гаметы. Так дело обстоит у одиночного жгутиконосца политомы (рис. 288) и колониальной восьмиклеточной стефаносферы. У более крупных колоний имеет место анизогамия или оогамия, причем у вольвокса, обладающего наиболее высокоорганизованной колонией, лишь отдельные клетки способны превращаться в гаметы (рис. 289), тогда как у менее сложных колоний (например, у 16-клеточной пандорины или у 32-клеточной эудорины) все клетки способны стать половыми. В результате копуляции гамет образуется диплоидная зигота. У всех жгутиковых, размножающихся половым путем, имеет место *зиготическая редукция* числа хромосом, т.е. при которой два первых деления зиготы представляет собой мейоз. Следовательно, диплоидный набор хромосом у этих микроорганизмов имеет только зигота, а все остальное время набор хромосом у микроорганизма остается гаплоидным.

Жгутиконосцы морфологически бывают одиночными (свободноживущими и паразитическими) и колониальными. Колонии объединяют клетки одинакового строения, имеющие общее происхождение. Увеличение колонии происходит за счет митотического деления образующих ее клеток. Если деление у всех клеток синхронное и процесс не сопровождается их ростом в промежутках между делениями (как это происходит при дроблении зиготы у многоклеточных), то это называется *палинтомическим делением*, или *палинтомией*. Постепенный рост колонии за счет асинхронного деления ее клеток называется *монотомией*. Деление клеток колонии не сопровождается полным их разделением, и между соседними клетками сохраняются цитоплазматические мостики. Соответственно этому колонии подразделяют на *палинтомические* (пандорина, эудорина, вольвокс и др.) и *монотомические* (уроглenопсис, синкрипта и др.). Чаще всего колония представляет собой шар, что очень удобно для коммуникации между клетками. Однако, наряду с этим, встречаются и колонии иного строения, например древовидный динобрион.

В зависимости от типа питания жгутиконосцы делятся на растительные и животные.

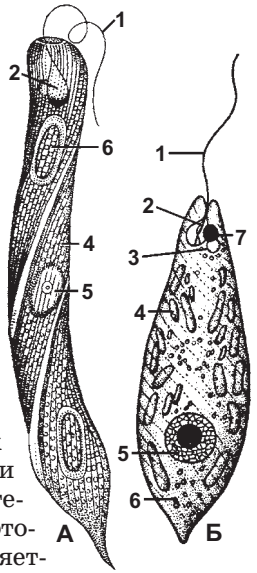


Рис. 290. *Два вида эвглен:*
А – Euglena oxyuris и Б – Euglena viridis; 1 – жгутик; 2 – резервуар сократительной вакуоли; 3 – сократительная вакуоль; 4 – несущие хлорофилл хроматофоры; 5 – ядро; 6 – парамиловые зерна; 7 – глазок (по Дофлейну)

Подкласс Растительные жгутиконосцы

Сюда относят одиночных и колониальных жгутиконосцев, содержащих хлоропласты и способных за счет реакций фотосинтеза самостоятельно обеспечивать себя органическими соединениями. При отсутствии света они способны поглощать экзогенную органику. Растительные жгутиконосцы обитают в соленой и пресной воде, в крупных водоемах входят в состав планктона. Естественно, среди них отсутствуют паразитические формы. Интересной особенностью многих представителей этого подкласса (эвглены, динофлагелляты) является наличие *светочувствительного глазка* (*стигмы*), содержащего красный пигмент, иногда в него вдается своеобразная линза из крахмального зерна. У некоторых динофлагеллят эта структура может достигать значительных размеров – до 25 мкм. Наиболее известным представителем растительных жгутиконосцев является эвглена (рис. 290), а также описанные выше колониальные формы.

Подкласс Животные жгутиконосцы

Этот подкласс объединяет исключительно гетеротрофных жгутиковых. Различные представители подкласса ведут одиночный или колониальный образ жизни. Многие животные жгутиконосцы являются паразитами, в том числе и человека, вызывая ряд тяжелых заболеваний. По этой причине данный подкласс с медицинской точки зрения вызывает особый интерес. Наибольшее количество паразитов человека входит в отряды кинетопластидных и многожгутиковых.

Отряд Кинетопластидные отличает присутствие у его представителей особой органеллы, расположенной вблизи базального тельца жгутика – кинетопласта. На самом деле он представляет собой крупную митохондрию с высоким содержанием ДНК.

Африканские трипаносомы являются возбудителями тяжелейшей *сонной болезни*. В зависимости от географического региона различают восточноафриканскую родезийскую и западноафриканскую гамбийскую трипаносомы. Переносчиком паразита являются кровососущие мухи цеце из рода глоссина, а природным

резервуаром – дикие копытные, в последнее время – прежде всего человек, а также домашние животные.

Для паразита характерен сложный цикл развития. Первая стадия проходит в пищеварительной системе мухи цеце, а вторая в крупном позвоночном животном или человеке. Со слюной мухи-переносчика при укусе патогенный микроорганизм попадает в кровь и лимфу человека, после чего поражается мозг. Симптомы вначале проявляются в виде слабой лихорадки, но затем появляется мышечная слабость, утомляемость, сонливость. Развивается глубокое истощение организма, сонливость сменяют продолжительные периоды коматозного состояния, в течение которых тело больного нередко охватывают судороги. Западноафриканский вариант сонной болезни может развиваться годами (до 10 лет) и без лечения обычно приводит к летальному исходу, хотя известны отдельные случаи спонтанного выздоровления. Восточноафриканский трипаносомоз развивается гораздо быстрее и заканчивается смертью уже на шестом месяце заболевания.

Болезнь, к сожалению, до сих пор распространена в странах тропической Африки (гамбийскими трипаносомами ежегодно заражаются около 10 000 людей, а родезийскими – 1500). Вакцины малоэффективны или неэффективны вовсе, поскольку паразит в ходе развития в организме человека изменяет свои антигенные свойства после каждого размножения. Однако в настоящее время найдены относительно эффективные медикаментозные средства, позволившие в значительной мере понизить смертность.

В Южной и Северной Америке встречается американский трипаносомоз, называемый болезнью Чагаса. Возбудитель поражает сначала макрофаги, а затем поперечнополосатую мышечную ткань (в том числе и кардиомиоциты) или нейроглии мозга, где теряет жгутики и размножается. Описаны случаи обнаружения паразита в селезенке и печени человека. Течение болезни сопровождается слабостью и высокой температурой, у детей она часто заканчивается смертью. Переносчиками являются триатомовые клопы, которых еще называют «поцелуйными клопами» за их склонность пить кровь, прокусывая кожу губ. В кишечнике клопа трипаносомы размножаются и становятся инвазионными (способными инфицировать человека). Испражняясь на коже, клопы оставляют в фекалиях многочисленных паразитов, которые через мелкие повреждения кожи проникают в кровь и разносятся по организму человека.

Кроме человека, некоторые трипаносомы могут вызывать заболевания у верблюдов и рогатого скота. Эти паразиты попадают в организм животных через мух-кровососов. А вот заражение лошадей трипаносомами происходит половым путем, вследствие чего заболевание получило название «случной болезни».

Среди патогенных для человека кинетопластидных важная роль принадлежит лейшманиям, получившим родовое название в честь

английского врача **У. Лейшмана**, который одним из первых описал этих паразитов. Они имеют сложные циклы развития и переносятся кровососущими насекомыми (москитами). Лейшмании являются внутриклеточными паразитами, поражающими систему мононуклеарных фагоцитов. Внутри клеток (прежде всего, моноцитов крови и тканевых макрофагов) паразит находится в амастиготном состоянии (т.е. без жгутиков), но в организме москита или на питательной среде у него образуются жгутики. В зависимости от локализации, лейшманиозы человека бывают двух типов – дерматотропные (поражающие кожу) и висцеротропные (поражающие внутренние органы).

Дерматотропный (или *кожный*) *лейшманиоз* распространен в странах Европы, Азии и Америки с субтропическим климатом. Болезнь еще называют восточной или пендинской язвой (пендинкой), или болезнью Боровского (по имени отечественного врача **П. Ф. Боровского**, первым описавшего лейшмании (1898). Язва развивается на месте укуса москита, обычно на открытых частях тела, после инкубационного периода. Этот период может составлять от одной недели (при лейшманиозе сельского типа) до восьми месяцев (городского типа), при этом отсутствуют какие-либо симптомы. Затем появляется небольшой узелок, который растет и изъязвляется. Язва может сохраняться до двух лет, после чего заживает, оставив на своем месте рубец соответствующего размера.

Бразильский слизисто-кожный лейшманиоз поражает слизистые оболочки носоглотки, гортани, мягкого нёба и половых органов, куда возбудитель поступает с кровотоком. К этому возбудителю организм вырабатывает надежный иммунитет, поэтому повторное заболевание не происходит.

Висцеротропный (или *висцеральный*) *лейшманиоз* развивается во внутренних органах (селезенке, печени, костном мозге), поэтому протекает более тяжело. Инкубационный период от 10 дней до года. Болезнь сопровождается общей слабостью, повышается температура тела, увеличиваются печень и селезенка, развивается малокровие и истощение организма. Кожа приобретает восковой или темный цвет, из-за чего это заболевание в Средней Азии еще называется «кала-азар» – черная болезнь. При отсутствии лечения может наступить смерть.

Отряд Многожгутиковые составляют исключительно паразитические микроорганизмы, все они обладают несколькими жгутиками. Паразитами человека являются трихомонады и лямблии. Распространенный повсеместно *влагалищный трихомоноз* вызывает влагалищная трихомонада. Паразит вызывает воспаление женских и мужских половых органов. Также известна кишечная трихомонада, которая обитает в толстой кишке и питается бактериями. Поскольку патогенное воздействие этого простейшего на организм человека до сих пор не выявлено, нет оснований считать его паразитом. Зато совершенно очевидным паразитом является лямблия, возбудитель *лямблиоза*. Это простейшее получило название в честь

профессора Харьковского университета **Д. Ф. Лямбля,** открывшего его в 1859 г. Микроорганизм имеет выраженную двустороннюю симметрию, два ядра и восемь жгутиков. Наличие на брюшной стороне тела присоски позволяет лямблии прикрепляться к эпителиальной выстилке тонкой кишки. Микроорганизм обычно заселяет верхние отделы тонкой кишки, прежде всего двенадцатиперстную кишку, и поглощает пищу из химуса. Интенсивное размножение паразита приводит к тому, что значительная часть поверхности слизистой оболочки оказывается покрытой слоем микроорганизмов, в результате чего нарушается всасывательная функция тонкой кишки. Заболевание чаще всего развивается у детей. Трофозоиды, оказавшиеся в толстой кишке, инцистируются и выводятся из организма с фекалиями.

ТИП СПОРОВИКИ

В этот тип входят около 2000 видов простейших, все они являются паразитами, что нашло отражение в упрощении строения клетки. В частности, как и все паразитические простейшие, споровики не имеют сократительных вакуолей, у них отсутствуют какие-либо органоиды движения и клеточный рот, поэтому обмен веществ осуществляется через поверхность тела. Другой характерной особенностью споровиков является сложный жизненный цикл, представляющий собой последовательное чередование полового и бесполого размножения. Половому процессу предшествует бесполое размножение в виде *шизогонии*. Она представляет собой многократное митотическое деление ядер в общей цитоплазме, которая при этом увеличивает свой объем (такое многоядерное образование называется *шизонтом*). Затем образуются гаметы, которые сливаются (копулируют). Образовавшаяся зигота обычно формирует плотную оболочку, в силу чего называется *ооцистой*. Первое деление ее всегда мейоз, поэтому у споровиков происходит зиготическая редукция наборов хромосом. После мейоза происходит одно или целая серия митотических делений образовавшихся гаплоидных клеток – *спорозоитов*. Такой тип бесполого размножения получил название *спорогонии*. Таким образом, в обобщенном варианте жизненный цикл споровиков включает в себя **шизогонию, половой процесс и спорогонию**. У разных представителей типа жизненный цикл может иметь свои особенности.

Тип делится на два класса: грегарины и кокцидиеобразные.

Класс Грегарины

Все грегарины являются внеклеточными паразитами различных беспозвоночных (прежде всего, членистоногих). Тело этих простейших обычно имеет продолговатую или (реже) округлую форму. Они обладают более сложным, чем другие споровики, строением.

На переднем конце у большинства грегарин имеется прикрепительная структура – *эпимерит*, с нитчатыми выростами и крючочками, позволяющая паразиту фиксироваться на стенке органа (например, кишки) хозяина (рис. 291). У многих грегарин цитоплазма подразделяется на передний отдел – *протомерит* и задний, несущий ядро – *дейтомерит*. Размеры простейших варьируют от 10 мкм до 16 мм (некоторые паразиты кишечника членистоногих).

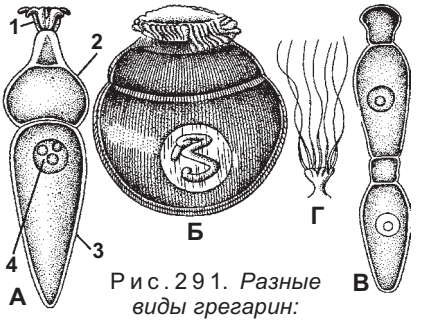


Рис. 291. *Разные виды грегарин:*
А – Corycella armata: 1 – эпимерит; 2 – протомерит; 3 – детомерит; 4 – ядро; Б – Lophorhynchus insignis; В – Hirmocystis ventricosa (две соединившиеся особи); Г – эпимерит Pogonites crinitus (по Василевскому)

Класс Кокцидиеобразные

Класс включает внутриклеточных (на протяжении большей части жизни) паразитов позвоночных. Жизненный цикл сложен, часто происходит со сменой хозяев. При этом хозяин, в организме которого происходит бесполое размножение, называется *промежуточным хозяином*, а тот, в котором паразит размножается половым путем, называется *окончательным*, или *дефинитивным*, *хозяином*. Половой процесс осуществляется путем оогамии.

У кокцидий имеется сложноорганизованная пелликула, состоящая из трех мембран, которая вместе с лежащими под ней в цитоплазме микротрубочками формирует цитоскелет. Наружная мембрана пелликулы всегда остается цельной, а внутренние мембраны прерываются в области

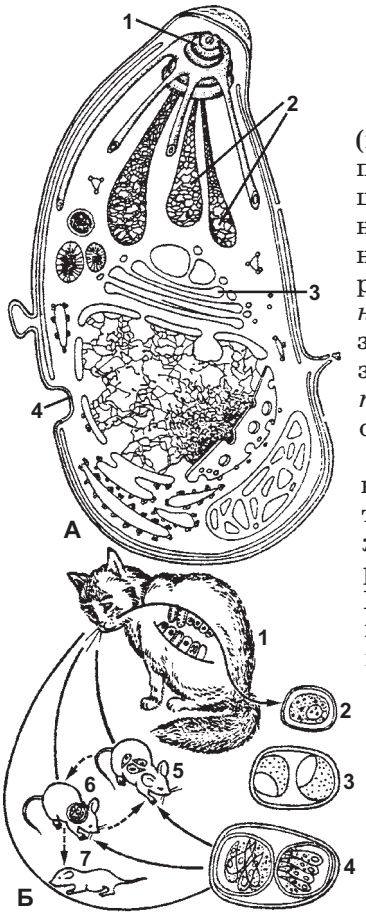


Рис. 292. *Токсоплазма:*
А – субмикроскопическое строение токсоплазмы: 1 – конноид; 2 – роптрии; 3 – комплекс Гольджи; 4 – микропора. Б – цикл полового развития токсоплазмы: 1 – стадия развития в кишках кошки; 2 – 4 – ооцисты токсоплазмы; 5 – пролиферативные стадии в организме мыши; 6 – циста токсоплазмы в головном мозге мыши; 7 – новорожденный мышонок, зараженный трансплацентарно (по Слюсареву и соавт.)

микропор, где отмечается инвагинация наружной мембраны, а также на переднем и заднем концах клетки паразита, где формируются опорные кольца (рис. 292). По современным представлениям, через микропоры пища поступает в цитоплазму клетки, поэтому их даже называют *микроцитостомами*. Эти субмикроскопические образования свойственны всем клеткам кокцидий, кроме мужских гамет (микрогамет).

В области переднего опорного кольца располагается спирально закрученный *коноид*. Полагают, что с помощью этой прочной органеллы паразит проникает в клетку хозяина. Через коноид в заднем направлении проходят несколько (от 2 до 14) мешковидных органелл *роптрий*, которые, по современным данным, также участвуют в процессе проникновения кокцидий в клетку хозяина. Кроме того, в переднем отделе клетки простейшего находятся *микронемы*, значение которых до конца еще не выяснено.

Внешний вид кокцидиеобразных отличается от грегарин. В связи с внутриклеточным образом жизни у них отсутствует необходимость в эпимерите. Также отсутствует разделение тела на протомерит и дейтомерит.

Примером цикла развития кокцидии с одним хозяином может служить эймерия из отряда Кокцидии. Этот микроорганизм обитает в кишечнике позвоночных, у которых он вызывает заболевание кокцидиоз (эймериоз). Некоторые кокцидии поражают домашних животных и тем самым наносят значительный вред животноводству. В особенности восприимчивы к кокцидиозу телята, карпы в прудовых хозяйствах, а также молодые кролики (это заболевание является распространенной причиной массового падежа молодняка).

При заглатывании ооцисты спорозоиты попадают в кишечник хозяина. После этого оболочка ооцисты разрывается, спорозоиты освобождаются из нее и проникают внутрь клеток кишечного эпителия. Там происходит бесполое размножение паразита путем шизогонии, а внутриклеточная особь микроорганизма на этом этапе называется *шизонтом*. Шизогония сопровождается ростом объема цитоплазмы шизонта и многократными митотическими делениями ядра, в результате чего образуется многоядерный шизонт. В итоге вокруг ядер обособляется цитоплазма, и шизонт разбивается на множество мелких одноядерных клеток червеобразной формы – *мерозоитов*.

После разрушения клетки-хозяина мерозоиты выходят в просвет кишки и проникают поодиночке в другие клетки, где также претерпевают шизогонию. Этот процесс повторяется несколько раз, но он все равно конечен, поскольку для полного прохождения жизненного цикла непременно должна наступить стадия полового размножения паразита. Для этого мерозоиты, внедрившись

в клетку-хозяина, не вступают в шизогонию, а преобразуются в гамонты, из которых в последующем образуются гаметы. Гамонты бывают двух типов – *макрогамонты* и *микрогамонты*. Цитоплазма макрогамонтов активно увеличивается в объеме, в ней накапливаются питательные вещества, но сама клетка остается одноядерной и становится яйцеклеткой. Микрогамонты также значительно увеличиваются, но при этом ядро в каждом из них многократно делится (значительно чаще, чем даже при шизогонии), в итоге из микрогамонта образуются многочисленные подвижные мужские гаметы, снабженные парой жгутиков.

После копуляции гамет образуется зигота. Она выделяет плотную оболочку, становясь ооцистой, и с фекалиями выносится в окружающую среду, где ее развитие продолжается. Ядро ооцисты делится мейозом, образуя четыре гаплоидных *споробласта*. Вокруг каждого споробласта формируется оболочка, после чего они уже называются спорами. Затем ядра спор делятся митозом, и внутри каждой из них в итоге находится по два спорозоита. Таким образом, зрелая инвазионная ооциста эймерии содержит восемь спорозоитов, находящихся в четырех спорах.

Развитие других кокцидий – *токсоплазм* – может осуществляться со сменой хозяев. Окончательными хозяевами для этого паразита являются кошачьи, в организме которых паразит проходит описанные выше для эймерии стадии развития, которые завершаются половым размножением и образованием покрытых оболочкой зигот – ооцист. С фекалиями ооцисты попадают в окружающую среду, и там при благоприятных условиях происходит спорогония и формирование спор со спорозоитами. Однако, в отличие от эймерий, зрелая ооциста токсоплазм содержит не четыре, а две споры. В каждой из них находится по четыре спорозоита, поэтому общее число их остается прежним – восемь.

Бесполое размножение осуществляется в организме промежуточного хозяина, которым потенциально могут быть представители огромного количества позвоночных животных, в том числе практически все теплокровные (млекопитающие и птицы) и даже некоторые пресмыкающиеся. Промежуточные хозяева заражаются, проглатывая цисты, а также поедая ткани инфицированных животных (в том числе и промежуточных хозяев) или через их выделения. Также возможно заражение плода от инфицированной матери через плаценту.

Проникнув в пищеварительный тракт промежуточного хозяина, спорозоиты попадают в лимфатический сосуд и с током лимфы переносятся в лимфатический узел, где размножаются. Оттуда они выходят в кровеносные сосуды, через которые распространяются по всему организму. При этом паразиты попадают в скелетные мышцы, печень, селезенку, нервную ткань и посредством

коноида проникают в их клетки. Внутриклеточные токсоплазмы называются *эндозоитами*.

В клетке хозяина паразит активно размножается бесполым путем посредством *эндогонии* (*эндодиогении*) или внутреннего почкования. При этом типе размножения две дочерние клетки параллельно закладываются внутри материнской еще в процессе митоза. Образуется так много токсоплазм, что они переполняют клетку и растягивают ее мембрану. Такая клетка, заполненная простейшими, внешне напоминает цисту, поэтому она называется *псевдоцистой*. Со временем инфицированная клетка разрушается, и токсоплазмы проникают в другие. Токсоплазмы могут находиться в промежуточном хозяине годами (возможно, даже всю жизнь). При этом в тканях (особенно в мозге) образуются скопления паразитов, включающие в себя несколько десятков клеток, окруженных общей оболочкой. Такие скопления называют цистами.

Заражение человека токсоплазмами происходит при контакте с инфицированными кошками и животными – промежуточными хозяевами, а также при употреблении плохо обработанных мясных и молочных продуктов. Токсоплазмоз у взрослых людей чаще всего протекает в легкой форме. При обострении возникает лихорадка, головная и мышечная боль, нарушается функция пораженных внутренних органов. Хроническое течение болезни может длиться годами. При этом возможно незначительное повышение температуры тела, увеличение лимфатических узлов, печени и селезенки. Может нарушаться память и зрение, снижается работоспособность. Нередко отмечаются осложнения во внутренних органах. До 30% носителей токсоплазм не обнаруживают никаких симптомов. Обнаружение паразита возможно только в лабораторных условиях. Установлено, что не менее 500 млн. человек на Земле заражены токсоплазмами.

Огромное значение имеет отряд Кровяных споровиков, объединяющий несколько десятков видов паразитических простейших, которые часть своего развития проходят в форменных элементах крови позвоночных животных. Наиболее известным из них (а может, и среди всех паразитических простейших вообще) является *малярийный плазмодий* (род Plasmodium) – *возбудитель малярии у рептилий, птиц и млекопитающих*. В организме человека развиваются плазмодии четырех видов: P. vivax – возбудитель самой распространенной трехдневной малярии, P. malariae – возбудитель четырехдневной малярии, P. falciparum – возбудитель наиболее опасной тропической малярии и P. ovale – возбудитель, близкий к трехдневной, овале-малярии. Все виды широко распространены в странах с тропическим и субтропическим климатом, и только P. ovale встречается в тропических областях Африки.

Жизненный цикл кровяных споровиков проходит со сменой хозяев. При этом *окончательным хозяином являются кровососущие*

насекомые (чаще всего комары), в организме которых проходит половое размножение и спорогония. Это отличает кровяных споровиков от кокцидий, у которых, напомним, спорогония происходит в окружающей среде. *Бесполое размножение шизогонией и образование гамонтов осуществляется в промежуточных хозяевах*, которыми, как мы уже отмечали выше, являются позвоночные животные и человек.

Человек заражается паразитом при укусе комара из рода Anopheles, который и является дефинитивным хозяином. В этот род входит около 80 видов, и за способность переносить малярийного плазмодия они еще называются малярийными комарами. Переносчиками паразита являются только самки, которым для развития яиц необходимо насосаться крови. Для этого комар по тепловому излучению находит поверхностный кровеносный сосуд и, проткнув кожу ротовым аппаратом, высасывает из него кровь. При этом в кровь попадает слюна комара и вместе с ней из слюнных желез очень мелкие (длиной 5 – 8 мкм) червеобразные спорозоиты. Они имеют характерное для споровиков строение, за исключением отсутствия коноида.

Попав в кровяное русло, спорозоиты разносятся по всему организму и со временем с током крови попадают в печень. Там они проникают в гепатоциты и проходят *преэритроцитарную*, или *тканевую*, стадию развития. Она длится у разных видов плазмодия неодинаковое время: у P. falciparum обычно шесть суток, а у P. vivax от восьми суток до нескольких месяцев. При этом паразит размножается в гепатоцитах путем шизогонии, и каждый шизонт дает начало огромному (от 1000 до 5000) количеству *тканевых мерозоитов*. Покинув разрушенный гепатоцит, большинство образовавшихся мерозоитов поражают не клетки печени, а поступают в кровяное русло, где проникают в эритроциты. Там проходит *эритроцитарная* стадия развития малярийного плазмодия.

Как и в клетках печени, в эритроцитах паразит размножается шизогонией (рис. 293). Молодой шизонт принимает округлую форму и содержит крупную вакуоль, которая оттесняет цитоплазму и ядро паразита к периферии. Постепенно цитоплазма шизонта увеличивается в объеме, а вакуоль уменьшается. Шизонт способен образовывать

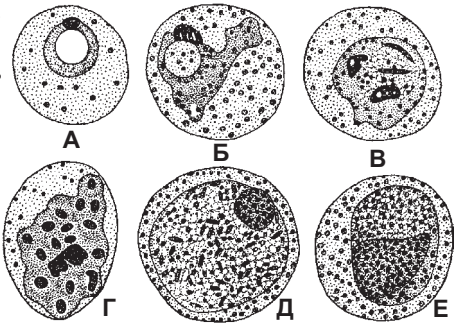


Рис. 293. *Плазмодий трехдневной малярии из крови человека:*
А – типичное «кольцо»; Б – амебоидная форма (видна Шюффнерова пятнистость); В – многоядерный растущий шизонт; Г – шизогония; Д – макрогамета; Е – микрогаметоцит (по Дофлейну)

псевдоподии и амебоидно изменять свою форму, за что один из видов получил название «живой» (по лат. vivax). Шизонт питается содержащимся в эритроците гемоглобином и вырастает настолько, что занимает почти весь объем эритроцита, оттесняя его содержимое к периферии в виде каемки. Затем шизонт округляется, перестает образовывать псевдоподии, его ядро несколько раз делится митотически, образуя 10 – 20 (чаще всего 16) ядер. Впоследствии вокруг ядер обособляется цитоплазма и, соответственно числу ядер, формируются мерозоиты.

После разрушения эритроцита мерозоиты оказываются в плазме крови. Кроме них, в плазму также попадают отходы их жизнедеятельности, образовавшиеся в результате неполного усвоения паразитом гемоглобина. И сами мерозоиты, и их токсичные отходы являются чужеродными для организма человека структурами и обладают антигенными свойствами. Поэтому их появление во внутренней среде немедленно вызывает активную реакцию иммунной системы, которая начинает борьбу с антигеном. Все это выражается в виде лихорадки. Вначале появляется сильный озноб, общая слабость, мышечные и головные боли, кожа становится бледной. В течение нескольких часов температура тела повышается до 39 – 41°С. Затем чувство озноба сменяет жар, лицо краснеет, усиливается головная боль, учащается пульс и появляется жажда. При тропической малярии возможен понос и боли в животе. Больные часто бредят. Продолжительность приступа лихорадки невелика, и через шесть – восемь часов обычно температура снижается до нормальной. Однако больной продолжает испытывать слабость, сильно потеет и через какое-то время засыпает. Общая продолжительность приступа обычно составляет шесть – десять часов.

Прекращение симптомов происходит из-за того, что мерозоиты не находятся долго в плазме, а проникают в другие эритроциты, где они вновь становятся недоступными для иммунокомпетентных молекул и клеток макроорганизма, что является причиной прекращения иммунных реакций.

Внутриэритроцитарная стадия развития паразита повторяется несколько раз. При этом каждый раз выход новых мерозоитов

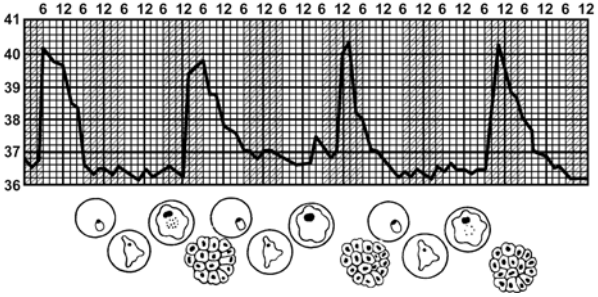


Рис. 294. *Температурная кривая человека при заболевании трехдневной малярией: внизу – стадии развития Plasmodium vivax, соответствующие различной температуре тела больного; заштрихован ночной период суток (по Догелю)*

из эритроцитов в плазму происходит синхронно и сопровождается описанными выше приступами лихорадки. Продолжительность внутриэритроцитарной стадии шизогонии для P. malaria составляет 72 ч., а для других видов 48 ч. Поэтому вызываемые этими паразитами заболевания обычно называют в соответствии с периодичностью выхода мерозоитов и, следовательно, приступов лихорадки (рис. 294). Однако при тропической малярии приступы могут следовать один за другим почти без перерыва. Диагностика возбудителя по периодичности приступов также может быть затруднена в случае инфицирования человека сразу несколькими видами плазмодия.

Однако человек является для малярийного плазмодия лишь промежуточным хозяином, а для полного развития паразита необходимо *половое размножение, которое проходит в организме окончательного хозяина – комара*. Поэтому после многократных повторений эритроцитарной стадии развиваются не мерозоиты, а незрелые половые клетки – гамонты (их еще называют *гаметоцитами*). Гамонты бывают двух типов – макрогамонты, из них в организме комара впоследствии образуются женские гаметы, и микрогамонты, которые затем дадут начало микрогаметам. Эти клетки имеют округлую форму и более крупные, чем мерозоиты, размеры. На этом развитие малярийного плазмодия в организме человека заканчивается, и для продолжения жизненного цикла они должны попасть в организм комара.

В процессе кормления в желудок комара вместе с кровью попадают также гамонты. В пищеварительной системе комара происходит дальнейшее созревание гамонтов и превращение их в зрелые гаметы. Для этого необходимо, чтобы температура была не ниже +14,5°С. В процессе созревания макрогамонты не делятся и видоизменяются в макрогаметы (женские гаметы), тогда как ядра микрогамонтов несколько раз делятся митотически и дают начало пяти-шести микрогаметам. Напоминаем, что у споровиков зиготическая редукция (диплоидна только зигота, и первое деление ее ядра представляет собой мейоз), поэтому все клетки на других стадиях развития, в том числе и гаметоциты, являются гаплоидными, их ядра могут делится только митозом. После этого происходит копуляция макро- и микрогамет.

Образовавшаяся зигота подвижна, поэтому ее называют *оокинетой*. Она активно перемещается и оказывается под эпителием стенки желудка комара, где фиксируется, превращаясь в ооцисту. Сначала ядро зиготы делится мейозом, после чего образовавшиеся гаплоидные ядра многократно делятся митозом. В результате спорогонии в ооцисте образуются до 10 000 спорозоитов. Стенка созревшей ооцисты лопается, и наполняющие ее спорозоиты оказываются в полости тела комара. Оттуда спорозоиты мигрируют в органы комара, главным образом в его слюнные железы (рис. 295). Такой комар способен при укусе внести паразита в кровь человека.

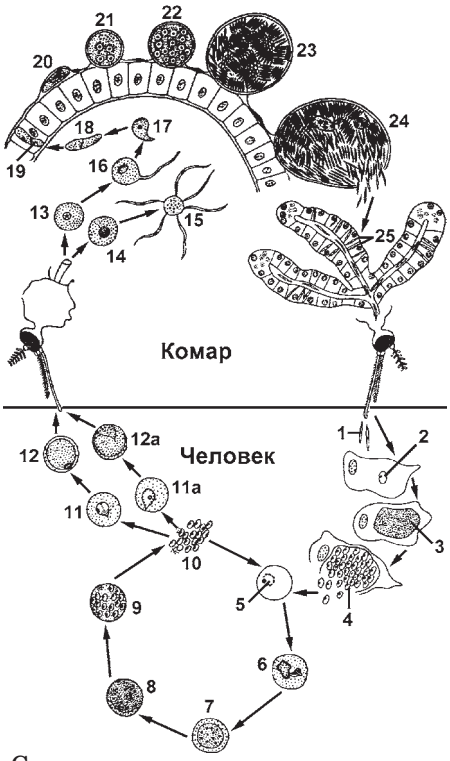


Рис. 295. *Цикл развития малярийного плазмодия рода Plasmodium:*

1 – спорозоиты; 2 – 4 – шизогония в печени (2 – спорозоит, внедрившийся в печеночную клетку; 3 – растущий шизонт с многочисленными ядрами; 4 – шизонт, распадающийся на мерозоиты); 5 – 10 – эритроцитарная шизогония (5 – молодой шизонт в форме кольца; 6 – растущий шизонт с псевдоподиями; 7 – 8 – деление ядер внутри развивающегося шизонта; 9 – 10 – распад шизонта на мерозоиты и выход их из эритроцита; кроме мерозоитов, видны зерна пигмента); 11 – молодой макрогамонт; 11а – молодой микрогамонт; 12 – зрелый макрогамонт; 12а – зрелый микрогамонт; 13 – макрогамета; 14 – микрогамонт; 15 – образование микрогамет (флагелляция); 16 – копуляция; 17 – зигота; 18 – подвижная зигота (оокинета); 19 – проникновение оокинеты сквозь стенку кишечника комара; 20 – превращение оокинеты в ооцисту на наружной стенке кишечника комара; 21, 22 – растущая ооциста с делящимися ядрами; 23 – зрелая ооциста со спорозоитами и остаточным телом; 24 – спорозоиты, покидающие ооцисту; 25 – спорозоиты в слюнной железе комара (по Хейсину)

С момента попадания гаметоцитов с кровью в организм комара до заселения слюнных желез спорозоитами обычно проходит 7 – 45 дней.

ТИП КНИДОСПОРИДИИ

Все книдоспоридии (а их около 600 видов) являются паразитами. От споровиков они отличаются наличием сложных многоклеточных спор, снабженных стрекательными клетками (капсулами) и особенностями жизненного цикла. Тип состоит из двух классов: миксоспоридий и актиномиксидий. Класс миксоспоридии содержит около 400 видов, которые главным образом поражают рыб, реже земноводных и рептилий. Класс актиномиксидии паразитирует на беспозвоночных (в основном, малощетинковых червях), от миксоспоридий их отличает более сложно устроенные споры.

Заражение книдоспоридиями начинается с заглатывания рыбой споры. В каждой споре имеются от двух до шести стрекательных капсул со скрученной стрекательной нитью. В полости кишки стрекательные капсулы срабатывают, при этом нить выстреливает и втыкается в стенку кишки. После этого створки споры раскрываются,

и из нее выходит амебоидная диплоидная клетка, которая перемещается через стенку кишки и, попав в кровеносный сосуд, с током крови переносится в органы рыбы. Там ядро многократно делится митозом, в результате чего образуется многоядерный плазмодий. Цитоплазма плазмодия постепенно увеличивается в объеме и достигает значительных размеров (до двух сантиметров и более), при самой разнообразной форме. В тканях хозяина такой плазмодий формирует хорошо выраженные шишки.

Различают вегетативные и генеративные ядра плазмодия. В *вегетативных ядрах* активно идут процессы транскрипции, что обеспечивает синтез достаточного количества необходимых белков. Таким образом, эти ядра обеспечивают функциональную жизнеспособность плазмодия. Генеративные ядра необходимы для образования спор. Как мы уже отмечали выше, для этого типа характерны многоядерные споры. Их формирование начинается с серии делений генеративного ядра, причем одно из делений мейоз, в результате чего появляется многоядерный *панспоробласт*. В каждом из них затем образуются по две споры, состоящие из шести и более гаплоидных ядер. Споры имеют створки, чаще всего их бывает две, но у некоторых книдоспоридий их может быть и больше (до шести). Часто створки имеют выросты. Они увеличивают общую поверхность споры и выполняют роль своеобразных водных «парусов», способствуя плавучести. Количество стрекательных капсул пропорционально числу створок. Внутри споры находится двухъядерная клетка, из которой впоследствии образуется новый плазмодий. Для этого спора должна выйти из тела хозяина и попасть в воду. Пассивно плавая в толще воды, спора проглатывается рыбой и попадает в ее пищеварительный тракт. После срабатывания стрекательных капсул гаплоидные ядра находящейся в споре клетки сливаются в одно диплоидное, и в таком состоянии клетка попадает в ткани организма хозяина. Таким образом, *у книдоспоридий плазмодий содержит диплоидные ядра, а споры – гаплоидные*. Книдоспоридии могут вызывать массовую гибель рыб, чем наносят значительный ущерб рыбоводным хозяйствам, а также морскому промышленному рыболовству.

ТИП МИКРОСПОРИДИИ

Микроспоридии являются внутриклеточными паразитами членистоногих (большинство видов) и рыб (небольшое количество видов). В отличие от книдоспоридий, у микроспоридий одноядерные споры, хотя они также содержат стрекательные нити. Заражение происходит при проглатывании споры хозяином. Когда спора оказывается в пищеварительном тракте, из нее выбрасывается стрекательная нить и закрепляется в стенке кишки. После этого содержимое споры вместе с ядром перетекает в клетку

эпителия кишки, где продолжается развитие паразита. При этом образуются мелкие многоядерные плазмодии и отдельные мелкие (четыре – шесть мкм, редко до десяти мкм) клетки, собранные в цепочки. Затем начинают формироваться одноядерные споры.

Некоторые микроспоридии являются паразитами одомашненных человеком насекомых и поэтому имеют хозяйственное значение. В частности, Nosema apis вызывает заболевание нозематоз (или пчелиный понос) у медоносных пчел. Дело в том, что для поддержания чистоты пчелы всегда опорожняют кишечник, вылетев из улья. Даже в течение всей зимы насекомые накапливают в кишечнике экскременты до первого вылета весной. Однако развивающийся в кишечнике у пчелы паразит вызывает его дисфункцию. В результате этого дефекация происходит не за пределами улья, а именно в нем. Содержащие споры экскременты попадают на соты и на других пчел. Очищая себя и наводя порядок в улье, другие пчелы быстро заражаются спорами, и вскоре вся пчелиная семья погибает.

Другие микроспоридии вызывают гибель гусениц тутового шелкопряда.

ТИП ИНФУЗОРИИ, ИЛИ РЕСНИЧНЫЕ

В этот тип объединяются наиболее высокоорганизованные простейшие. Их характеризуют две главные особенности: движение посредством многочисленных ресничек и гетероядерность – наличие одновременно двух ядер: мелкого диплоидного *микронуклеуса* и крупного высокополиплоидного *макронуклеуса*. Микронуклеус еще называют генеративным ядром. Он обеспечивает сохранение генетической информации и передачу ее при размножении. Макронуклеус, или вегетативное ядро, в размножении не участвует, но при интерфазе именно в этом ядре происходят процессы транскрипции РНК. Следовательно, макронуклеус управляет жизнедеятельностью неделящейся клетки.

Всего насчитывается около 6000 видов инфузорий. Тип включает в себя два класса: класс ресничные инфузории и класс сосущие инфузории. Представители первого класса остаются покрытыми ресничками в течение всей жизни (за исключением состояния цисты), а сосущие инфузории имеют реснички только на определенных этапах онтогенеза.

Класс Ресничные инфузории

Большинство из них ведут свободный образ жизни (плавающие и прикрепленные к субстрату), однако встречаются и паразиты (экто- и эндопаразиты). Наиболее известным представителем

класса является инфузория туфелька, которая обитает в стоячих пресных водоемах.

Эти инфузории снаружи покрыты пелликулой и поэтому имеют постоянную форму тела. Пелликула образована двумя мембранами, между которыми имеется пространство. Она имеет сложный рельеф в виде правильных шестигранных ячеек, что придает пелликуле высокие механические свойства при малой толщине (рис. 296). По углам шестигранников располагаются отверстия *трихоцист* – коротких палочковидных структур. Они при раздражении выстреливают в виде длинной тонкой нити с острым наконечником и в соответствии с обстоятельствами вонзаются в тело добычи или врага.

В центрах шестигранных ячеек из пелликулы выходят реснички. В наиболее простом варианте реснички равномерно покрывают все тело простейшего. У более сложно организованных инфузорий отмечается дифференциация ресничек по размеру, кроме того, они могут концентрироваться в определенных местах и соединяться (сливаться) в более эффективные функциональные комплексы. Выделяют три типа таких комплексов: *мембранеллы* (короткие), *мембраны* (длинные) (в обоих случаях ряды ресничек соединяются продольно) и *цирры* – соединение соседних ресничек в виде кисточки. Наиболее сложные комплексы ресничек встречаются вблизи цитостома.

От расположенного в эктоплазме базального тельца каждой реснички по направлению к переднему концу тела проходит *кинетодесмальная фибрилла*. Соседние фибриллы формируют тяж – *кинетодесму*, вместе с базальными тельцами одного ряда ресничек они составляют *кинетическую единицу*. Все это обеспечивает согласованное движение ресничек при движении и захвате пищи.

У многих инфузорий в глубине эктоплазмы (вблизи эндоплазмы) находятся продольные тяжи сократительных микрофиламентов, получившие название *мионем*. Их сокращение позволяет простейшему в определенных пределах временно изменять форму тела.

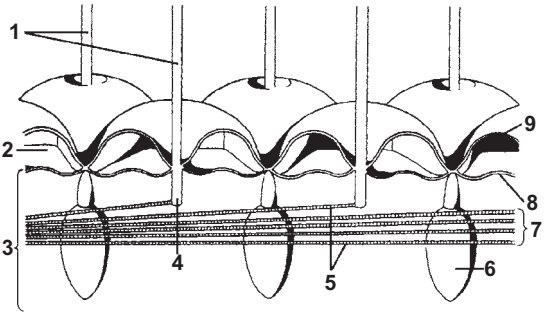


Рис. 296. *Пелликула и кинетодесмальный аппарат инфузории туфельки на основе данных электронно-микроскопических исследований:*
1 – реснички; 2 – межмембранное пространство; 3 – цитоплазма; 4 – базальное тельце (кинетосома); 5 – кинетодесмальная фибрилла; 6 – невыстреленная трихоциста; 7 – кинетодесма; 8 – внутренняя мембрана; 9 – наружная мембрана (по Греллу и соавт.)

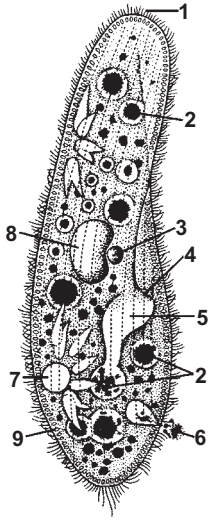
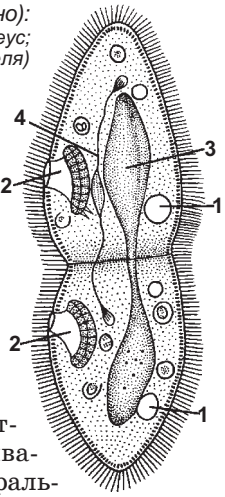


Рис. 297. *Инфузория туфелька:*
1 – реснички; 2 – пищеварительные вакуоли; 3 – микронуклеус; 4 – ротовое отверстие; 5 – глотка; 6 – порошица в момент выбрасывания непереваренных остатков пищи; 7 – сократительная вакуоль (центральный резервуар и радиально расположенные приводящие каналы); 8 – макронуклеус; 9 – трихоцисты (по Полянскому и Стрелкову)

У подавляющего большинства инфузорий (за исключением некоторых паразитов, которые поглощают вещества через поверхность тела) имеется углубление – *перистом*, или *предротовая воронка*, – ведущее в клеточный рот (цитостом). В наиболее примитивном варианте цитостом располагается на переднем конце тела, у более высокоорганизованных он смещается на брюшную сторону (рис. 297). Цитостом продолжается в узкий канал – *клеточную глотку* (*цитофарингс*), который заканчивается в эндоплазме. У равноресничных инфузорий в области ротового аппарата отсутствуют ресничные комплексы, тогда как у других там имеются различные мембраны, мембранеллы и цирры, облегчающие поглощение пищи. В частности, у кругоресничных инфузорий (к ним относится и туфелька) имеется предротовой аппарат. Он состоит из трех коротких мембранелл, расположенных слева от рта, и одной более длинной мембраны справа. Это образование получило название *тетрахименциум*. У спиральноресничных инфузорий мембрана не образуется, а мембранеллы спирально закручиваются вправо. У инфузорий, питающихся взвешенными частицами и бактериями, ротовое отверстие все время остается открытым. Тогда как у хищных (они питаются другими простейшими) оно раскрывается лишь при захвате пищи.

В эндоплазме от глотки отшнуровывается пищеварительная вакуоль. Затем она вовлекается в ток цитоплазмы и совершает внутри клетки путь по определенной траектории. По мере движения вакуоль (фагосома) сливается с лизосомами. Органический субстрат в ней расщепляется и в виде мономеров поступает в цитозоль, где используется на нужды клетки или переводится в нерастворимые соединения и откладывается в качестве трофических включений. Большинство инфузорий используют аэробное дыхание, однако при дефиците кислорода или паразитизме могут целиком переходить на гликолиз. Непереваренные частицы затем выбрасываются путем экзоцитоза наружу. Инфузории являются единственными из простейших, у кого имеется постоянное место выброса неусвоенных продуктов – *порошица*.

Рис. 298. *Делящаяся инфузория туфелька (схематично): 1 – сократительная вакуоль; 2 – рот; 3 – делящийся макронуклеус; 4 – делящийся микронуклеус (по Лангу, с изменениями Догеля)*



У большинства инфузорий на границе между экто- и эндоплазмой располагаются две сократительные вакуоли. У большинства видов эти органеллы имеют значительно более сложное устройство, нежели у других простейших. В состав каждой из них входит центральный резервуар (собственно вакуоль), радиально расположенные вокруг резервуара пять-семь приносящих канальцев и один выносящий каналец. Вакуоли сокращаются попеременно. Процесс идет стадийно: сначала приносящие канальцы наполняют водой центральный резервуар, который при этом растягивается (диастола), затем следует сокращение центрального резервуара и выброс из него воды через выносящий каналец наружу (систола). Частота сокращений вакуолей зависит от концентрации солей в окружающей воде и ее температуры.

Размножение инфузорий может осуществляться половым и бесполым способами. При бесполом размножении сначала происходит деление микронуклеуса митозом, а полиплоидный макронуклеус делится простой перетяжкой. Затем клетка делится на две дочерние, которые обычно заново формируют ротовые аппараты и другие недостающие структуры (рис. 298).

У некоторых инфузорий бесполое размножение происходит в цисте. Однако при этом образуется не две, а несколько дочерних клеток, причем между последовательными делениями не происходит увеличения размеров клеток (как при дроблении зиготы многоклеточных).

Бесполое размножение может повторяться многократно, однако для инфузорий необходим половой процесс. У этих микроорганизмов он осуществляется весьма своеобразно. Мы привыкли к тому, что половому размножению всегда предшествует образование особых клеток – гамет, обладающих гаплоидным набором хромосом. После этого две гаметы обязательно сливаются, образуя одну диплоидную зиготу. У инфузорий все происходит по-другому. Они не образуют гамет, поэтому у них нет и зиготы. Вместо этого тесно сблизившиеся половые партнеры образуют относительно узкий цитоплазматический мостик, соединяющий обе клетки. Однако полного слияния клеток не происходит. Половой процесс такого типа называется *конъюгацией* (рис. 299). Наряду с этим макронуклеус подвергается редукции и распадается, а микронуклеус делится мейозом. Из образовавшихся в результате мейоза

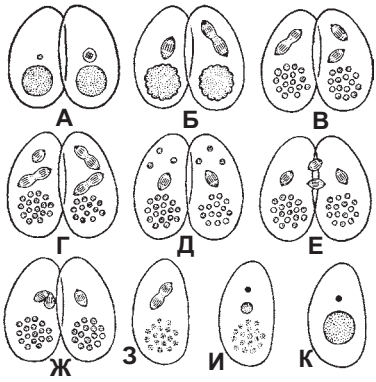


Рис. 299. *Конъюгация инфузорий (схема):*

А – начало конъюгации, в левой особи ядерный аппарат без изменений, в правой микронуклеус вздут; Б – первое мейотическое деление микронуклеуса, в левой особи метафаза, в правой – анафаза, начало распада макронуклеуса; В – в левом конъюганте окончание первого деления микронуклеуса, в правом – начало второго деления микронуклеуса, распад макронуклеуса; Г – второе деление микронуклеуса; Д – один микронуклеус в каждой особи приступает к третьему делению, по 3 микронуклеуса в каждом конъюганте дегенерируют; Е – обмен мигрирующими пронуклеусами; Ж – слияние пронуклеусов, образование синкариона; З – эксконъюгант, деление синкариона; И – эксконъюгант, начало превращения одного из продуктов деления синкариона в макронуклеус; К – эксконъюгант, развитие ядерного аппарата закончено, фрагменты старого макронуклеуса резорбировались в цитоплазме (по Греллю, с изменениями)

четырех гаплоидных ядер три разрушаются, а оставшееся четвертое делится митозом, образуя два гаплоидных ядра, называемых *пронуклеусами*. Затем половые партнеры обмениваются пронуклеусами, т.е. происходит обмен генетическим материалом. При этом один из пронуклеусов переходит через цитоплазматический мостик в другую клетку и сливается с оставшимся там пронуклеусом, образуя диплоидное ядро. То же самое происходит и в другой клетке. После этого цитоплазматический мостик разрывается и половые партнеры расходятся, обладая видоизмененным генетическим материалом. После расхождения клеток ядро в каждой из них неоднократно делится и вновь реконструируются макронуклеусы.

Наряду с действительным половым процессом, у инфузорий также возможна и его своеобразная имитация. При этом ядерный аппарат проходит все этапы, описанные ранее, но все это происходит в одной клетке, без конъюгации и полового партнера. Образовавшиеся гаплоидные пронуклеусы затем сливаются, восстанавливается диплоидный набор хромосом, а затем формируется макронуклеус. Такое «самооплодотворение» называется *автогамией*.

Среди паразитических инфузорий только *балантидий* развивается в организме человека, а болезнь, которую он вызывает, называется *балантидиозом*. Это один из наиболее крупных микроорганизмов (ширина клетки до 70 мкм, а длина до 200 мкм). Он имеет овальную форму, покрыт ресничками и обладает всеми основными структурами, которые характерны для инфузорий. В том числе у них есть цитостом, цитофарингс и даже сократительные вакуоли (которые в большинстве случаев паразитам не свойственны).

Заражение человека происходит путем проглатывания цист. Их источником могут быть свиньи, поэтому работники свиноферм болеют чаще. В человеке паразит заселяет толстую кишку. Там из цист выходят вегетативные формы, которые могут жить как комменсалы, питаясь микрофлорой, но иногда разрушают слизистую оболочку кишки и лежащие под ней сосуды. Это приводит к образованию язвы, а в особо тяжелых случаях – даже к перфорации кишечной стенки и последующему перитониту. Болезнь протекает в форме тяжелого колита и сопровождается длительным кровавым поносом.

Класс Сосущие инфузории

Этот класс образуют простейшие с чрезвычайно своеобразным строением и образом жизни. Во взрослом состоянии они лишены ресничек, но при этом они сохраняют многочисленные базальные тельца, которые перед размножением делятся; отсутствует ротовой аппарат. Эти простейшие ведут сидячий образ жизни, будучи прикрепленными к субстрату. Сосущие инфузории являются хищниками, свои жертвы (главным образом, ресничные инфузории и другие простейшие) они захватывают щупальцами, когда те проплывают мимо, и высасывают (рис. 300). Щупальца могут иметь на конце вздутие с отверстием, ведущим во внутренний канал. У некоторых видов щупальца ветвятся.

Половой процесс, как и у ресничных инфузорий, проходит в форме конъюгации, а бесполое размножение осуществляется посредством почкования. При этом сначала на поверхности тела образуется бугорок (наружное почкование) или внутри тела обособляется участок цитоплазмы (внутреннее почкование). В него из цитоплазмы поступает микронуклеус (появившийся в результате митотического деления микронуклеуса родительской инфузории) и фрагмент макронуклеуса. Кроме того, в цитоплазму формирующейся инфузории попадают многочисленные базальные тельца, из которых образуются реснички. Затем молодая инфузория отшнуровывается. Она имеет реснички и какое-то время активно плавает, после чего пристает к субстрату, сбрасывает реснички и формирует щупальца.

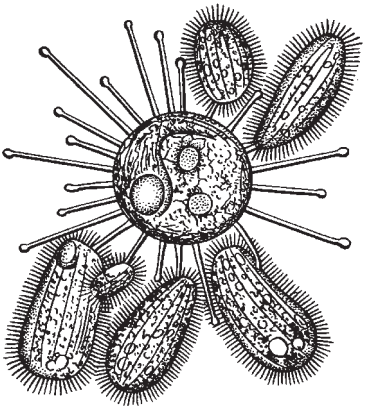


Рис. 300. *Сосущая инфузория сферофрия (Sphaerophrya), высасывающая при помощи своих щупалец одновременно шесть ресничных инфузорий (по Дофлейну)*

ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

По вполне объективным причинам мы не можем с уверенностью обозначить истинные пути возникновения многоклеточных организмов. Однако на протяжении истории биологии немало ученых пытались ответить на этот вопрос. И в качестве их наследия сегодня существует бесчисленное множество научных и еще больше откровенно ненаучных теорий происхождения многоклеточности. Наиболее известными считаются гипотезы Э. Геккеля, И. И. Мечникова и И. Хаджи.

По мнению немецкого биолога **Эрнста Геккеля** (1874), многоклеточные произошли от высокоорганизованных колониальных простейших шаровидной формы. Эти микроорганизмы не могут считаться многоклеточными, поскольку все клетки у них одинаковые и они расположены в один слой. Появление двухслойности Геккель связывал с процессом инвагинации, по аналогии с известным способом образования двухслойной гаструлы из однослойной бластулы (те же самые события происходят, если проткнуть стенку футбольного мяча и нажать на него). Клетки, оказавшиеся при этом внутри, не могли сохранять свое прежнее строение и функции. Поэтому они должны были видоизмениться и выполнять, главным образом, пищеварительные функции, переваривая пищевые частицы, которые поступали в образовавшуюся первичную кишечную полость. Наружные же клетки сохраняли реснички, с помощью которых такое многоклеточное животное плавало. Геккель назвал свой гипотетический организм *гастреей*.

Несколько иную гипотезу предложил наш соотечественник, один из основателей иммунологии, великий отечественный ученый **И. И. Мечников**. Он так же, как и Геккель, «производил» многоклеточных из колониальных жгутиконосцев типа вольвокса. Однако возникновение двухслойности он связывал не с инвагинацией стенки внутрь, а с миграцией туда отдельных клеток из наружного слоя. После этого, по мнению ученого, прорывался первичный рот, через который в первичную кишечную полость поступала пища и усваивалась клетками внутреннего слоя. Эти же клетки, по мнению Мечникова, осуществляли половой процесс.

Функцией клеток наружного слоя осталось движение, восприятие сигналов и защита. На такие мысли Мечникова навели данные по гаструляции у низших многоклеточных животных – она осуществляется именно путем миграции, а не инвагинации. Ученый назвал свой гипотетический организм *фагоцителлой*.

Третья из рассматриваемых теорий предполагает возникновение многоклеточных не из колониальных простейших, которые сохраняют немало примитивных черт и к тому же способны к автотрофному питанию, а из наиболее высокоорганизованных, вроде инфузорий.

Наиболее известным сторонником этой идеи считается югославский зоолог **Иован Хаджи**. Он считал, что многоклеточность возникла сразу, путем разделения на клетки специализированных участков цитоплазмы. При этом из сократительных вакуолей вполне могли возникнуть органы выделения, из мионем – мускулатура и т.д. Некоторые другие сторонники похожих взглядов считают, что в качестве прототипа многоклеточных могли служить многоядерные плазмодии с ядрами разных типов (вегетативные, генеративные). В этом случае появление клеток связывают с одномоментным обособлением цитоплазмы вокруг ядер плазмодия.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

Кишечнополостные являются водными двухслойными многоклеточными животными с радиальной симметрией тела. Истинно многоклеточными их можно назвать потому, что у них происходит четкая дифференцировка клеток, которые происходят из двух зародышевых листков – эктодермы и энтодермы. Радиальной симметрия тела называется потому, что вокруг продольной оси животного можно провести неограниченное количество плоскостей и каждая из них будет делить тело на две симметричные половины. Кроме кишечнополостных, радиальной симметрией в животном мире обладают еще гребневики, которые мы здесь не рассматриваем. Остальные животные имеют билатеральную симметрию тела, при которой вокруг продольной оси можно провести только одну плоскость (сагиттальную), которая разделит тело на две равные половины – правую и левую, тогда как все остальные плоскости будут делить тело на несимметричные половины (например, верхнюю и нижнюю или переднюю и заднюю).

В зависимости от того, какие размеры – продольные или поперечные – преобладают, кишечнополостных разделяют на два основных морфологических типа. У *полипов* преобладают продольные размеры, а у *медуз* – поперечные. Медузы ведут одиночный образ жизни, а полипы могут быть как одиночными, так и колониальными (большинство полипов) формами. При этом колонии могут состоять из одинаковых особей (мономорфные) или из разных (полиморфные). Все колонии начинают свое развитие с одной особи, которая в дальнейшем почкуется, образовавшиеся новые особи не отделяются, а остаются связанными между собой. Колонии разных кишечнополостных могут быть весьма многочисленными и насчитывать тысячи особей. Медузы всю жизнь проводят, свободно плавая в толще воды, и переносятся водными

потоками на значительные расстояния, следовательно, они входят в состав макропланктона. Большинство из них живут в соленой воде, но есть и пресноводные формы (всего четыре вида, например краспедакуста). Одиночные полипы ведут прикрепленный к донному субстрату образ жизни, хотя большинство из них способны медленно перемещаться. Колониальные формы полипов, как правило, фиксированы на субстрате более жестко и не способны перемещаться по дну. Хотя и здесь можно найти исключения – колониальные сифонофоры ведут свободноплавающий образ жизни.

Независимо от морфологического типа, общий план организации тела у кишечнополостных одинаков: они представляют собой двухслойный мешок с одним отверстием, которое сообщает гастральную полость с окружающей средой. Наружный слой – эктодерма, а внутренний – энтодерма, оба слоя разделены бесструктурной *мезоглеей*, в которой могут быть обнаружены клеточные элементы. В зависимости от функциональной специализации, клетки *эктодермы* подразделяются на кожно-мускульные, стрекательные, нервные и интерстициальные, или промежуточные (это стволовые клетки, из них образуются все другие клеточные типы). *Энтодерма* состоит из клеток двух типов: жгутиковых и железистых. Дифференцировка клеток позволяет говорить о появлении тканей у кишечнополостных. Однако следует помнить, что клетки у них обычно не образуют значительных скоплений, как это происходит в тканях других, более высокоорганизованных животных. В этом отношении клеточная организация кишечнополостных скорее напоминает сложные ткани растений, у которых клетки разных типов также перемежаются между собой.

Кишечнополостные размножаются половым и бесполым способами. *Бесполое размножение* осуществляется путем почкования и стробиляции (подробнее об этом сказано ниже). Особо следует подчеркнуть феноменальную способность этих животных к регенерации – восстановлению утраченных частей тела. Именно эта способность обусловила название одного из классов типа – гидрозои. Они названы в честь мифической лернейской гидры, с которой сражался Геракл. Когда герой отрубал у гидры одну голову, у нее тут же вырастали две другие, что сильно мешало Гераклу справиться с чудовищем. Эта аналогия возникла у швейцарского ученого **Абрама Трамбле** (1742) после серии опытов, связанных с регенерацией у пресноводной гидры. Исследователь разрезал животное на куски и наблюдал, как из каждого из них возникает новая гидра. Более того, Трамбле еще выворачивал гидру наизнанку, и она выживала. Животное при этом не вворачивалось обратно, просто клетки энтодермы и эктодермы мигрировали в подобающую им область. Способность кишечнополостных восстанавливать части тела также делает их похожими на растения, для которых такое свойство является обычным явлением.

Половое размножение свойственно всем кишечнополостным. Гонады у гидрозоев имеют эктодермальное происхождение, а у сцифоидных медуз и кораллов – энтодермальное. При этом образуется двухслойная личинка – *планула*, которая имеет полость, но лишена ротового отверстия. Кроме того, планула покрыта ресничками, благодаря чему способна активно плавать.

Тип составляют примерно 9000 видов. Все они ведут водный образ жизни, заселяя водоемы с соленой и пресной водой. В типе выделяют три класса: гидроидные, сцифоидные медузы и кораллы (коралловые полипы).

Класс Гидроидные

Наиболее известным представителем этого класса является гидра. Впервые ее наблюдал **Антони Ван Левенгук**. В настоящее время мировая фауна насчитывает 29 видов гидр, из них 8 видов встречаются в пресных водоемах стран СНГ. Гидра представляет собой небольшой полип (около 1 см длиной) с более или менее правильной цилиндрической формой. Ее тело представляет собой двухслойный мешок с одним отверстием – ртом, который окружает венчик щупалец (6 – 12). Вытянутые щупальца гидры в 3 – 4 раза превышают длину тела. Вся верхняя часть животного, несущая ротовое отверстие и щупальца, называется *гипостомом*. После него следует относительно широкая часть тела – *желудочный отдел*, который переходит в более узкий *стебелек*, заканчивающийся *подошвой* (рис. 301). С помощью подошвы гидра прикрепляется к субстрату, но не навсегда – она способна медленно передвигаться, скользя на подошве, или относительно быстро посредством «кувырков».

Эктодерма состоит из эпителиально-мускульных, стрекательных, нервных и промежуточных клеток (рис. 302). Наиболее многочисленными являются эпителиально-мускульные, названные за то, что в их базальной части имеется мышечное волоконце, ориентированное по продольной оси тела. Поэтому при сокращении этих клеток гидра укорачивается. Высота клеток неодинакова и зависит от расположения в теле: на щупальцах они короткие, а на остальном теле высота намного превышает ширину.

Стрекательные клетки являются характерной особенностью всех кишечнополостных. У гидры они разбросаны по всему телу, но наиболее многочисленны на щупальцах, где образуют бугорки, называемые батареями. Несколько меньше стрекательных клеток в эктодерме желудочного отдела, а в области гипостома и стебелька их очень мало. Стрекательные клетки (как и все остальные) образуются из промежуточных, или интерстициальных, клеток, но, сформировавшись, они внедряются внутрь эпителиально-мускульных клеток, составляя батареи. Каждая батарея при этом включает от 3 до 15 стрекательных клеток.

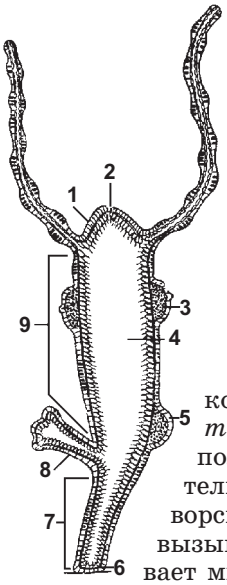


Рис. 301. *Продольный разрез стебельчатой гидры: 1 – ротовой конус (гипостом); 2 – ротовое отверстие; 3 – мужские гонады; 4 – гастральная полость; 5 – яйцеклетка; 6 – подошва; 7 – стебелек; 8 – почка; 9 – желудочный отдел (по Бриану)*

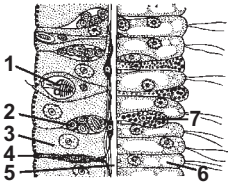


Рис. 302. *Участок среза гидры при большом увеличении: 1 – стрекательные клетки; 2 – интерстициальные клетки; 3 – эктодермальные эпителиально-мускульные клетки;4 – нервные клетки; 5 – базальная мембрана; 6 – энтодермальные эпителиально-мускульные клетки; 7 – железистые клетки (по Кестнеру)*

Каждая стрекательная клетка имеет капсулу, которую еще называют *книдой*, или *нематоцистой*. В капсуле находится спирально скрученная полая нить, а наружу клетки выдается чувствительный волосок – книдоциль, окруженный микроворсинками (рис. 303). Прикосновение к книдоцилю вызывает его отклонение в сторону, при этом он задевает микроворсинки, что вызывает возбуждение клетки и является сигналом для выброса нити из капсулы.

Морфологически выделяют три типа стрекательных клеток: *пенетранты*, *глютинанты* и *вольвенты*. Самыми крупными являются пенетранты. Их задача состоит в том, чтобы пробить покровы добычи. Для этого в тело жертвы сначала втыкаются сложенные вместе три стилета, которые затем разворачиваются назад, тем самым расширяя отверстие и закрепляясь в покровах. После этого в рану выстреливает нить, которая вносит в тело жертвы ядовитые вещества, парализуя ее. Глютинанты имеют меньшие размеры, чем пенетранты. Их делят на две группы – малые и большие. Малые глютинанты (стереолины) выбрасывают липкую нить без шипиков. Полагают, что этот тип стрекательных клеток не служит нападению, а помогает гидре передвигаться, приклеиваясь к субстрату в процессе движения. Нить больших глютинантов (стрептолин) имеет мелкие, спирально уложенные шипики, которые, по-видимому, выполняют защитную функцию. Самыми мелкими из стрекательных

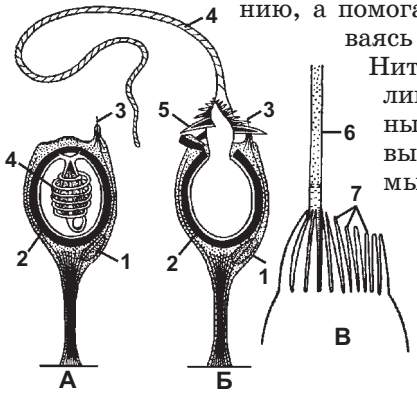


Рис. 303. *Стрекательные клетки: А – в покоящемся состоянии; Б – с выброшенной стрекательной нитью (по Кюну); В – строение книдоциля (по Слаутербаку); 1 – ядро; 2 – стрекательная капсула; 3 – книдоциль; 4 – стрекательная нить с шипиками; 5 – шипы; 6 – жгутик; 7 – микроворсинки*

клеток являются вольвенты, имеющие относительно короткую нить. При выстреливании такая нить обвивает неровности покровов жертвы и тем самым ограничивает ее подвижность. Этому также способствуют небольшие шипики, загнутые назад, которые покрывают нить.

Различные стрекательные клетки демонстрируют привязанность определенным участкам тела гидры. Все стрекательные клетки выстреливают нить лишь один раз и вскоре после этого погибают.

Нервные клетки расположены в эктодерме диффузно, однако более часто они встречаются вокруг рта и на подошве. Отростки нервных клеток сообщаются между собой, образуя субэпителиальное сплетение (рис. 304). Такой *диффузный тип нервной системы* является наиболее примитивным в животном мире, поскольку все клетки находятся на поверхности и, следовательно, слабо защищены. Кроме того, диффузное рассредоточение нервных элементов не позволяет сформироваться более или менее крупным скоплениям нервной ткани, следовательно, у гидры отсутствуют нервные центры. Однако даже это позволяет гидре реагировать на изменения внешней среды, она даже способна вырабатывать условные рефлексы.

Интерстициальные, или *промежуточные*, *клетки* имеют небольшие размеры, обычно они оказываются окруженными другими клетками, чаще всего эпителиальными (см. рис. 302). Функционально они являются стволовыми, поэтому промежуточные клетки всегда остаются недифференцированными. Именно они дают начало всем другим клеточным элементам (как эктодермы, так и энтодермы). Однако следует отметить, что эпителиально-мускульные и железистые клетки энтодермы способны делиться, увеличивая свою популяцию.

Энтодерма состоит из клеточных элементов двух основных типов: эпителиально-мускульных пищеварительных и железистых клеток (см. рис. 302). Первые имеют мускульные волокна, расположенные перпендикулярно продольной оси тела, поэтому их сокращение приводит к сужению тела гидры, т.е. они являются антагонистами аналогичных клеток эктодермы. На апикальной (обращенной в полость) стороне этих клеток имеется один – три жгутика. Железистые клетки бывают двух типов – ацидофильные и базофильные. Они выделяют в пищеварительную полость литические ферменты, расщепляющие органические макромолекулы до мономеров. В энтодерме, кроме того, имеется небольшое количество промежуточных клеток.

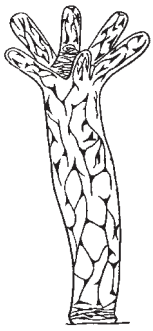


Рис. 304. *Схема расположения нервных клеток в теле гидры (по Гессе)*

Эктодерма и энтодерма разделены тонким слоем бесструктурной мезоглеи, которую еще называют базальной мембраной.

Питание гидры. Гидра – прожорливый хищник, она питается мелкими водными животными, в основном рачками: дафниями, циклопами, а также

простейшими. Гидра может успешно охотиться даже на мелких рыб. Свою добычу животное парализует стрекательными клетками, после чего подтягивает щупальцами к ротовому отверстию и заглатывает. При этом диаметр ротового отверстия значительно увеличивается, превосходя диаметр тела в несколько раз. Усвоение питательных веществ осуществляется двумя способами. Во-первых, пищевые частицы могут непосредственно захватываться клетками, имеющими жгутики, путем фагоцитоза и расщепляться в цитоплазме с помощью ферментов лизосом. Это *внутриклеточное пищеварение*, напомним, что оно было свойственно еще простейшим и в целом любая животная клетка способна к фагоцитозу. Во-вторых, у гидр (и других кишечнополостных) с возникновением полости появилась возможность в *полостном пищеварении*. Оказавшись в пищеварительной полости, проглоченное животное подвергается воздействию гидролитических ферментов, которые выделяют железистые клетки энтодермы. После этого органические вещества всасываются клетками энтодермы и через мезоглею диффундируют в эктодерму. По данным исследователей, гидра может усваивать белки, жиры и полисахариды животного происхождения (гликоген), однако она не способна перерабатывать растительный крахмал. Непереваренные структуры (например, хитиновые части рачков) выводятся из пищеварительной полости также через ротовое отверстие.

От характера пищи зависит окраска гидры – животное может быть почти бесцветным, серым, бурым, зеленым. Интересно, что зеленый цвет определяется одноклеточными водорослями зоохлореллами, которые живут в теле гидры как симбионты. При этом гидра получает от водоросли кислород, которого в мутной воде недостаточно, а зоохлорелла потребляет вырабатываемые гидрой в процессе жизнедеятельности вещества (углекислый газ, аммиак), которые вредны для гидры.

Размножение и развитие. Гидры размножаются бесполым и половым путями. *Бесполое размножение* осуществляется посредством *почкования*, которое наблюдал еще А. Ван Левенгук. При этом на средней части тела, которую называют поясом почкования, периодически образуются бугорки, которые развиваются в молодых гидр (см. рис. 301). Постепенно на вершине бугорка прорывается рот и образуются щупальца (обычно в меньшем количестве, чем у материнского организма). Некоторое время молодая гидра сохраняет связь с родительской особью, после чего разделяется и живет самостоятельно. Почкование у гидр обычно идет летом при теплой погоде и обильной пище, причем одновременно могут развиваться по две-три почки.

К *половому размножению* животные приступают осенью с наступлением холодов. Пресноводные гидры являются раздельнополыми, но среди других видов имеются и гермафродиты. Гаметы у всех гидроидных образуются из интерстициальных (промежуточных)

клеток эктодермы (у других кишечнополостных – из энтодермы), при этом у самцов они многократно делятся и образуют скопления спермотозоидов, а у самок каждая промежуточная клетка дает начало одной яйцеклетке. Там, где идет гаметогенез, образуются вздутия эктодермы, которые называют гонадами. При этом мужские гонады располагаются в верхней, а женские – в нижней части тела гидры (рис. 305). Оплодотворение яйцеклеток происходит осенью в теле матери, после чего они покрываются плотной оболочкой и в таком состоянии зимуют, а родительский организм к зиме погибает. Весной из покоящихся оплодотворенных яиц развиваются молодые гидры. Следует отметить, что половое размножение, вероятнее всего, стимулируется понижением температуры окружающей воды, поскольку, если гидру содержать в аквариуме с теплой водой и обильно кормить, она будет всю зиму активной и продолжать размножаться почкованием.

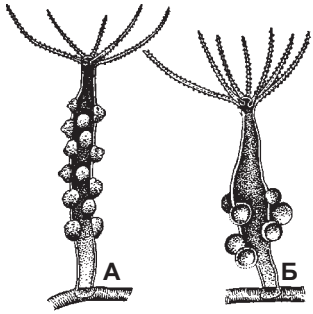


Рис. 305.
Стебельчатая гидра:
А – с мужскими гонадами; Б – с женскими гонадами (по Полянскому)

Врагов у гидры немного, и самый опасный из них – это поедающий гидр прудовик. Кроме того, на гидрах паразитируют некоторые грибки.

Колониальные гидроидные полипы. Большинство гидроидных полипов ведут колониальный образ жизни. Колония формируется из одной особи в результате почкования последней (рис. 306). При этом дочерние полипы не отрываются, а навсегда остаются связанными с родительским и в дальнейшем сами приступают к почкованию, в результате этого возникают древовидные колонии, состоящие из нескольких сотен и даже тысяч особей – *гидрантов*. Соседние гидранты связаны между собой полыми трубочками – *ценосарком*, или *гидрокаулюсом*. Общая пищеварительная полость всей колонии в целом называется *энтероном*. Снаружи колония покрыта хитиновым экзоскелетом – *перисарком*, или *передирмом*, который либо покрывает только трубочки ценосарка, или продолжается на гидрантов и расширяется вокруг них, образуя чашеобразную *гидротеку*. У последних гидрант при раздражении полностью скрывается в гидротеке. Посредством стелющихся отростков – *гидроризы* – колония прочно прикрепляется к субстрату и не способна перемещаться. Тканевая организация гидрантов не имеет принципиальных отличий от рассмотренной ранее пресноводной гидры.

Преимуществом колониальной организации является высокая эффективность питания и защиты. Гидранты колонии охватывают значительно больший объем воды, а многочисленные стрекательные клетки на щупальцах исключают освобождение добычи. Захваченная пища становится достоянием всей колонии, поскольку

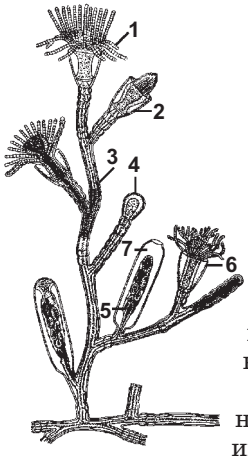


Рис. 306. *Гидроид обелия:*
1 – гидрант в расправленном состоянии; 2 – сократившийся гидрант; 3 – тека; 4 – почка; 5 – бластостиль с развивающимися медузами; 6 – гидротека; 7 – гонотека (участок теки, одевающий бластостиль). Изображена отдельная веточка колонии (несколько схематизировано, часть особей колонии изображена в разрезе) (по Абрикосову)

питательные вещества через каналы переносятся от одного гидранта к соседним. Также сообща легче защищаться от врагов.

Размножение колониальных гидроидных происходит со сменой полипоидного и медузоидного поколений. Причем полипы размножаются только бесполым путем, а медузы – половым.

Образование медуз начинается с формирования видоизмененных полипов – *бластостилей*, имеющих более крупные размеры. По бокам от него формируются почкозачатки медуз, которые превращаются в маленьких медуз и со временем отрываются от колонии. Медузы способны плавать и ведут свободный образ жизни. Как мы уже говорили, общий план строения медуз и полипов имеет принципиальное сходство, при этом медуза напоминает перевернутый полип. Тело медузы сплюснуто относительно продольной оси и имеет вид зонтика или колокола (рис. 307). Выпуклая наружная сторона называется эксумбреллой, а вогнутая внутренняя – субумбреллой.

Для всех медуз характерно наличие между эктодермой и энтодермой мощного слоя мезоглеи, в которой также встречаются малочисленные клеточные элементы, что позволило некоторым исследователям провести аналогию с мезодермой более высокоорганизованных животных. Отличительной особенностью гидроидных медуз является наличие у них кольцевидной перепонки по краю колокола – *паруса*. По периферии диска также расположены многочисленные щупальца, несущие у основания большое количество стрекательных клеток и органы равновесия – *статоцисты*. Последние представляют собой замкнутые пузырьки, заполненные жидкостью и выстланные чувствительным эпителием. Внутри каждого пузырька (а их у медузы восемь) находятся кусочки карбоната кальция ($CaCO_3$), выполняющие роль статолитов. При изменении положения тела медузы в пространстве статолиты смещаются и оказывают воздействие на стереоцилли (волоски) сенсорных клеток, которые

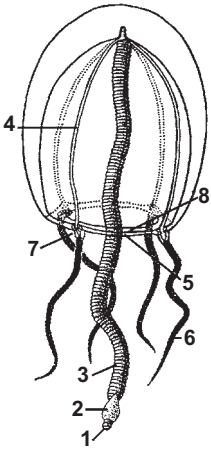


Рис. 307. *Гидроидная медуза сарсия:*
1 – рот; 2 – ротовой стебелек с расположенной на нем гонадой (3); 4 – радиальные каналы; 5 – кольцевой канал; 6 – щупальца; 7 – глазки; 8 – парус (по Наумову)

вызывают мышечные сокращения, приводящие к восстановлению нормального положения. У некоторых гидроидных медуз имеются глазки. У более примитивных они представлены глазными пятнами, в которых клетки эктодермы дифференцированы на пигментные и чувствительные (ретинальные). В более сложно устроенных глазках пигментные клетки уходят в глубь образовавшихся ямок, у некоторых, кроме того, в глазке имеется светопреломляющая линза – хрусталик.

У медуз значительно более сложно (по сравнению с полипами) устроена нервная система. Кроме обычного сплетения, происходит концентрация нервных клеток по периферии зонтика, где они образуют два нервных кольца. Одно из них – наружное – иннервирует статоцисты и глазки, а другое – внутреннее – управляет работой мышечных фибрилл.

Снизу выделяется длинный *ротовой стебелек*, или *хоботок* (*манубриум*), который имеет на конце ротовое отверстие, окруженное четырьмя лопастями – щупальцами. После ротового отверстия начинается *глотка*, продолжающаяся в *желудок*, от которого к периферии купола отходят четыре *радиальных канала*. По свободному краю купола между наружным и внутренним нервными кольцами проходит *кольцевой канал*, соединяющий все четыре радиальных канала.

Гидроидные медузы представляют собой половое поколение, по мере роста у них формируются по четыре половых железы (гонады), расположенные под радиальными каналами. Предшественники половых клеток образуются в эктодерме ротового стебелька, затем они мигрируют в гонады и делятся мейозом, производя гаплоидные половые клетки. Поскольку медузы раздельнополые, у них образуются гаметы лишь одного типа – мужские или женские. Выход гамет осуществляется путем разрыва стенки гонады, и вскоре после этого медуза погибает.

Оплодотворение происходит в воде. Зигота приступает к дроблению, и вскоре образуется однослойная продолговатая бластула. Гаструляция совершается путем миграции клеток внутрь бластоцеля, который со временем полностью заполняется клетками – предшественницами энтодермы. Затем часть внутренних клеток отмирает, и на их месте образуется будущая пищеварительная полость. В это время личинка снаружи покрыта ресничками, с помощью которых она свободно плавает, и называется *планулой*. Вскоре личинка оседает на дно и превращается в молодого полипа. При этом у нее полностью формируется гастральная полость, прорывается ротовое отверстие и образуются щупальца. После этого полип приступает к почкованию, и со временем образуется новая колония полипов.

Среди колониальных полипов также встречаются и свободноплавающие формы – *сифонофоры*. Эти колонии состоят из полого ствола и сидящих на нем полипов различного строения (рис. 308).

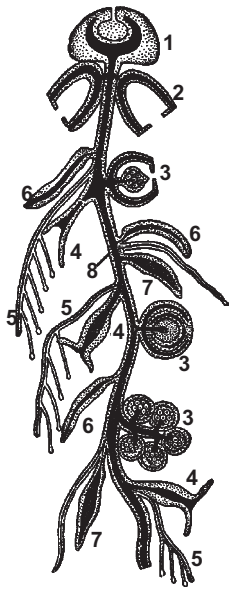


Рис. 308. *Схема строения сифононофор (продольный разрез тела):*
1 – пневматофор; 2 – плавательный колокол (нектофор); 3 – половая особь (гонофор); 4 – кормящий полип (гастрозоид); 5 – арканчик; 6 – кроющая пластинка; 7 – выделительный полип со щупальцем (пальпон); 8 – ствол колонии (по Холодковскому)

Вся колония подвешена в воде благодаря наличию в верхней части ствола пузыря, заполненного газом – *пневматофора*. Количество газа в пузыре может изменяться, поэтому колония способна регулировать глубину погружения. Это обстоятельство весьма полезно для сифонофор, поскольку позволяет им опускаться и подниматься в толще воды в соответствии с перемещениями планктона, которым они питаются, или укрываться в глубине во время шторма. Сифонофоры могут активно плавать за счет мышечного сокращения куполов *нектофоров*, или *плавательных колоколов*, расположенных под пузырем (они очень похожи на медуз). Питание колонии осуществляют *гастрозоиды*, единственное разветвленное щупальце которых снабжено многочисленными стрекательными клетками. Выделение ненужных веществ производят *пальпоны*, каждый из которых снабжен неразветвленным щупальцем.

Размножение осуществляют *гонофоры*, организованные как медузы, но не отрывающиеся от колонии. Каждый гонофор образует половые железы только одного пола – мужского или женского, однако в колонии всегда имеются гонофоры обоих полов. После оплодотворения образуется личинка – *планула*, которая в дальнейшем развивается в почкующийся полип.

Класс Сцифоидные медузы

Представители этого класса (около 200 видов) заселяют все моря и океаны и в большинстве своем свободно плавают в толще воды, хотя некоторые ведут прикрепленный образ жизни. По строению сцифоидные медузы очень похожи на гидроидных медуз, однако они не имеют паруса. Размеры обычно более крупные, например, поперечник зонтика цианеи достигает двух метров. Гастральная полость устроена более сложно. Желудок имеет четыре кармановидных выпячивания, кроме того, для увеличения поверхности в желудок с четырех сторон вдаются валики, от которых отходят гастральные нити. От объемного желудка к периферии расходятся радиальные каналы, которых у более примитивных форм всего четыре, а у более сложно организованных медуз они последовательно ветвятся на каналы второго и третьего порядков (рис. 309). Как и у гидроидных медуз, радиальные каналы впадают в кольцевой канал.

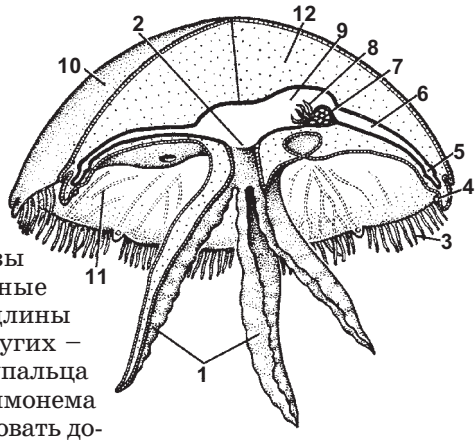


Рис. 309. *Схема строения сцифоидной медузы:*
1 – ротовые лопасти; 2 – ротовое отверстие; 3 – щупальца; 4 – ропалий; 5 – кольцевой канал; 6 – радиальный канал; 7 – гонада; 8 – гастральные нити; 9 – желудок; 10 – эксумбрелла; 11 – субумбрелла; 12 – мезоглея. Эктодерма показана штриховкой, энтодерма – черным (из Байера)

По краям зонтика медузы располагаются многочисленные полые щупальца различной длины (у аурелии они короткие, у других – очень длинные, например, щупальца цианеи достигают 15 м, а дримонема способна одновременно фильтровать добычу на площади 150 м^2). Некоторые щупальца видоизменяются в *ропалии*, или в краевые тельца (обычно их восемь). В ропалиях располагаются чувствительные структуры – простые глазки (глазные пятна) и более сложные глазные пузыри с хрусталиком, позволяющие различать свет и тьму, а также статоцисты (рис. 310). Еще более сложна нервная система – наряду с нервным кольцом, впервые образуются узловые скопления нервных элементов (ганглии), количество которых соответствует числу ропалиев.

Сцифоидные медузы раздельнополы. Половые железы у них имеют энтодермальное происхождение и развиваются в карманах желудка. Половые клетки выходят через рот. После оплодотворения и дробления появляется планула, которая передним концом оседает на донный субстрат и превращается в одиночный полип – *сцифостому*. Этот полип может почковаться, образуя новые сцифостомы. Затем сцифостома приступает к бесполому размножению – *стробиляции*. При этом у нее последовательно образуются многочисленные поперечные перетяжки, делящие сцифостому по продольной оси на множество дисков, соединенных центральным стволом (рис. 311). В дальнейшем диски постепенно отрываются, начиная от верхнего, и становятся молодыми плавающими медузами – *эфирами*. У них еще не полностью сформирована система каналов, не развиты щупальца, а по свободному краю зонтика имеется

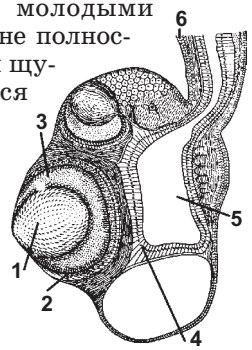


Рис. 310. *Продольный разрез через ропалий медузы Carybdea. Налево разрез прошел через 2 главных глаза ропалия, пустое пространство внизу ропалия – статоцист (статолиты растворились при изготовлении препарата):*
1 – хрусталик; 2 – светочувствительный слой ретинальных клеток; 3 – стекловидное тело; 4 – энтодермальная выстилка продолжающегося в ропалий радиального канала (5); 6 – эктодерма ропалия (по Шевякову)

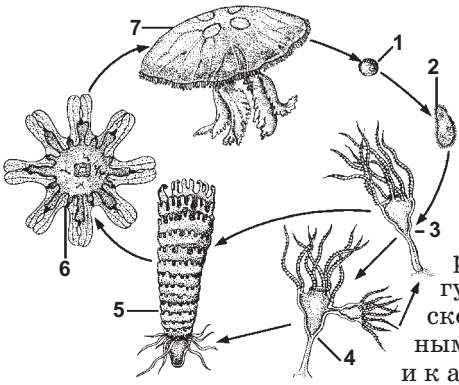


Рис. 311. *Развитие сцифомедузы: 1 – яйцо; 2 – планула; 3 – сцифостома; 4 – почкующаяся сцифостома; 5 – стробиляция; 6 – эфира; 7 – взрослая медуза (по Байеру)*

восемь глубоких вырезов, делающих эфиру больше похожей на пропеллер.

Медузы широко распространены в Мировом океане и могут образовывать значительные скопления. Они переносятся водными течениями, однако способны и к активному движению за счет сокращения периферической мускулатуры зонтика (частота сокращений может превышать 100 в 1 мин.). Все медузы – хищники. Они питаются планктоном и мелкими рыбами, которых парализуют стрекательными клетками. Однако стрекательные клетки срабатывают не только на потенциальную добычу медуз, но и на любые другие плавающие организмы. Это обстоятельство не только отбивает желание нападать на медуз, но и делает их реально опасными для купающихся людей, если они проплывают рядом и касаются щупалец. Некоторые медузы при этом могут парализовать человека, после чего он утонет. Среди таких медуз, опасных для человека, следует выделить, например, отдельных представителей отряда кубомедуз, обитающих у берегов Австралии и Индонезии, цианей, часто встречающихся в Балтийском и Баренцевом морях, дальневосточных медуз крестовиков, физалий.

Класс Коралловые полипы

Кораллы составляют наиболее крупный в видовом отношении класс кишечнополостных (около 6000 видов). Его представители имеют только полипоидную организацию и не проходят стадию медузы. Большинство из них ведут колониальный образ жизни, однако имеются и одиночные формы (например, актинии).

Строение коралловых полипов гораздо сложнее, чем гидроидных. Вокруг ротового отверстия располагаются щупальца, число которых у восьмилучевых кораллов равно восьми, а у шестилучевых – кратно шести. Рот ведет в сплющенную глотку, которая выстлана эктодермой. В глоточной щели располагаются один (у восьмилучевых) или два (у шестилучевых) желобка – *сифоноглифа*, их клетки снабжены ресничками, которые направляют воду в гастральную полость (рис. 312). В других участках глотки вода, напротив, выводится из полости полипа. Следовательно, у коралловых полипов осуществляется постоянный ток воды, которая обеспечивает обмен газов и удаляет непереваренные частицы пищи. Пищеварительная полость

полипа разделена септами (перегородками) на камеры, выстланные энтодермой, их число пропорционально количеству щупалец. Обращенные в полость края септ имеют утолщения, называемые мезентериальными нитями.

Размножение коралловых полипов осуществляется половым и бесполым путями. *Бесполое размножение* – обычное почкование, а *половое* – осуществляется посредством гамет, которые образуются в половых железах в энтодерме септ. Они раздельнополы и формируют гонады только одного типа. Оплодотворение может происходить внутри женской особи, куда сперматозоиды проникают через рот, а затем через него же выходят и оплодотворенные яйца. У других полипов женские гаметы также выходят через рот женской особи, соответственно, у последних оплодотворение наружное – в окружающей воде. Дальнейшее развитие вполне типично для кишечнополостных – образуется планула, которая затем оседает и превращается в молодого почкующегося полипа.

Все колониальные и некоторые одиночные коралловые полипы имеют *наружный скелет* (*экзоскелет*), чаще всего известковый, реже – из органического вещества. У многих коралловых полипов (например, благородного коралла) скелет обладает высокой декоративной ценностью, в силу чего его используют в качестве украшений. Именно поэтому некоторые кораллы оказались на грани уничтожения и в настоящее время нуждаются в тщательной охране от браконьеров. Коралловые полипы являются основными рифообразующими организмами (кроме них, рифы образуют также некоторые водоросли, но их роль в этом процессе скромнее). Результатом их деятельности является, например, Большой Барьерный риф, который тянется вдоль восточного берега Австралии на протяжении более 1400 км. Кроме того, коралловые рифы образуют атолловые острова, которые со временем заселяются растениями и животными.

Коралловые полипы обитают в теплых морских водоемах, особенно там, где температура не опускается ниже +20°С. Они способны жить лишь на небольшой глубине (до 50 м), при этом формируются характерные для коралловых рифов экологические сообщества.

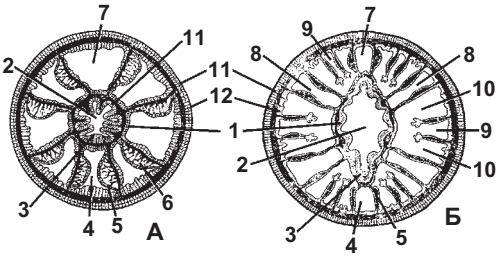


Рис. 312. *Поперечные разрезы через восьмилучевой (А) и шестилучевой (Б) коралловые полипы:*
1 – глотка; 2 – полость глотки; 3 – сифоноглиф; 4 – вентральная направительная камера; 5 – септа; 6 – мускульный валик септы; 7 – дорзальная направительная камера; 8 – внутренние камеры, расположенные между двумя септами первого порядка; 9 – внутренние камеры, образующиеся между вторично возникающими септами; 10 – промежуточные камеры; 11 – эктодерма; 12 – энтодерма. Мезоглея зачернена (А – по Хиксон, Б – по Хайман)

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ

Этот тип составляют наиболее примитивные многоклеточные трехслойные животные. В отличие от двухслойных кишечнополостных, у плоских червей между эктодермой и энтодермой формируется третий зародышевый листок – мезодерма. Плоские черви имеют уплощенную форму тела (за что и получили свое название), причем выделяются передний и задний концы. Поэтому вокруг продольной оси можно провести лишь одну плоскость (сагиттальную), которая делит тело животного на две одинаковые половины. Такой тип симметрии называется двусторонней, или билатеральной, впервые он появляется у плоских червей. У плоских червей отсутствует сегментация тела. Гистологическая организация этих животных гораздо более сложная, чем у кишечнополостных. Если у последних оба слоя стенки тела образованы диффузно рассеянными клеточными элементами разных типов, то у плоских червей прослеживается четкая сепарация тканей, которые образуют оформленные *внутренние органы*.

Стенку тела у плоских червей образует *кожно-мускульный мешок*, который состоит из эпителиального покрова, расположенных под ним мышечных волокон, а также разделяющей их соединительной ткани. У свободноживущих представителей эпителий ресничного типа, тогда как у паразитических форм ресничек нет. У плоских червей эпителиальная и мышечная ткани морфологически обособлены. Мышечные волокна образуют сплошные слои, покрывающие тело червя наподобие мешка (отсюда и название – «кожно-мускульный мешок»). Обычно снаружи волокна располагаются в виде колец, т.е. перпендикулярно продольной оси (слой кольцевых мышц), а кнутри – продольно (слой продольных мышц). Кроме этого, у плоских червей имеются мышечные пучки, соединяющие спинную и брюшную части животного – дорсовентральные (спинно-брюшные) мышцы. Хорошо организованная мышечная система позволяет плоским червям совершать гораздо более сложные движения по сравнению с кишечнополостными.

У плоских червей пространство между стенкой тела и внутренними органами (полость тела) заполнено неспециализированной мезенхимой мезодермального происхождения – *паренхимой*, поэтому этих животных относят к бесполостным животным. Именно через паренхиму осуществляется транспорт веществ в пределах тела червя, в ней откладываются запасные вещества, кроме того, паренхима обеспечивает опору внутренним органам.

Внутренние органы плоских червей образуют ряд систем: *пищеварительную, выделительную, нервную* и *половую*. Кровеносная, дыхательная системы и скелет отсутствуют. Газообмен осуществляется путем простой двусторонней диффузии газов через покровы тела, при этом плоская форма тела является чрезвычайно

выгодной, поскольку обеспечивает большую площадь газообмена. Также диффузно по тканевой жидкости паренхимы распространяются вещества внутри тела червя, а постоянство формы тела обеспечивается кожно-мускульным мешком и паренхимой.

Пищеварительная система дифференцирована на эктодермальную переднюю кишку (глотку) и энтодермальную среднюю, которая заканчивается слепо. Присущая более высокоорганизованным животным задняя кишка у плоских червей отсутствует, соответственно, нет и анального отверстия. Поэтому выведение непереваренных частиц осуществляется в обратном направлении через ротовое отверстие. Функциональное разделение отделов пищеварительной системы состоит в том, что через переднюю кишку происходит поглощение пищи, а в средней кишке она расщепляется и нужные вещества всасываются в тканевую жидкость паренхимы.

Если червь имеет небольшие размеры, кишечник имеет вид длинного мешка и всосавшиеся питательные вещества легко диффундируют ко всем участкам тела. У крупных форм возникает проблема доставки питательных веществ к удаленным от кишечника органам и тканям (напомним, что у плоских червей отсутствует кровеносная система, осуществляющая транспортные функции). Для этого средняя кишка образует многочисленные глубокие инвагинации, которые непосредственно подходят к органам и доставляют к ним нужные вещества. У некоторых паразитических форм пищеварительная система редуцирована, и питательные вещества всасываются через поверхность тела.

Качественно иной уровень организации плоских червей нуждается в более совершенной *нервной системе*, способной обеспечить адекватные реакции организма и его внутренних систем. Это нашло отражение в усложнении нервной системы. По мнению **В. А. Догеля**, наиболее принципиальным следует считать: 1) концентрацию нервных клеток в ганглии и стволы, связанные между собой, что говорит о появлении нервных центров; 2) погружение скоплений нервной ткани в глубь тела, что значительно повышает их безопасность; 3) выраженную цефализацию нервных центров, которая проявляется в увеличении размеров ганглия, расположенного в передней части тела (мозгового ганглия), и усилении его роли; 4) олигомеризацию (уменьшение количества гомологичных органов и структур) нервных центров, что выражается в уменьшении количества нервных стволов по мере совершенствования организации.

Нервная система плоских червей, образованная крупным мозговым ганглием и отходящими от него нервными стволами, соединенными между собой волокнами, называется *ортогоном*.

Органы чувств развиты в основном у свободноживущих форм и практически отсутствуют во взрослом состоянии у паразитов.

Выделительная система. У плоских червей уже имеется самостоятельно функционирующая выделительная система. Напомним, что у двухслойных кишечнополостных клетки как эктодермы, так и энтодермы имеют возможность выделять продукты обмена в окружающую среду (к которой следует также отнести жидкость, заполняющую гастральную полость), поэтому в выделительной системе они не нуждаются. У плоских червей каждая клетка (кроме эпителия) окружена со всех сторон другими клетками, и внешней средой для клеток (кроме покровных) является тканевая жидкость. Поэтому продукты обмена, выделенные клеткой, оказываются в тканевой жидкости и накапливаются в ней. Если бы не существовало механизма постоянного удаления отходов, тканевая жидкость оказалась бы перенасыщенной токсичными веществами, и нормальная жизнедеятельность организма была бы нарушена.

Выделительная система плоских червей образована *протонефридиями*, которые представляют собой систему ветвящихся канальцев, пронизывающих все тело червя и заканчивающихся особыми мерцательными клетками звездчатой формы. Каждая такая клетка имеет каналец, внутрь которого обращен пучок ресничек. Эти реснички постоянно двигаются, напоминая пламя свечи на ветру, за что они получили название *мерцательного пламени*. За счет биения ресничек тканевая жидкость с растворенными в ней продуктами распада поступает в каналец мерцательной клетки и следует далее в многоклеточный каналец. После этого канальцы объединяются в более крупные и открываются на поверхности тела червя в виде экскреторных (выделительных) отверстий, через которые выделяемая жидкость выбрасывается из организма червя. У многих представителей типа на конце тела имеется расширение выделительной трубочки – *мочевой пузырь*, в котором выделяемая жидкость может скапливаться. Протонефридии плоских червей обеспечивают не только удаление продуктов диссимиляции, но и выводят из организма излишнюю воду, действуя наподобие сократительных вакуолей пресноводных простейших. Возможно, поэтому протонефридии особенно хорошо развиты у пресноводных свободноживущих форм.

Половая система. Громадное большинство плоских червей являются гермафродитами, т.е. у них одновременно присутствуют органы мужской и женской систем. В отличие от кишечнополостных, у которых имелись только половые железы, у плоских червей, наряду с гонадами, образуются еще половые протоки, по которым половые продукты транспортируются и выводятся наружу. Организация половой системы очень сложна, у разных представителей типа она может отличаться друг от друга.

В типичном случае *мужская половая система* состоит из различного количества семенников, семяпроводов, которые объединяются в семяизвергательный канал, и совокупительного органа (цирруса). *Женская половая система* организована сложнее.

В ней имеются яичники, желточники (они представляют собой недоразвитые стерильные яичники и поставляют питательные вещества для яиц в желточных клетках – измененных яйцеклетках), яйцеводы, влагалище, которое открывается в половую клоаку.

При оплодотворении (чаще всего оно бывает перекрестным, однако возможно и самооплодотворение) совокупительный орган вводит сперматозоиды в половую клоаку (у некоторых форм они поступают в копулятивную сумку, также открывающуюся в половую клоаку), где и происходит слияние мужских и женских гамет. Оплодотворенная яйцеклетка окружается желточными клетками, и снаружи их покрывает общая скорлупа.

Таким образом, яйца большинства плоских червей имеют сложное многоклеточное строение, при этом питательные вещества аккумулируются не в яйцеклетке, а за ее пределами в желточных клетках, такие яйца называются *экзолецитальными*. Поэтому многие специалисты называют их *яйцевыми капсулами*. У примитивных форм желточники отсутствуют, и запас питательных веществ находится непосредственно в цитоплазме яйцеклетки (*эндолецитальные* яйца). Соответственно, у них сложные яйца не образуются. Многие плоские черви, особенно паразитические, способны продуцировать колоссальное количество яиц.

Эмбриональное развитие плоских червей очень различается между собой у разных представителей типа. У паразитических форм (паразитические черви называются *гельминтами*) оно обычно осуществляется со сменой одного или нескольких промежуточных хозяев. Такие черви называются *биогельминтами*.

Тип плоские черви подразделяется на пять классов: *ресничные черви*, *сосальщики*, *моногенеи*, *ленточные черви* и *цестодообразные*. Из них только ресничные ведут свободный образ жизни, а остальные являются паразитами. Тип насчитывает около 10 000 видов.

Класс Ресничные черви, или турбеллярии

Это единственный класс из типа плоских червей, который составлен свободноживущими формами. Большинство из них обитают в соленых и пресных водоемах, небольшое количество ведут наземный образ жизни. Класс насчитывает около 3000 видов. Наиболее известными являются представители отряда трехветвистых, или планарий (белая, черная, траурная, бурая и др. – всего около 100 видов). Большинство из них обитают в пресных водоемах, где их численность может быть весьма высокой, особенно при наличии обильной растительности. Размеры различных турбеллярий широко варьируются от нескольких миллиметров до 30 см.

Внешнее строение турбеллярий обычно для плоских червей. Они имеют плоское вытянутое тело без выростов, за исключением небольших лопастей на переднем конце у некоторых видов

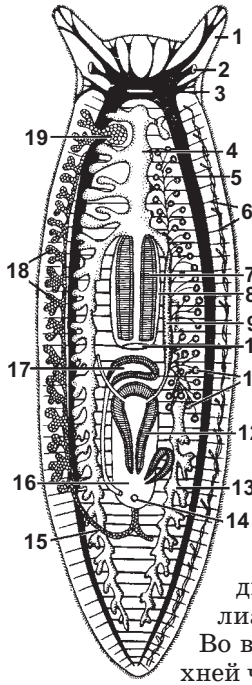


Рис. 313. *Схема строения трехветвистой турбеллярии:*
1 – щупальцевидные выросты; 2 – глаза; 3 – мозговой ганглий; 4 – передняя ветвь кишечника; 5 – продольный нервный ствол; 6 – поперечные нервные перемычки; 7 – глотка; 8 – глоточный карман; 9 – семяпровод; 10 – ротовое отверстие; 11 – семенники; 12 – совокупительный орган; 13 – задняя ветвь кишечника; 14 – половое отверстие; 15 – яйцевод; 16 – половая клоака; 17 – копулятивная сумка; 18 – желточники; 19 – яичник. Слева удалены семенники, справа – желточники и яичник (по Граффу)

(рис. 313). Чаще всего турбеллярии окрашены в разнообразные цвета, однако они могут быть белого цвета или вообще бесцветными.

Анатомия. *Кожно-мускульный мешок.* Тело турбеллярий снаружи покрыто однослойным реснитчатым эпителием, причем с возрастом реснички часто теряются, из-за чего клетки как бы «лысеют». Полагают, что реснички способствуют перемещению червя в пространстве. Строение эпителия у разных червей неодинаково, в связи с чем выделяют два основных варианта. В первом из них эпителиальные клетки четко отделены друг от друга. Во втором клетки эпителия сливаются в своей верхней части, образуя общий цитоплазматический безъядерный слой. В нижней своей части клетки образуют мешочки, содержащие ядра, которые спускаются ниже базальной мембраны и сохраняют при этом разделенность между собой.

В эпителии турбеллярий имеется много одноклеточных желез различной формы. Они рассеяны по всей поверхности, но могут образовывать скопления. Например, слизистые железы особенно многочисленны в эпителии передней части тела, выделяемая ими слизь, по-видимому, способствует прикреплению червя к субстрату. Напротив, белковые железы концентрируются по краям тела, полагают, что выделяемый ими секрет обладает токсическими свойствами.

Среди эпителиальных желез выделяются *рабдитные клетки*, которые содержат преломляющие свет палочки – *рабдиты*, лежащие перпендикулярно поверхности. При раздражении рабдиты выбрасываются наружу, где при соприкосновении с водой быстро ослизняются и образуют защитную слизь. Благодаря этому турбеллярии практически не поедаются другими животными. Рабдитные клетки располагаются ниже базальной мембраны, но связаны при этом с вышележащими эпителиальными клетками, в которые из них и поступают рабдиты.

Мышечная часть кожно-мускульного мешка образована несколькими слоями мышечных волокон. Снаружи располагается кольцевой слой, под ним продольный и самый нижний – диагональный,

волокна которого идут под углом друг к другу. Напоминаем, что совокупность покровов и лежащих ниже слоев мышечных волокон образует кожно-мускульный мешок.

Кроме сплошных слоев, мышечные волокна также образуют пучки дорсовентральных мышц. Они направляются от спинной (дорзальной) части тела к брюшной (вентральной) и, сокращаясь, еще больше сплющивают тело червя.

Перемещение турбеллярий обеспечивается ресничками эпителия (особенно у мелких форм) и сокращением мускулатуры. Благодаря этому они могут ползать по субстрату (донные камни, коряги, водная растительность и др.) и активно плавать, совершая самые разнообразные движения.

Пищеварительная система турбеллярий обычна для плоских червей – имеются передняя и средняя кишка. Рот обычно находится на брюшной стороне тела примерно в средней ее части, он ведет в глотку, которая имеет железы. У мелких форм средняя кишка имеет вид слепозамкнутой трубки, а у крупных образует ответвления во все стороны тела, которые доставляют питательные вещества к органам и тканям животного. Например, у трехветвистых (планарий) от передней кишки (глотки) сразу отходят три ветви – одна вперед и две назад. При этом пища сначала поступает в передний вырост, а оттуда перетекает в задние. Таким образом, питательными веществами первоначально обеспечиваются органы, расположенные в передней части тела. Несмотря на определенную сложность пищеварительной системы, усвоение пищи у турбеллярий в значительной мере осуществляется за счет внутриклеточного пищеварения, т.е. фагоцитоза эпителиальных клеток средней кишки. Наконец, у представителей отряда бескишечных турбеллярий средней кишки нет вовсе, а пища из глотки поступает в специализированный участок пищеварительной паренхимы, где пищевые частицы фагоцитируются и усваиваются.

Большинство турбеллярий являются хищниками и питаются различными мелкими беспозвоночными. Обнаружив жертву, червь накрывает ее своим телом, после чего заглатывает. У планарий для этого служит выдвижная глотка, которая выбрасывается из глубокого впячивания наружного покрова – глоточного кармана. Если размер добычи слишком велик и ее невозможно проглотить целиком, червь отрывает куски сильными сосательными движениями глотки, после чего заглатывает их. Однако мелкие членистоногие (например, рачки) покрыты жестким панцирем, и разорвать их планария не может. В таком случае она выделяет из глотки наружу пищеварительные ферменты, которые расщепляют ткани жертвы вне организма червя, после чего размягченная пища всасывается глоткой. Таким образом, у турбеллярий возможно и наружное пищеварение. Некоторые турбеллярии (планарии) обладают своеобразной способностью использовать

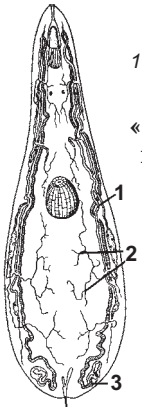


Рис. 314. *Расположение главных выделительных каналов в теле прямокишечной турбеллярии гиратрикс:*
1 – главные продольные выделительные каналы; 2 – разветвления канальцев; 3 – выделительные отверстия (по Райзингеру)

«трофейное оружие». Ученые установили, что при поедании гидр планарией стрекательные клетки не разрушаются, а мигрируют в покровы червя и защищают его.

Выделительная система представлена протонефридиями, организация которых была описана выше (рис. 314). Наиболее хорошо выделительная система выражена у пресноводных форм, у которых она также обеспечивает поддержание водно-солевого баланса.

Нервная система состоит из мозгового ганглия, образованного двумя слившимися ганглиями, и отходящих от него нервных стволов. Напомним, что такой тип нервной системы называется ортогоном. У разных турбеллярий возможны некоторые особенности организации нервной системы. В частности, у примитивных бескишечных имеется поверхностное сплетение, напоминающее таковое у кишечнополостных.

Органы чувств у турбеллярий развиты значительно лучше, чем у других классов плоских червей. Осязание осуществляется всей кожей, кроме того, у некоторых видов на переднем конце тела имеется пара чувствительных щупалец, которыми животное тщательно исследует перед собой поверхность субстрата. По всей поверхности кожи рассеяны клетки с более длинными и неподвижными ресничками, называемыми *сенсиллами*. С ними связаны отростки нервных клеток. Сенсиллы обеспечивают восприятие механических и химических воздействий извне. Почти у всех турбеллярий имеются два или более глаза. Они располагаются вблизи мозгового ганглия или же (если глаз более двух) по краям передней части тела. Каждый глаз состоит из бокала, образованного пигментными клетками, в который проникают рецепторные (ретинальные) клетки, воспринимающие свет. Глаза у турбеллярий относятся к типу *инвертированных* (обращенных), поскольку свет сначала проходит через тела рецепторных клеток, после чего попадает на воспринимающий свет сегмент. Ретинальные клетки по своему происхождению являются нервными, поэтому они имеют отростки (аксоны), образующие в своей совокупности зрительный нерв, который направляется в мозговой ганглий, где происходит анализ полученной информации. У некоторых турбеллярий также имеются органы равновесия – статоцисты обычного строения.

Половая система ресничных червей является гермафродитной. Мужские гаметы образуются в многочисленных мелких семенниках (у некоторых турбеллярий их может быть только два), рассеянных в толще паренхимы (см. рис. 313). От каждого семенника отходит тонкий семявыносящий канал, который впадает в более

крупный парный проток – семяпровод. Соединившись, семяпроводы образуют семяизвергательный канал, расположенный внутри совокупительного органа.

Женская половая система состоит из половых желез – яичников, видоизмененных гонад – желточников и женских половых протоков. У многих турбеллярий желточники не образуются. Из яичников яйцеклетки поступают в яйцеводы (их обычно два), туда же открываются протоки желточников, по которым поступают богатые питательными веществами желточные клетки. Объединившись, яйцеводы образуют непарное влагалище, которое открывается в половую клоаку.

У большинства турбеллярий происходит перекрестное оплодотворение, при котором половые партнеры передают друг другу мужские половые продукты, т.е. партнеры по очереди выступают как самец и как самка. Поступление спермы осуществляется с помощью совокупительного органа, который снабжен собственной мускулатурой и способен высовываться наружу. Обычно совокупительный орган вводит сперму непосредственно в половую клоаку, у некоторых в половой клоаке имеется небольшой вырост – копулятивная сумка, куда поступает полученное семя. Возможен и еще один способ, при котором совокупительный орган попросту протыкает стенку полового партнера и сперма вводится непосредственно в его тело, после чего сперматозоиды сами перемещаются по направлению яиц. Следовательно, в любом случае у ресничных червей происходит внутреннее оплодотворение.

Оплодотворенные яйцеклетки окружают желточные клетки, образующие запас питательных веществ яйца, после чего формируется защитная скорлупа.

Развитие у большинства ресничных червей прямое, т.е. из яйца выходит организм, похожий на взрослое животное, однако у некоторых морских турбеллярий развитие идет с метаморфозом. При этом из яйца выходит совершенно непохожая на взрослого червя мюллеровская личинка, которая вся покрыта ресничками, за счет которых она плавает. Определенное время личинка плавает в составе планктона, после чего дифференцируется в маленького червя.

Турбеллярии могут также размножаться бесполым путем. При этом на теле появляется поперечная перетяжка, постепенно разделяющая животное на две части. Поскольку некоторые органы имеются в единственном числе, то образовавшиеся особи в последующем достраивают необходимые части.

У ресничных червей, особенно у планарий, ярко выражена способность к регенерации. Маленькие фрагменты размером с десятую или даже сотую часть тела планарии образуют заново целый организм. За такую способность этих животных называют «бессмертными под ножом оператора». Удивительная особенность биологии планарии – ее оригинальная реакция на неблагоприятные условия

окружающей среды. Например, при недостатке кислорода или в случае сильного повышения температуры воды планарии сами распадаются на куски, которые регенерируют при наступлении благоприятных условий. Это явление называется *аутотомией*.

Класс Сосальщики

Все сосальщики (их насчитывается примерно 4000 видов) являются эндопаразитами беспозвоночных и позвоночных животных. Около 40 видов живут в человеке, поражая различные органы, из них наиболее распространен печеночный сосальщик.

Внешнее строение сосальщиков мало отличается от турбеллярий. Размеры обычно невелики – несколько миллиметров, однако есть и более крупные формы. Так, например, печеночный сосальщик может вырасти до 5 см, а самые крупные представители класса – некоторые паразиты рыб – достигают полутора метров в длину. Тело чаще всего имеет листовидную форму, резко кпереди и плавно кзади. Червь имеет две присоски. Одна из них – ротовая, расположена на переднем конце тела, а другая – брюшная (более крупная), несколько сзади на брюшной стороне. Присоски представляют собой неглубокие ямки в теле, окруженные мощной мускулатурой, сокращение которой создает низкое давление, присасывающее паразита к стенкам органа хозяина.

Внутреннее строение также во многом сходно с ресничными червями. Покровы представлены эпителием, клетки которого сливаются, образуя общий цитоплазматический слой, из которого в глубину тела погружаются части клеток с ядрами (рис. 315). Ресничек у сосальщиков нет, зато снаружи они покрыты защитными выделениями железистых клеток, которые предохраняют червя от действия активных компонентов пищеварительных соков хозяина. Кроме того, в покровном эпителии имеются многочисленные шипики, также укрепляющие сосальщика на стенке органа. Покров сосальщиков называется *тегументом*.

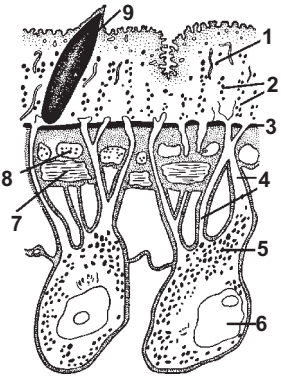


Рис. 315. *Схема строения покровов трематод по данным электронной микроскопии:*
1 – наружная безъядерная цитоплазматическая пластинка; 2 – митохондрии; 3 – базальная мембрана; 4 – цитоплазматические тяжи, соединяющие наружную и погруженную части эпителия; 5 – погруженные участки цитоплазмы с ядрами (6); 7 – продольные мышцы; 8 – кольцевые мышцы; 9 – кутикулярный шипик (продольный срез) (по Тредгольду)

Организация мускулатуры сосальщиков в целом не отличается от турбеллярий, однако эти черви ведут малоподвижный образ жизни, поэтому основные их движения состоят

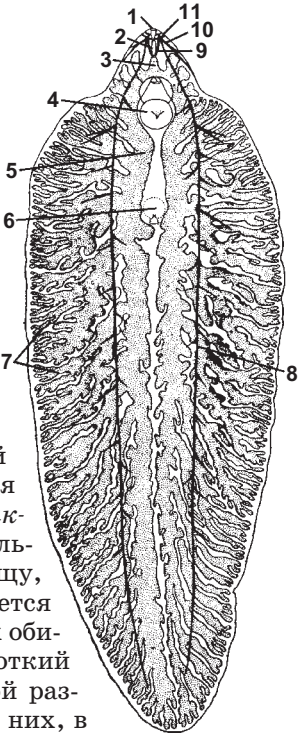


Рис. 316. *Печеночный сосальщик. Общий вид пищеварительной и нервной систем с брюшной стороны (×8):*
1 – рот; 2 – глотка; 3 – пищевод; 4 – брюшная присоска; 5 – главная ветвь кишки; 6 – скорлуповые железы; 7 – боковые ветви кишки; 8 – брюшной нервный ствол; 9 – подглоточная комиссура; 10 – боковые нервы; 11 – мозг (по Зоммеру)

в изменении формы тела посредством сокращения и вытягивания.

Пищеварительная система, как и у турбеллярий, состоит из передней и средней кишки, однако ротовое отверстие находится не в средней части тела, а на переднем конце и окружено ротовой присоской (рис. 316). У печеночного сосальщика ротовая присоска ограничивает ротовую полость, которая отделена от предглотки полулунной складкой. Движения глотки осуществляются посредством специальных мышц – *протрактора* (вперед) и *ретрактора* (назад), в результате чего червь эффективно всасывает пищу, которой для печеночного сосальщика является желчь и слизь желчных протоков, в которых обитает паразит. Глотка продолжается в короткий пищевод, который перед ротовой присоской раздваивается на две ветви средней кишки. От них, в свою очередь, отходят многочисленные ответвления (напоминаем, что это облегчает доставку продуктов пищеварения ко всем частям тела червя в отсутствие кровеносной системы).

Нервная система сосальщиков состоит из парного мозгового ганглия, который образован двумя узлами, соединенными между собой толстой короткой надглоточной и более тонкой, но длинной подглоточной комиссурами. В результате образуется окологлоточное нервное кольцо, от которого вперед отходит одна пара нервных стволов и три пары отходят назад. Стволы соединены между собой перемычками, причем наибольшую толщину имеют брюшные стволы (см. рис. 316).

Органы чувств у взрослых червей практически неразвиты, что связано с паразитическим образом жизни. У свободноплавающих личинок имеются кожные сенсиллы, у некоторых форм – глазки.

Выделительная система представлена протонефридиями, при этом выделительные каналы объединяются в мочевой пузырь, который открывается выделительным отверстием наружу. У печеночного сосальщика мочевой пузырь образован главным выделительным каналом, который тянется вдоль всего тела, расширяясь спереди и утончаясь сзади вблизи выделительного отверстия.

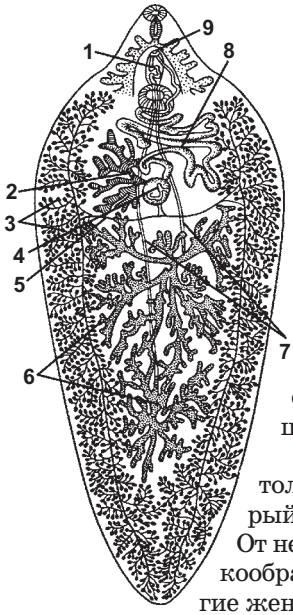


Рис. 317. *Строение половой системы печеночного сосальщика:*
1 – совокупительный орган; 2 – яичник; 3 – желточники; 4 – комплекс скорлуповых желез; 5 – желточные протоки; 6 – семенники; 7 – семяпровод; 8 – матка; 9 – наружное отверстие половой клоаки (по Чендлеру, с изменениями и дополнениями)

Строение *половой системы* у разных сосальщиков весьма различается. *Мужская половая система* почти всех трематод имеет два семенника (у немногих видов семенник один), расположенных сзади от брюшной присоски. От них отходят два семяпровода, которые затем объединяются в извитой семяизвергательный канал, пронизывающий совокупительный орган (рис. 317).

Женская половая система включает в себя только один яичник (у всех сосальщиков), который у печеночного сосальщика сильно ветвится. От него отходит короткий яйцевод и впадает в мешкообразный *оотип*, куда также открываются другие женские половые протоки – проток желточников и протоки скорлуповых желез (у печеночного сосальщика все эти протоки впадают в яйцевод, а его расширение – оотип – отсутствует). От оотипа отходит матка, которая затем открывается неподалеку от совокупительного (копулятивного) органа в половую клоаку.

При оплодотворении совокупительный орган вводит семя в половую клоаку, оттуда оно через матку попадает в оотип, где и происходит слияние гамет. Избыток семени удаляется через лауреров канал – проток, который начинается в оотипе и открывается на поверхности тела (поскольку у печеночного сосальщика оотипа нет, этот проток сообщается непосредственно с яйцеводом). Оплодотворенные яйца окружаются желточными клетками, богатыми питательными веществами, и все вместе они покрываются общей скорлупой. Такие сложные яйца поступают в матку и постепенно продвигаются по ней к выходу.

Для сосальщиков характерен *сложный жизненный цикл*, который проходит со сменой одного или нескольких промежуточных хозяев и с чередованием поколений (рис. 318). Напоминаем, что *окончательным хозяином называется макроорганизм, в котором происходит половое размножение паразита, а промежуточным тот, у кого паразит размножается бесполым путем*. Взрослый гермафродитный червь – *марита* – паразитирует во внутренних органах позвоночных животных. Оплодотворенные яйца обычно выходят с фекалиями из организма хозяина, для правильного развития они должны попасть в воду, где из яйца выходит

личинка – *мирацидий*, покрытая ресничками и способная активно плавать. Мирацидий снабжен глазками и сенсилами, благодаря чему он активно ищет своего первого промежуточного хозяина (которым у всех сосальщиков является моллюск определенного вида для каждого паразита) за счет фото- и хемотаксиса. Обнаружив моллюска, мирацидий прикрепляется к нему и с помощью хоботка проникает в его ткани, выделяя при этом секрет своей верхушечной железы, который содержит протеолитические ферменты.

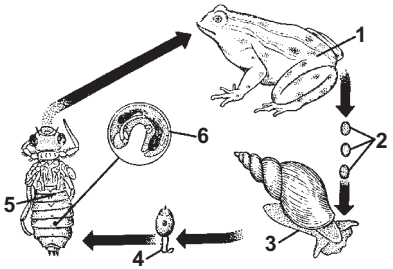


Рис. 318. *Схема типичного жизненного цикла дигенетического сосальщика:*
1 – окончательный хозяин (лягушка), в котором паразитируют половозрелые сосальщики гермафродитного поколения (мариты); 2 – яйца сосальщика, выходящие из кишечника хозяина в воду; 3 – первый промежуточный хозяин (улитка), в котором паразитируют партеногенетические поколения; 4 – свободноплавающая личинка (церкария), внедряющаяся в тело второго промежуточного хозяина; 5 – второй промежуточный хозяин (водная личинка стрекозы), в полости тела которой инцистировалась метацеркария (6). Окончательный хозяин заражается паразитом, поедая личинку стрекозы с метацеркарией (по Смиту, с изменениями Догеля)

Оказавшись внутри моллюска, мирацидий сбрасывает реснички и превращается в бесформенную неподвижную личинку – *спороцисту*, содержащую зародышевые клетки, из которых образуются новые личинки. Популяция зародышевых клеток увеличивается за счет их деления – это явление называется *полиэмбрионией*. Таким образом, спороциста размножается партеногенетически (без оплодотворения) и дает начало большому количеству личинок следующего поколения – *редиям*, которые выходят из нее через разрыв стенки. Редии устроены сложнее спороцисты, поскольку способны двигаться, имеют пищеварительную систему и питаются, засасывая с помощью мускулистой глотки ткани моллюска.

Редии также размножаются партеногенезом, давая начало другим редиям, которые выходят из нее, не разрывая стенку, а через специальное отверстие. В дальнейшем редии, размножаясь, дают начало не другим редиям, а следующей личинке – *церкарии*, которая уже во многом похожа на взрослого червя (мариту). Особенностью церкария является наличие у него подвижного хвоста, кроме того, у некоторых сосальщиков эти личинки имеют органы чувств – глазки.

Церкарии выходят из моллюска и активно плавают с помощью движения хвоста, но не питаются, используя накопленные вещества. Дальнейшее развитие церкариев у разных видов может широко варьироваться. У небольшого числа сосальщиков церкарии, ориентируясь с помощью глазков (органов химического чувства у церкариев нет), самостоятельно находят окончательного хозяина и проникают в него. У других видов церкарий прикрепляется

к прибрежной траве и инцистируется, превращаясь в *адолескария*, которого затем проглатывает окончательный хозяин. Однако у большинства видов церкарии проникают во второго промежуточного хозяина, используя при этом расположенный на переднем конце тела игловидный стилет и выделяя в образовавшееся отверстие секрет *желез проникновения*, который разрушает ткань и расширяет отверстие. Оказавшись в организме второго промежуточного хозяина, церкарии отделяют хвост и стилет, инцистируются и переходят в покоящуюся стадию – *метацеркариев*. Превращение метацеркария в мариту происходит в том случае, если промежуточный хозяин будет съеден окончательным хозяином.

Как мы уже говорили, многие сосальщики паразитируют у человека, вызывая заболевания – трематодозы. Рассмотрим особенности жизненных циклов некоторых из них.

Печеночный сосальщик распространен повсеместно. Он вызывает заболевание *фасциолез*. Марита паразитирует в желчных протоках, желчном пузыре человека, изредка в протоке поджелудочной железы у крупных наземных позвоночных и человека, которые являются для паразита окончательным хозяином. Этот сосальщик относится к числу крупных, поскольку достигает до 5 см в длину. Промежуточный хозяин у него один – малый прудовик, в котором развитие паразита длится в течение 30 – 60 дней, после чего выходит церкарий и инцистируется на прибрежной траве, становясь адолескарием (рис. 319). Заражение происходит при поедании травоядными животными водных растений. Человек может заразиться при употреблении сырой воды, в которой может находиться оторвавшийся адолескарий. Вредное воздействие паразита на организм окончательного хозяина состоит в том, что взрослый червь разрушает слизистую оболочку желчных путей, чем вызывает воспаление и склерозирование протоков и в конечном итоге атрофию паренхимы печени. Кроме того, он может затруднить отток желчи, из-за чего она попадает не в кишечник, а в кровь, при этом развивается механическая желтуха.

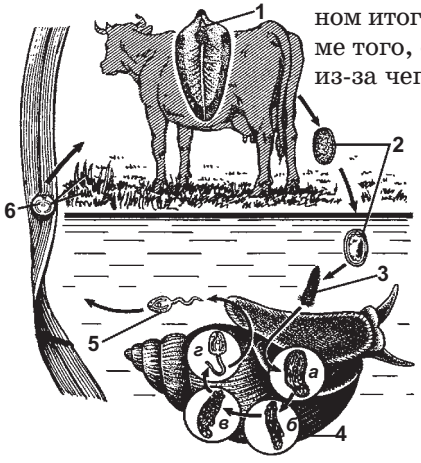


Рис. 319. *Жизненный цикл печеночного сосальщика:*
1 – марита из желчных ходов печени рогатого скота; 2 – яйцо; 3 – мирацидий (во внешней среде); 4 – развитие партеногенетических поколений и церкарий в организме промежуточного хозяина – малого прудовика (а – спороцисты; б, в – редии; г – церкарий); 5 – свободноплавающий церкарий; 6 – инцистировавшийся на траве адолескарий (из Чендлера, с изменениями Догеля)

Кошачий (сибирский) сосальщик. Вызывает заболевание *описторхоз*, впервые описанный отечественным исследователем **К.Н. Виноградовым** (1891) в Сибири. Марита поражает печень, желчный пузырь и поджелудочную железу собак, кошек, позвоночных, питающихся рыбой, а также человека. Длина червя достигает 13 мм, характерной его особенностью являются расположенные в задней части тела розетковидные семенники. Развитие паразита происходит со сменой двух промежуточных хозяев. Первым служит моллюск битиния (Bithynia leachi). Мирацидий проникает в его печень, где происходит партеногенетическое размножение паразита. Церкарии, покинув моллюска, активно вбуравливаются в тело второго промежуточного хозяина – рыбу семейства карповых, где превращаются в *метацеркариев*. Заражение кошачьим сосальщиком происходит при поедании сырой или плохо переработанной рыбы. Поэтому в областях, где традиционно употребляют такую рыбу в больших количествах (прежде всего, побережья сибирских рек), заболеваемость населения описторхозом достигает 100%. Болезнь приводит к развитию тяжелых форм механической желтухи, поскольку часто человек проглатывает большое количество паразитов (до нескольких тысяч – сообщалось о 75 000!), и может привести к смерти.

Ланцетовидный сосальщик распространен повсеместно. Он вызывает заболевание *дикроцелиоз*. Гермафродитный сосальщик паразитирует в тех же органах, что и печеночный сосальщик, у тех же хозяев. Размеры паразита невелики (около одного см), поэтому средняя кишка представлена двумя неразветвленными мешками. Развитие паразита происходит со сменой двух хозяев, причем не связано с водной средой. Яйца оказываются во внешней среде с фекалиями. В присутствии атмосферного кислорода в яйцах развиваются личинки – мирацидии, однако последние не выходят из яиц, а дожидаются промежуточного хозяина. Первым промежуточным хозяином являются наземные моллюски, которые заглатывают яйца с находящимися в них мирацидиями. Попав в пищеварительную систему моллюска, мирацидий выходит из оболочки яйца и мигрирует в печень, где становится спороцистой и размножается партеногенетически. Церкарии перемещаются в легкое моллюска, там они склеиваются и инцистируются, образуя пакеты, которые выделяются моллюском со слизью. В дальнейшем эти пакеты церкарий заглатываются вторым промежуточным хозяином – муравьем из рода Formica, и в его организме они развиваются в метацеркариев. Развитие мариты происходит, если муравей с метацеркариями проглатывается окончательным хозяином. Патогенное воздействие паразита сходно с печеночным сосальщиком.

Легочный сосальщик вызывает заболевание *парагонимоз*. Марита локализуется в легких плотоядных животных и человека,

она имеет несколько необычную яйцевидную форму, достигая в длину 16 мм, а в ширину 10 мм. Яйца попадают во внешнюю среду с мокротой окончательного хозяина. Развитие проходит со сменой двух промежуточных хозяев. Первым являются пресноводные моллюски рода мелания (Melania), где проходят все стадии развития паразита до церкария, вторым – пресноводные раки и крабы, в мышцах которых церкарии превращаются в метацеркариев. Заражение происходит при употреблении в пищу сырых ракообразных. Попав в пищеварительную систему окончательного хозяина, паразит прободает стенку кишки и через диафрагму мигрирует в легкое. Это вызывает тяжелую реакцию иммунной системы хозяина. Возможно, попадание в процессе миграции не в легкое, а в другой орган особенно опасно, если паразит окажется в головном мозге, поскольку это приводит к тяжелым нарушениям строения и функции нервной системы. Парагонимоз, являющийся природно-очаговым заболеванием, охватывает, главным образом, страны Восточной Азии и Дальнего Востока. Кроме того, паразит обнаружен в Африке и некоторых странах Южной и Северной Америки.

Шистосомы, или **кровяные сосальщики**, вызывают заболевания *шистосомозы*. В отличие от большинства сосальщиков, шистосомы заселяют кровеносные сосуды (обычно вены). Другая особенность этих паразитов состоит в том, что они являются раздельнополыми, причем с выраженным половым диморфизмом – самец внешне сильно отличается от самки. Так, самцы имеют широкое тело, а самки длиннее и намного уже, они постоянно находятся в специальном *гинекофорном канале* на брюшной стороне самца (поэтому они всегда встречаются парами). Яйца имеют шип, с помощью которого они попадают в полость внутренних органов и через них выделяются во внешнюю среду. В каждом яйце находится сформированный мирацидий, и дальнейшее развитие паразита осуществляется в водной среде с одним промежуточным хозяином, которым, как и у всех других сосальщиков, является моллюск. Вышедшие из моллюска церкарии имеют раздвоенный хвост, с помощью которого они активно плавают в поисках окончательного хозяина – человека и других млекопитающих. Проникновение в организм окончательного хозяина происходит путем активного вбуравливания церкария в его тело. Так, например, человек заражается ими во время купания. После этого личинки попадают в кровеносные сосуды и поселяются преимущественно в венах брыжеек

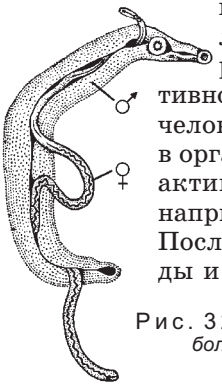


Рис. 320. *Шистосома, возбудитель мочеполового шистосомоза: более широкий самец держит самку в своем брюшном желобе (по Лоосу, с изменениями)*

и различных органов малого таза. Паразит вызывает иммунные реакции, а также разрушают стенки сосудов.

Шистосома гемотабиум (рис. 320) вызывает *урогенитальный* (*мочеполовой*) *шистосомоз* у обезьян и человека. Заболевание распространено в Египте, странах Южной Африки, Иране, Юго-Западной Индии, Австралии и в других странах. Самец этого червя достигает 15 мм, а самка – 20 мм в длину, тело у них покрыто мелкими бугорками. Яйца имеют на конце шип, с помощью которого они разрушают стенку кровеносного сосуда и попадают в мочеточник или мочевой пузырь. Из организма хозяина яйца выходят с мочой, где их можно обнаружить. Паразит вызывает воспалительные процессы, боли в области таза, гематурию (появление крови в моче).

Шистосома мансони вызывает *кишечный шистосомоз* у обезьян, собак, грызунов и человека. Ареал этого вида шире и охватывает Африку, Юго-Западную Азию, кроме того, он занесен в тропические страны Южной Америки. В организме хозяина заселяет притоки воротной вены. Тело паразита покрыто крупными бугорками и достигает 16 мм в длину. Яйца выводятся с фекалиями, причем, в отличие от предыдущего вида, бугорок на яйцах располагается сбоку. Болезнь сопровождается колитом, кишечными кровотечениями и застоем крови в печени.

Японская шистосома вызывает *японский шистосомоз* у большого числа млекопитающих и у человека. Заболевание распространено в тропических странах Юго-Восточной Азии и Дальнего Востока. В организме хозяина заселяет главным образом вены кишечника. Размеры тела около 15 мм, поверхность тела гладкая. Яйца, как и у предыдущего вида, выводятся с фекалиями, шип на яйце очень мал, расположен сбоку. Паразит вызывает нарушения, сходные с предыдущим видом.

Класс Ленточные черви

Все цестоды, как и сосальщики, являются эндопаразитами, однако их строение и жизнедеятельность демонстрируют более значительные адаптации к паразитическому образу жизни, из-за чего их можно считать своеобразным «эталоном» среди многоклеточных паразитов. Взрослые особи живут в просвете кишечника позвоночных, а личиночные стадии проходят в организме промежуточных хозяев, которыми могут быть как позвоночные, так и беспозвоночные животные. Число видов ленточных червей превышает 3000.

Внешнее строение. Тело цестод имеет вид тонкой ленты и обычно подразделяется на головку, шейку и стробилу, состоящую из большего или меньшего количества нитчато соединенных между

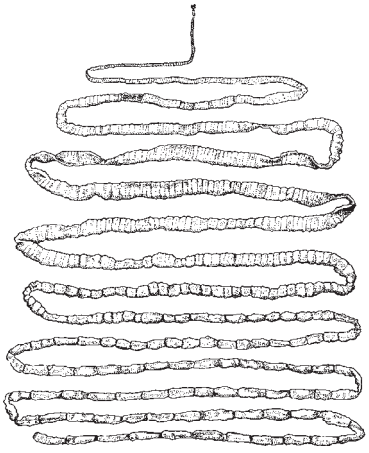


Рис. 321. *Общий вид стробилы бычьего солитера (по Холодковскому)*

собой члеников (из-за чего их еще называют цепнями, рис. 321), очень редко тело бывает цельным. Окраска тела обычно светлая и однотонная.

Головка, или *сколекс*, обеспечивает прикрепление червя к стенке кишки. Для этого на ней имеются присоски (обычно их четыре), а у некоторых еще и крючья. У некоторых цестод присоски имеют вид длинных щелевидных желобков, которые сливаются по переднему краю, они называются *ботриями* (см. далее рис. 323-А). Иногда имеются дополнительные присоски, которые располагаются по нескольку на выростах сколекса – *ботридии* (см. далее рис. 322-Г). Если имеются обе эти структуры – присоски и крючья, то червь называется *вооруженным* (рис. 322), если имеются только присоски – *невооруженным* (см. рис. 323). У вооруженных цепней крючья могут располагаться непосредственно на поверхности сколекса (см. рис. 322-А) или на его хоботке (их может быть несколько), который способен втягиваться.

За головкой следует нерасчлененная *шейка*, от которой постоянно отшнуровываются кзади членики – *проглоттиды*, их совокупность называется стробилой. Количество члеников определяет длину цепня, и у разных представителей оно может широко варьироваться (от трех до нескольких тысяч). Соответственно, неодинакова и длина червей – от 1 мм до 10 м и более (описаны случаи достижения цепнем двадцатиметровой длины!). Такие крупные гельминты не могут присутствовать в организме хозяина во множестве, иначе они быстро истощат хозяина и приведут его к преждевременной смерти, что отнюдь не выгодно паразиту, так как при этом погибнет и он. Поэтому крупных цепней еще называют *солитерами* (*франц.* solitaire = *лат.* solitarius – одинокий), указывая на то, что они встречаются поодиночке.

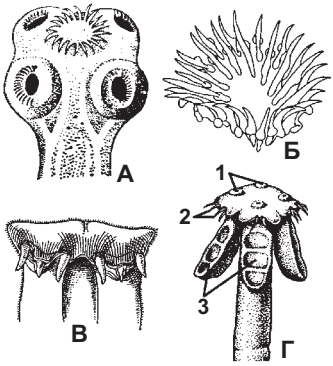


Рис. 322. *Вооруженные сколексы ленточных червей:*
А – сколекс свиного солитера; Б – крючья сколекса свиного солитера; В – сколекс триенофоруса; Г – сколекс акантоботриума; 1 – присоски; 2 – крючья; 3 – присасывательные ямки (ботридии)(А – по Пфуртшеллеру, Б – из Скрябина и соавт., В – из Фурмана, Г – по Стрелкову)

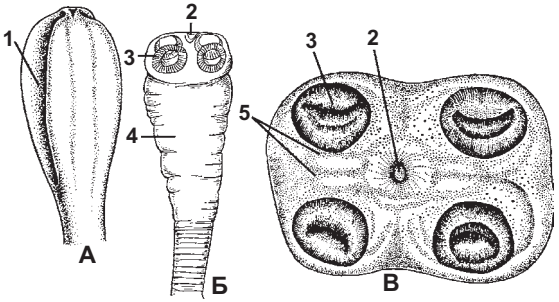


Рис. 323. *Сколексы невооруженных цепней: А – широкий лентец; Б – бычий солитер, вид сколекса сбоку (×15); В – бычий солитер, вид сколекса с вершины (×45): 1 – присасывательные щели (ботрии); 2 – терминальное вдавление; 3 – присоска; 4 – шейка; 5 – пигментные линии (А – из Догеля, Б – из Фурмана, В – из Скрябина и соавт.)*

Членики функционируют независимо друг от друга, поскольку у каждого из них имеется полный набор необходимых для жизнедеятельности структур, тем более что крайнее упрощение организации этих червей сводит к минимуму численность внутренних органов. Самые молодые членики имеют наименьшие размеры. В дальнейшем они растут, при этом изменяется их внутренняя морфология (подробнее об этом ниже), и на конце стробилы оказываются самые старые членики. Когда цепень достигает максимальных размеров, от его заднего конца начинают отрываться членики, которые затем выходят наружу (самостоятельно – за счет сокращения мускулатуры стенки тела или выносятся с фекалиями).

Внутреннее строение. *Кожно-мускульный мешок* цестод устроен по типу сосальщиков, т.е. имеется погруженный эпителий и ряды мышечных волокон – наружный кольцевой, внутренний продольный, у некоторых форм присутствует еще внутренний кольцевой слой. Имеются и дорсовентральные мышечные пучки. Эпителиальные клетки покрыты многочисленными волосковидными выростами, которые увеличивают общую поверхность червя и тем самым облегчают всасывание пищи.

Характерной особенностью ленточных червей является отсутствие у них пищеварительной системы. Поглощение необходимых веществ осуществляется через всю поверхность тела. Процесс в значительной степени упрощает то обстоятельство, что цестоды обитают в тонкой кишке, где пищевой субстрат подвергается ферментативному расщеплению пищеварительными соками хозяина. Следовательно, червь всасывает уже переработанные продукты, поэтому система внутреннего пищеварения им попросту не нужна – эту функцию за них выполняет пищеварительная система хозяина. Кроме того, клетки тегумента (покровного эпителия) способны вырабатывать протеолитические ферменты. Таким образом, тегумент ленточных червей действует на манер слизистой оболочки кишечника, в котором они паразитируют и конкурируют с ней за всасывание питательных веществ. Крупные размеры некоторых цестод

делают их питание весьма обременительным для хозяина и приводят к его истощению, тем более что продолжительность жизни паразита может исчисляться десятилетиями. Однако некоторые люди (прежде всего, женщины, обеспокоенные проблемой лишнего веса) иногда используют это обстоятельство и осознанно заражаются цепнями, дабы, не придерживаясь диет, сохранять малый вес.

Учитывая бескислородную среду обитания, цестоды перешли на анаэробный тип дыхания, поэтому у них в паренхиме в качестве запасного вещества накапливается гликоген в виде гранул. При необходимости энергетических затрат гликоген легко подвергается гидролизу, и образовавшаяся глюкоза вступает в реакции гликолиза. Продукты неполного расщепления субстрата цепни выделяют в полость кишечника, тем самым отравляя организм хозяина.

Выделительная система цестод, как и у всех плоских червей, протонефридиального типа. От задней части тела кпереди по бокам идет пара каналов, которые, достигнув сколекса, поворачивают назад и заканчиваются мочевым пузырем. Каналы соединяются между собой в каждом членике поперечными анастомозами. После отрыва первого членика мочевой пузырь навсегда утрачивается, и продукты выделения выводятся наружу через специальные отверстия.

Нервная система у ленточных червей развита очень слабо и состоит из парного мозгового ганглия и отходящих от него вперед и назад стволов, соединенных между собой перемычками (ортогон). Наиболее развиты два боковых ствола. От узлов и стволов отходят волокна, которые образуют подкожное нервное сплетение. Органы чувств представлены только чувствительными осязательными клетками, расположенными в эпителии. Других органов чувств у ленточных червей нет.

Половая система у ленточных червей *всегда гермафродитна*, она развита значительно лучше всех других внутренних систем. Организация половой системы во многом зависит от расположения членика в стробиле. В частности, наиболее молодые проглоттиды, расположенные вблизи головки червя, вообще лишены половых органов. У крупных цепней первые половые органы появляются на расстоянии нескольких десятков или даже сотен члеников (например, у бычьего цепня примерно у двухсотого членика) от головки червя. Поскольку вначале всегда развиваются мужские органы, такие членики называются *мужскими*. *Мужская половая система* состоит из многочисленных мелких семенников, рассеянных в паренхиме, от которых отходят тонкие семявыносящие протоки. Последние сливаются между собой и образуют семяпровод, который направляется к одной из боковых частей членика и там проходит через мускулистый совокупительный орган. При сокращении мышц этот орган выдвигается и входит в половую клоаку.

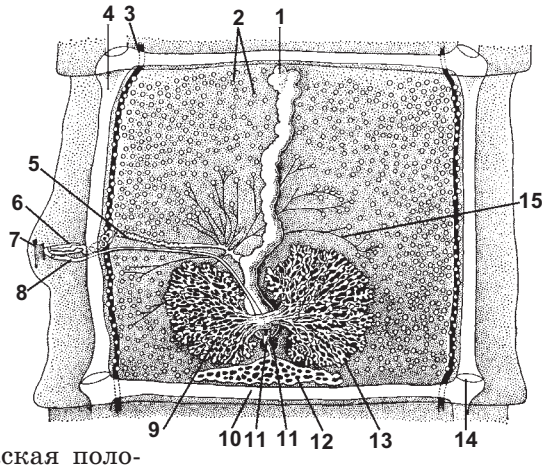


Рис. 324. *Бычий солитер. Общий вид окрашенного гермафродитного членика (×10):*
1 – матка; 2 – семенники; 3 – внутренний дорзальный канал выделительной системы; 4 – наружный вентральный выделительный канал; 5 – семяпровод; 6 – сумка цирруса; 7 – половая клоака; 8 – влагалище; 9 – яичник; 10 – поперечный анастомоз выделительной системы;11 – оотип; 12 – скорлуповые железы; 13 – желточник; 14 – клапаны продольного выделительного канала; 15 – семенные канальцы (из Зоммера)

После того как мужская половая система полностью сформировалась, в проглоттиде начинают появляться женские половые органы и членик получает название *гермафродитного* (рис. 324). *Женская система* состоит из крупного яичника, образованного множеством долек. От него отходит яйцевод, который впадает в оотип. Туда же впадает проток желточника и скорлуповых желез. Оотип соединен с половой клоакой посредством трубчатого влагалища. Кроме того, от оотипа отходит мешковидная матка.

У разных форм ленточных червей возможно как перекрестное оплодотворение, так и самооплодотворение. В последнем случае совокупительный орган вводит сперму во влагалище соседнего членика или даже своего. Через влагалище сперма попадает в оотип, где и происходит оплодотворение яйцеклеток. Затем вокруг яиц формируется скорлупа, и в таком состоянии яйца поступают в матку, где и проходит начальное развитие эмбрионов. По мере поступления яиц матка постепенно растягивается, при этом от нее отходят боковые ответвления, количество и форма которых специфичны для каждого вида (рис. 325), что очень важно при диагностике гельминтоза. В итоге основной объем проглоттиды занимает разросшаяся матка, набитая яйцами, а яичник и все органы мужской половой системы подвергаются инволюции (дегенерируют и

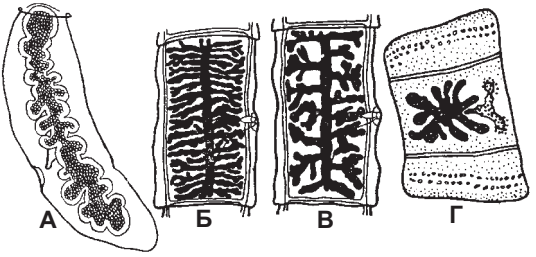


Рис. 325. *Зрелые членики ленточных червей, паразитирующих у человека:*
А – эхинококк; Б – бычий солитер; В – свиной солитер; Г – широкий лентец (из Догеля)

разрушаются). Такие членики располагаются в конце стробилы и называются *зрелыми*. Постепенно они отрываются и выносятся из организма вместе с фекалиями или выходят из кишечника через анальное отверстие за счет сокращения мускулатуры кожно-мускульного мешка.

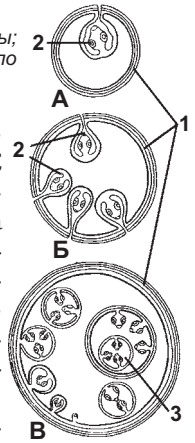
У разных видов цестод матка может оставаться замкнутой или же сообщаться с окружающей средой через особый проток. В первом случае поступающие яйца не могут выйти из этого органа и со временем переполняют его, сильно растягивая стенки (например, у свиного и бычьего солитеров). По этой причине матка становится очень большой, что, в свою очередь, приводит к значительному увеличению размеров, особенно продольных, зрелого членика (см. рис. 325-А, 325-Б, 325-В). Поскольку яйца сами не могут выйти из матки, необходимо, чтобы во внешней среде оказался весь членик. Поэтому дистальные членики (наиболее старые) постоянно отрываются и выносятся наружу, из-за чего длина стробилы остается постоянной. Следовательно, для таких червей характерно существенное изменение организации половой системы у члеников в зависимости от расположения их в стробиле.

Во втором случае сформировавшиеся и оформленные яйца находятся в матке относительно недолго и постепенно выводятся наружу (например, у широкого лентеца) через отверстие матки на плоской поверхности проглоттиды. При этом матка растягивается умеренно, из-за чего продольные размеры членика остаются небольшими (см. рис. 325-Г) и уступают поперечным размерам. Поскольку у таких лентецов яйца самостоятельно выходят из матки, отпадает необходимость в обязательном отрыве для этого членика. Поэтому у них проглоттиды дольше остаются в составе стробилы, что влечет за собой значительное увеличение ее общей длины (как мы уже говорили выше, длина широкого лентеца может превышать 20 м!).

Развитие. Как и у всех паразитических плоских червей, у цестод сложный жизненный цикл со сменой промежуточных хозяев, т.е. они являются биогельминтами. В половозрелом состоянии червь находится в просвете кишечника, прикрепившись к стенке кишки соответствующими структурами сколекса. Как мы уже говорили, яйца оказываются во внешней среде, либо высыпаясь из матки (у тех видов, у которых имеется наружное отверстие матки), либо вместе с оторвавшимися от стробилы зрелыми члениками (после этого стенка членика подсыхает, лопается и яйца высыпаются).

В яйце содержится личинка сферической формы, снабженная шестью крючьями, – *онкосфера*. Следует отметить, что крючья личинки не имеют никакого отношения к прикрепительным крючьям взрослых форм вооруженных цестод и в последующем личинка от них избавится. Из оболочки яйца онкосфера не выходит до тех пор,

Рис. 326. *Схема строения различных типов финн:*
А – цистицерк; Б – ценур; В – эхинококк; 1 – стенка пузыря финны; 2 – ввернутые головки; 3 – почкование головок в дочерних пузырях (по Скрябину и Шульцу)



пока не будет проглочена промежуточным хозяином, который у разных видов гельминтов свой. К тому же имеются виды (например, широкий лентец), у которых промежуточный хозяин не один, а два. Оказавшись в пищеварительном тракте промежуточного хозяина, онкосфера освобождается от оболочки яйца. Затем она с помощью крючьев прободает стенку кишки и проникает в просвет кровеносного сосуда. Напоминаем, что все вены тонкой кишки впадают в конечном итоге в воротную вену, которая впадает в печень. Некоторые цестоды продолжают свое дальнейшее развитие именно там (например, эхинококк), другие же разносятся с током крови по другим органам и тканям промежуточного хозяина. Осев в определенном органе, онкосфера изменяется, превращаясь в личинку следующего типа – *финну*. У разных цестод выделяют различные типы финн (рис. 326). Финна в виде пузыря, заполненного жидкостью, внутрь которого ввернута головка с присосками, называется *цистицерком*. Если в таком пузыре имеется несколько ввернутых головок, то финна называется *ценуром*. У *цистицеркоида* спереди имеется вздутая часть с ввернутой внутрь нее головкой, а сзади вздутия – хвостовидный придаток. *Эхинококк* представляет собой довольно крупный пузырь, внутрь которого ввернуты многочисленные почкующиеся головки. Наконец, последний тип финны – *плероцеркоид* – имеет червеобразную форму и снабжен присосками.

Финна в дальнейшем пребывает в состоянии покоя, дожидаясь попадания в пищеварительную систему окончательного хозяина. Обычно это происходит при поедании последним промежуточного хозяина. Оказавшись в кишечнике окончательного хозяина, финна превращается в молодого цепня. При этом головка выворачивается из пузыря и прикрепляется к стенке кишки. После этого от шейки начинают отшнуровываться молодые членики и постепенно вырастает стробила червя.

У разных видов могут быть определенные отклонения от описанной схемы, при этом промежуточное развитие может быть связано с водной средой и со сменой нескольких промежуточных хозяев, а также возможны и другие особенности.

Как мы уже говорили, все ленточные черви являются паразитами различных позвоночных животных. Для многих из них человек является окончательным или промежуточным хозяином. Общее название вызываемых ими заболеваний называется цестодозами.

Наибольшее медицинское значение имеют отряды циклофиллиды и псевдофиллиды, в которые входят большинство паразитов человека. Для лучшего понимания их патогенного значения рассмотрим циклы развития некоторых из них.

Отряд циклофиллиды включает ленточных червей, головка которых снабжена четырьмя присосками, многие из них вдобавок имеют крючья. Поскольку матка у них не имеет сообщения с внешней средой, яйца выходят наружу вместе с оторвавшимися от конца стробилы члениками. В этот отряд входят многие патогенные черви – *солитеры,* или *цепни*.

Свиной солитер, или вооруженный цепень, во взрослом состоянии является возбудителем заболевания *тениоза*, заражение финнами вызывает заболевание *цистицеркоза*. Эти заболевания распространены повсеместно. Половозрелая особь обитает в тонкой кишке человека и поглощает питательные вещества из химуса.

Длина стробилы достигает 2 – 3 метров (изредка встречаются более крупные экземпляры). Сколекс червя, кроме четырех присосок, имеет двойной венчик из 22 – 32 кутикулярных крючьев (см. рис. 322-А, 322-Б). Диагностическими признаками гермафродитных члеников является наличие третьей доли яичника, а также относительно небольшое количество ответвлений матки в зрелом членике (семь – двенадцать). Длина зрелого членика превышает его ширину. Дистальные (концевые) членики отрываются от стробилы и с фекалиями выносятся наружу. Кроме того, членики способны выходить из ануса самостоятельно, после чего они некоторое время активно ползают по телу, а затем подсыхают на воздухе, лопаются и из матки во множестве высыпаются яйца с онкосферами внутри, засоряя окружающие предметы. Переносу яиц также способствуют насекомые – тараканы и особенно мухи, а также птицы.

Дальнейшее развитие паразита происходит в организме промежуточного хозяина, которым, как следует из названия паразита, главным образом является свинья. Однако, кроме диких и домашних свиней, промежуточным хозяином свиного солитера могут быть и другие позвоночные – кошки, собаки и человек (в таком случае заболевание человека называется цистицеркозом). Роясь в нечистотах, животные заглатывают яйца цепня, а в кишечнике из них выходят шестикрючные онкосферы. Человек также может проглотить яйца, не соблюдая гигиенические правила, например употребляя сырую воду. Кроме того, возможно развитие яиц у больных тениозом, т.е. носителей половозрелых особей, поскольку присутствие крупного червя в кишечнике нарушает его деятельность и иногда приводит к обратной перистальтике. Из-за этого зрелые членики могут оказаться в желудке, где они разрушаются, а из яиц освобождаются онкосферы. Заражение организма яйцами того паразита, который в нем живет, называется *аутоинвазией*.

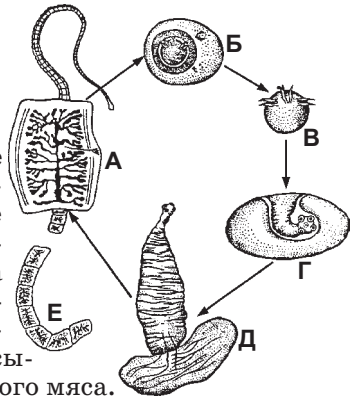


Рис. 327. *Цикл развития свиного солитера: А – половозрелая форма; Б – яйцо с онкосферой во внешней среде; (В – Г) – в теле промежуточного хозяина – онкосфера (В), финна (Г); Д – финна с вывернутой головкой; Е – в теле окончательного хозяина (по Слюсареву и соавт., с изменениями)*

Онкосферы попадают в кровяное русло и разносятся по организму, оседая главным образом в мышцах, реже в других органах (легких, глазах, мозге и др.). Примерно через два месяца из онкосфер развиваются финны – цистицерки (рис. 327). Заражение финнами происходит при употреблении сырого или плохо обработанного финнозного мяса. В кишке окончательного хозяина головка финны выворачивается и прикрепляется к стенке органа, после чего от шейки отшнуровываются молодые проглоттиды.

Значительно более опасно заболевание цистицеркозом, поскольку с током крови онкосферы заносятся в различные органы и развивающиеся финны вызывают мучительные боли, воспалительные процессы и могут нарушать деятельность органа (например, развитие цистицерков в глазном яблоке приводит к слепоте, а в мозге – к смерти). Ситуацию осложняет то, что удаление финн возможно только хирургическим путем.

Бычий солитер, или невооруженный цепень, вызывает заболевание *тениаринхоз*, которое распространено повсеместно. Окончательным хозяином этого паразита является только человек, у которого он также заселяет тонкую кишку.

Бычий солитер отличается от предыдущего вида значительно большей длиной стробилы (до 10 м и более), отсутствием на сколексе крючьев (только четыре присоски) (см. рис. 323-Б, 323-В). Кроме того, яичник бычьего солитера имеет две доли, а набитая яйцами матка зрелого членика содержит значительно большее количество боковых ответвлений (17 – 35), чем у свиного солитера. Это является одним из важных диагностических признаков при определении вида паразита (если матка содержит менее 12 ответвлений – это свиной солитер, если 12 – 17 ответвлений, необходимо дополнительно исследовать еще несколько члеников).

В отличие от свиного солитера, зрелые членики бычьего солитера не способны перемещаться по кишечнику и самостоятельно выходить наружу. Поэтому время от времени они отрываются по несколько штук (по пять-шесть) от конца стробилы и с фекалиями выносятся из кишечника хозяина. В каждом таком членике содержится до 175 000 яиц, а всего в течение года один цепень образует (и в итоге выделяет в окружающую среду) примерно 2 500 члеников.

Развитие бычьего солитера типично, промежуточным хозяином является крупный рогатый скот. В отличие от свиного солитера, финны бычьего солитера в организме человека не развиваются.

Карликовый цепень, распространенный повсеместно, вызывает заболевание *гименолепидоз*. Обитает в тонкой кишке человека.

Длина стробилы этого цепня не превышает пяти см (обычно около двух) и содержит примерно 200 члеников. Сколекс снабжен присосками и вооружен крючьями, расположенными на хоботке. Стенки зрелых члеников настолько тонки, что разрушаются еще в кишечнике человека, поэтому с фекалиями выносятся не членики, а непосредственно яйца.

Этот паразит, кроме всего прочего, интересен еще и тем, что для него человек является и окончательным и промежуточным хозяином. После того, как человек проглотил яйца, из них в тонкой кишке выходят онкосферы, которые внедряются в кишечные ворсинки. Там через несколько дней онкосферы превращаются в финны – цистицеркоиды, которые по окончании своего развития выходят из разрушенной ворсинки и, оказавшись в просвете кишки, прикрепляются к ее стенке. После этого начинает формироваться стробила, и примерно через две недели цепень начинает продуцировать зрелые яйца. Продолжительность жизни карликового цепня не превышает двух месяцев, однако болезнь может продолжаться длительное время, если человек не соблюдает гигиенические правила, а также в том случае, если яйца начинают развиваться непосредственно в кишечнике первоначального хозяина без предварительного выхода в окружающую среду.

Заболевание гименолепидозом проявляется нарушением деятельности кишечника в связи с интоксикацией продуктами жизнедеятельности паразита и разрушением большого числа ворсинок, сопровождается головной болью, быстрой утомляемостью и раздражительностью. Болезнь чаще всего наблюдается у детей до 14 лет (при недостаточной информированности о правилах гигиены) и почти не встречается у взрослых.

Эхинококк является возбудителем заболевания эхиноккоза, которое распространено повсеместно, преимущественно в районах с развитым животноводством. Половозрелая особь заселяет тонкую кишку различных представителей семейства собак (Canidae) – шакалов, волков, лисиц, домашних собак и др.

Размеры взрослого червя около пяти мм. Сколекс, помимо присосок, вооружен двойным венчиком крупных и мелких крючьев, шейка очень короткая, а стробила состоит из трех-четырех члеников. В первом членике половые органы отсутствуют, появляются

они лишь во втором членике, третий членик (предпоследний) является гермафродитным, а последний – зрелым. Этот членик отрывается и за счет сокращения мускулатуры кожно-мускульного мешка самостоятельно выползает из заднего прохода. После этого он некоторое время ползает по шерсти животного, затем подсыхает и лопается, освобождая до 5 000 яиц с находящимися в них шестикрючными онкосферами.

Промежуточными хозяевами эхинококка могут быть различные млекопитающие, а также человек. Попав в пищеварительный тракт, онкосферы выходят из яиц, прободают стенку кишки и попадают в кровеносные сосуды. С током крови они затем попадают в воротную вену и оседают в печени, где развиваются в финну. Кроме печени, финны также могут развиться и в других органах – легких, головном мозге и др. Особенностью финны эхинококка является то, что она медленно, но постоянно растет (через месяц 1 мм, а через 5 месяцев – 1 см в поперечнике). Через несколько лет финна достигает у человека размеров детской головки, а у крупных копытных нескольких десятков килограммов (известны случаи, когда размеры пузыря превышали 60 кг). При этом в первоначальном двуслойном пузыре финны образуются дочерние пузыри с многочисленными головками. Таким образом, у эхинококка, в отличие от большинства других ленточных червей, половозрелая особь имеет значительно меньшие размеры, нежели финна. Схема жизненного цикла эхинококка представлена на рис. 328.

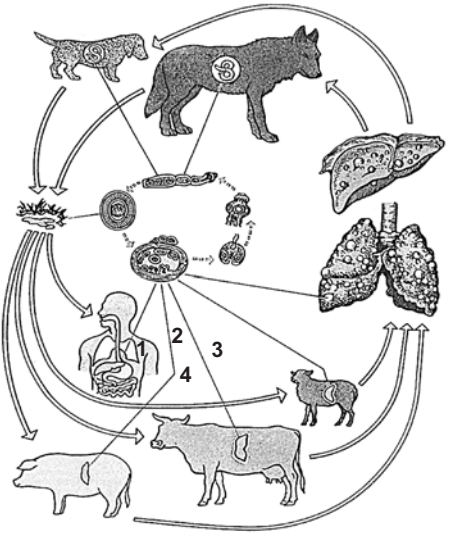


Рис. 328. *Схема жизненного цикла эхинококка:*
1 – яйцо; 2 – половозрелая взрослая особь в кишечнике; 3 – головка (сколекс); 4 – развившаяся финна в пораженном органе

Эхинококк является одним из наиболее опасных паразитов человека. Его патогенное воздействие на организм промежуточного хозяина (коим и является человек) состоит в том, что крупная и постоянно увеличивающаяся в размерах финна механически сдавливает окружающие ткани печени, вызывая атрофию органа. Кроме того, ядовитые продукты жизнедеятельности отравляют организм. Лечение эхиноккоза возможно только хирургическим путем, при этом очень важно не повредить в ходе

операции стенку пузыря, чтобы не допустить попадание едкой жидкости, заполняющей полость пузыря, на органы брюшной полости.

Альвеококк – возбудитель заболевания *альвеококкоза* (многокамерного, или альвеолярного, эхинококкоза), которое встречается значительно реже, чем эхинококкоз. Область распространения паразита обширна, основные очаги расположены в Европе, Азии и Северной Америке. В России преимущественно на Урале и в Сибири. Половозрелая особь обитает в тонкой кишке у тех же хозяев, что и эхинококк, однако размеры взрослого альвеококка несколько меньше (не более 3 мм).

Сколекс вооружен крючьями, расположенными на хоботке, стробила состоит из 3 – 4 члеников, однако, в отличие от эхинококка, форма матки в последнем (зрелом) членике половозрелого альвеококка шаровидная.

Промежуточными хозяевами альвеококка, главным образом, являются мышевидные грызуны, иногда человек. Финна чаще всего развивается в печени, реже в легких или в других органах (лимфатических узлах, мозге и др.). В отличие от финны эхинококка, в которой дочерние пузыри почкуются внутрь основного пузыря, у финны альвеококка почкование осуществляется только наружу. В результате образуется постоянно растущий узел, состоящий из мелких, не заполненных жидкостью пузырьков (в каждом из них находится сколекс), которые постепенно проникают в окружающие ткани и разрушают их. Альвеококкоз – заболевание еще более опасное, чем эхинококкоз, поскольку при хирургическом удалении финны необходимо удалять значительное количество тканей пораженного органа. Ситуация осложняется тем, что точная диагностика заболевания (главным образом, иммунологическими методами) возможна лишь на той стадии, когда финна уже достаточно развилась и привела к серьезным нарушениям функции органа.

Таким образом, у двух последних видов, в отличие от предыдущих, опасны для человека личиночные стадии. При этом следует отметить, что и для эхинококка, и для альвеококка человек не представляет собой ценности в качестве промежуточного хозяина. Оба эти крайне тяжелых заболевания неминуемо приводят к смерти промежуточного хозяина, после чего его труп должен быть съеден кем-то из псовых (окончательный хозяин), в организме которого возможно продолжение развития паразита в половозрелую особь. Однако трупы человека (в случае отсутствия лечения) обычно не остаются на съедение хищникам и захораниваются, что исключает дальнейшее развитие этих червей. Поэтому использвание человека в качестве промежуточного хозяина для них не эффективно.

Отряд псевдофиллиды включает ленточных червей, на сколексе которых вместо округлых присосок имеются присасывательные ямки и желобки (ботридии и ботрии). Кроме них, у некоторых видов на сколексе могут присутствовать одиночные крючья. Матка сообщается с окружающей средой посредством специального отверстия, через которое яйца постепенно высыпаются из зрелого членика. Медицинское значение имеют представители семейства лентецов.

Широкий лентец вызывает заболевание *дифиллоботриоз*. Ареал распространения паразита очень широк и связан с водоемами, где проходит промежуточное развитие паразита. В России природные очаги находятся в прибрежных населенных пунктах (главным образом реки Северо-Запада и Сибири, бассейн Волги и Днестра). Половозрелая особь живет в тонкой кишке человека, а также многих плотоядных млекопитающих.

Широкий лентец является одним из самых крупных гельминтов человека – длина взрослого червя может превышать 10 м. На сплющенном с боков яйцевидной формы сколексе длиной около 2,5 мм имеются две присасывательные борозды (ботрии), крючья отсутствуют. После сколекса следует длинная (около 15 мм) шейка, от которой отшнуровываются членики. Уже на расстоянии 3 – 4 см от шейки в проглоттидах начинают закладываться половые органы. В члениках, расположенных на расстоянии 60 см от шейки, происходит оплодотворение, и матка начинает заполняться яйцами. Заполненная матка образует многочисленные петли, которые выделяются в зрелом членике в виде темноокрашенной розетки. Длина зрелого членика заметно меньше его ширины, поэтому в десятиметровой стробиле может насчитываться до 4000 члеников, тогда как стробила бычьего солитера почти такой же длины состоит лишь из немногим более 1000 члеников. Через отверстие матки яйца в огромном количестве попадают в полость кишки и в последующем выносятся с фекалиями из организма хозяина. На узком конце яйца имеется крышечка. Следует отметить, что в яйце широкого лентеца отсутствует личинка (как у представителей предыдущего отряда), там находится оплодотворенная яйцеклетка – зигота, окруженная желточными клетками.

Для дальнейшего развития яйца должны попасть в воду, где продолжается личиночное развитие широкого лентеца, связанное со сменой промежуточных хозяев. После попадания в воду в яйце начинает развиваться личинка – *корацидий*, причем продолжительность процесса зависит от температуры окружающей воды (при 16°С оно длится до двух недель, а при 22 – 25°С – только шесть дней). Корацидий напоминает онкосферу (он также снабжен

шестью крючьями), но покрыт ресничками и способен медленно плавать. Через некоторое время личинку заглатывает первый промежуточный хозяин – веслоногий рачок-фильтратор (диаптомус и циклоп). В дальнейшем корацидий сбрасывает реснички, превращаясь в онкосферу, прободает стенку кишечника рачка и оказывается в полости его тела. Там личинка растет и водоизменяется в личинку следующего типа – *процеркоид*. Обычно это происходит на шестой – десятый день после заражения рачка (в холодной воде дольше). Сильно вытянутый в длину, процеркоид (0,5 – 0,6 мм) способен сокращаться, на его заднем конце имеется хвостовой отросток шаровидной формы с шестью крючьями.

Дальнейшее развитие личинки широкого лентеца возможно только в организме второго промежуточного хозяина, которым является рыба, проглотившая зараженного рачка. В ее пищеварительном тракте ткани рачка перевариваются, а процеркоид остается невредимым. Он мигрирует из кишечника рыбы в ее мышцы и там превращается в следующую личинку – *плероцеркоида*, имеющего вид уплощенного белого червячка. Его тело покрыто складками и не расчленено, на переднем конце имеются две ботрии. Плероцеркоиды не погибают, если зараженную им рыбу съест другая рыба, – он попросту осядет в его мышцах и во внутренних органах. Таким образом хищные рыбы (которые собственно рачками не питаются) в течение своей жизни могут накопить значительное количество плероциркоидов. Особенно часто зараженными оказываются щуки, налимы и судаки, реже – окуни и ерши.

Заражение окончательного хозяина плероцеркоидами происходит при употреблении в пищу сырой или плохо обработанной термически (непроваренной или непрожаренной), а также непросоленной рыбы или икры. Будучи проглоченным, плероцеркоид прикрепляется к стенкам тонкой кишки с помощью ботрий и вырастает в половозрелую особь.

Крупные размеры червя, потребляющего большое количество пищи, ведут к истощению организма хозяина, а клубки стробилы – к кишечной непроходимости, его ботрии, посредством которых сколекс присасывается к стенке кишки, повреждают слизистую оболочку. Кроме того, широкий лентец вызывает дисбактериоз, что, в свою очередь, приводит к нарушениям всасывания витаминов группы В (червь активно поглощает из полости кишки витамин B_{12}) и последующей анемии.

ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ

Круглые черви являются многоклеточными трехслойными животными с билатеральной симметрией тела. Тело имеет цилиндрическую форму с круглым сечением на поперечном разрезе (отсюда и название типа). Сегментация тела отсутствует, но в большей степени, нежели у плоских червей, выражена цефализация (*греч*. kephale – голова) – сосредоточение на переднем конце тела жизненно важных органов. У круглых червей впервые появляется **полость тела**, т.е. обособленное пространство между стенкой тела (кожно-мускульный мешок) и внутренними органами (напомним, что у плоских червей это пространство заполнено рыхлой клетчаткой – паренхимой). Полость тела у них является *первичной* (*псевдоцель*), поскольку эмбрионально происходит непосредственно из бластоцеля и представляет собой пространство между эктодермой (покровом тела) и энтодермой кишки. Появление полости чрезвычайно выгодно для животного. Во-первых, она заполнена жидкостью, по которой значительно более эффективно осуществляется диффузия веществ – питательных веществ от кишечника к тканям, продуктов распада от тканей к органам выделительной системы, кислорода от покровов тела к тканям, углекислого газа от тканей к поверхности тела и т. д. Во-вторых, будучи практически несжимаемой, заполняющая полость тела жидкость давит изнутри на его стенку, обеспечивая внутреннюю опору, т. е. действует как внутренний гидроскелет. Это обеспечивает сохранение постоянной формы тела червя.

Как и у плоских, у круглых червей отсутствует дыхательная и кровеносная системы, поэтому газообмен идет через покровы тела, а транспорт веществ между тканями осуществляется посредством обычной диффузии через полостную жидкость. Однако имеются пищеварительная, выделительная (у некоторых представителей может отсутствовать), нервная и половая системы.

В *пищеварительной системе* у круглых червей появляется *задняя кишка* и *анальное отверстие*, которые отсутствовали у плоских червей. Как и передняя кишка, задняя имеет эктодермальное происхождение (напомним, что средняя кишка происходит из энтодермы). Благодаря этому пищеварительная система круглых червей значительно более совершенная и эффективная, чем у описанных ранее типов. Прежде всего, *сквозная пищеварительная трубка* дает возможность пищевым массам проходить по ней *в одностороннем направлении*, а не в двустороннем, как это происходит у плоских червей (напомним, что у них фекалии выводятся наружу через те же органы – переднюю и среднюю кишку, что и поступают пищевые частицы). Одностороннее передвижение веществ дает возможность различным отделам пищеварительной системы специализироваться.

Выделительная система развита относительно слабо. У разных представителей этого типа она представлена протонефридиями или видоизмененными кожными железами. У некоторых форм органы выделения отсутствуют.

Нервная система ортогонального типа, состоит из окологлоточного нервного кольца и отходящих от него нервных стволов, которые связаны между собой многочисленными комиссурами. Отростки нервных клеток образуют эпителиальное сплетение. Органы чувств развиты слабо.

Половая система организована более просто, чем у плоских червей. Большинство круглых червей раздельнополые, причем обычно имеет место половой диморфизм.

Тип включает в себя классы: собственно круглые черви, брюхоресничные, киноринхи, волосатики и коловратки. Ниже мы подробно рассмотрим организацию класса собственно круглые черви.

Класс Собственно круглые черви

Нематоды составляют основной класс, в который входят большинство видов (несколько десятков тысяч, и каждый год открываются новые) типа круглые черви. Эти организмы заселили практически все экологические ниши: они обитают в любых водоемах, в почве, значительное количество видов являются паразитами растений, животных и человека.

Внешнее строение. Тело нематод имеет веретенообразную форму, сужающуюся к обоим концам. На переднем конце располагается ротовое отверстие, анальное отверстие открывается не на заднем конце тела, а более или менее вблизи него на брюшной поверхности. Позади рта также на брюшной поверхности имеется выделительное отверстие. У самок, кроме того, имеется еще одно отверстие – половое, оно расположено на брюшной поверхности примерно в средней части тела.

Анатомия. Стенку тела образует *кожно-мускульный мешок*, строение которого отличается от такового у плоских червей. Снаружи он покрыт сложно устроенной многослойной (у человеческой аскариды 10 слоев) кутикулой, которая имеется не только у паразитических видов, но и у свободноживущих. Кутикула выполняет защитную роль, и, кроме того, она создает опору для лежащей под ней мускулатуры кожно-мускульного мешка, т.е. выполняет функцию наружного скелета (экзоскелета). Под кутикулой располагается *гиподерма* – эпителий кожно-мускульного мешка, который у разных нематод может иметь клеточное строение или сливаться в единую цитоплазматическую массу – *синцитий*. Обычно клеточное строение имеет эпителий на личиночной стадии развития, со временем он превращается в синцитий. Именно гиподерма выделяет на поверхность вещества, образующие кутикулу. Вдоль тела гиподерма

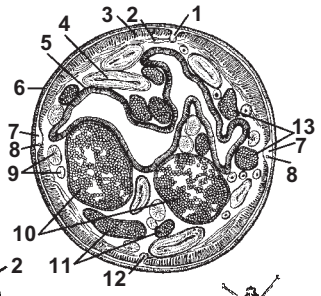


Рис. 329. *Поперечный разрез самки аскариды: 1 – спинной валик гиподермы; 2 – плазматические отростки мышечных клеток; 3 – мышечные клетки; 4 – яичник в продольном разрезе; 5 – стенка кишечника; 6 – кутикула; 7 – боковой валик гиподермы; 8 – продольный канал выделительной системы; 9 – яичник, перерезанный поперек; 10 – матка; 11 – яйцевод в продольном разрезе; 12 – брюшной валик гиподермы; 13 – яйцеводы, перерезанные поперек (по Стрелкову)*

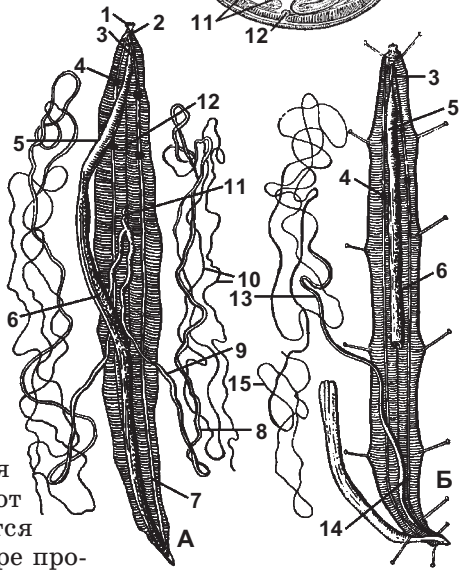


Рис. 330. *Вскрытая аскарида: А – самка; Б – самец; 1 – губы; 2 – нервное кольцо; 3 – глотка; 4 – фагоцитарные клетки; 5 – «пищевод» (передний отдел средней кишки); 6 – средняя кишка; 7 – боковая линия; 8 – яйцевод; 9 – матка; 10 – яичник; 11 – влагалище; 12 – брюшной валик гиподермы; 13 – семяпровод; 14 – семяизвергательный канал; 15 – семенник (по Стрелкову)*

формирует четыре продольных валика: два по бокам тела и два по средней линии спинной и брюшной сторон.

Мышечная часть кожно-мускульного мешка устроена своеобразно. В отличие от многослойных образований плоских червей, у нематод мышечные волокна располагаются только продольно, причем этот мышечный массив разделяется валиками гиподермы на четыре продольные ленты (рис. 329, 330). Отсутствие кольцевой мускулатуры существенно ограничивает подвижность червя – он способен лишь изгибаться и медленно перемещаться на боку, поочередно сокращая спинные и брюшные мышечные ленты.

Строение мышечной клетки имеет свои особенности. Оно состоит из длинного (до 0,5 см) веретенообразного волокна, способного сокращаться, саркоплазматического мешка и отходящих от него длинных отростков, которые часто ветвятся на концах. Посредством этих отростков мышечные клетки соединяются со серединными (медианными) валиками гиподермы или соприкасаются между собой.

Как мы уже говорили, пространство между стенкой тела и внутренними органами заполнено жидкостью, через которую осуществляется диффузный транспорт веществ между тканями. У многих паразитических нематод (например, у аскариды) в жидкости содержатся продукты неполного распада пищи, в частности валериановая кислота, из-за чего полостная жидкость становится едкой и при попадании (например, в случае неаккуратного

вскрытия червя) на слизистые оболочки человека вызывает сильные раздражения.

Пищеварительная система, как и у всех других круглых червей, состоит из передней, средней и задней кишки. Пищеварительная трубка относительно короткая и не превышает длины тела (см. рис. 330), в то время как у более высокоорганизованных животных пищеварительный тракт имеет значительно бóльшую относительную протяженность. У паразитических нематод это во многом объясняется тем, что они питаются уже частично расщепленными продуктами, а в кишечнике червя происходит, главным образом, их усвоение.

На протяжении пищеварительной трубки имеет место четкая функциональная специализация органов. Расположенное на переднем конце тела ротовое отверстие обычно окружено выростами – губами (у аскариды их три – спинная и две брюшные). Отверстие ведет в ротовую полость (стому), которая затем продолжается в глотку (называемую также пищеводом). Все эти органы (ротовая полость и собственно глотка) составляют переднюю кишку. Она выстлана эпидермисом, по строению сходным с покровным, имеет мощную мускулатуру и образует на своем протяжении расширения – бульбусы. В стенке пищевода содержатся многочисленные железы, которые оказывают первоначальное воздействие на пищевой субстрат. Просвет пищевода представляет собой трехгранную щель. В процессе индивидуального развития передняя кишка, так же как и задняя, образуется в результате впячивания эктодермы эмбриона.

Начальный отдел пищеварительной трубки у разных нематод может иметь неодинаковое строение, что определяется различиями в характере потребляемой пищи. У нематод, паразитирующих у животных, в глотке могут находиться кутикулярные зубы, а у паразитов растений – колющий стилет, которым паразит протыкает растительные ткани. Он выдвигается посредством специальных мышц глотки (протракторов). У некоторых мелких нематод (например, трихинелл) глотка представлена расположенными друг за другом крупными клетками, пронизанными общим внутриклеточным каналом, по которому проходит пища.

Пищевод продолжается в среднюю кишку, на которую приходится большая часть пищеварительного тракта нематод. Ее стенка образована лишь одним слоем высоких эпителиальных клеток, лежащих на тонкой базальной мембране. Апикальный полюс эпителиальных клеток, обращенный в просвет органа, покрыт микроворсинками. Именно в этом отделе происходит окончательное расщепление пищи и всасывание необходимых веществ, которые затем диффундируют в полостную жидкость и распространяются в ткани. В качестве запасных веществ, как правило, используется гликоген, который откладывается в валиках гиподермы. Паразитические нематоды, обитающие в бескислородной среде в полости кишечника, получают необходимое количество

АТР в результате гликолиза, для чего гликоген быстро гидролизируется. Как мы уже говорили, образовавшиеся в результате неполного расщепления органические кислоты накапливаются в полостной жидкости, из-за чего она становится едкой.

За средней кишкой следует короткая задняя, заканчивающаяся анальным отверстием на брюшной стороне задней части тела. У самцов в нее впадает семяпровод, поэтому через анус у них выделяются не только экскременты, но и половые продукты. У некоторых нематод (например, у нитчаток) анальное отверстие отсутствует, поскольку задняя кишка заканчивается слепо.

Выделительная система нематод представлена одно-двухклеточными железами, от которых отходят боковые каналы, расположенные в боковых валиках гиподермы. Эти каналы сзади заканчиваются слепо, а спереди объединяются в один канал, который открывается выводным отверстием на брюшной стороне в передней части тела немного позади губ. У значительной части нематод имеется только одна более или менее массивная шейная железа, наряду с более мелкими боковыми железами. У лошадиной аскариды вся выделительная система образована одной гигантской клеткой. Отсутствие протонефридиев у нематод, возможно, связано с отсутствием у них вообще клеток, снабженных ресничками или жгутиками (напомним, что у протонефридиев такие клетки – пламенные – обязательно имеются). Кроме того, очищение организма червя от твердых продуктов распада и посторонних частиц осуществляют *фагоцитарные клетки*, которые также располагаются вдоль боковых валиков гиподермы.

Нервная система состоит из центрального и периферического отделов. К центральному относится нервное кольцо, окружающее глотку, и отходящие от него нервные стволы. Периферический отдел представляет собой отходящие от центров нервные ветви и сплетения отростков нервных клеток. От окологлоточного кольца вперед отходят шесть коротких веточек, а назад шесть длинных, которые связаны между собой кольцевыми нервами (рис. 331). Наиболее хорошо развиты два ствола, проходящие в спинном и брюшном валиках гиподермы, первый иннервирует обе спинные мышечные ленты, а второй – обе брюшные. Интересно, что для нематод характерно постоянное количество клеток в нервной системе, например, у аскариды нервная система состоит из 162 клеток.

Органы чувств у нематод выражены слабо, поскольку они, как правило, ведут либо паразитический, либо малоподвижный образ жизни. Обычно имеются чувствительные осязательные бугорки или щетинки, расположенные на переднем конце тела вокруг рта, а у самцов еще и на заднем конце тела. Кроме того, на переднем конце по бокам располагаются органы химического чувства – *амфиды*, представляющие собой различные впячивания, они лучше развиты у самцов. У некоторых свободноживущих морских нематод имеются примитивные глазные пятна.

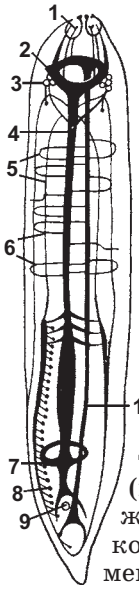


Рис. 331. *Схема нервной системы аскариды с брюшной стороны:*
1 – ротовые сосочки с осязательными окончаниями и иннервирующими их нервами; 2 – окологлоточное нервное кольцо; 3 – боковые головные ганглии; 4 – брюшной нервный ствол; 5 – боковые нервные стволы; 6 – кольцевые нервы; 7 – задний ганглий; 8 – чувствительные сосочки с соответствующими нервами; 9 – анальное отверстие; 10 – спинной нервный ствол (по Брауну)

Половая система. Все нематоды размножаются только половым путем. Обычно они раздельнополые с выраженным половым диморфизмом. У самца закладываются парные половые органы, однако в процессе онтогенеза чаще всего они становятся непарными. У самок сохраняются парные половые органы.

Разберем половую систему на примере аскариды. Мужская половая система состоит из длинного, очень тонкого нитевидного семенника (см. рис. 330), в котором образуются лишенные жгутиков сперматозоиды (напоминаем, что у нематод отсутствуют клетки, снабженные жгутиками или ресничками), способные, однако, образовывать псевдоподии. Без видимых границ семенник переходит в имеющий больший диаметр семяпровод, который переходит в короткий семенной пузырь, где скапливаются сперматозоиды. В дальнейшем семенной пузырь переходит в семяизвергательный канал, стенка которого имеет развитую мускулатуру, а тот, в свою очередь, впадает в заднюю кишку неподалеку от анального отверстия.

Оплодотворение у нематод внутреннее, для облегчения введения сперматозоидов в половые пути самки у самца имеются кутикулярные спикулы (иглы), которые располагаются в совокупительных сумках вблизи ануса. Обычно имеются две спикулы, но у некоторых видов может быть только одна. При совокуплении спикулы высовываются через анус наружу и способствуют половому акту.

Женская половая система аскариды начинается двумя слепозамкнутыми нитевидными яичниками (см. рис. 330-А), стенка которых образована одним слоем клеток. Они не имеют просвета и служат для образования и роста ооцитов. Увеличившиеся ооциты становятся пирамидальными и вершинами упираются в проходящий через центральную часть яичника студенистый центральный стержень, который, по мнению ученых, обеспечивает питание ооцитов. Утолщаясь, яичники переходят в яйцеводы (у них центральный стержень отсутствует), по которым ооциты транспортируются в еще более широкие трубочки – матки. Там ооциты вступают в мейоз и образуются яйцеклетки, которые окружаются толстой оболочкой. В матке происходит и оплодотворение яиц, причем одновременно можно обнаружить ооциты и яйца на различных стадиях развития. Обе матки объединяются в короткий непарный канал – влагалище, который открывается половым отверстием на брюшной стороне тела.

Развитие. Как мы уже говорили, у нематод внутреннее оплодотворение. Начальные этапы развития происходят еще в матке, причем у некоторых нематод это развитие идет настолько далеко, что имеет место живорождение. Однако большинство видов откладывают яйца и дальнейшее развитие происходит в окружающей среде. У довольно большого количества паразитических видов нематод личиночное развитие происходит в организме промежуточного хозяина (т.е. они, как и паразитические плоские черви, являются биогельминтами). Однако у большинства представителей класса характерно промежуточное развитие в окружающей среде вне хозяина, после чего они попадают в организм окончательного хозяина и в нем завершают свое развитие, становясь половозрелой особью. Паразитические черви (гельминты), которые не используют для своего личиночного развития промежуточного хозяина, называются *геогельминтами*.

Нематоды являются чрезвычайно распространенными беспозвоночными животными и в настоящее время заселяют самые разнообразные экологические ниши. Среди них есть свободноживущие формы и большое количество (не менее 3000 видов) паразитов, причем значительное количество видов способно жить в организме человека. Поэтому нематоды имеют большое медицинское значение. Ниже мы рассмотрим жизненные циклы некоторых паразитических представителей этого класса, наиболее важных для человека.

Аскарида человеческая (рис. 332). Возбудитель заболевания аскаридоза. Половозрелые особи живут в тонкой кишке человека, при этом длина самок достигает 40 см, а самцов – 20 – 25 см при ширине 3 – 4 мм. У самок задний конец тела прямой, а у самцов загнут на брюшную сторону. Паразит имеет заостренное на концах тело, благодаря которому он, упираясь в стенки кишки, препятствует проходящим массам химуса механически вынести себя.

В течение суток самка аскариды откладывает в просвет кишечника до 240 000 овальных яиц с толстой крупнобугристой оболочкой. Развитие эмбриона начинается еще в половых путях самки, но для дальнейшего формирования личинки необходим кислород. Поэтому с фекалиями яйца выносятся из кишечника хозяина и засоряют окружающую среду (почву, грунтовые воды и т.д.). В присутствии кислорода (первая кислородная стадия развития) и в условиях высокой влажности при температуре 20 – 25°С в яйце через 2 – 4 недели развивается личинка. В процессе развития личинка линяет, однако она не покидает оболочки яйца, пока не будет проглочена хозяином. В таком состоянии яйца способны заражать человека, т.е. они становятся *инвазионными*. Заражение обычно происходит, если человек не соблюдает правила

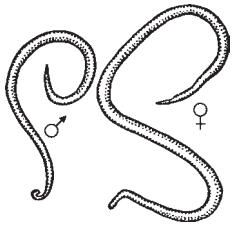


Рис. 332. *Аскарида человеческая*

личной гигиены – грязные руки, употребление немытых овощей, ягод, фруктов и сырой воды из открытых источников.

Когда проглоченное яйцо попадает в пищеварительный тракт человека, из яйца выходит личинка. Она прободает стенку кишки, проникает в кровеносный сосуд и с током венозной крови попадает в правую половину сердца, а оттуда через артерии малого круга – в альвеолы легких, где проходит вторая кислородная стадия развития личинки. Эта стадия сопровождается двумя линьками (на пятый и на десятый дни). По мере развития личинка постепенно мигрирует из альвеол в бронхиолы и более крупные бронхи и далее по направлению гортани. Личинка перемещается за счет движения ресничек эпителия, выстилающего дыхательные пути. Примерно через две недели личинка оказывается в гортани и, раздражая слизистую оболочку, вызывает кашель, в результате чего личинка попадает в ротовую полость и со слюной проглатывается. Так личинка возвращается в тонкую кишку, где она развивается в половозрелую особь. На все развитие аскариды с момента проглатывания яйца до начала выделения взрослой особью яиц в просвет кишки проходит 2,5 – 3 месяца. Продолжительность жизни паразита около года.

Заболевание в первой стадии (личиночное развитие в легких) обычно проходит бессимптомно (иногда возможны недомогание, кашель, тошнота и различные аллергические реакции), во второй стадии, когда паразит находится в кишке, больные жалуются на недомогание, тошноту, боли в голове и в животе, слюнотечение, снижение аппетита и трудоспособности. Кроме того, большое количество червей, оказавшихся одновременно в кишке (описан случай, когда у одного больного находили до 900 аскарид!), могут вызвать кишечную непроходимость.

Аскариды распространены повсеместно, особенно в тех районах, где экскременты используются в качестве удобрений. Например, в некоторых областях Японии все население заражено этими паразитами. Ситуацию осложняет необыкновенная жизнеспособность яиц аскариды, в частности, во влажном грунте они сохраняются годами, известны даже случаи, когда яйца оставались живыми после нескольких лет нахождения в формалине.

Острица детская вызывает заболевание *энтеробиоз*, который распространен повсеместно. Взрослые особи живут в дистальном отделе тонкой (подвздошной) кишки только у человека. Самки более крупные (до 12 мм) и прямые, самцы мельче (до 5 мм) и сворачиваются в спираль.

Самка с оплодотворенными яйцами мигрирует через толстую кишку к анальному отверстию, выползает из ануса (чаще всего это происходит ночью, когда сфинктеры расслаблены и вылезти легче) и откладывает на кожу промежности 10 – 15 тысяч яиц. Ползая вокруг ануса, острица вызывает сильный зуд, и зараженный человек (особенно ребенок!), расчесывая кожу, загрязняет

руки яйцами (они попадают и под ногти), которые на воздухе становятся инвазионными уже через 4 – 7 часов. Через загрязненные руки яйца попадают в ротовую полость и проглатываются самим больным (аутоинвазия) или распространяются другим людям. Из проглоченных яиц в тонкой кишке выходят личинки, которые быстро развиваются во взрослых червей.

Энтеробиоз приводит к нарушению сна, кроме того, столь мелкие гельминты могут проникать в просвет червеобразного отростка и вызвать его воспаление. Продолжительность жизни острицы примерно один месяц.

Власоглав (рис. 333). Вызывает заболевание трихоцефалез, распространенное повсеместно. Свое название червь получил за оригинальную форму тела – нитевидную переднюю часть (через нее проходит только пищевод) и значительно более широкую заднюю, в которой находятся все остальные внутренние органы. Размеры взрослой особи составляют 35 – 50 мм. Эти беловатого цвета гельминты обитают в начальном отделе толстой кишки (слепой и восходящей ободочной кишках), причем паразитируют только у человека. Однако в отличие от описанных выше видов, которые питаются химусом, власоглавы глубоко внедряются своим утонченным передним концом тела в стенку кишки и питаются тканевой жидкостью и кровью.

Самка власоглава выделяет в течение суток около 60 000 яиц, которые попадают в полость кишки и с фекалиями выносятся в окружающую среду. Личиночное развитие паразита также идет без промежуточного хозяина (т.е. он является геогельминтом). Во влажной почве при температуре 25 – 30°С в яйце развивается личинка, через три-четыре недели яйца становятся инвазионными и могут быть проглочены. Попав в толстую кишку человека, личинки выходят из яиц, продолжают свое развитие и через несколько недель становятся половозрелыми.

Власоглав вызывает повреждение слизистой оболочки толстой кишки и интоксикацию организма продуктами жизнедеятельности. Паразит также может вызывать воспаление червеобразного отростка. Больные жалуются на боли в животе и голове, головокружение.

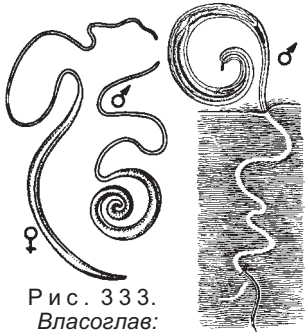


Рис. 333. *Власоглав: А – внешний вид самки и самца; Б – внедрение власоглава в стенку кишки*

Свайник двенадцатиперстной кишки, или **кривоголовка**, вызывает заболевание *анкилостомоз* (или *бледную немочь*). Взрослый червь имеет красноватую окраску и живет в двенадцатиперстной кишке только у человека. Самки достигают 18 мм в длину, самцы мельче – до 10 мм. Название этой нематоды связано с тем, что передний конец тела повернут на спинную сторону

(как бы искривлен). В ротовой полости свайника находятся четыре хитиновых зуба, которыми он глубоко впивается в стенку кишки и питается элементами слизистой оболочки и кровью.

Развитие кривоголовки имеет свои особенности. Оплодотворенные яйца попадают в полость кишки и с фекалиями выносятся в окружающую среду, где при температуре 30°С уже через сутки из них выходят личинки, которые называются *рабдитными*. Они имеют шаровидный бульбус с жевательными пластинками и длинный пищевод. Эти личинки еще не инвазионны, они питаются фекалиями, с которыми были вынесены из кишечника человека, а также любым гниющим субстратом. После того, как личинки перелиняют дважды, они становятся инвазионными и называются *филяриевидными*. Такие личинки способны активно вбуравливаться в тело человека через его покровы. Затем они проникают в кровяное русло, попадают по нему в легкие и оттуда мигрируют в гортань (как личинки аскарид), вызывая ее раздражение. Будучи проглоченными, личинки попадают в двенадцатиперстную кишку и развиваются в половозрелых особей. Особенно часто поражаются люди, которые постоянно ходят по влажной почве босиком или занятые на земляных работах. Кроме того, личинки могут попасть в пищеварительную систему, если не соблюдаются правила гигиены (болезнь «грязных рук»).

С кривоголовкой очень сходен **некатор**, вызывающий заболевание *некатороз*. Из-за сходства оба этих вида относят к анкилостомидам. От кривоголовок некатор отличается строением ротового аппарата – у него в ротовой полости не отдельные зубы, а две режущие пластинки. Жизненные циклы обоих паразитов сходны.

Анкилостомоз и некатороз являются тяжелыми заболеваниями, которые могут привести к смерти человека. Паразиты, разрушая стенку кишки, вызывают кровотечения, кроме того, сами паразиты, питаясь, потребляют значительное количество крови. Опасна также интоксикация продуктами жизнедеятельности паразитов. Больные жалуются на боли в животе, общее недомогание, головную боль и ухудшение памяти. Происходит нарушение пищеварения, истощение, а у детей замедляется развитие.

Оба вида (свайник и некатор) обитают в странах с жарким климатом, поскольку личиночное развитие у них возможно лишь при высокой температуре. Поэтому ареалы кривоголовки и некатора относительно не велики.

Угрица кишечная. Вызывает заболевание стронгилоидоз. Ареал распространения паразита охватывает страны с теплым и жарким климатом. Среди стран СНГ встречается на Украине, в Молдавии, в Закавказье и Средней Азии, а также в южных регионах России. Эта паразитическая нематода имеет небольшие размеры (до 2 – 3 мм длиной самки и до 1 мм самцы), причем у самцов

задний конец заострен и загнут на брюшную сторону. Половозрелые угрицы являются паразитами только человека, у которого они заселяют тонкую кишку.

Этот паразит отличается крайне своеобразным жизненным циклом. Оплодотворенные яйца, как и у всех описанных ранее нематод, поступают в просвет кишки. Однако, в отличие от других видов, угрицы продолжают свое развитие в кишечнике, где из яиц выходят личинки, которые в дальнейшем выносятся с фекалиями из организма хозяина или задерживаются в кишечнике. Дальнейшее развитие личинок может идти по-разному. Те личинки, которые остались в кишке, могут продолжить свое развитие и превратиться в половозрелую особь, не меняя хозяина. Те, которые вышли из организма хозяина, некоторое время развиваются во внешней среде, превращаясь в рабдитных личинок. Последние могут продолжить свободное существование и достичь половозрелого состояния вне организма хозяина. При этом они питаются различными органическими веществами (фекалиями, гумусом и т.д.). Такие организмы способны размножаться во внешней среде, откладывать яйца, из которых также выходят рабдитные личинки следующего поколения.

Другим вариантом развития рабдитных личинок является их видоизменение в инвазионных филяриевидных личинок, которые способны активно проникать в организм человека через его покровы. Как и личинки анкилостомид, филяриевидные личинки кишечных угриц проникают в кровеносные сосуды, с венозной кровью попадают в правую половину сердца, а оттуда по сосудам малого круга кровообращения в легкие и мигрируют из альвеол в гортань, вызывая кашель, попадают в ротовую полость, заглатываются со слюной. Самки достигают половой зрелости и оплодотворяются в разных органах – в нижних дыхательных путях (бронхах, трахее, гортани) или в пищеварительном тракте.

Взрослые угрицы нарушают деятельность кишечника, а личинки, проникая в организм человека, вызывают воспалительные процессы кожных покровов.

Ришта, или мединский струнец, вызывает заболевание *дракункулез*. Географическое распространение дракункулеза ограничено странами с тропическим и субтропическим климатом. В России паразит не встречается с 1932 г. благодаря активной деятельности **Л.М. Исаева**. Половозрелые особи локализуются в подкожной клетчатке конечностей (преимущественно нижних), вблизи суставов у крупных домашних и диких млекопитающих, а также человека. Самка намного крупнее самца, она достигает длины от 30 до 150 см, при толщине тела всего 1,7 мм, причем почти весь объем тела у нее занят огромной маткой, наполненной развивающимися личинками. Длина самцов не превышает 20 мм.

В области переднего конца половозрелой самки образуется пузырь, заполненный жидкостью. В это время человек ощущает

сильнейший зуд в области локализации червя, который проходит при погружении этой части тела в воду. Однако при этом разрываются стенки пузыря и струей из матки червя выходит громадное количество микроскопических живых личинок. По не совсем понятным причинам, самки рождают личинок одновременно у всех носителей паразита, что увеличивает одномоментную концентрацию личинок в водоемах.

Дальнейшее развитие личинок возможно только в водной среде в организме промежуточного хозяина (т.е., в отличие от рассмотренных ранее паразитов, ришта является биогельминтом) – фильтрующего рачка циклопа. В организме циклопа продолжается развитие и образуются личинки нового типа – микрофилярии, достигающие 1 мм в длину. Человек заражается паразитом при употреблении сырой воды, в которой случайно может оказаться циклоп. После проглатывания зараженного циклопа, последний переваривается пищеварительными соками, а микрофиллярия прободает стенку кишки, мигрирует в подкожную клетчатку, где примерно через год достигает половой зрелости.

Паразит вызывает образование болезненных язв в области своей локализации под кожей. Если ришта находится вблизи сустава, нарушается его функция и больной теряет способность им владеть. Изъязвление кожи нарушает целостность покровов и приводит к появлению вторичных инфекций. Кроме того, возможны аллергические реакции организма. Удаление взрослого червя возможно только хирургическим путем с соблюдением максимальной осторожности, поскольку червь легко разрывается. По этой причине безуспешными оказываются все попытки извлечь из-под кожи червя самостоятельно, без помощи врача.

Трихинелла вызывает заболевание *трихинеллез*. Трихинеллы встречаются повсеместно, однако в некоторых регионах (например, в Белорусских лесах) они более распространены. Взрослые особи паразитируют в тонкой кишке различных млекопитающих и человека, где они залегают между ворсинками и внедряются передним концом в лимфатические капилляры. Трихинеллы являются очень мелкими паразитами – взрослая самка достигает 3 – 4 мм в длину. Самец значительно меньше – 1,4 – 1,6 мм; в отличие от самки, у него на заднем конце тела имеются две конические лопасти.

Жизненный цикл трихинелл интересен тем, что у них взрослая и личиночная стадия проходят в организме одного и того же хозяина, но дальнейшее развитие личинок во взрослую особь чаще всего (не всегда) проходит в другом организме. Оплодотворенная самка рождает очень мелких (0,08 – 0,12 мм в длину) живых личинок с заостренным передним концом, которым они прободают стенку кишки и проникают в полость лимфатического, а затем кровеносного сосуда. Личинки разносятся по телу хозяина с кровью и оседают в поперечно-полосатых мышцах (чаще всего в жевательных,

дельтовидных, шейных, межреберных, икроножных мышцах и в диафрагме). Там личинка сначала разрушает некоторое количество мышечных волокон, после чего сворачивается спиралью и постепенно окружается капсулой (рис. 334), которую вокруг нее образуют окружающие ткани хозяина (как вокруг любого чужеродного предмета), на это обычно уходит две-три недели. Дальнейшего развития в этом хозяине личинка не проходит, и в таком свернутом состоянии она дожидается (при необходимости много лет), когда хозяин умрет и будет съеден другим плотоядным животным. Примерно через год капсула паразита обызвествляется.

Хищник, съевший мясо с личинками, заражается трихинеллезом. В желудочном соке капсулы быстро (в течение 10 – 15 минут) растворяются, и из них выходят личинки, которые затем мигрируют в тонкую кишку. Там они быстро растут, достигают половой зрелости (примерно через три дня) и копулируют. Вскоре после копуляции самцы погибают, а оплодотворенные самки в течение своей также недолгой жизни (около двух месяцев) рождают до 2 000 живых личинок.

В отдельных случаях возможно полное развитие трихинелл в организме одного хозяина (чаще всего, в ослабленном). При этом родившиеся личинки не выходят из кишки в сосудистую систему, а остаются в просвете кишки и заканчивают в ней свое развитие до взрослой особи. Достигнув половозрелого состояния, гельминты спариваются и производят гигантское количество новых личинок.

Личинки трихинелл отличаются удивительной живучестью. Так, например, они сохраняются в гниющем мясе и в пищеварительной системе животных, которые не являются для них хозяевами (беспозвоночные, рыбы, птицы), но могут съесть зараженную личинками падаль. Поедая таких животных, млекопитающие также могут заразиться трихинеллами.

Человек чаще всего заражается при употреблении мяса диких животных (дикого кабана, медведя и др.), содержащих личинок. Домашние животные (прежде всего, свиньи) также могут быть резервуаром личинок, если на фермах они поедают трупы грызунов, которые могут содержать трихинеллы. Термическая обработка зараженного мяса обычно неэффективна, поскольку не убивает личинок при обычных способах приготовления пищи.

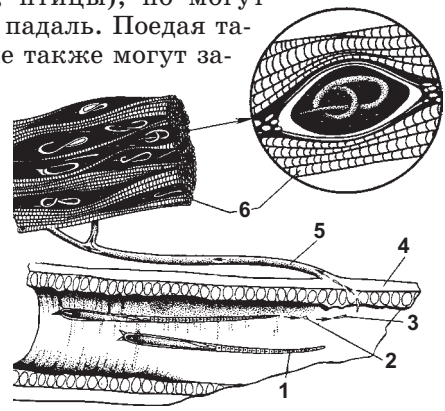


Рис. 334. *Жизненный цикл трихинеллы:*
1 – взрослый червь в просвете кишки; 2 – яйцо; 3 – личинка; 4 – стенка кишки; 5 – вена; 6 – свернувшиеся личинки в мышце

Трихинеллез является одним из самых опасных заболеваний, вызываемых гельминтами, которое нередко приводит к смерти человека. Уже через две-три недели резко повышается температура, появляются головные боли и боли в мышцах, отекает лицо. У выздоровевших формируется стойкий иммунитет к трихинеллезу.

Вухерерия, или нитчатка Банкрофта, вызывает заболевание *вухерериоз*, широко распространенный в тропических странах Африки, Азии и Америки. Взрослые паразиты заселяют лимфатические сосуды и лимфатические узлы человека и живут там очень долго – до 20 лет. Эти нематоды имеют очень тонкое тело – длина самок составляет 8 – 10 см при ширине около 0,2 мм, самцы намного мельче – до 4 см, при ширине 0,1 мм. В местах своего заселения самцы и самки тесно переплетаются телами, образуя клубки.

Оплодотворенные самки рождают живых личинок – *микрофилярий* (размером 0,3 × 0,01 мм), которые затем мигрируют из лимфатической системы в кровеносные сосуды. Там они могут жить до 70 дней, причем днем они находятся в крупных сосудах, а ночью перемещаются в мелкие. Это вызвано адаптацией паразита к образу жизни ночных кровососущих насекомых (комаров), которые активны ночью. При укусе комар заглатывает вместе с кровью и находящихся в ней микрофилярий. Из желудка комара личинки выходят в полость тела и там некоторое время живут и немного растут. Затем личинки мигрируют к хоботку насекомого и во время укуса им здорового человека выходят из хоботка, после чего активно вбуравливаются в кожу и попадают в кровь. Весь период развития в организме комара длится 8 – 35 дней. Оказавшись в сосудистом русле человека, личинки мигрируют в его лимфатические сосуды и узлы и развиваются там в половозрелые особи.

Заболевание длится очень долго. В начальной стадии возможны отеки органов, сыпь и приступы лихорадки. Через несколько лет расширяются вены и лимфатические сосуды, поскольку скопления паразитов затрудняют отток крови и лимфы. Со временем развиваются не проходящие обширные отеки, которые обезображивают внешность больного. Из-за внешних проявлений поздних стадий заболевание также называют «слоновой болезнью», или элефантиазом.

Схожее развитие с вухереriями имеют некоторые другие нематоды, например, бругии, возбудители *бругиоза* в странах Южной и Восточной Азии, лоа, возбудители *лоаоза* в тропических странах Западной и Центральной Африки, онхоцера, возбудитель *онхоцеркоза*, в странах Африки и тропической Америки, мансонелла, возбудитель *мансонеллеза* в Центральной и Южной Америке, и некоторые другие. Все они рождают живые личинки – микрофиллярии, которые переносятся кровососущими насекомыми.

Кроме человека и животных, нематоды также могут паразитировать и на растениях, многие из них приносят значительный вред сельскому хозяйству.

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ

Кольчатые черви являются многоклеточными, трехслойными животными с билатеральной симметрией тела. Организация кольчатых червей стоит на значительно более высоком уровне, нежели все типы, рассмотренные ранее. Поэтому, характеризуя этот тип, мы многое будем упоминать с приставкой «впервые». Прежде всего, это первые сегментированные животные – их тело состоит из переднего отдела, который представлен головной лопастью – *простомиумом*; средней части (которая занимает основную часть тела), представленной сегментированным *туловищем*, и задней части – *пигидия*, или *анальной лопасти*. Следует отметить, что сегментация туловища у кольчатых червей носит *гомономный* характер, т.е. все сегменты одинаковы или почти одинаковы, в отличие от *гетерономной* сегментации тела более высокоорганизованных животных, о которых речь пойдет ниже.

У кольчатых червей выражена *цефализация*, т.е. обособление и формирование головного отдела на переднем конце тела путем слияния передних сегментов с одновременным увеличением относительной массы мозгового ганглия.

Кольчатые черви являются первыми животными со вторичной полостью тела (*целóмом*). Напоминаем, что *первичная полость* тела представляет собой остаток бластоцеля, т.е. пространства, которое возникло в ходе эмбрионального развития между эктодермой и энтодермой кишки. В отличие от нее, *вторичная полость* появляется непосредственно в мезодерме, из которой и образуется большинство тканей и органов, и выстлана специальным однослойным плоским эпителием – *мезотелием*. У плоских червей мезодерма покрывает изнутри стенку тела (мышечная часть кожно-мускульного мешка) и снаружи – расположенные в целоме органы пищеварительной системы (все оболочки их стенок, кроме эпителия). Таким образом, целóм, в отличие от первичной полости тела (псевдоцеля), разделяет не наружный и внутренний зародышевые листки – эктодерму и энтодерму, а различные структуры среднего зародышевого листка – мезодермы. Следует отметить, что вторичная полость у кольчатых червей не едина, а разделена на множество парных целомических

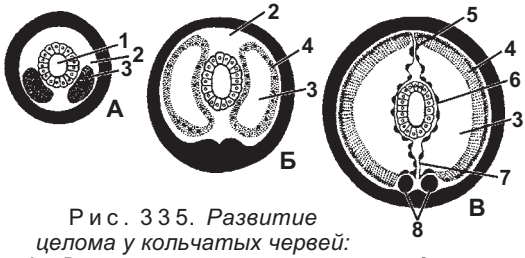


Рис. 335. *Развитие целома у кольчатых червей:*
А – В – поперечные разрезы трех последовательных стадий развития сегмента; 1 – кишка; 2 – первичная полость тела; 3 – целóм; 4 – наружная стенка целомического мешка; 5 – спинной мезентерий; 6 – внутренняя стенка целомического мешка; 7 – брюшной мезентерий; 8 – брюшные нервные стволы (из Матвеева)

мешков, количество которых соответствует количеству сегментов тела – в каждом сегменте имеется свой целомический мешок. При этом целомические мешки разных сегментов отделены друг от друга тонкими перегородками – септами, а пара мешков в одном сегменте соприкасаются своими стенками над и под кишкой, образуя в этих местах двухслойную перегородку. Эта перегородка не только разделяет целомические мешки, но и поддерживает кишку, охватывая ее со всех сторон, а также подвешивает ее, образуя верхнюю и нижнюю *брыжейки* (*мезентерии* – рис. 335). Между листками брыжеек к кишке подходят кровеносные сосуды и нервы.

Целом заполнен жидкостью, поэтому он создает опору для кожно-мускульного мешка, выполняя функцию гидроскелета. Кроме того, целом осуществляет выделительную функцию, там диффузно транспортируются вещества и созревают гаметы.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. Как и у круглых червей, пищеварительный тракт кольчецов сквозной – он начинается ротовым отверстием и заканчивается анальным. Каждому отделу тракта свойственна функциональная специализация. В отличие от круглых червей, стенка кишки у кольчецов образована не одним слоем клеток, а несколькими, причем все слои (за исключением самого внутреннего – эпителия) сформированы из мезодермальных зачатков.

Как и у представителей выше описанных типов, *у кольчатых червей отсутствует дыхательная система*, поэтому газообмен осуществляется через всю поверхность тела. Причем у некоторых кольчецов (многощетинковых) для большей эффективности процесса имеются выросты тела, которые можно расценивать как аналоги примитивных жабр. Однако транспорт веществ между тканями и органами внутри организма у кольчатых червей осуществляется не путем обычной диффузии через тканевую жидкость (как было раньше), а с помощью постоянно циркулирующей жидкости – *крови*. Иными словами, кольчатые черви обладают *кровеносной системой*. Она состоит из полых трубок – сосудов, которые пронизывают все тело животного и образуют сплетения во всех его тканях. Возникновение кровеносных сосудов ученые связывают с появлением вторичной полости тела, при этом остатки первичной полости трансформируются в сосуды. Поскольку обе полости отделены друг от друга, *кровеносная система у кольчатых червей замкнутая*.

Обычно кровеносная система состоит из двух больших сосудов: брюшного и спинного, которые проходят под и над кишкой, соответственно. Оба сосуда сообщаются между собой, прежде всего посредством кольцевых сосудов, которые имеются в каждом сегменте тела (иногда их там может быть по несколько). У кольчатых червей отсутствует сердце, поэтому перемещение крови по сосудам осуществляется за счет периодической пульсации стенок спинного сосуда. При этом кровь по спинному сосуду движется по направлению к переднему концу тела, в брюшном сосуде ток крови

имеет противоположное направление. У некоторых кольчатых червей (малощетинковых), кроме спинного сосуда, также могут сокращаться и некоторые кольцевые сосуды.

У кольчатых червей кровь переносит по организму питательные вещества, которые поступают в нее от органов пищеварения, и кислород, поступивший через покровы тела. При этом следует помнить, что дыхательный пигмент, обратимо связывающий кислород, у них (впрочем, как и у всех беспозвоночных) содержится не в особых специализированных клетках, а попросту растворен в плазме крови. Забегая вперед, укажем, что у позвоночных животных дыхательный пигмент (гемоглобин) находится в эритроцитах крови. У разных кольчецов кислород связывают различные типы пигментов (некоторые из них по строению близки к гемоглобину и имеют красную окраску, у других кровь становится зеленоватой из-за пигмента хлорокруарина и др.).

У небольшого количества видов кольчецов кровеносная система отсутствует, однако у некоторых из них дыхательный пигмент все-таки при этом имеется – он растворен в тканевой жидкости, которая приобретает цвет этого пигмента.

Выделительная система представлена *метанефридиями*, которые попарно располагаются в каждом сегменте тела. В отличие от протонефридиев, которые образуют сеть соединенных между собой трубочек, пронизывающих все тело животного, метанефридии представляют собой короткие, не связанные между собой трубочки. Каждая из таких трубочек начинается во вторичной полости отверстием (часто в виде воронки), а заканчивается отверстием на поверхности тела. Иными словами, метанефридий можно охарактеризовать как канал, соединяющий целом с окружающей средой, поэтому его относят к *целомодуктам*. Продукты распада поступают в целомическую жидкость, заполняющую вторичную полость тела, и постепенно в ней накапливаются. Через метанефридии жидкие продукты обмена удаляются из тела червя в окружающую среду. Обычно в каждом сегменте располагаются по паре метанефридиев.

Нервная система состоит из пары слившихся узлов, образующих «головной мозг», двух нервных стволов, которые соединяют «головной мозг» с первой парой узлов брюшной нервной цепочки, огибая при этом с двух сторон глотку. Брюшная нервная цепочка образована ганглиями, расположенными попарно в каждом сегменте туловища червя. Оба ганглия связаны между собой и с ганглиями соседних сегментов. Нервные ветви, объединяющие одинаковые ганглии, расположенные в одном сегменте, называются *комиссурами*, а ветви, соединяющие неодинаковые ганглии или ганглии соседних сегментов, называются *коннективами*.

Органы чувств представлены осязательными структурами, глазами (не у всех) и обонятельными ямками.

Среди кольчатых червей имеются как раздельнополые, так и гермафродитные формы, при этом считается, что гермафродитизм

возник вторично от раздельнополых предков. У разных представителей этого типа развитие идет прямо (т.е. из яйца выходит вполне оформленный миниатюрный червь) или с метаморфозом, в последнем случае образуется плавающая личинка – *трохофора*, совершенно непохожая на взрослую особь.

В типе кольчатых червей выделяют два подтипа: беспоясковые и поясковые, которые насчитывают в общей сложности около 10 000 видов. Эволюционисты считают, что филогенетически кольчатые черви происходят от низших червей. Исходную группу составляют многощетинковые, от которых в процессе перехода к пресноводному образу жизни произошли малощетинковые, а от них, в свою очередь, произошли пиявки, ведущие паразитический образ жизни. Филогенетическое значение кольчатых червей велико, поскольку, по мнению большинства систематиков, от них произошли два самых многочисленных типа беспозвоночных – членистоногие и моллюски.

ПОДТИП БЕСПОЯСКОВЫЕ

У представителей этого подтипа хорошо развиты боковые выросты с многочисленными щетинками, все они раздельнополые, причем половые органы развиваются во всех сегментах туловища. Развитие происходит с метаморфозом. В этот подтип входит лишь один класс – многощетинковые, содержащий примерно 5300 видов.

Класс Многощетинковые

Большинство многощетинковых обитают в морях. Среди них есть подвижные и сидячие (прикрепленные к донному субстрату) формы (рис. 336). Большинство из них заселяют прибрежную зону, однако полихеты встречаются и на большой глубине (более 1000 м, а отдельные формы – даже на глубине 8000 м). Донные формы чаще всего роют в прибрежном песке длинные норы или ползают по дну. Некоторые сидячие многощетинковые способны жить вблизи действующих подводных вулканов, при этом они выдерживают температуру свыше +80°С. За эту способность их называют помпейскими червями. Лишь небольшое количество видов являются паразитами.

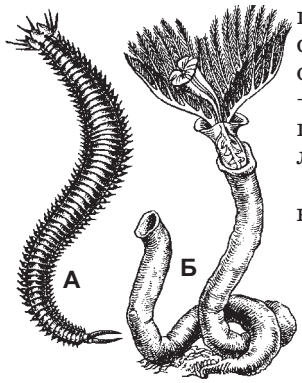


Рис. 336. *Различные многощетинковые черви: А – Нереис (ползающая форма); Б – Серпула (сидячая форма, живущая в известковой трубке), на переднем конце перистые «жабры» – видоизмененные пальпы и крышечка, замыкающая вход в трубку, когда животное в нее прячется*

Внешнее строение. Многощетинковые кольчецы имеют вытянутое цилиндрическое

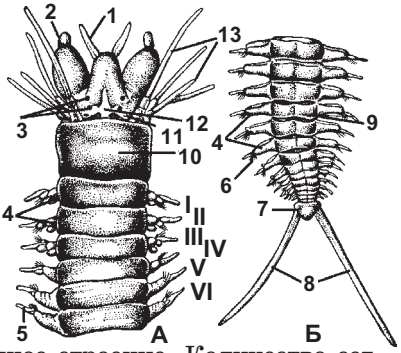


Рис. 337. *Нереис:*
Передний (А) и задний (Б) концы тела: 1 – антенна; 2 – пальп; 3 – глаза; 4 – параподии; 5 – спинной усик; 6 – щетинки; 7 – пигидий; 8 – анальные усики; 9 – просвечивающий спинной сосуд; 10 – перистомиум; 11 – ресничная обонятельная ямка; 12 – простомиум; 13 – перистомиальные усики; I – VI – сегменты туловища (по Иванову)

(слегка сплющенное) тело, которое состоит из предротовой части – *простомиума*, сегментированного *туловища* и хвостовой лопасти – *пигидия*. Причем простомиум и пигидий к сегментам не относятся, поскольку имеют иное строение. Количество сегментов туловища у разных представителей неодинаково и широко варьирует от пяти (у олигомерных, т.е. малосегментных, первичных кольчецов) до большего количества (до 800) у других полихет. Строение тела удобнее всего рассмотреть на примере морского червя *нереиса* (см. рис. 336-А). Его головной отдел образован собственно головной лопастью (простомиумом) и расположенным сзади более крупным *перистомиумом* (рис. 337). Последний формируется в онтогенезе путем слияния ротового сегмента (*метастомиума*) с двумя следующими за ним сегментами. Процесс слияния сегментов, при котором обособляется головной отдел, называется цефализацией.

На простомиуме располагаются придатки – *антенны*, или *щупальца* (они выполняют функцию осязания), и более крупные щупики – *пальпы* (они также обеспечивают осязание и, кроме того, участвуют в направлении пищи в ротовое отверстие).

Перистомиум похож на сегменты туловища, однако он более крупный и лишен параподий. Кроме того, на нем имеются усики.

На сегментах туловища по бокам присутствуют кожно-мускульные выросты – *параподии*. Каждая из них начинается с цельной базальной части, от которой отходят две ветви – спинная (*нотоподия*) и брюшная (*невроподия*) (рис. 338). От каждой из ветвей отходит по тонкому придатку – усику, который выполняет осязательную и обонятельную функции. У многих полихет спинной усик разрастается и выполняет функцию жабры, т.е. обеспечивает газообмен. Кроме того, обе ветви содержат пучки щетинок, среди которых одна – опорная щетинка – может выделяться размерами. Параподии являются органами чувств и обеспечивают движение червя, поэтому они лучше всего развиты у бродячих форм, при этом у разных видов их строение имеет особенности.

У многих полихет встречаются различные отклонения от описанной схемы строения параподий. Как мы уже говорили выше, спинной усик может разрастаться и функционировать в качестве жабры. У сидячих полихет параподии разных сегментов развиты неодинаково – в задней части тела они редуцируются (при этом щетинки торчат прямо из тела), а в передней, напротив, сильно

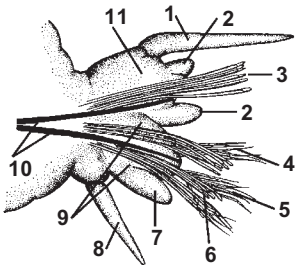


Рис. 338. *Нереис. Параподия атокной формы: 1 – спинной усик; 2 – лопасти нотоподии; 3 – толстые гомогомфные щетинки; 4 – тонкие гомогомфные щетинки; 5 – тонкие гетерогомфные щетинки; 6 – толстые гетерогомфные щетинки; 7 – лопасть невроподии; 8 – брюшной усик; 9 – невроподия; 10 – опорные щетинки; 11 – нотоподия (по Иванову)*

разрастаются и, высовываясь из трубки, энергично двигаются (см. рис. 336-Б). Наконец, у примитивных форм (например, у первичных кольчецов) параподии, а также щетинки (не путать щетинки с имеющимися у них ресничками эпителия!) могут вовсе отсутствовать.

Анальная лопасть – пигидий, – так же, как и головной отдел, отличается от сегментов туловища (см. рис. 337-Б). Пигидий имеет конусовидную форму, сужающуюся кзади, на нем находится анальное отверстие и два анальных усика. Перед пигидием находится пролиферативная зона – область, где по мере роста червя образуются новые сегменты туловища.

Анатомия. *Кожно-мускульный мешок* состоит из однослойного эпителия и расположенных под ним двух слоев мышечных волокон. У некоторых полихет (например, у первичных кольчецов) часть покровов образована ресничным эпителием, который формирует ресничные пояски вокруг тела. Снаружи эпителий выделяет тонкий слой кутикулы. В эпителии могут находиться железистые клетки. Особенно много их в покровах сидячих форм, причем выделяемый этими железами секрет затвердевает и образует трубочку вокруг тела, в которой прячется тело червя (см. рис. 336-Б).

В кожно-мускульном мешке имеется два слоя мышц: наружный кольцевой и внутренний продольный. Изнутри продольный слой выстлан мезотелием (этот плоский эпителий выстилает вторичную полость тела). Целомические мешки расположены попарно в каждом сегменте туловища, но отсутствуют в простомиуме и пигидии.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки, при этом только средняя кишка имеет энтодермальное происхождение, тогда как все остальные отделы пищеварительной системы происходят из эктодермы. Передняя кишка нереиса включает в себя буккальный отдел, глотку и пищевод. Начинается она ротовым отверстием на перистомиуме, которое ведет в буккальный отдел, мускулистые стенки которого имеют складки. Складки буккального отдела позволяют в спокойном состоянии уменьшать длину органа, но при поглощении пищи этот отдел вместе с глоткой выдается далеко вперед, выдвигая наружу челюсти.

Продолжением буккального отдела является глотка с мощной мускулатурой и узким просветом. На границе между этими органами у некоторых видов располагаются челюсти. Наличие в глотке хитиноидных челюстей свойственно хищным полихетам,

которые ведут бродячий образ жизни и питаются мелкими беспозвоночными. У сидячих форм глотка обычно развита слабо.

После глотки следует узкий трубчатый пищевод, который переходит в среднюю кишку. В передней части пищевода находятся слюнные железы.

Средняя кишка имеет относительно широкий просвет и более тонкие стенки. Именно в ней происходит переваривание пищи и всасывание продуктов переработки в кровь и тканевую жидкость. Этому способствует мощное сосудистое сплетение, расположенное вокруг стенки кишки. В каждом сегменте кишка образует расширение, а сзади переходит в короткую заднюю кишку, которая оканчивается анальным отверстием на пигидии.

Дыхательная система у разных полихет организована неодинаково. У нереиса специализированных органов дыхания нет и газообмен осуществляется через всю поверхность тела. Наибольшее количество кислорода поглощается через параподии, которые снабжены особенно густыми сосудистыми сплетениями. У других червей из разросшегося спинного усика параподии образуются жабры различной формы.

Кровеносная система замкнутого типа, т.е. кровь все время течет по сосудам и не изливается в полость тела. Имеются два главных сосуда: спинной, стенки которого сокращаются, из-за чего кровь гонится в переднем направлении, и брюшной, который не сокращается, по нему кровь течет в заднем направлении. Оба сосуда залегают между слоями верхнего и нижнего мезентериев соответственно. Кровеносные сосуды образуют несколько выраженных сплетений, наиболее крупные из них кожное (особенно в параподиях) и вокруг пищеварительной трубки. В каждом сегменте спинной и брюшной сосуды соединяются между собой кольцевыми сосудами небольшого диаметра. У многощетинковых кольчатых червей кровеносная система замкнутого типа.

Выделительная система образована *нефридиями*. Поскольку эти структуры метамерно располагаются в каждом сегменте туловища (причем попарно), их называют *метанефридиями* (рис. 339). Каждый из них начинается воронкой – *нефростомом*, обращенной в целомическую полость, воронка продолжается в извитую трубочку, которая открывается на боковой поверхности соседнего сегмента наружным отверстием – *нефридиальной порой*. У просто организованных полихет сохраняются и функционируют примитивные органы выделения – протонефридии, содержащие на внутренних концах клетки со жгутиками – *соленоциты*. Не у всех многощетинковых нефридии имеются в каждом сегменте, часто их количество уменьшается и они располагаются лишь в отдельных сегментах.

Нефридии выводят из организма жидкие продукты жизнедеятельности червя, твердые вещества обычно не выводятся, а фагоцитируются клетками мезотелия и некоторых органов (стенок сосудов и др.).

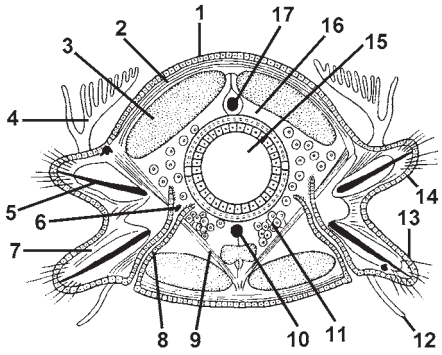


Рис. 339. *Схема поперечного разреза многощетинкового червя: 1 – кожный эпителий; 2 – кольцевые мышцы; 3 – продольные мышцы; 4 – спинной усик, превратившийся в жабру; 5 – опорная щетинка; 6 – воронка нефридия; 7 – мышцы параподии; 8 – канал нефридия; 9 – косая мышца; 10 – брюшной сосуд; 11 – яичник; 12 – брюшной усик параподии; 13 – брюшная ветвь параподии; 14 – спинная ветвь параподии; 15 – кишечник; 16 – целóм; 17 – спинной сосуд (из Натали)*

У некоторых полихет канальцы нефридия сливаются с половыми протоками, образуя *нефромиксии*. При этом половые протоки могут объединяться как с метанефридиями, так и с протонефридиями.

Нервная система состоит из двух слившихся мозговых (их еще называют церебральными, или надглоточными) ганглиев, охватывающих глотку, окологлоточных коннективов и парной брюшной цепочки, которая состоит из расположенных в брюшной области каждого сегмента пар ганглиев, соединенных между собой комиссурами. У примитивных полихет соседние узлы в одном сегменте расположены относительно далеко друг от друга, а у более высокоорганизованных форм они сближаются или даже сливаются. От нервных ганглиев и стволов отходят многочисленные веточки, которые образуют густую сеть в стенках тела и внутренних органов.

Органы чувств лучше развиты у бродячих полихет, а у сидячих форм они во многом подвергаются редукции. Осязание осуществляют антенны и пальпы, расположенные на простомиуме, а также усики параподий. Химические раздражения воспринимают специальные ямки, также расположенные на простомиуме, кроме того, по всей коже рассеяны многочисленные чувствительные клетки. У некоторых сидячих полихет имеются органы равновесия – статоцисты, у бродячих форм они встречаются редко.

Почти у всех полихет имеются глаза. Более сложно устроенные глаза располагаются на спинной стороне простомиума – *надмозговые глаза*. Таких глаз обычно бывает два или четыре, но, кроме них (или вместо них), различно устроенные органы зрения могут развиваться в других местах – на пальпах, возле анального отверстия и т.д.

Половая система представлена половыми железами, которые у большинства форм развиваются в каждом сегменте, кроме крайних передних и задних. Вначале под мезотелием (напомним, что так называется эпителий, выстилающий вторичную полость) группируются первичные половые клетки. Их масса и образует половую железу. Все многощетинковые являются раздельнополыми животными, причем половой диморфизм (различие во внешней

морфологии между самцами и самками) отсутствует. В дальнейшем эпителий гонады лопается, и развивающиеся половые клетки попадают в целóм, где и заканчивают свое созревание. Выход гамет из тела червя у разных полихет осуществляется по-разному. В наиболее простом случае это происходит через разрыв в стенке тела. У немногих форм для этого имеются специальные половые пути, открывающиеся наружу. Но у большинства многощетинковых половые пути сливаются с выделительными трубочками нефридиев, образуя нефромиксии, о которых мы говорили выше. Слияние гамет происходит вне организма в окружающей воде, т.е. оплодотворение у них наружное.

Наряду с половым, у полихет также имеет место бесполое размножение. Оно выражается в отделении от червя его части, после чего недостающие структуры достраиваются. Иногда от исходной особи цепочкой отшнуровываются сразу несколько дочерних.

Развитие полихет непрямое, с образованием плавающей личинки – *трохофоры*, имеющей пищеварительную систему, орган выделения – протонефридий и первичную полость тела. Некоторое время личинка ведет планктонный образ жизни и плавает с помощью ресничек, потом претерпевает метаморфоз (задняя часть личинки удлиняется и сегментируется, формируются параподии). В результате появляется измененная личинка – *метатрохофора*. После некоторого покоя она быстро растет и формирует сегменты туловища. Это происходит в задней части личинки, где спереди от анальной лопасти имеется пролиферативная зона. Расположенные там клетки постоянно делятся, в результате формируются ткани новых сегментов, которые последовательно отделяются кпереди вплоть до формирования червя обычного для данного вида размера.

Значение многощетинковых в водных биоценозах достаточно велико. Многие из них являются любимой пищей для рыб. Например, нереис составляет основу питания для самого многочисленного в мире стада осетровых рыб – Каспийского. При этом нереис не является аборигеном этого замкнутого водоема и до сороковых годов XX в. там не встречался. По наблюдениям было известно, что осетровые Каспия менее жирные, чем их собратья, живущие в Азовском море, да и растут медленнее. Изучавший этот вопрос отечественный гидробиолог **Л. А. Зенкевич** предложил для улучшения кормовой базы переселить в Каспийское море крупного многощетинкового червя нереиса, что и было сделано в 1939 – 1940 гг. илистое дно мелководий Каспия прекрасно подошло нереисам, и они там быстро размножились. В настоящее время эти черви составляют значительную часть рациона каспийских осетровых. Это один из немногих примеров, когда переселенный человеком вид не только не ухудшил экологическую обстановку, но и оказался весьма полезным.

ПОДТИП ПОЯСКОВЫЕ

Этот подтип объединяет два класса: малощетинковые и пиявки. Для их представителей характерна поясковая зона. Кроме того, все они являются гермафродитами и проходят прямое развитие без личинки трохофоры.

Класс Малощетинковые

Этот класс насчитывает около 3400 видов. Живут они не только в водоемах, но и в почве, причем размеры почвенных форм могут быть очень большими (например, австралийский земляной червь достигает трех метров в длину). Самые мелкие виды имеют длину не более 0,5 мм. Наиболее известным видом является широко распространенный дождевой червь. Он имеет красноватую окраску и достигает 20 – 30 см в длину.

Внешнее строение малощетинковых серьезно отличается от строения полихет. Прежде всего, у них отсутствуют пальпы и параподии. Щетинки имеются, но их мало, а размеры невелики. Обычно они имеют четыре пучка коротких щетинок – два боковых и два брюшных, причем они выходят наружу прямо из стенки тела. На переднем конце тело червя начинается головной лопастью – простомиумом. За ним следуют сегменты туловища, число которых у разных видов широко варьируется (от нескольких десятков до 600); у дождевого червя их насчитывается 110 – 180. Сегменты передней части тела заметно крупнее задних. Все сегменты, кроме первого, несущего ротовое отверстие, имеют щетинки, которые образуют четыре двойных ряда, тянущихся вдоль тела червя. Щетинки в значительной мере способствуют передвижению червя, усиливая сцепление с субстратом, а также важны для роющих форм, поскольку они цепляются за стенки норки и мешают врагу вытащить оттуда червя за заднюю часть тела, тем более что щетинки направлены кзади. Некоторые щетинки крупнее остальных, это *половые щетинки*, они способствуют спариванию червей.

В определенной части тела (у дождевого червя это XXXI – XXXVII сегменты) имеется утолщение – поясок, который лучше виден со спинной стороны (рис. 340). Заканчивается тело анальной лопастью – пигидием. У дождевого червя задняя часть тела уплощена, и когда червь ночью частично выползает из норки в поисках пищи, он держится этой частью за край норки.

Внутреннее строение. Эпителий кожно-мускульного мешка выделяет наружу тонкий слой эластичной и прозрачной кутикулы. В эпителии располагается большое количество слизистых клеток. Выделяемая ими слизь покрывает кожу, увлажняя ее, что необходимо для нормального газообмена. Если покровы тела червя высыхают, животное быстро погибает от удушья.

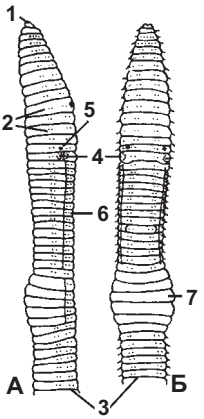


Рис. 340. *Передний конец тела дождевого червя: правая (А) и брюшная (Б) стороны тела; 1 – простомиум; 2 – боковые щетинки; 3 – брюшные щетинки; 4 – мужское половое отверстие; 5 – женское половое отверстие; 6 – семяпроводящая бороздка; 7 – поясок (из Матвеева)*

Расположенные под эпителием мышечные волокна образуют два слоя: наружный – кольцевой и внутренний – продольный, более мощный (рис. 341). Деятельность этих волокон позволяет червю совершать сложные двигательные акты. При этом попеременно и согласованно работает мускулатура не только мышечных слоев в целом, но и отдельных сегментов. В результате определенные участки тела червя то последовательно сужаются (при этом червь вытягивается вперед и раздвигает комочки почвы), то расширяются (тело укорачивается и утолщается, уплотняя почву вокруг себя). Таким образом, червь проникает в почву наподобие колышка, что и определило название этих животных. *Вторичная полость тела* обширна и на всем протяжении тела червя поделена тонкими поперечными перегородками – диссепиментами, или септами, на камеры. Целомические мешочки соседних сегментов сообщаются между собой через отверстие в нижней части, где проходят брюшной кровеносный сосуд и брюшная нервная цепочка, поэтому целомическая жидкость сегментов перемешивается. В отличие от полихет, у малощетинковых сохраняется лишь брюшной мезентерий (брыжейка кишки), который соединяет кишечник с брюшным кровеносным сосудом и нервной цепочкой, а спинной отсутствует. В целомической жидкости содержатся многочисленные фагоциты, имеющие амебоидную форму, они фагоцитируют чужеродные клетки и твердые частицы.

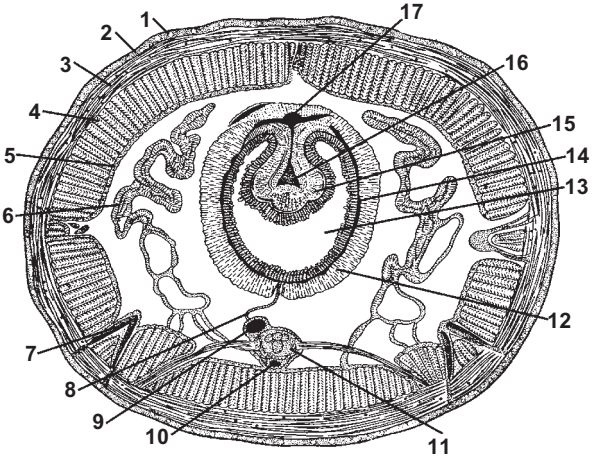


Рис. 341. *Поперечный разрез из средней части тела дождевого червя:*
1 – кутикула; 2 – эпидермис; 3 – слой кольцевой мускулатуры; 4 – слой продольной мускулатуры; 5 – целомический эпителий; 6 – метанефридий; 7 – щетинка; 8 – мезентерий; 9 – брюшной сосуд; 10 – субневральный сосуд; 11 – брюшная нервная цепочка; 12 – хлорагогенные клетки; 13 – полость кишки; 14 – сосудистый плексус; 15 – тифлозоль; 16 – сосуд тифлозоля; 17 – спинной сосуд (по Петрушевскому)

Пищеварительная система хорошо дифференцирована и состоит из передней, средней и задней кишки. Передняя кишка имеет эктодермальное происхождение, выстлана кутикулярным эпителием. Анатомически и функционально она подразделяется на глотку, пищевод (у некоторых также имеется зоб) и мускульный желудок. Ротовое отверстие продолжается в ротовую полость, которая имеет складки и выстлана кутикулой. Он ведет в объемистую глотку, стенки которой снабжены многочисленными мускулами. Часть из них тянет глотку вперед, а другая часть – назад (ретракторы) и при этом расширяет глотку. В полость глотки открываются протоки многочисленных слюнных желез, секрет которых увлажняет пищу и содержит протеолитические ферменты. При заглатывании пищи ротовая полость и передняя часть глотки выворачиваются наружу. Из глотки пища попадает в пищевод, который в местах прикрепления септ (перегородок, которые разделяют соседние сегменты тела) образует перехваты. У дождевых червей в стенках пищевода имеются железистые выпячивания – известковые, или мореновые, железы, которые удаляют излишки солей кальция из крови, поэтому их стенки густо оплетены сосудами. Из желез соли кальция поступают в полость пищевода и нейтрализуют там гуминовые кислоты, которые в большом количестве содержатся в поедаемых червями гниющих листьях.

Пищевод открывается в расширение передней кишки – зоб, также выстланный изнутри кутикулярным эпителием. Заканчивается передняя кишка широким желудком, в котором пища перетирается благодаря сокращениям мощной мускулатуры его стенок. Перетиранию пищи способствуют песчинки, которые обычно находятся в полости желудка.

Следующий отдел пищеварительного тракта – средняя кишка – имеет энтодермальное происхождение и выстлана высоким цилиндрическим мерцательным эпителием, богатым многочисленными одноклеточными железами. Для увеличения переваривающей и всасывающей поверхности на дорзальной стороне кишки образуется глубокое желобовидное впячивание, ориентированное вдоль органа – тифлозоль (см. рис. 341). Стенка кишки имеет тонкую прослойку мускулатуры, состоящую из наружного продольного и внутреннего кольцевого слоев. Обращаем внимание читателя на то, что ориентация мышечных слоев в стенке кишки противоположна кожно-мускульному мешку. Между базальной мембраной кишечного эпителия и мышечными волокнами имеется густая сеть кровеносных капилляров. Снаружи кишка покрыта слоем очень высоких хлорагогенных клеток, которые представляют собой видоизмененный целомический эпителий – мезотелий. Эти клетки выполняют выделительную функцию и накапливают в себе запасные вещества. В местах прикрепления диссипиментов (перегородок между сегментами) к стенке кишки на ней образуются небольшие перехваты.

В средней кишке происходит расщепление биополимеров пищи и всасывание образовавшихся продуктов. Задняя кишка имеет небольшую длину и заканчивается анальным отверстием.

Дыхательная система в виде дифференцированных органов или структур у малощетинковых отсутствует, поскольку у них нет параподий, как у полихет. Поэтому газообмен осуществляется путем диффузии через всю поверхность кожи, это происходит благодаря наличию в поверхностных слоях стенки тела густой сети кровеносных сосудов.

Кровеносная система замкнутого типа, общее ее устройство мало отличается от описанного выше у полихет. Имеется два продольных сосуда: спинной и брюшной, но, в отличие от многощетинковых, у олигохет кольцевые сосуды соединяют продольные сосуды только в передней части тела. Число их невелико: так, у дождевого червя всего пять пар сосудов, расположенных в VII – XI сегментах.

Движение крови осуществляется за счет сократительной деятельности спинного продольного сосуда, который является самым крупным сосудом. В него поступает венозная кровь из сосудистого сплетения кишечника по дорсоинтестинальным сосудам и тифлозоля (она обогащена питательными веществами, которые всосались через стенку кишки) и артериальная кровь (т.е. насыщенная кислородом) от стенок тела по дорсосубневральным, или дорсопариетальным, сосудам. Такая смешанная кровь течет по пульсирующему спинному сосуду в переднем направлении, чему способствуют клапаны, которые не пропускают кровь обратно. У дождевого червя частота сокращения стенки сосуда составляет 15 – 20 в минуту.

Кроме спинного сосуда, сократительной активностью обладают и кольцевые сосуды, которые из-за этого еще называют боковыми, или кольцевыми, сердцами. Они гонят кровь в более тонкий, чем спинной, брюшной сосуд, стенки которого не сокращаются. Часть крови направляется в головной отдел червя, другая оттекает назад. Из брюшного сосуда кровь поступает в сосудистое сплетение кишечника и в сосудистое сплетение кожи, где происходит газообмен и кровь насыщается кислородом. После этого кровь направляется в спинной сосуд, и цикл повторяется снова.

Выделительная система представлена метанефридиями, которые попарно располагаются в каждом сегменте, кроме передних трех. Каждый нефридий находится в двух сегментах и состоит из двух отделов. Первый – короткий пресептальный отдел, представлен воронкой, или нефростомом, и короткой шейкой, он расположен перед септой, разделяющей сегменты. Второй отдел – постсептальный, расположен позади в соседнем сегменте. Он состоит из двух длинных лопастей, которые образуют очень длинный нефридиальный канал, собранный в петли. Снаружи стенки канала окружены выделительными клетками целомического эпителия, там имеется густая сеть кровеносных капилляров. Значительная

длина нефридиального канала позволяет эффективно удалять продукты обмена, главным образом белкового. У дождевого червя такими продуктами являются аммиак, мочевина и креатин.

Кроме метанефридиев, выделительной функцией обладают хлорагогенные клетки, которые происходят из мезотелия и покрывают снаружи поверхность средней кишки и многих сосудов.

Нервная система имеет обычное для кольчатых червей строение и состоит из парного надглоточного ганглия, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. У самых примитивных олигохет брюшные стволы, образующие нервную цепочку, широко расставлены.

Органы чувств развиты значительно хуже, чем у многощетинковых, и представлены собранными в группы чувствительными клетками – сенсиллами или отдельными чувствительными клетками, которые рассеяны в коже. Хотя глаза обычно отсутствуют, дождевые черви способны реагировать на свет благодаря наличию в коже многочисленных светочувствительных клеток.

Половая система малощетинковых кольчецов гермафродитна, причем половые железы расположены не во всех сегментах, как у полихет, а лишь в некоторых. У разных представителей класса расположение гонад может сильно отличаться, поэтому целесообразно рассмотреть половую систему на примере дождевого червя. В X и XI сегментах тела у него находятся две пары семенников, которые лежат в семенных капсулах, прикрытых семенными мешками. Таких семенных мешков имеется три пары, все они представляют собой выпячивания диссипиментов. В процессе сперматогенеза в семенную капсулу из семенников поступают сперматогонии, а из семенной капсулы в семенной мешок, где они завершают свое развитие. После этого спермии вновь возвращаются в семенную капсулу и выводятся через специальные протоки. В каждой семенной капсуле имеется по две воронки, от каждой из которой кзади отходит выводной канал. Внутренняя поверхность воронки выстлана реснитчатым эпителием, биение ресничек которого увлекает спермии в канал. Это происходит только при спаривании, до этого мужские гаметы находятся в семенных капсулах. Затем оба канала каждой стороны сливаются, образуя один семяпровод (соответственно, правый или левый), который продольно направляется в XV сегмент, где открывается на брюшной стороне мужским половым отверстием. Половые протоки не связаны с метанефридиями и представляют собой самостоятельные целомодукты.

Женская половая система представлена парой очень мелких грушевидных яичников, локализованных в XIII сегменте, где они прикрепляются к передней септе сегмента по обеим сторонам брюшной нервной цепочки. На заднем диссипименте того же сегмента находятся яйцевые мешки, которые развиваются так же,

как и семенные мешки, но имеют меньшие размеры. В этих мешках развиваются ооциты, поступившие из яичников. Под яйцевыми мешками располагаются женские половые воронки, также являющиеся целомодуктами, от них начинаются короткие яйцеводы, каждый из которых открывается женским половым отверстием кнаружи от брюшных щетинок в XIV сегменте.

Несмотря на то что дождевые черви являются гермафродитами, у них перекрестное оплодотворение. В процессе копуляции половые партнеры тесно прикладываются друг к другу своими брюшными частями, при этом головные концы каждого из них обращены в разные стороны, а поясок находится напротив IX – XI сегментов, где находятся отверстия семяприемников. Для более плотного контакта кожные железы в области пояска выделяют клейкий секрет. К тому же каждый половой партнер выделяет слизистый футляр, который сливается с таким же футляром другого червя, образуя общую слизистую муфту, охватывающую их обоих.

Каждый партнер выделяет из своих мужских половых отверстий по капельке семенной жидкости, которая по семенным бороздкам перетекает к отверстиям двух пар семяприемников и засасывается в них. Семяприемники представляют собой простые впячивания кожи, расположенные на брюшной стороне IX и X сегментов, которые не сообщаются с полостью тела. В результате каждый из половых партнеров попеременно выполняет роль и самца и самки, при этом оба они получают сперму другой особи. Поэтому гермафродитизм олигохет не препятствует обмену генетическим материалом.

После копуляции партнеры расходятся и через некоторое время (не сразу) приступают к откладке яиц. Железы пояска выделяют слизистый секрет, образующий слизистую муфту, в которую сначала откладываются одно – три яйца, а затем выдавливается семя, полученное при копуляции от партнера. При этом происходит оплодотворение яиц. Кроме слизи, в кокон выделяется большое количество альбумина, который в дальнейшем потребуется для питания зародышей. После этого муфта сползает через головной конец тела, застывает и превращается в кокон, защищающий яйца. Коконы дождевого червя имеют размеры 6 – 8 мм и обычно находятся в поверхностных слоях почвы.

Развитие олигохет протекает без прохождения стадии личинки трохофоры. У низших представителей класса яйца богаты желтком, а у высших (в том числе и у дождевого червя) – бедны. Из яйца выходит молодой червь, по внешнему строению сходный со взрослой особью, и сразу же начинает самостоятельную жизнь.

Кроме полового размножения, у малощетинковых кольчецов происходит и бесполое размножение путем архитомии. При этом тело червя делится на две части, после чего у каждой из них достраиваются недостающие структуры. Все олигохеты обладают

высокой способностью к регенерации, поэтому при механическом разделении особи из разрезанных частей образуются новые черви.

Значение малощетинковых кольчатых червей в природе очень велико. По подсчетам ученых, земляные черви, являющиеся одними из самых многочисленных животных на планете, заселяют почти все географические области. Кроме того, что они являются пищей для многих животных, эти черви значительно увеличивают плодородие почвы, улучшая ее структуру. В частности, черви, обитающие на территории одного гектара, в течение года заглатывают и выносят на поверхность до 30 т переработанной почвы. Пробивая себе дорогу в плотной почве, червь рыхлит ее, а затаскивая в норки опавшие листья – обогащает гумусом.

Первым значение земляных червей в почвообразовании выяснил **Ч. Дарвин**. В своей книге «Образование растительного слоя деятельностью дождевых червей и наблюдения над образом жизни последних», вышедшей в 1881 г., он приводит следующие данные. На одном гектаре почвы обитает 60 – 133 тыс., а в отдельных местах до 0,5 – 2 млн. дождевых червей. За сутки каждая особь пропускает через себя количество земли, равное его собственной массе. Таким образом, на одном гектаре дождевые черви перерабатывают около 250 кг земли, а там, где их особенно много, – до 2 – 3 тонн. Общее количество почвы, переработанной червями за год, образует слой толщиной около 3 мм.

Пресноводные олигохеты представляют собой ценную пищу для рыб.

Класс Пиявки

Большинство пиявок являются эктопаразитами позвоночных животных, некоторые виды хищники. Лишь немногие пиявки ведут наземный образ жизни, в основном это пресноводные или морские (реже) формы. В настоящее время известно около 400 видов пиявок.

Внешнее строение. Строение пиявок во многом своеобразно и отличается от других кольчатых червей. Тело у них вытянуто и уплощено в дорсовентральном направлении (причем спинная сторона более выпуклая), что делает их похожими на плоских червей, тем более, что у пиявок имеется две присоски: передняя и более крупная задняя (рис. 342). Какие-либо выросты тела отсутствуют, лишь у наиболее примитивных щетинконосных пиявок на пяти первых сегментах имеются слабо развитые щетинки, а у некоторых морских пиявок часть сегментов несут разветвленные наружные жабры. Сегментированное тело обычно состоит из 33 сегментов (у щетинконосных – 30). Передние четыре сегмента образуют переднюю присоску, следующие 22 сегмента

составляют туловище, а задние семь – заднюю присоску. В глубине передней присоски находится рот, а над задней присоской – анальное отверстие. Снаружи тело имеет выраженную рубчатость и разделено поперечными бороздами на большое количество колец. Однако количество этих колец всегда больше количества сегментов тела – на каждый сегмент приходится по три – пять наружных колец.

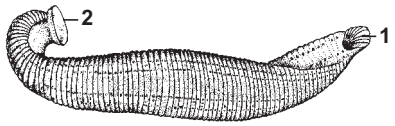


Рис. 342. *Пиявка:*
1 – передняя присоска; 2 – задняя присоска (по Догелю)

Внутреннее строение. Тело пиявок покрыто эпителием, содержащим многочисленные слизистые и пигментные клетки, определяющие окраску животного. Кнаружи эпителий выделяет защитную кутикулу. Под эпителием располагается мощная мускулатура, которая состоит из наружного кольцевого слоя и более развитого внутреннего продольного слоя. Сокращение мускулатуры обеспечивает активное движение червя. Когда пиявка плавает, она быстро и волнообразно изгибает свое уплощенное тело. Перемещение по субстрату осуществляется путем «шагания» с использованием присосок.

Лишь у щетинконосных пиявок вторичная полость тела развита достаточно хорошо. У хоботных пиявок целóм в значительной степени подвергается редукции и от него остаются лишь четыре продольных лакунарных канала – спинной, брюшной и два боковых. В спинном и брюшном каналах залегают одноименные кровеносные сосуды, при этом все каналы сообщаются между собой посредством сети ветвящихся поперечных каналов. Целомическая жидкость, содержащаяся в лакунах, постоянно циркулирует по телу животного за счет пульсации стенок боковых каналов. Следует отметить, что целомические лакуны не сообщаются с кровеносными сосудами.

У челюстных пиявок кровеносная система полностью редуцируется и замещается *лакунарной системой*, которая состоит из упомянутых четырех продольных каналов (спинного, брюшного и двух боковых), соединенных между собой кольцевыми каналами и многочисленными ветвящимися промежуточными лакунами. Кроме того, в стенке тела имеется густая сеть кожных лакун. Пространство между стенкой тела, внутренними органами и лакунами заполнено клетчаткой – паренхимой. Во многих местах полостную паренхиму пронизывают пучки дорсовентральных мышц, сокращение которых уплощает тело пиявки.

Развитие пиявок сходно с развитием малощетинковых, и через 6 – 8 недель из кокона выходят молодые особи (у медицинской пиявки они имеют около 7 мм в длину). Вначале молодь питается личинками насекомых и мелкими олигохетами, которых легко

заглатывает. Позднее молодые пиявки переходят к питанию кровью водных позвоночных – тритонов, головастиков, лягушек и рыб. На втором-третьем году жизни наступает половая зрелость. Живет медицинская пиявка более четырех лет. Естественными врагами молодых пиявок являются личинки стрекоз, хищные водяные жуки и др. Взрослые особи поедаются водоплавающими птицами и хищными рыбами.

Пиявки имеют большое медицинское значение. Полезное воздействие на организм человека укусов медицинской пиявки было известно очень давно, поэтому пиявки широко использовались при лечении самых разнообразных заболеваний (впрочем, не всегда оправданно). В настоящее время использование пиявок показано при заболеваниях, связанных с повышением вязкости крови (например, при тромбофлебите), гипертонической болезни и др. Лечебное воздействие оказывает главным образом гирудин, содержащийся в слюне взрослой пиявки, который препятствует свертыванию крови. Первым гирудин открыл **Гекрафт** в 1884 г. За один прием пиявка всасывает от 3 до 15 граммов крови (в отдельных случаях до 45 граммов), при этом ее тело сильно раздувается. Однако ранка после укуса длительное время кровоточит, что приводит к значительно большей потери крови, таким образом достигается безболезненное кровопускание. Лечение пиявками называется гирудотерапией. При этом следует помнить, что зимой и в период размножения пиявка не питается и в это время ее слюна не содержит гирудина.

После однократного приема пищи медицинская пиявка может голодать до 15 месяцев, за это время кровь в ее кишечнике полностью переваривается. Голодные пиявки быстро реагирует на всякое волнение воды, при этом начинают активно плавать, разыскивая жертву.

Средняя длина медицинской пиявки составляет около 12 см, а ширина – 1 см. Однако при усиленном питании червь может достигнуть значительно большей длины, например, **Г.Г. Щеголев** таким образом вырастил особь длиной 44 см!

Пиявки являются полезными животными и нуждаются в охране. Чрезмерно активный вылов этих животных приводит к резкому снижению численности их свободноживущих популяций. Например, широкое использование пиявок в медицинских целях в странах Западной Европы привело к тому, что к середине XIX в. природные запасы их истощились и пиявок пришлось завозить из-за границы (в том числе и из России). Известно, что только во Францию, начиная с 1850 года, было завезено около 100 млн. медицинских пиявок. В настоящее время спрос лечебных учреждений во многом удовлетворяют искусственно выращенные пиявки.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Этот тип не имеет равных среди других систематических групп по видовому разнообразию – он включает в себя более полутора миллионов (!) видов, т.е. больше, чем насчитывается видов у всех остальных организмов, вместе взятых. Каждый год зоологи открывают сотни новых видов, и по приблизительным оценкам общее количество существующих на Земле членистоногих может превышать два миллиона видов.

Членистоногие — это многоклеточные животные с билатеральной симметрией и вторичной полостью тела. В процессе онтогенеза сегментированный целом смешивается с остатками первичной полости тела, поэтому у взрослых членистоногих полость тела смешанная – *миксоцель*.

Имеется сегментация тела, однако, в отличие от гомономной сегментации кольчатых червей, у членистоногих она *гетерономная*, т.е. строение сегментов в разных частях тела неодинаково. У разных видов сегменты могут сливаться, образуя комплексы, или отделы тела. Обычно тело членистоногих состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. Соседние отделы также могут сливаться между собой, а у некоторых форм сливаются все отделы, образуя монолитное тело. Количество сегментов тела у разных членистоногих может сильно различаться, также неодинаково количество сегментов в той или иной части тела, за исключением головы, которая обычно состоит из головной лопасти – *акрона* (гомологичного простомиуму полихет) и четырех сегментов. Однако общее количество сегментов, составляющих голову членистоногих, до сих пор вызывает споры, многие ученые считают, что там находится не четыре, а шесть сегментов. У большинства членистоногих на акроне имеются придатки – усики, или антенуллы, гомологичные пальпам полихет. Количество сегментов в груди и тем более в брюшке у разных групп членистоногих широко варьируется.

Тело членистоногих покрыто жесткой кутикулой, образующей наружный скелет (экзоскелет). При этом кутикула покрывает тело не только снаружи, но и выстилает начальные отделы многих трубчатых внутренних органов (например, переднюю и заднюю части кишечника, половые протоки и др.), поэтому у членистоногих вообще отсутствует мерцательный эпителий. Кутикула имеет очень сложное строение, в типичном случае она состоит из наружного слоя – *эпикутикулы* и расположенной ниже *протокутикулы*. Эпикутикула обеспечивает защиту животного от потери влаги. Ее образуют следующие слои: наружный цементный; восковой; липидный; кутикулиновый и гомогенный. Водонепроницаемая кутикула, предохраняющая от потери внутренней воды, дала возможность членистоногим (в отличие от кольчатых червей) длительное время находиться вне воды или сырой почвы.

Протокутикула, которая также имеет сложный состав, придает покровам прочность. Ее основой является азотсодержащий полисахарид – *хитин*, который обеспечивает кутикуле гибкость. Жесткость конструкции придает связанный с хитином белок *артроподин*, причем его свойства усиливаются при взаимодействии с фенолами (при дублении), так как при этом между атомными группами появляются дополнительные поперечные связи. Еще один компонент кутикулы – белок *резилин* – повышает эластичность кутикулы. У ракообразных и многоножек кутикула может дополнительно пропитываться солями и становиться более жесткой.

Покровная кутикула не образует на теле животного сплошного панциря, а разделена на отдельные пластинки – *склериты*, которые соединены между собой *сочленовными мембранами*. В зависимости от расположения склерит на сегменте тела различают дорзальные (спинные) пластинки – *терги*ты, латеральные (боковые) пластинки и вентральные (брюшные) – *стерниты*.

Наличие легких и прочных покровов позволяет животному перемещаться значительно быстрее, чем, скажем, наземным моллюскам, отягощенным весом раковины. В результате членистоногие являются первыми животными, которые в полной мере освоили наземный образ жизни и даже воздушное пространство.

Однако жесткая кутикула нерастяжима, что, естественно, сдерживает рост животного. Поэтому периодически происходит линька (экдизис), в ходе которой старая кутикула отслаивается и сбрасывается, а под ней к тому моменту уже образуется новая. Поскольку новая кутикула некоторое время остается мягкой и растяжимой, животное может увеличивать свои размеры. Ускоренному росту способствует наличие смешанной полости тела, пространства которой могут заполняться большими объемами жидкости, из-за чего размер тела быстро увеличивается. После этого покровы тела затвердевают, и дальнейшее увеличение линейных размеров становится невозможным вплоть до следующей линьки.

Главной особенностью членистоногих является наличие у них подвижных конечностей, которые, с точки зрения эволюционной теории, происходят от параподий полихет. Однако, в отличие от параподий, конечности членистоногих состоят из нескольких звеньев, подвижно соединенных между собой суставами, и способны совершать движения вокруг нескольких осей, а не вокруг одной. Такое строение конечности позволяет ей функционировать эффективнее параподии, в этом плане подвижность членистой конечности настолько же совершеннее параподии, насколько рука робота-манипулятора совершеннее весла на рыбацкой лодке. Кроме того, конечности, расположенные на разных частях тела, зачастую специализируются на выполнении определенных функций. Следует отметить, что суставы членистоногих, обеспечивающие подвижное соединение соседних члеников конечности, имеют совсем другое строение, чем суставы у позвоночных животных или у человека.

Усложнение движений невозможно без высокоорганизованной мышечной ткани. Мышечная система членистоногих также значительно более совершенна, чем у других типов беспозвоночных. Во-первых, у них появляется поперечнополосатая мышечная ткань, в которой постоянно имеются сократительные фибриллы, образованные белками актином и миозином (подробно о строении поперечнополосатой мышечной ткани рассказано в разделе «Мышечные ткани»), из-за чего волокно сокращается гораздо быстрее, а ее деятельность становится более эффективной. Во-вторых, исчезает кожно-мускульный мешок, и соматическая мускулатура представлена пучками мышечных волокон – дискретными мышцами, а не образует сплошные мышечные слои, как это происходит в кожно-мускульном мешке у различных червей.

Мышечные пучки прикрепляются изнутри к наружному скелету и обеспечивают частные движения отдельных частей тела. При этом мышцы делятся на различные группы в зависимости от выполняемой функции (сгибатели – разгибатели, приводящие – отводящие, сфинктеры – дилататоры и т.д.). Кроме того, в зависимости от степени совместной деятельности мышцы могут быть синергистами, если они совершают одинаковое движение в пределах одного сустава и поэтому сокращаются одновременно, и антагонистами, если они совершают противоположное движение, например, сгибание – разгибание, такие мышцы сокращаются только поочередно.

Таким образом, у членистоногих отчетливо проявляется функциональная дифференцировка изначально одинаковых органов (например, конечностей или отдельных мышц), вызванная специализацией этих органов для выполнения определенной функции. При этом количество выполняемых органом функций становится меньше, но значительно повышается эффективность выполнения какой-то конкретной функции. На это первым обратил внимание французский зоолог XIX в. **Анри Мильн-Эдвардс**, который сделал вывод, что степень организации в животном мире повышается по мере «разделения физического труда» путем видоизменения органов. При этом следует отметить, что сам ученый не был эволюционистом и понимал видоизменение органов не как результат постепенных преобразований, а как данность.

У членистоногих имеется хорошо развитая *пищеварительная система* с четко дифференцированными отделами пищеварительного тракта: передняя, средняя и задняя кишка. При этом передняя и задняя кишка имеют эктодермальное происхождение и выстланы кутикулой, средняя кишка происходит из энтодермы. У многих представителей имеется развитой ротовой аппарат, в разные отделы пищеварительного тракта впадают протоки многочисленных мелких и крупных желез.

Высокая подвижность членистоногих обеспечивается хорошо развитыми дыхательной и кровеносной системами. Строение

дыхательной системы у разных групп разнообразно, при этом можно выделить три основных типа дыхания: жаберное, легочное и трахейное. Жабры имеются у первичноводных членистоногих (ракообразных) и представляют собой видоизмененные конечности или их выросты. Легкие также образуются из конечностей, они имеются у наземных форм. Трахейное дыхание является наиболее совершенным, оно представляет собой систему многочисленных ветвящихся трубочек, пронизывающих тело животного, по которым проходит воздух. Обычно у тех или иных членистоногих представлен только один тип органов.

Кровеносная система у членистоногих незамкнутого типа. По сосудам течет *гемолимфа*, которая представляет собой кровь, смешанную с тканевой жидкостью. Дыхательный пигмент находится в растворенном состоянии. Клеточные элементы представлены, главным образом, фагоцитами. Движение гемолимфы осуществляется сокращениями сердца, расположенного на спинной стороне тела. Гемолимфа из сердца попадает в сосуды, а из них изливается в полостные лакуны, окружающие внутренние органы, и заполняет их. Поэтому заполненная кровью полость тела членистоногих называется *гемоцелем*. У членистоногих с трахейным типом дыхательной системы кровь обеспечивает только транспорт питательных веществ, поскольку органы снабжаются кислородом непосредственно из трахей. У всех остальных форм кровеносная система доставляет к органам и питательные вещества, и кислород.

Выделительная система у разных групп членистоногих образована коксальными железами, перикардиальными клетками, мальпигиевыми сосудами, жировым телом и др.

Нервная система организована по типу брюшной нервной цепочки, т.е. как у кольчатых червей. При этом усиливается роль надглоточных ганглиев, которые сообща образуют головной мозг, состоящий из трех отделов: переднего – *протоцеребрума*, среднего – *дейтоцеребрума* и заднего – *тритоцеребрума*. Отмечается тенденция к олигомеризации ганглиев брюшной нервной цепочки, что выражается в уменьшении количества узлов за счет их слияния. Обычно очень хорошо развиты многочисленные *органы чувств*, обеспечивающие животному восприятие основных внешних раздражителей (свет, температуру, звук и др.).

Половая система членистоногих обычно раздельнополая, причем нередко выражен половой диморфизм. Бесполое размножение отсутствует, способность к регенерации выражена слабее, чем у кольчатых червей (например, разрезанное пополам животное погибает, а не регенерирует в две новые особи).

Тип членистоногие подразделяется на четыре подтипа: трилобитообразные, жаброды шащие, трахейные и хелицеровые. Ниже мы рассмотрим организацию последних трех подтипов.

ПОДТИП ЖАБРОДЫШАЩИЕ

Класс Ракообразные

Ракообразные – единственный класс подтипа жаброды шащих. Все они являются первичноводными животными, поэтому в качестве органов дыхания у них имеются особые выросты конечностей – жабры, или *эпиподиты*. Представители этого класса отличаются от всех остальных членистоногих наличием двух пар усиков, кроме того, у многих примитивных ракообразных сохраняется двуветвистое строение конечностей, которое считается изначальным. С повышением организации двуветвистые конечности сменяются одноветвистыми.

Экологические формы ракообразных могут быть самыми разнообразными. Среди них встречаются морские и пресноводные виды. Часть из них ведут донный образ жизни (бентосные формы), другие плавают в толще воды, входя в состав зоопланктона. Известны сидячие ракообразные (неподвижно прикреплены к донному субстрату), некоторые виды являются паразитами. Очень немногие представители класса ведут наземный образ жизни. Всего известно около 25 000 видов, однако известны далеко не все, и по мере освоения человеком океанских глубин число изученных видов ракообразных будет, по-видимому, расти.

Внешнее строение ракообразных может быть весьма разнообразным. Тело расчленено на три отдела: голову, грудь и брюшко. У примитивных форм сегменты одной части тела незаметно переходят в другую (например, грудь без ясной границы переходит в брюшко), у более высокоорганизованных части тела дифференцированы.

Строение головы у разных форм может иметь свои особенности. Например, у жаброногих голова состоит из протоцефалона и гнатоцефалона. В состав протоцефалона входит акрон, несущий первую пару антенн (антеннулы), и следующий за ним первый сегмент головы, несущий вторую пару антенн. Гнатоцефалон образуют остальные три сегмента головы. У многих ракообразных (например, у веслоногих, тонкопанцирных, равноногих, разноногих) оба отдела головы – протоцефалон и гнатоцефалон – сливаются в монолитную составную голову – синцефалон. У десятиногих раков (к ним относятся речной рак, омары, лангусты, крабы и др.) голова сливается с грудью, образуя головогрудь.

На сегментах головы располагаются различные придатки, которые могут быть парными и непарными. Непарным придатком является верхняя губа, которая представляет собой складку кутикулы. Парные придатки – это антенны и видоизмененные конечности. На акроне находится пара первых антенн – антеннулы (рис. 343), являющиеся гомологами пальпам полихет, они служат для осязания и обоняния.

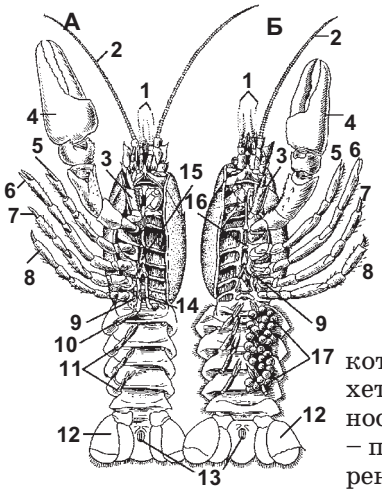


Рис. 343. *Речной рак. Вид с брюшной стороны:*
А – самец; Б – самка; 1 – первые антенны; 2 – вторые антенны; 3 – третья пара ногочелюстей; 4 – 8 – ходильные ноги (торакоподы); 9 – половое отверстие; 10 – вторая пара брюшных ножек; 11 – третья – пятая пары брюшных ножек; 12 – шестая пара брюшных ножек; 13 – анальное отверстие; 14 – первая пара брюшных ножек; 15 – стернит V грудного сегмента; 16 – стернит IV грудного сегмента; 17 – развивающиеся яйца, прикрепленные к брюшным ножкам (из Гексли)

Сегменты головы несут конечности, которые гомологичны параподиям полихет. В своем исходном строении конечность состоит из членистого основания – протоподита, от которого отходит внутренняя (эндоподит) и наружная (экзоподит) ветви (рис. 344). Однако конечности, расположенные в разных отделах тела, специализируются для выполнения определенных функций, в связи с чем их строение может сильно различаться. Конечности первого сегмента видоизменяются во вторую пару антенн, значительно более длинную, чем антеннулы акрона. Антенны выполняют функцию осязания, у лангустов очень длинные бичевидные антенны помогают животному обороняться, а у некоторых видов (например, у водяных блох) помогают плыть.

Остальные три сегмента головы также несут конечности, но они обычно видоизменяются в ротовые части и осуществляют первичную обработку пищи. Конечности второго сегмента головы преобразуются в верхние челюсти, которые также называют жвалами (мандибулами). Двуветвистое строение мандибул сохраняется на личиночной стадии, а у взрослых особей обычно сохраняется только протоподит, несущий зазубренную жевательную поверхность, а обе ветви редуцируются. Конечности III и IV головных сегментов представлены соответственно первой и второй парами нижних челюстей – максилл.

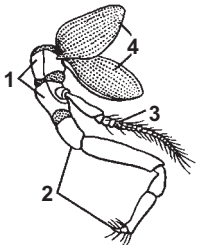


Рис. 344. *Схема строения примитивной конечности ракообразных:*
1 – протоподит; 2 – эндоподит; 3 – экзоподит; 4 – эпиподиты – дыхательные придатки (по Снодграссу)

Конечности грудных сегментов также специализируются. У многих видов (например, у речного рака) конечности первых трех пар грудных сегментов преобразуются в ногочелюсти, которые помогают удерживать пищу. Остальные ножки служат для передвижения либо по твердому субстрату (ходильные ноги), либо для плавания.

Брюшные сегменты несут конечности (плэоподы) только у высших раков, при этом они обычно специализируются не для движения, а для дыхания

или размножения, поэтому у самцов и самок они могут иметь различное строение. Последняя пара брюшных конечностей (уроподы) видоизменилась в уплощенные пластинки, которые вместе с анальной лопастью (тельсоном) образуют широкий плавник. Когда рак быстрыми движениями подгибает под себя брюшко, он способен относительно быстро плыть в характерном для раков направлении – задом наперед. Общее количество конечностей у разных видов широко варьируется, например у речного рака их насчитывается 19 пар.

Анатомия. *Покровы тела.* Внешние покровы ракообразных образованы пластинками кутикулы, покрывающими со всех сторон тело. При этом спинные пластинки (тергиты) обычно более широки, чем брюшные (стерниты), поэтому амплитуда сгибания тела значительно больше амплитуды разгибания (это хорошо заметно, когда животное плывет). Кутикула образуется гиподермальным эпителием (гиподермой), лежащим непосредственно под ней. Как мы уже говорили, кутикула членистоногих является наружным скелетом. У примитивных ракообразных покровы относительно тонкие, но у более высокоорганизованных форм они утолщаются и образуют жесткий панцирь. У многих ракообразных (например, речного рака) в области головогруди сегментация утрачивается и слившиеся пластинки формируют головогрудной щит – *карапакс*. У некоторых видов карапакс настолько разрастается, что образует раковину, полностью закрывающую тело животного.

Для кутикулы ракообразных характерно отсутствие водонепроницаемого слоя, который не нужен водному, но совершенно необходим наземному животному. Однако у наземных ракообразных (например, мокрицы) этот слой также отсутствует, поэтому они вынуждены заселять сырые места с влажным воздухом. Другой особенностью является то, что наружный слой кутикулы обычно пропитывается солями, что значительно повышает жесткость покровов. Кутикула ракообразных содержит разнообразные пигменты, которые и определяют окраску животного. Панцирь речного рака в процессе варки становится красным из-за наличия соответствующего пигмента. У живого рака этот пигмент имеется в том же количестве, но он замаскирован другими пигментами и поэтому не заметен. При кипячении большинство пигментов разрушаются, а красный сохраняется и становится видным.

Жесткий панцирь надежно защищает тело животного, однако не позволяет ему расти. Поэтому периодически происходит линька, которая сопровождается сложными биохимическими изменениями и усилением обменных процессов. Из старой кутикулы, которая впоследствии будет сброшена, всасываются необходимые животному вещества, что приводит к ее истончению. Этому способствует особый гормон линьки, под воздействием которого ферменты растворяют внутренние слои кутикулы. В тканях накапливаются определенные органические вещества и минеральные соли,

например, у речного рака в гиподерме откладываются гранулы гликогена, а в печени – соли. Эпителий гиподермы постепенно образует новую кутикулу, которая располагается между гиподермой и старой кутикулой. Затем старая кутикула разрывается и животное покидает ее, оставляя пустой панцирь.

Некоторое время после линьки покровы остаются мягкими, поэтому в этот период животное беззащитно. Однако лишь тогда возможен его рост, и рак стремится максимально эффективно использовать ситуацию. Понятно, что быстрый рост ткани естественным путем невозможен, поэтому ткани попросту обводняются, что значительно увеличивает их объем и, соответственно, приводит к увеличению линейных размеров животного. Постепенно покровы пропитываются известью и затвердевают, восстанавливая защищенность рака, но прекращая рост. Со временем содержание воды в тканях и внутренних полостях уменьшается, а в самих тканях увеличивается количество клеток, т.е. происходит их действительный рост.

Линька регулируется различными гормонами, прежде всего нейрогормоном *синусовой железы*, расположенной в глазном стебельке. Его синтезируют нейросекреторные клетки, расположенные группами по ходу зрительного нерва, после чего гормон по аксонам транспортируется в синусную железу (которая на самом деле не продуцирует гормон, а только накапливает его). Этот гормон блокирует синтез гормона, стимулирующего линьку, и таким образом препятствует наступлению линьки. Животное может линять только в том случае, если содержание гормона синусовой железы уменьшится.

Внутренняя поверхность кутикулы образует углубления и гребни, к которым прикрепляются скелетные мышцы. Как и у всех членистоногих, соматическая мускулатура ракообразных не образует сплошных слоев, характерных для кожно-мускульного мешка червей, а дифференцирована на отдельные пучки, которые, сокращаясь, обеспечивают определенное движение конечности или другой части тела. Такая дифференцировка мускулатуры позволяет совершать гораздо более сложные движения, чем это возможно у других беспозвоночных животных. А более эффективно работающая поперечнополосатая мышечная ткань способна совершать движения намного быстрее, чем гладкая мускулатура. Прикрепляясь своими концами к различным сегментам или членикам конечности, мышечный пучок осуществляет движение только в определенном суставе, поэтому движения весьма разнообразны.

Пищеварительная система ракообразных хорошо развита и состоит из трубчатого пищеварительного тракта, в который впадают протоки желез. Кишечник включает в себя переднюю, среднюю и заднюю кишку. Передняя кишка, включающая в себя пищевод и желудок, имеет эктодермальное происхождение. На всем протяжении она выстлана кутикулой, которая в процессе линьки также отслаивается и выходит через ротовое отверстие в виде трубки.

В некоторых отделах передней кишки кутикулярная выстилка образует утолщения, служащие для перетирания жесткой пищи.

Ротовое отверстие спереди прикрыто непарным выростом кутикулы – верхней губой, а сзади нижней губой. В рот поступает пища, частично измельченная челюстями, затем она проходит дальше в толстостенный мускулистый пищевод, а по нему в желудок. У речного рака объемистый желудок подразделяется на два отдела – *кардиальный* (передний) и *пилорический* (задний). В кардиальном отделе имеются три кутикулярные пластинки, с помощью которых осуществляется вторичная механическая переработка пищи, поэтому этот отдел желудка еще называют жевательным, а его кутикулярное оснащение – «желудочной мельницей». Лучшему перетиранию пищи способствуют зазубренные края жевательных пластинок, кроме того, они пропитаны известью. Пища в кардиальном отделе не только измельчается, но и подвергается химической переработке секретами, которые поступают из печени.

В пилорическом отделе желудка, который имеет меньшие размеры, но устроен сложнее, происходит сортировка пищевых частиц. Мелкие в дальнейшем поступают в среднюю кишку и в печень, где окончательно перерабатываются. Более крупные из желудка направляются непосредственно в заднюю кишку и без дальнейшей обработки выводятся через анальное отверстие. Отцеживание пищевой кашицы обеспечивают волосковидные выросты кутикулы, выстилающей пилорический отдел желудка.

У примитивных форм (например, веслоногих) средняя кишка не образует выростов, но у большинства ракообразных в ней имеются боковые железистые выросты, которые называют печеночными или просто печенью. У речного рака печень образована двумя самостоятельными лопастями (правой и левой), каждая из которых впадает в среднюю кишку. Секрет печени содержит пищеварительные ферменты (липазы, протеазы и гидролазы), а также эмульгирует жиры, находящиеся в пище. Таким образом, печень ракообразных совмещает в себе функции печени и поджелудочной железы, поэтому зоологи нередко предпочитают обозначать ее специальным термином – hepatopancreas, или просто пищеварительной железой. В клетках самой печени происходит внутриклеточное расщепление мелких частиц. Поскольку печень частично выполняет функции средней кишки, то более развитая печень обычно влечет за собой уменьшение длины средней кишки, а менее развитая – ее увеличение.

Задняя кишка имеет вид обычной прямой трубки, которая тянется через все брюшко и заканчивается анальным отверстием. У речного рака длина задней кишки более чем в десять раз превышает длину средней кишки. На ее внутренней поверхности имеются шесть продольных складок. Как и передняя кишка, задняя имеет эктодермальное происхождение и также выстлана кутикулой, которая отслаивается при линьке.

Пища у ракообразных очень разнообразна, например, речной рак всеяден – питается водной растительностью, охотно поедает живую добычу, падаль и т.д. Плавающие рачки, образующие зоопланктон, являются фильтраторами. Часть ракообразных ведет паразитический образ жизни, у некоторых из них кишечник полностью редуцирован.

Дыхательная система у мелких форм отсутствует, поэтому газообмен у них осуществляется через всю поверхность тела. Однако у большинства ракообразных имеются специализированные структуры, обеспечивающие газообмен, – жабры. Анатомически жабрами являются тонкостенные пластинчатые или ветвистые эпиподиты (наружные выросты протоподитов ножек). Обычно жабры развиваются на грудных сегментах, у речного рака они расположены в жаберных камерах головогруди, причем отграничены там от окружающей среды и внутренних органов. Вода постоянно поступает в жаберные камеры за счет быстрых машущих движений отростка максилл и омывает жабры. У многих мелких рачков жабры ничем не прикрыты. У наземных ракообразных (например, мокрицы) газообмен осуществляется в глубоких ветвящихся впячиваниях покровов ножек, которые обильно омываются гемолимфой.

Кровеносная система у ракообразных не замкнута. Часть пути гемолимфа проходит по сосудам с собственными стенками, другую часть – по лакунам и синусам полости тела. Строение кровеносной системы у разных видов широко варьируется. Движение гемолимфы по сосудам обусловливается сокращениями сердца, расположенного на спинной стороне тела в груди, или в брюшке, в зависимости от того, где находятся жабры. У некоторых видов оно имеет вид длинной трубки с многочисленными отверстиями (остиями) в каждом сегменте, у десятиногих раков сердце относительно короткое и снабжено только тремя парами остий. При систоле остии закрываются, и гемолимфа проталкивается в артерии, которые нередко отходят от сердца в большом количестве и в разных направлениях. Например, у речного рака от сердца отходят три непарные (глазная, верхняя брюшная и нисходящая) и две парные (сяжковые, или антеннальные, и печеночные) артерии (рис. 345). Артерии несколько раз ветвятся на более мелкие, из них гемолимфа изливается в полостные лакуны, расположенные между внутренними органами. Протекая по синусам,

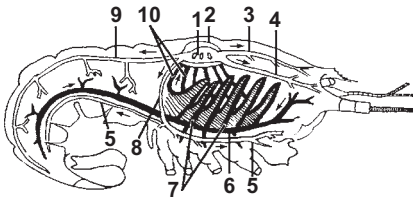


Рис. 345. *Схема кровеносных сосудов и главнейших лакун у десятиногого рака:*

1 – сердце; 2 – перикардий; 3 – передняя аорта, или глазная артерия; 4 – сяжковая артерия; 5 – нижняя брюшная (поднервная) артерия; 6 – брюшной венозный синус; 7 – приносящие жаберные сосуды; 8 – нисходящая артерия; 9 – верхняя брюшная артерия; 10 – жаберно-сердечные каналы. Печеночные артерии на схеме не изображены; стрелками обозначено движение гемолимфы (из Иванова и соавт.)

гемолимфа отдает кислород органам и тканям, при этом насыщаясь отходами катаболизма. После этого она собирается в крупный вентральный (брюшной) синус, расположенный в брюшной части головогруди, и оттуда направляется в латеральные синусы, идущие вдоль головогруди вблизи жабр. Из этих синусов гемолимфа поступает в жабры, где происходит газообмен. Насытившись кислородом, гемолимфа оттекает от жабр по жаберно-сердечным каналам в полость перикардия и через остии проникает в сердце.

Если жабры отсутствуют и газообмен осуществляется через всю поверхность тела, кровеносная система развита значительно хуже или вообще полностью редуцируется.

Дыхательными пигментами у разных ракообразных служат гемоглобин или гемоцианин (этот пигмент при взаимодействии с кислородом становится синеватым), растворенные в гемолимфе.

Выделительная система представлена парными видоизмененными целомодуктами (метанефридиями). Каждый из них состоит из небольшого мешочка, представляющего собой остаток целóма и сообщающегося с ним через отверстие (нефростом, лишенный ресничек) извитого выводного канала с железистыми стенками. Дистальный конец канала образует расширение – мочевой пузырь, от него отходит короткий канал, который открывается наружу. У ракообразных возможно два типа выделительных структур, причем они оба имеют примерно одинаковое строение (описанное выше), но выводные каналы у них открываются по-разному: либо у основания антенн – антеннальные, или зеленые (из-за характерного зеленоватого цвета), железы, либо у основания второй пары максилл – максиллярные железы. В ходе онтогенеза обычно один тип выделительных желез сменяется другим, причем у высших раков (в том числе и у речного рака) во взрослом состоянии имеются антеннальные железы, а у всех остальных – максиллярные.

Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца и брюшной нервной цепочки. Передний отдел представлен сложноорганизованным головным мозгом (надглоточным ганглием), состоящим из парных ганглиев: переднего (протоцеребрума), иннервирующего глаза, среднего (дейтоцеребрума), иннервирующего антеннулы, и заднего (тритоцеребрума), который иннервирует вторую пару антенн. Окологлоточные коннективы (от них часто отходят нервы ко второй паре антенн) соединяют головной мозг с подглоточным ганглием.

Организация брюшной нервной цепочки во многом отличается от кольчатых червей. Прежде всего, у большинства видов (за исключением некоторых примитивных форм, например жаброногов) брюшные нервные стволы сближаются, а соседние ганглии, находящиеся в одном сегменте, сливаются, кроме того, сливаются ганглии, находящиеся в разных сегментах, из-за чего длина нервной цепочки и количество узлов в ней уменьшаются. Например, у речного рака на 18 задних сегментов тела приходится лишь 12 ганглиев.

Наряду с соматической, у ракообразных также имеется развитая вегетативная (симпатическая) нервная система, которая состоит из головного отдела и симпатического нерва с сопутствующими ганглиями. Она регулирует деятельность внутренних органов, и прежде всего пищеварительной системы.

Нервная ткань ракообразных, наряду с обычными нервными клетками, также содержит нейроэндокриноциты, которые синтезируют нейрогормоны, обеспечивающие гуморальную регуляцию внутренних процессов.

Органы чувств представлены глазами, органами осязания, органами химического чувства и органами равновесия. Глаза могут быть сложными и более простыми. Сложные, или фасетированные, глаза состоят из многочисленных мелких глазков – *омматидиев*, каждый из которых функционирует индивидуально и охватывает определенную часть окружающего пространства. В результате рак воспринимает окружение в виде мозаичного изображения. Отдельный омматидий состоит из светопреломляющих линз и чувствительных клеток, от которых отходят отростки, формирующие зрительный нерв. Между собой глазки отделены тонкими прослойками пигмента. Установлено, что количество омматидиев в сложном глазе речного рака становится больше с возрастом рака, одновременно увеличиваются их размеры.

Сложные глаза являются парными и обычно сидят на специальных выростах – глазных стебельках, которые хорошо заметны у речных раков, или крабов.

Другой тип глаза имеет меньшие размеры и устроен не так сложно. Он состоит из пигментного бокала, к которому по бокам прилежат четыре группы чувствительных клеток. Над бокалом располагается светопреломляющая линза – хрусталик. Простой глаз всегда непарен, обычно он располагается на нижней поверхности головы между антеннулами. Поскольку он имеется у личинки – науплиуса, его также называют *науплиальным глазом*, однако у веслоногих и многих ракушковых раков такие глаза сохраняются и во взрослом состоянии, причем сложные глаза у них не развиваются. Многие листоногие раки во взрослом состоянии имеют оба типа глаз, а часть высших раков – только сложные.

Механические раздражения воспринимаются волосками, покрывающими тело и особенно конечности, прежде всего антенны и антеннулы. Органами химического чувства являются волоски с очень тонкой кутикулой, расположенные только на антеннулах. У основания таких волосков находятся биполярные нейроны, их чувствительный отросток направлен к волоску, а аксон – в ганглий. Большинство ракообразных не имеют органов равновесия, однако у речного рака и многих других десятиногих в основании антеннулы имеется статоцист. Обычно статоцист представляет собой открытое мешковидное впячивание покровов, сообщающееся с окружающей

средой. В процессе линьки вместе со сбрасываемой кутикулой отторгается и выстилка статоциста. Затем через отверстие статоциста в его полость попадают песчинки, которые выполняют роль статолитов. Дно статоциста выстлано тонкой кутикулой с чувствительными волосками, которые фиксируют смещение статолитов при изменении положения тела животного в пространстве.

Половая система чаще всего раздельная, лишь у немногих представителей усоногих раков, ведущих сидячий образ жизни, имеет место гермафродитизм. У раздельнополых часто выражен половой диморфизм (т. е. у самцов и самок различается не только внутреннее строение, но и внешнее), например, у низших форм (особенно у паразитических) самка намного крупнее самца. Половые железы закладываются парно, но в ходе эмбрионального развития оба зачатка обычно сливаются между собой, образуя непарную гонаду. Лишь у немногих примитивных форм сохраняются парные половые железы.

У самца речного рака семенник расположен в головогруди. Его передняя часть состоит из двух лопастей, но задний отдел непарный. Гистологически семенник состоит из множества трубочек – семенных канальцев, в которых происходит сперматогенез. От семенника в области соединения парной и непарной частей отходят два ветвящихся семяпровода, причем их железистая проксимальная часть намного тоньше толстостенной дистальной, выполняющей функцию семяизвергательного канала. Мужские половые протоки открываются наружным отверстием на основании пятой пары ходильных ног. Спермии речного рака имеют дисковидную форму и снабжены многочисленными лучевидными отростками. У многих видов спермии совершенно неподвижны, при этом они часто имеют крупные размеры. Так, например, спермий ракушковых раков является самым длинным среди всех животных вообще – его длина достигает 6 мм, что в десять раз больше самого рака (!).

Строение яичника у самки речного рака во многом напоминает строение семенника – его передняя часть также парная, а задняя – цельная. Парные яйцеводы имеют железистые стенки, проходя через них, яйцеклетки окружаются скорлупой. Длина яйцеводов относительно небольшая, они не образуют петель и открываются наружу на основаниях третьей пары ходильных ног. У многих видов самки имеют семяприемники, куда при копуляции поступает сперма самца, которая хранится там до оплодотворения яиц. Расположение половых отверстий у разных видов может быть неодинаковым.

Половой акт у различных ракообразных протекает по-разному, часто довольно своеобразно. У многих оплодотворение внутреннее, при этом самец передает самке пакет со спермой – сперматофор, или вводит сперму в половые отверстия самки. У речного рака половые партнеры становятся напротив друг друга и открывают брюшные стороны. Сперма самца стекает по желобкам первой пары брюшных ножек, специализированных в копулятивные

органы, и переносится на стернит VIII сегмента груди. Там сперма застывает и превращается в сперматофор. При откладке яиц самка подворачивает брюшко к груди, растворяет массу, окружающую спермии, при этом спермии освобождаются и оплодотворяют яйца. Затем оплодотворенные яйца приклеиваются к брюшным ножкам самки, где и продолжают свое развитие. Откладка яиц у речного рака происходит в конце осени – начале зимы. Перед этим самка обязательно линяет. Ракообразные заботятся о потомстве. Некоторое время после вылупления молодые рачата остаются под брюшком матери и, следовательно, под ее защитой.

У большинства ракообразных из яйца выходит личинка – *науплиус*, которая ведет планктонный образ жизни. Периодически линяя, личинка растет, и с каждой линькой ее тело удлиняется, увеличивается число сегментов, развиваются конечности и внутренние органы. У высших раков науплиус развивается в другую личинку – *зоеа*, у которой развиты ротовые части и ногочелюсти, но отсутствуют остальные конечности, кроме последней пары. Перелиняв, зоеа становится *мизидной личинкой*, с развитыми грудными конечностями, а та после очередной линьки видоизменяется в молодую особь. У крабов начальные личиночные стадии проходят в яйце, из которого сразу выходит зоеа, а у речного рака развитие проходит вообще без метаморфоза, и из яйца выходит маленький рак.

Значение ракообразных в природе очень велико. Крупные донные ракообразные являются прекрасными санитарами водоемов, поедая погибших животных. Мелкие формы создают основу зоопланктона, которым питаются большое количество водных организмов, причем зачастую очень крупные, например некоторые усатые китообразные и самые крупные рыбы (китовая и гигантская акулы).

Многие ракообразные, например речной рак, омары, лангусты, многие креветки, крабы и др., используются человеком в пищу. Некоторые ракообразные представляют интерес с точки зрения паразитологии, поскольку являются промежуточными хозяевами некоторых опасных гельминтов. Например, веслоногий рачок циклоп служит первым промежуточным хозяином для личинки широкого лентеца.

ПОДТИП ТРАХЕЙНЫЕ

В этот подтип входят наземные и вторично водные членистоногие, у которых газообмен осуществляется с помощью трахей. Подтип объединяет два класса: насекомые и многоножки.

Класс Насекомые

Этот класс является самым многочисленным не только среди членистоногих, но и среди всех животных вообще. Более того, видов

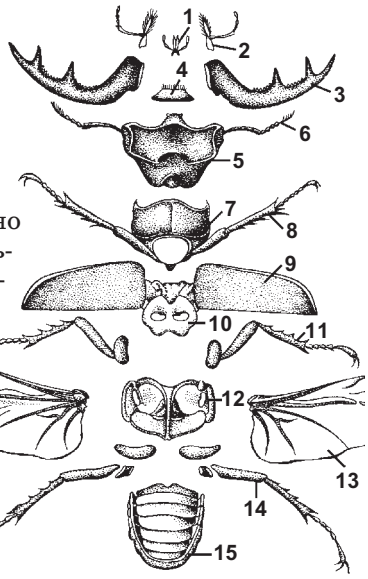


Рис. 346. *Расчленение жука-оленя:*
1 – нижняя губа; 2 – нижняя челюсть; 3 – мандибула; 4 – верхняя губа; 5 – голова; 6 – сяжки; 7 – переднегрудь; 8 – первая пара грудных конечностей; 9 – передняя пара крыльев – надкрылья; 10 – среднегрудь; 11 – вторая пара грудных конечностей; 12 – заднегрудь; 13 – задние крылья; 14 – третья пара грудных конечностей; 15 – брюшко (из Гилярова)

одних только насекомых значительно больше, чем известных видов всех остальных организмов, вместе взятых. Полагают, что насекомых насчитывается не менее полутора миллионов видов. Великолепная адаптивная радиация позволила насекомым освоить практически все оболочки биосферы – гидросферу, верхнюю часть литосферы и даже нижние слои атмосферы. Насекомые являются единственными беспозвоночными, которые имеют крылья и способны к активному произвольному полету, что позволило им в полной мере освоить воздушное пространство. Ни одна другая группа беспозвоночных не в состоянии соперничать с насекомыми по разнообразию адаптаций к самым разным условиям обитания.

Внешнее строение. Тело насекомых четко разделено на голову, грудь и брюшко (рис. 346), соединенные между собой подвижно. Голова состоит из акрона и слившихся четырех сегментов головы, окруженных общей хитиновой капсулой. На голове располагается ротовое отверстие, глаза и четыре пары придатков (см. рис. 346-1, 346-2, 346-3, 346-6). Придатками акрона является пара антенн, которые гомологичны антеннулам (первой паре антенн) ракообразных. Антенны насекомых также называют усиками, или сяжками, они, в основном, выполняют функцию различных органов чувств, прежде всего осязания и обоняния. Причем многие насекомые обладают очень тонким обонянием, поэтому усики у них перистые, у других видов их строение может быть иным.

I сегмент головы у насекомых редуцирован, поэтому вторая пара антенн не образуется. Придатки остальных трех сегментов головы являются видоизмененными конечностями, которые располагаются вокруг ротового отверстия и в своей совокупности образуют ротовой аппарат. В его состав входят: придатки II сегмента – мандибулы, или верхние челюсти (если мандибулы мощные, то их также называют жвалами); придатки III сегмента – первая пара нижних челюстей, или первые максиллы; сросшиеся придатки IV сегмента – вторая пара нижних челюстей, или вторые максиллы, которые вместе образуют непарную нижнюю губу. К ротовому аппарату

также относится и верхняя губа, но ее происхождение не связано с конечностями – она представляет собой обычный вырост кутикулы. Строение ротового аппарата непосредственно зависит от характера пищи и может быть весьма разнообразным (грызущий, лижущий, лакающий, сосущий, колющий и т.д.).

У всех насекомых грудь состоит из трех сегментов, которые называют переднегрудью, среднегрудью и заднегрудью, соответственно. Все они несут по одной паре ходильных конечностей, а последние два сегмента еще и по паре крыльев. Общий план строения ходильной ноги у насекомых схож, но у разных форм имеются свои особенности, связанные с образом жизни этого вида. Членики конечности подвижно соединены между собой суставами, что позволяет животному совершать разнообразные движения с высокой амплитудой.

Крылья насекомых не имеют никакого отношения к конечностям, морфологически они представляют собой выросты покровов тела, куда продолжаются нервные волокна и элементы трахейной системы, хорошо заметные на крыле в виде жилок. Развитие крыла начинается с мешковидного зачатка на поверхности тела. Когда зачаток крыла расправляется, в него затекает гемолимфа, при этом крыло увеличивается в размерах и приобретает характерную форму. Затем гемолимфа оттекает из полости зачатка, его стенки тесно сближаются, а гиподерма утончается, трахеи остаются в крыле и, как мы уже говорили, становятся жилками.

Напомним, что обычно имеются две пары крыльев, которые располагаются на среднегруди и заднегруди. Однако чаще всего обе эти пары не равноценны, хотя у стрекоз они почти одинаковы. У полужесткокрылых (клопов) передняя пара крыльев частично затвердевает, а у жесткокрылых (жуков) затвердевает полностью и превращается в жесткие надкрылья – элитры, которые не способны к машущему полету и просто защищают заднюю пару настоящих крыльев. У двукрылых (комары и мухи), напротив, полноценными крыльями становится передняя пара, тогда как задняя уменьшается в размерах и видоизменяется в жужальца.

Происхождение крыльев до сих пор остается неясным, существует несколько предположений; согласно одному из них, крылья возникли из неподвижных выростов покровов – паранотумов. Относительно небольшое количество видов насекомых бескрылы. Часть из них утратила крылья в связи с паразитическим образом жизни, например блохи, вши. Однако имеются и первичнобескрылые насекомые – это все скрыточелюстные и примитивные открыточелюстные (щетинкохвостки).

Брюшко насекомых может содержать разное количество сегментов, причем у примитивных форм сегментов больше (например, у отряда бессяжковых из подкласса скрыточелюстных брюшко состоит из 11 сегментов), а у более сложных – меньше (например, у двукрылых – всего четыре-пять сегментов). Конечности на брюшке

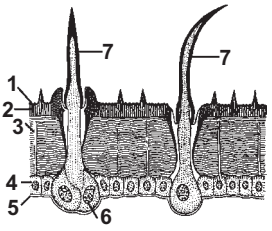


Рис. 347. *Строение покровов насекомого:*
1 – наружный слой кутикулы; 2 – средний слой кутикулы; 3 – внутренний слой кутикулы; 4 – гиподерма; 5 – базальная мембрана; 6 – клетка, образующая волосок; 7 – волосок (из Бей-Биенко)

обычно отсутствуют, но у примитивных форм (например, щетинкохвостки), а также у тараканов они сохраняются в виде придатков.

Анатомия. Тело насекомых покрыто трехслойной кутикулой (рис. 347), которая выделяется наружу поверхностным эпителием – гиподермой. Кутикула имеет обычное для наземных членистоногих строение, снаружи она покрыта водонепроницаемой мембраной (напомним, что у ракообразных этот слой кутикулы отсутствует, поскольку не нужен в водной среде). В покровах имеются многочисленные волоски и различные железы.

К покровам тела изнутри прикрепляются скелетные мышцы, которые у насекомых развиты чрезвычайно хорошо и образованы поперечнополосатой мышечной тканью. Общее количество мышечных пучков может достигать двух тысяч (у человека насчитывается всего около 600 скелетных мышц). Такое разнообразие мышц позволяет насекомым совершать очень сложные движения. Все части тела подвижны, особенно конечности и голова, мускулатура брюшка организована проще.

Особое значение для насекомого имеют крыловые мышцы, обеспечивающие машущие движения крыла в полете. Функциональной особенностью крыловых мышц является то, что на каждый нервный импульс их волокна реагируют серией сокращений, что позволяет животному совершать очень большое число взмахов крыла (например, некоторые комары совершают свыше тысячи взмахов в секунду).

Пищеварительная система хорошо развита и состоит из пищеварительного тракта (передней, средней и задней кишки), начинающегося ротовым отверстием и заканчивающегося анальным, а также пищеварительных желез (рис. 348). Строение каждого из отделов зависит непосредственно от характера пищи.

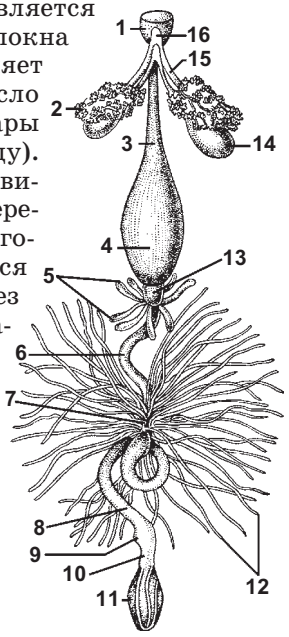


Рис. 348. *Пищеварительная система черного таракана:*
1 – глотка; 2 – слюнные железы; 3 – пищевод; 4 – зоб; 5 – пилорические придатки; 6 – средняя кишка; 7 – тонкая кишка; 8 – толстая кишка (тонкая (7) и толстая (8) вместе составляют заднюю кишку); 9 – слепой вырост толстой кишки; 10 – прямая кишка; 11 – клоакальное расширение; 12 – мальпигиевы сосуды; 13 – жевательный желудок; 14 – резервуар слюнной железы; 15 – выводной проток; 16 – непарный проток (по Веберу)

Расположенная на голове ротовая полость окружена частями ротового аппарата. В нее впадают протоки слюнных желез, которых может быть от одной до трех пар. У гусениц слюнные железы видоизменены, они выделяют жидкость, которая на воздухе быстро затвердевает, превращаясь в прочную шелковую нить.

Короткая изогнутая глотка продолжается в более узкий и длинный пищевод, который у многих видов (особенно питающихся жидкой пищей, например пчел) внизу образует расширение – зоб. В нем пища задерживается, перемешивается и подвергается воздействию пищеварительных ферментов. Например, пчелиный мед представляет собой цветочный нектар, частично переработанный ферментами в зобе пчелы. У хищных насекомых, а также у питающихся твердой пищей (например, тараканов, саранчи и др.) после зоба следует жевательный желудок, мускулистая стенка которого образует твердые выросты, перетирающие грубо измельченную ротовыми частями пищу в гомогенную кашицу. Вся передняя кишка имеет эктодермальное происхождение и выстлана изнутри кутикулой.

Средняя кишка имеет энтодермальное происхождение и выстлана не кутикулой, а железистым эпителием с очень высокими клетками. Поскольку секреция этих клеток сопровождается отделением части апикальной (т.е. обращенной к просвету кишки) цитоплазмы, они быстро погибают и сменяются новыми, за счет деления стволовых клеток, расположенных в регенерационных криптах. Мышечная оболочка тоньше, чем в передней кишке, состоит из наружного продольного (отдельные волокна) и сплошного внутреннего кольцевого слоев. Напомним, что у членистоногих соматическая мускулатура образована поперечнополосатой мышечной тканью, а висцеральная (входящая в состав стенок внутренних органов) – гладкой.

В этом отделе кишечника происходит расщепление биополимеров и всасывание питательных веществ. Особенностью насекомых является то, что клетки средней кишки не выделяют слизи, но образуют вокруг пищевой массы *перитрофическую мембрану*. В результате эти массы не соприкасаются с эпителием и не повреждают его. Через перитрофическую мембрану внутрь проникают ферменты, расщепляющие полимеры пищи. В обратном направлении (к эпителию кишки) мигрируют мономеры (аминокислоты и моносахариды), но для высокомолекулярных веществ мембрана непроницаема. Для увеличения функциональной поверхности в начале средней кишки имеются несколько слепых выпячиваний – пилорические придатки. Кроме того, стенки средней кишки образуют многочисленные складки.

На границе между средней и задней кишкой у насекомых имеются многочисленные мальпигиевы сосуды, о которых речь пойдет ниже при обсуждении выделительной системы. Задняя кишка, как и передняя, имеет эктодермальное происхождение и также выстлана кутикулой, которая образует складки и покрыта мелкими волосками. В отличие от передней кишки, в мышечной оболочке средней кишки

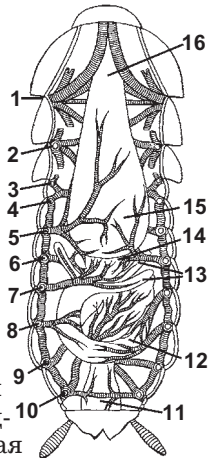


Рис. 349. *Трахейная система черного таракана. Вид со спинной стороны:*

1, 2 – первая и вторая грудные стигмы; 3 – 10 – первая – восьмая брюшные стигмы; 11 – прямая кишка; 12 – средняя кишка; 13 – пилорические отростки средней кишки; 14 – жевательный желудок; 15 – зоб; 16 – пищевод. Покровы спинки удалены, внутренние органы в их естественном положении (из Мэйла)

снаружи располагается продольный слой, а кольцевой под ней. Задняя кишка может быть дифференцирована на несколько отделов и иметь значительную длину. Например, у черного таракана вначале идет короткий и тонкий отдел – тонкая кишка, снабженная в дистальной части мышечным сфинктером. Затем следует более длинная и широкая толстая кишка, со слепым выростом в дистальной части. Задняя кишка заканчивается прямой кишкой, которая перед анальным отверстием образует клоакальное расширение с шестью ректальными железами, служащее для накопления фекалий.

Пища у насекомых самая разнообразная, но обычно имеет место определенная специализация. Различные насекомые потребляют жидкую и грубую пищу растительного и животного происхождения, пища может быть свежей или гниющей. Некоторые насекомые, например термиты, содержат в своем кишечнике симбиотические микроорганизмы, которые расщепляют недоступную для них целлюлозу поедаемой древесины. Многие виды являются паразитами.

Дыхательная система у насекомых трахейного типа. По бокам двух задних сегментов груди и сегментов брюшка имеются до десяти пар отверстий – *стигм*, которые ведут в крупные трахейные стволы. Внутри тела насекомого стволы многократно ветвятся, образуя тонкие трубочки – трахеи, сообщающиеся между собой на брюшной стороне (рис. 349). Самые мелкие трахеи – трахеолы, лишенные кутикулярной выстилки, – имеют тонкие стенки, что облегчает газообмен. Трахеи пронизывают все тело насекомого, причем концевые ветви могут даже проникать внутрь отдельных клеток. Эти трубочки, имеющие эктодермальное происхождение, развиваются в ходе онтогенеза из глубоких впячиваний стенки тела. Все трубочки, за исключением трахеол, выстланы кутикулой, которая образует спиральное утолщение, упрочняющее стенку. Для обмена газов с атмосферным воздухом животное совершает дыхательные движения, при этом брюшко более или менее часто пульсирует.

У личинок, ведущих водный образ жизни (например, у личинок поденок или стрекоз), стигмы отсутствуют и система трахей замкнута. Внешний газообмен у них происходит в листовидных жабрах, пронизанных трахеями, после чего кислород разносится по телу обычным для трахейных животных способом.

Кровеносная система насекомых, как и у всех членистоногих, незамкнутая. Сердце, расположенное на спинной стороне под слоем мышц в полости перикардиального синуса, имеет вид длиной трубки, задний конец которой слепой. Сердце по своей длинной оси разделено перегородками на несколько камер (чаще две, но бывает и больше) с отверстиями (остиями) в боковых стенках и клапанами. Передний конец трубки продолжается в аорту, куда поступает гемолимфа после сокращения (систолы) сердца, обратный ток жидкости невозможен из-за клапанов. Аорта направляется к голове и там открывается. Из головы гемолимфа стекает по синусам в грудь и брюшко, омывает внутренние органы и поступает в полость перикардиального синуса, окружающего сердце.

Поступление гемолимфы в полость сердца (диастола) происходит при сокращении парных крыловидных мышц, расположенных по ходу сердца под ним. Эти мышцы соединены с верхней диафрагмой перикардиального синуса, сокращаясь, они поднимают диафрагму вверх, снижая тем самым давление в полости синуса. Это обеспечивает приток гемолимфы в расширившийся перикардиальный синус, откуда она затем через остии поступает в сердце. Отток гемолимфы из сердца обратно в перикардий предотвращают клапаны остий. Частота сердечных сокращений зависит от функциональной нагрузки; так, например, сердце бабочки бражника в покое сокращается 60 раз, а в полете – до 150 раз в минуту.

Относительная простота кровеносной системы насекомых (например, отсутствие периферических сосудов) объясняется тем, что часть ее функций (тканевой газообмен) выполняет хорошо развитая дыхательная трахейная система. Поскольку обмен газов во всем теле обеспечивают трахеи, кровеносная система служит только для транспорта питательных и биологически активных веществ (например, гормонов) к органам и тканям и удаления из них продуктов распада.

Гемолимфа содержит мало дыхательного пигмента (по причинам, рассмотренным выше), поэтому чаще всего бесцветна (редко окрашена). Форменные элементы малочисленны, в основном они являются фагоцитами.

Выделительная система у насекомых представлена мальпигиевыми сосудами, перикардиальными клетками, нефроцитами и жировым телом. Мальпигиевы сосуды располагаются на границе между средней и задней кишкой, но морфологически принадлежат задней кишке и развиваются из нее. Количество сосудов у разных видов варьируется от 2 до 200 (у черного таракана – 80 – 100) у взрослых особей, у личинок меньше. Каждый сосуд имеет вид тонкой трубочки, свободный конец которой оканчивается слепо, а другой впадает в полость кишечника. Снаружи сосуды покрыты сетью мышечных волокон, сокращение которых обеспечивает им некоторую подвижность. В цитоплазме рабочих клеток

мальпигиевых сосудов, обращенных в полость, имеются многочисленные экскреторные включения.

Из гемолимфы, омывающей снаружи мальпигиевы сосуды, поглощаются растворенные продукты распада (главным образом, белкового обмена) и переводятся в нерастворимую форму – кристаллы мочевой кислоты, которые поступают в полость сосудов и постепенно перемещаются по направлению к полости кишки. Затем освободившаяся вода всасывается обратно в гемолимфу через стенки сосудов или (большей частью) посредством ректальных желез, а обезвоженные продукты выделения выводятся наружу через анальное отверстие вместе с фекалиями. Такая организация выделительных структур очень выгодна для насекомых, поскольку выводит из организма практически сухие вещества, что существенно снижает потерю воды и позволяет им обитать в очень жарком климате в условиях дефицита воды. Однако у видов, не испытывающих недостатка влаги (например, тлей), обратная реабсорбция воды из выделяемых продуктов не происходит и экскременты часто становятся жидкими.

Перикардиальные клетки рассеяны по боковым стенкам перикардия, их основная функция – поглощение из гемолимфы токсичных веществ. Так же функционируют и другие выделительные клетки – нефроциты, которые располагаются группами у основания передней пары ног и на голове вблизи нижней губы.

Выделительной функцией обладает также жировое тело, которое свойственно только насекомым и многоножкам. Этот орган представляет собой объемистую рыхлую ткань, которая образует многочисленные пласты и тяжи в теле животного, особенно в брюшке. Жировое тело выполняет несколько функций. Прежде всего, в нем запасаются питательные вещества, что позволяет животному длительное время обходиться без пищи. Кроме того, в клетках жирового тела накапливаются продукты обмена, причем, попав в жировые клетки, эти вещества остаются в них навсегда и не выводятся из организма. У некоторых насекомых (например, черного таракана) в центре структур жирового тела находятся

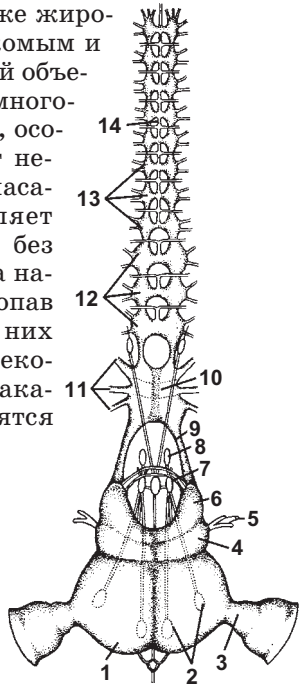


Рис. 350. *Схема строения нервной системы насекомого:*
1 – протоцеребрум; 2 – нейросекреторные клетки; 3 – оптическая область мозга; 4 – дейтоцеребрум; 5 – антеннальный нерв; 6 – тритоцеребрум; 7 – кардиальные тела; 8 – прилежащие тела; 9 – окологлоточные коннективы; 10 – подглоточный ганглий; 11 – нервы, идущие к ротовым конечностям; 12 – ганглии грудных сегментов; 13 – ганглии брюшных сегментов; 14 – непарный нерв симпатической системы (из Вюрмбаха)

клетки, содержащие бактерии, однако роль микроорганизмов в этом процессе еще не ясна.

Нервная система, как и у всех других членистоногих, образована головным мозгом и брюшной нервной цепочкой (рис. 350). Головной мозг представляет собой сложно организованный надглоточный ганглий. Его верхнюю часть составляет протоцеребрум с большими зрительными долями, иннервирующими глаза. Туда же относятся грибовидные тела, управляющие наиболее сложными движениями и рефлекторной деятельностью, поэтому грибовидные тела лучше всего развиты у общественных насекомых (например, муравьев, пчел и др.) со сложными внутрисемейными отношениями. Ниже располагается дейтоцеребрум, его значительную часть составляют обонятельные доли, иннервирующие усики. Самую нижнюю часть головного мозга и большую часть окологлоточных коннективов, ведущих к подглоточному ганглию, образует тритоцеребрум. Этот отдел мозга развит значительно хуже предыдущих, поскольку у насекомых отсутствует вторая пара антенн (напомним, что у ракообразных тритоцеребрум иннервирует именно их). Все отделы головного мозга парные и сообщаются с одноименным ганглием противоположной стороны посредством комиссуральных проводящих путей.

Брюшная нервная цепочка состоит из крупного подглоточного ганглия (иннервирует части ротового аппарата), трех менее крупных грудных ганглиев (иннервируют, главным образом, мышцы конечностей и крыловые мышцы) и самых мелких брюшных ганглиев (иннервируют сегменты брюшка). Число брюшных ганглиев у разных видов неодинаково, но всегда меньше количества сегментов в брюшке (только у некоторых личинок может быть 11 ганглиев, но у взрослых особей их всегда меньше). У многих насекомых соседние ганглии сливаются, при этом возникают более крупные скопления нервных клеток.

Кроме соматической нервной системы, у насекомых хорошо развита вегетативная (симпатическая) нервная система. Она начинается от нервов, отходящих от головного мозга, и включает в себя собственные ганглии. Симпатическая нервная система управляет деятельностью внутренних органов.

Наряду с нервными клетками, проводящими импульсы, во всех отделах нервной системы насекомых имеются нейросекреторные клетки. Их секреты поступают по аксонам в особые железы – кардиальные и прилежащие тела, расположенные над пищеварительным трактом за головным мозгом. Наряду с другими железами внутренней секреции, они обеспечивают гуморальную регуляцию деятельности организма.

Поведение многих насекомых очень сложное. В особенности это относится к общественным насекомым (муравьям, пчелам и др.), обладающим сложными механизмами коммуникации, при которых информация передается от одной особи к другой. Например,

пчела, обнаружившая крупный источник пищи, сообщает о его местонахождении посредством сложных движений (пчелиного танца). Еще более сложно поведение муравьев, разные виды которых демонстрируют удивительные поведенческие способности. Наряду со сложнейшими внутрисемейными отношениями, многие муравьи вступают в контакт с другими муравьями. Например, муравьи-амазонки, с точки зрения человеческой морали, являются настоящими рабовладельцами, поскольку всю работу за них выполняют особи других видов, которых они время от времени похищают. Для этого они периодически совершают набеги на соседние муравейники и забирают куколок. Вышедшие из куколок молодые муравьи уже не стремятся покинуть «чужой» муравейник и нормально там живут. Другие муравьи занимаются скотоводством (ухаживают за тлями и питаются их сахаристыми экскрементами) и земледелием (разводят в специальных отсеках муравейника грибы на субстрате из измельченных листьев). Мексиканские медовые муравьи запасают пищу в желудках своих же собратьев, у которых брюшко настолько увеличивается, что не позволяет животному перемещаться. Поэтому такие муравьи все время находятся в муравейнике и время от времени отрыгивают проголодавшимся особям хранящуюся в них пищу.

Органы чувств у насекомых обычно многообразны и развиты очень хорошо. Насекомые способны воспринимать все основные типы раздражений: тактильные (механические), вкусовые, обонятельные, звуковые, световые – и способны определять положение тела в пространстве. Отсутствие некоторых из этих функций обычно вызвано особенностями образа жизни того или иного вида насекомых.

Механические раздражения воспринимают сенсиллы, расположенные, главным образом, на усиках. Отклонение чувствительного волоска приводит к возбуждению чувствительной клетки, которая передает электрический импульс отростку нервной клетки.

Вкусовые сенсиллы, расположенные на органах ротового аппарата и на дистальных члениках ходильных ног, являются органами вкуса. Они способны определять различные вкусовые оттенки пищи. Обонятельные сенсиллы имеют разнообразное строение, но непременным условием является наличие разрыва в кутикуле, через который происходит контакт с определяемым летучим веществом. Эти сенсиллы располагаются, в основном, на антеннулах и на челюстных щупиках. У многих насекомых обоняние развито великолепно, например, самец шелкопряда способен обнаружить самку по запаху феромона на расстоянии нескольких километров, при этом воспринимается крайне низкая концентрация летучего вещества (на уровне отдельных молекул).

Несмотря на то что большинство насекомых способно воспринимать звуки, специальные органы слуха имеются не у всех. Например, они отсутствуют у черного таракана, хотя тот слышит (возможно, за счет вибрации волосков, покрывающих тело). Обычно

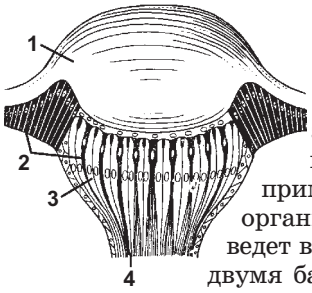


Рис. 351. *Схема строения простого глазка: 1 – прозрачный участок роговицы – хрусталик; 2 – пигментные клетки; 3 – чувствительные клетки; 4 – центральные отростки чувствительных клеток (по Веберу)*

эти органы развиваются у тех насекомых, которые сами способны издавать звуки, например, у кузнечиков имеются тимпанальные органы, расположенные на ногах. Узкая щель ведет в барабанную полость, разделенную в центре двумя барабанными мембранами, между которыми проходят две трахеи. Скопления чувствительных клеток (*сколпофоры*) прилежат к барабанной перепонке и к проходящей через конечность трахее, которая, по-видимому, выполняет роль резонатора. Отростки чувствительных клеток образуют барабанный (тимпанальный) нерв, направляющийся в ганглий. Примерно так же устроены органы слуха других насекомых (некоторых бабочек, саранчи, сверчков и др.), однако они могут располагаться в других местах. Например, у кобылок они располагаются по бокам первого сегмента брюшка, у других – вблизи основания крыльев и т. д.

Глаза насекомых могут быть простыми и сложными. Простые глаза позволяют воспринимать свет, но не могут различать предметы. Они имеют светопреломляющую линзу, под которой располагаются рецепторные клетки, окруженные пигментными клетками (рис. 351). Простые глаза имеются как у личинок, так и у взрослых особей, однако у последних они закладываются заново, поскольку в процессе онтогенеза личиночные глаза дегенерируют.

Значительно более совершенными являются сложные глаза (рис. 352), образованные большим количеством отдельных глазков – омматидиев, строение которых не соответствует описанным выше обычным простым глазкам. Каждый омматидий окружен прозрачной кутикулой – роговицей, которая в совокупности с нижележащим хрустальным конусом составляет светопреломляющую линзу. Под линзой располагаются рецепторные клетки, их светочувствительные части совместно составляют светочувствительный элемент – *рабдом*. Друг от друга омматидии отделены прослойками из пигментных клеток, причем у ночных насекомых пигмент при слабом освещении перемещается в верхнюю часть клетки, а в ее нижней части пропускает лучи на рецепторы соседних глазков, что позволяет более эффективно использовать падающий свет. У дневных насекомых пигмент не перемещается, и соседние

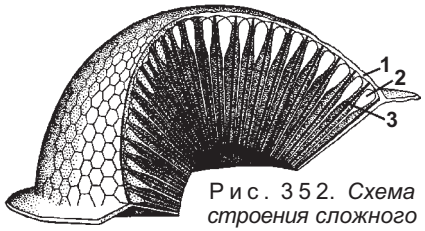


Рис. 352. *Схема строения сложного глаза насекомого, участок глаза вырезан: 1 – роговица – прозрачная кутикула; 2 – хрустальный конус; 3 – пигмент между омматидиями (по Гессе)*

омматидии постоянно разделены пигментом. Центральные отростки чувствительных клеток в совокупности образуют зрительный нерв, направляющийся в протоцеребрум головного мозга.

Каждый омматидий в составе сложного (или фасеточного) глаза функционирует как отдельный глаз, воспринимая небольшую часть пространства. При этом насекомое получает изображение окружающего мира в виде сложной мозаики из отдельных крохотных картинок. Общее количество омматидиев в сложном глазу у разных видов широко варьируется. Например, у муравья их 8 – 9, у комнатной мухи – около 4000, а у стрекоз – до 28 000 в каждом глазе. Этот показатель зависит от того, насколько важно зрение для данного вида. Понятно, что для стрекозы, которая разыскивает своих жертв с помощью зрения, более четкое изображение внешних объектов гораздо важнее, чем для муравья, много времени находящегося в темном муравейнике, где более важны другие органы чувств. Число омматидиев в сложном глазе может быть различным даже у самцов и самок одного вида. Например, рабочие пчелы, которые значительную часть времени находятся в поисках нектара, имеют в каждом глазе по 4000 – 5000 омматидиев в каждом глазе. Тогда как у матки, постоянно находящейся в темном улье, число омматидиев заметно меньше: по 3000 – 4000 в каждом глазе. У трутней омматидиев больше: 7000 – 8000, но следует учитывать, что осенью трутни изгоняются из улья и до своей гибели живут вне его, поэтому зрение в этот период для них особенно важно.

Глаза насекомых не способны настраиваться на разноудаленные предметы, поскольку у них отсутствует система аккомодации, поэтому зрение многих насекомых относительно не четкое.

Способность воспринимать цвета у разных видов насекомых также неодинакова. Установлено, что насекомые способны воспринимать коротковолновый свет (даже ультрафиолетовый), но не воспринимают длинноволновый.

Половая система у насекомых всегда раздельнополая. У многих видов насекомых выражен половой диморфизм, проявляющийся в неодинаковых размерах тела, крыльев или каких-либо придатков (например, длинные усики самцов жука-дровосека или жвалы самца жука-оленя) и т.п. Мужская половая система образована парными семенниками, которые часто разделены на многочисленные дольки, расположенные на проксимальной части семяпроводов. Довольно длинные семяпроводы объединяются в непарный семяизвергательный канал, часто перед этим семяпроводы имеют местное расширение – семенные пузырьки, в которые впадают придаточные (или дополнительные) железы. Затем семяизвергательный канал проходит через совокупительный орган, который открывается в небольшом впячивании стенки тела – клоаке, куда открывается также анальное отверстие.

Женская половая система состоит из парных яичников и половых путей. Строение яичников у разных видов имеет свои особенности, но в общей схеме состоят из большого числа яйцевых трубок (или яйцевых нитей), которые часто заканчиваются концевой нитью. Дистальный конец каждой из трубок заканчивается слепо. Здесь находится зародышевая камера с оогониями. Далее ширина яйцевой трубки постепенно увеличивается, в ней уже находятся ооциты, которые располагаются в отдельных яйцевых камерах, будучи окруженными питающими их фолликулярными клетками. Постепенно образуется оболочка яйца (также за счет фолликулярных клеток). Все яйцевые трубки открываются в парный яйцевод. Затем оба яйцевода сливаются, образуя непарную трубку (иногда ее называют маткой), которая продолжается во влагалище. Во влагалище также открывается мешковидный семяприемник, служащий для хранения спермы после спаривания, причем у некоторых насекомых сперма может сохраняться очень долго. Так, например, матка пчел, которая спаривается один раз, всю жизнь – около пяти лет – откладывает оплодотворенные яйца. У насекомых, откладывающих яйца в древесину или в другие твердые структуры, имеется яйцеклад, который, по-видимому, представляет собой видоизмененные брюшные конечности.

Чаще всего самка откладывает яйца по очереди, но у тараканов еще в половых путях самки группа яиц склеивается, образуя кокон. Количество яиц, отложенных в течение жизни, может быть очень большим, например, пчелиная матка откладывает до двухтрех тысяч яиц в день, а в течение всей жизни – до полутора миллионов. Еще более плодовитой является царица термитов, которая живет до десяти лет, откладывая в сутки до 30 000 яиц!

Размножение насекомых осуществляется только половым путем, однако не всегда личинка развивается из оплодотворенного яйца, например, у общественных насекомых (пчел, муравьев и др.) из оплодотворенных яиц развиваются только самки, тогда как мужские особи – из неоплодотворенных. У некоторых насекомых (например, тлей) самцы вообще не найдены и вся популяция представлена самками, размножающимися партеногенезом.

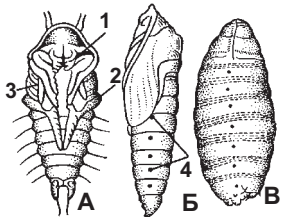


Рис. 353. *Куколки насекомых:*
А – свободная куколка жука; Б – покрытая куколка бабочки; В – бочонковидная куколка мухи; 1 – антенна; 2 – нога; 3 – зачатки крыльев; 4 – стигмы (из Вебера)

Развитие насекомых может быть прямым или непрямым, т.е. осуществляться либо с метаморфозом, либо без него. Развитие без метаморфоза (его также называют развитием с неполным метаморфозом, или превращением, а также гемиметаболическим) проходит без стадии куколки. При этом из яйца выходит личинка – нимфа, внешне похожая на имаго, но с некоторыми особенностями. Например, обычно не развиты крылья,

половые органы и др. Личинка питается, периодически линяет и быстро растет, причем с каждой последующей линькой ее строение все больше соответствует строению взрослой особи. Гемиметаболический тип развития характерен для относительно примитивных открыточелюстных насекомых (тараканов, полужесткокрылых, прямокрылых).

Развитие с полным метаморфозом (полным превращением, или голометаболическое) представляет собой непрямое развитие. При этом из яйца выходит личинка, по строению совершенно непохожая на взрослую особь. Обычно такие личинки имеют большее количество сегментов, чем взрослая особь (имаго), иное количество конечностей (например, у гусениц имеются брюшные ноги, а у бабочек их нет, у личинки мух конечности отсутствуют вообще), другой тип питания и, соответственно, иное строение ротового аппарата (например, у гусениц – грызущий, а у бабочек – сосущий с хоботком). Органы чувств у личинки развиты хуже, она, в основном, использует осязание, а зрение и обоняние, которые являются основными органами чувств у имаго, почти нет. Может различаться даже образ жизни, например, личинка овода является эндопаразитом крупных позвоночных (в том числе и домашних), а свободноживущие взрослые особи даже не имеют функционирующего ротового аппарата и не питаются.

Личинка активно питается, при этом значительно увеличивает свои размеры и массу (например, после выхода из яйца вес гусеницы тутового шелкопряда за 22 – 30 дней возрастает в 8 – 10 тысяч раз). Как и положено членистоногим, рост личинки сопровождается линьками. После личиночной стадии у насекомых с полным метаморфозом следует стадия куколки. Эта стадия сопровождается полным или почти полным покоем, при этом животное не питается и все жизненные процессы осуществляются за счет накопленных веществ. Куколки некоторых насекомых способны изгибаться, такие куколки называются *свободными*, если четко выделяются зачатки крыльев и конечностей, или *покрытыми*, если зачатки видны, но не выделяются (рис. 353). У других насекомых (например, у комнатных мух) куколки вообще не способны совершать никаких движений.

В куколке происходит полная перестройка внутренней организации, охватывающая практически все органы, за исключением нервной системы. Вначале ткани подвергаются деструкции, превращаясь в бесформенную полужидкую массу. Затем в определенных местах формируются имагинальные диски, вокруг которых происходит дифференциация клеток в новые ткани, из которых образуются органы. После того как все органы заново сформируются, оболочка куколки лопается и из нее выходит взрослое насекомое.

Метаморфоз насекомых управляется гормонами. Вначале нейроэндокриноциты мозга синтезируют активационный гормон, который по их аксонам сначала транспортируется в кардиальные

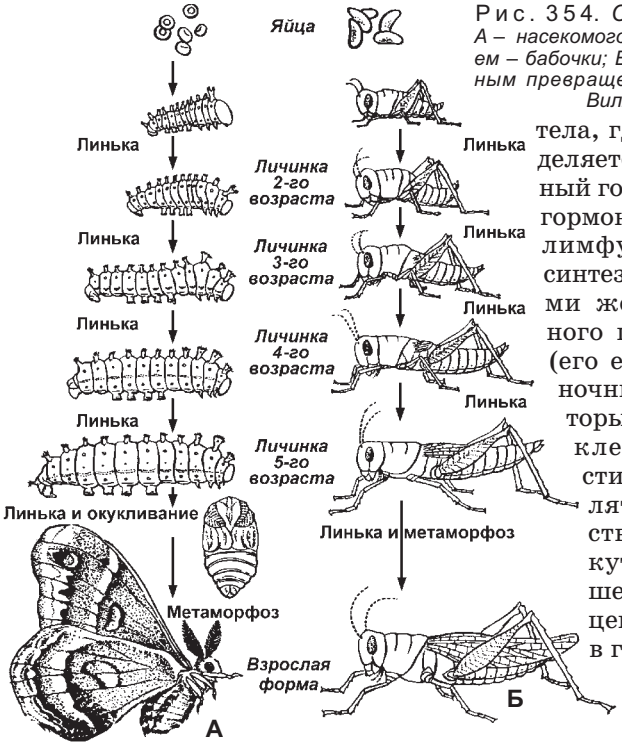


Рис. 354. *Сравнение развития: А – насекомого с полным превращением – бабочки; Б – насекомого с неполным превращением – кузнечика (по Вилли и соавт.)*

тела, где после этого выделяется проторакотропный гормон (ПТТГ). Этот гормон поступает в гемолимфу и стимулирует синтез проторакальными железами стероидного гормона экдизона (его еще называют линочным гормоном), который воздействует на клетки гиподермы, стимулируя их выделять ферменты, растворяющие старую кутикулу. Дальнейшее увеличение концентрации экдизона в гемолимфе ведет к образованию новой кутикулы.

Характер линьки определяется ювенильным гормоном, который синтезируется прилежащими телами. Высокое содержание этого гормона подавляет метаморфоз, однако он не влияет на прохождение линьки, поэтому личинка может расти и периодически линять, не вступая при этом в стадию куколки. Однако в ходе последней личиночной линьки активность прилежащих тел падает, соответственно, снижается и уровень ювенильного гормона. Тогда личинка окукливается. У насекомых с гемиметаболическим развитием прекращение синтеза ювенильного гормона наступает перед последней линькой личинки, когда она переходит во взрослое состояние (имаго). Если личинкам вводить ювенильный гормон или подсаживать функционирующие прилежащие тела, можно искусственно отдалить окукливание. При этом личинка продолжает линять и, соответственно, увеличиваться, достигая небывало крупных размеров.

Развитие с полным метаморфозом характерно для наиболее высокоорганизованных насекомых (двукрылых, перепончатокрылых, чешуекрылых, жесткокрылых) и является весьма полезным, т.к. позволяет разделить экологические ниши между взрослыми особями и личинками, что автоматически исключает конкуренцию между ними.

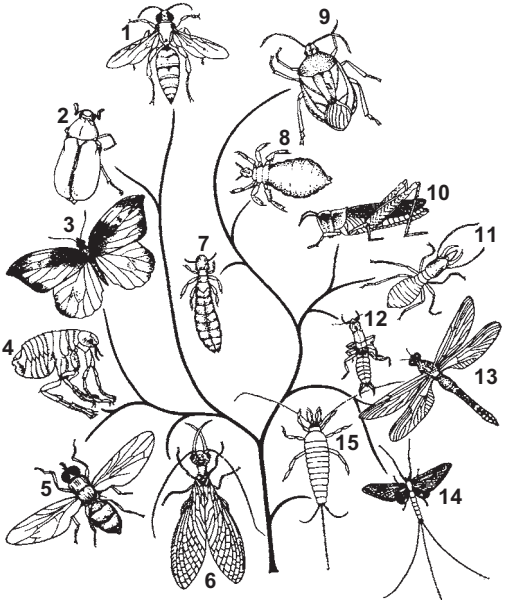


Рис. 355. *Представители важнейших отрядов насекомых:*
1 – перепончатокрылые; 2 – жесткокрылые, или жуки; 3 – чешуекрылые, или бабочки; 4 – блохи; 5 – двукрылые; 6 – неуроптера (муравьиный лев); 7 – пухоеды; 8 – вши; 9 – полужесткокрылые, или клопы; 10 – прямокрылые; 11 – термиты; 12 – уховертки; 13 – стрекозы; 14 – поденки; 15 – щетинкохвостые (по Вилли и соавт.)

Таким образом, в общем виде онтогенез насекомого с полным метаморфозом представляет собой чередование следующих стадий: яйцо → личинка → куколка → имаго. У насекомого без метаморфоза: яйцо → личинка → имаго (рис. 354).

Все виды насекомых разделены (примерно) на 40 отрядов, наиболее важные из них показаны на рис. 355.

Насекомые без метаморфоза (с неполным превращением).

Отряд Щетинкохвостки. Имеют удлиненное тело, покрытое щетинками, первичнобескрылые. Ротовой аппарат грызущего типа. Глаза сложные и простые. Брюшко из 10 члеников, с рудиментарными конечностями (грифельки). Обитают в почве и различной подстилке. Известно около 400 видов, представители: лепизма, махилис и др.

Отряд Вши. Мелкие первичнобескрылые. Имеют уплощенное тело и цепкие конечности. Ротовые органы своеобразного строения, тип – колюще-сосущий. Являются эктопаразитами млекопитающих. На человеке паразитируют: головная вошь (вызывает педикулез, переносчик возбудителя возвратного типа), платяная вошь (переносчик возвратного и сыпного тифа), лобковая вошь, или плошица (вызывает чесотку). Известно около 300 видов.

Отряд Термиты. Общественные насекомые. Совместно строят гнезда (термитники), состоящие из надземной (часто выше человека) и подземной частей. В состав общины входят несколько каст: половые особи, рабочие и солдаты. Крылья имеют только половые особи, у рабочих особей передние и задние крылья рано отпадают. Поедают древесину, которая расщепляется в кишечнике микроорганизмами-симбионтами. Причиняют вред, разрушая книги, мебель, деревянные конструкции строений и т.п. Известно около 2500 видов.

Отряд Клопы, или полужесткокрылые. Крылья неодинаковые – передние толстые и жесткие вначале, их концы, а также задние крылья тонкие перепончатые. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа. Характерны пахучие железы. Имеются разные экологические формы: наземные (обитают в лесной подстилке, почве и на растениях), водные (гладыш, водяной скорпион и др.), есть паразиты (постельный клоп и др.) и хищные. Много вредителей растений (вредная черепашка – вредитель злаков, крестоцветные клопы – повреждают огородные культуры и др.). Известно около 4000 видов.

Отряд Тараканы. Крылья неодинаковые – передние (надкрылья) кожистые, задние – более тонкие перепончатые. Самки могут быть бескрылыми. Тело уплощено. Ротовой аппарат грызущего типа. На конце брюшка имеются хорошо развитые брюшные конечности (церки). Всеядны. Обитают в почве, под камнями, в подстилке, в человеческом жилище (прусак, черный таракан). Синантропные виды могут распространять возбудителей некоторых заболеваний и яйца гельминтов, загрязняя пищу. Известно около 3600 видов.

Отряд Равнокрылые. Обе пары крыльев одинаковые – тонкие, с редкой сетью жилок. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа. У многих видов происходит чередование поколений со сменой растений-хозяев или органа растения, на котором происходит питание. Ряд видов являются опасными вредителями культурных растений (тли, в том числе виноградная филлоксера, червецы, листоблошки, цикады и др.). Известно свыше 30 000 видов.

Отряд Поденки. Крылья нежные, задние рудиментарны или меньше передних по размеру. Взрослые особи не питаются, потому что ротовые органы недоразвиты. На конце брюшка имеются 2–3 длинные хвостовые нити. У личинок, ведущих водный образ жизни, трахейные жабры. После линьки из личинки выходит крылатая неполовозрелая особь – субимаго, а из нее взрослая особь (имаго). Две крылатые стадии в развитии говорят о примитивности и присущи только поденкам. Представитель: поденка обыкновенная. Известно около 1600 видов.

Отряд Прямокрылые. Передние крылья длинные кожистые, в покое выпрямлены; задние более нежные, складываются веером. Иногда крылья недоразвиты. Ротовой аппарат грызущего типа. Задние ноги обычно прыгательные. Представители: кузнечики, саранча, сверчки, медведки. Есть опасные вредители растений (главным образом, различные виды саранчи). Перелетная саранча и пустынная саранча иногда образуют стаи колоссальных размеров, занимающих площадь в сотни гектаров (в 1962 г. в Туркмению из Ирана проникла стая, фронтом распространения 160 км). Мигрируя, такие стаи уничтожают на своем пути всю растительность. Известно около 20 000 видов.

Насекомые с метаморфозом (с полным превращением).

Отряд Стрекозы. Передние и задние крылья одинаковые, со сложной сетью жилок. Ротовой аппарат грызущего типа. Активные хищники. Личинки ведут водный образ жизни, взрослые особи имеют очень крупные сложные глаза и ловят добычу на лету. Представители: красотка, коромысло. Известно более 4500 видов.

Отряд Ручейники. Крылья покрыты мелкими волосками, задние обычно крупнее передних. Верхние челюсти (жвалы) рудиментарны, нижние образуют короткий хоботок. Личинки похожи на гусениц бабочек, ведут водный образ жизни, имеют трахейные жабры, строят защитные домики трубчатой формы, скрывающие их тело. Известно более 3000 видов.

Отряд Жесткокрылые, или жуки. Крылья неодинаковые – передние в виде твердых хитиновых пластинок (надкрылья), которые защищают перепончатые задние крылья. Ротовой аппарат грызущего типа. Личинки имеют три пары грудных конечностей (иногда недоразвитых). Куколки свободные. Экологические формы разнообразны. Большинство видов ведут наземный образ жизни, некоторые живут в воде (водолюбы, плавунцы и др.). Есть растительноядные и хищные формы. Многие являются опасными вредителями сельскохозяйственных растений (майский и колорадский жуки, короеды, долгоносики и др.), при этом опасными могут быть как личинки, так и взрослые особи. Однако некоторые виды полезны (божьи коровки питаются тлями и червецами, жужелицы уничтожают насекомых-вредителей и др.). Самый крупный отряд насекомых – известно более 250 000 видов.

Отряд Чешуекрылые, или бабочки. Имеют две пары крупных крыльев, покрытых видоизмененными волосками – чешуйками. Чешуйки могут быть оптическими и преломляют свет (крыло преобретает перламутровый отлив) или ярко окрашены (при этом образуется характерный рисунок поверхности крыла). Ротовые органы преобразуются в длинный сосущий хоботок, у некоторых видов редуцируются. Червеобразной формы личинки (*гусеницы*) имеют три пары грудных конечностей и 5 пар брюшных ложных ножек. Ротовой аппарат у них грызущего типа. По форме усиков отряд разделяют на два подотряда: *булавоусые* (дневные) и *разноусые* (ночные) бабочки. Куколки открытого типа. Взрослые особи питаются нектаром цветов, гусеницы – растительной или животной пищей. Личинки многих видов наносят большой ущерб сельскохозяйственным растениям (земляные совки, капустная белянка, пяденица, коконопряды, шелкопряды и др.). Тутовый шелкопряд одомашнен человеком (шелковичный червь). Известно около 100 000 видов.

Отряд Блохи. Вторично бескрылые насекомые. Тело сжато с боков. Не имеют сложных глаз. Ротовой аппарат сосущего типа.

Являются паразитами позвоночных животных, могут переходить на человека. Переносят возбудителей опасных заболеваний (чумы, эндемического сыпного тифа). Известно более 1000 видов.

Отряд Перепончатокрылые. Обычно имеют две пары прозрачных перепончатых крыльев. Задние крылья меньше передних, сцеплены с ними в единую пластинку. Ротовой аппарат грызущего или лакающего типа. В зависимости от характера соединения груди и брюшка, различают сидячебрюхих (брюшко широким основанием соединено с грудными сегментами) и стебельчатых (грудь соединена с брюшком тонким стебельком – сильно суженным вторым сегментом брюшка). У самок высших форм яйцеклад преобразуется в жало с ядовитым аппаратом. Личинки обычно не имеют конечностей, но у пилильщиков есть три пары грудных и 6 – 8 пар брюшных ложных ножек (ложногусеницы). Куколки свободные. Имеются растительноядные и хищные виды. Высшие формы являются общественными насекомыми. Много опасных вредителей растений (пилильщики, рогохвостки, орехотворки и др.). Ряд видов полезны для человека (медоносная пчела одомашнена, наездники используются для биологической борьбы с вредителями). Муравьи уничтожают вредных насекомых и участвуют в почвообразовании, шмели являются опылителями важных культур (например, клевера). Известно более 150 000 видов.

Отряд Двукрылые. Самый высокоорганизованный отряд насекомых. Имеют одну (переднюю) пару прозрачных или окрашенных перепончатых крыльев. Рудиментарные задние крылья превращены в жужжальца. Ротовой аппарат лижущего или колющего типа, у некоторых форм ротовые органы недоразвиты, поэтому взрослые особи не питаются (например, оводы). В зависимости от строения усиков подразделяются на два подотряда: *короткоусые* (мухи, оводы, слепни, кровососки и др.) и *длинноусые* (мотыли, комары, москиты и др.). Взрослые особи могут быть растительноядными или хищными. Личинки обитают в воде (комары, мошки и др.), в гниющих органических остатках (например, мухи) или паразитируют (оводы, вольфартова муха и др.). Многие двукрылые являются важными опылителями цветковых растений. Личинки мотылей служат кормом для рыб и водоплавающих птиц, а взрослые особи – кормом для насекомоядных птиц и летучих мышей. Паразитические (тахины) и хищные (ктыри) уничтожают насекомых-вредителей. Однако многие виды двукрылых опасны, поскольку переносят возбудителей тяжелых заболеваний и являются паразитами. Мухи могут механически переносить на лапках возбудителей инфекций и яиц гельминтов, некоторые из них (муха це-це) к тому же являются кровососами и переносят возбудителей сонной болезни, сибирской язвы и других заболеваний. Малярийные комары переносят

малярийного плазмодия, москиты – лейшманий, слепни – некоторых трипаносом, сибирскую язву и туляремию и т.п. Известно около 80 000 видов.

Значение насекомых в природных сообществах очень велико. Обладая великолепной приспособляемостью, они заняли самые разнообразные экологические ниши и участвуют во многих биологических процессах. Многие виды способны быстро размножаться и образовывать колоссальную биомассу, что делает их незаменимым источником пищи для более крупных животных (рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих). Не менее важно участие насекомых-опылителей в жизни растений. Многие виды растений на протяжении тысячелетий совместного с насекомыми обитания выработали адаптации к конкретным насекомым-опылителям (которые могут быть очень тонкими) и не способны опыляться другими (например, клевер опыляется в основном шмелями, у которых длинный хоботок).

Насекомые утилизируют остатки растений и погибших животных, выполняя тем самым роль санитаров. Многие виды живут в почве, при этом активно участвуют в ее образовании и улучшают структуру.

Многие насекомые являются хищниками, причем нападают они не только на мелких, но и на относительно крупных животных. Например, южноамериканские кочующие муравьи эситоны или южноафриканские дорилины перемещаются огромными массами, сметая на пути все живое. Растительноядные насекомые и их личинки (например, личинки жуков или гусеницы бабочек) могут сильно повреждать различные органы растений, иногда приводя их к гибели.

Весьма значительна роль насекомых в хозяйственной деятельности человека. Некоторые виды человек одомашнил, например медоносную пчелу или тутового шелкопряда. Во многих странах (например, в Юго-Восточной Азии) насекомых широко употребляют в пищу, их мясо очень богато белком и другими полезными веществами.

Однако многие насекомые являются вредителями сельскохозяйственных культур и приводят к существенным убыткам. Например, огромные стаи саранчи уничтожают на своем пути всю растительность. Борьба с ними также обходится дорого, а использование ядовитых веществ в большей степени губит окружающую среду, чем самих вредителей. Вырабатываются методы биологической борьбы, для чего используют других насекомых, которые уничтожают вредителей (например, наездников, которые откладывают яйца в тело вредителя, и личинки в последующем паразитируют на нем).

Многие насекомые являются паразитами человека, например слепни, песчаные мухи, комары, блохи, вши и др. Часто насекомые переносят возбудителей заболеваний, например домашняя муха и муха це-це (она к тому же и кровосос), тараканы и многие другие.

ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ

Для представителей этого подтипа характерно слияние головных и грудных сегментов, в результате чего образуется единая головогрудь, состоящая из семи слившихся сегментов (седьмой обычно при этом редуцируется, но не у всех). Головогрудь несет шесть пар конечностей, из них первая пара видоизменилась в хелицеры, которыми животное прокалывает и разрывает добычу. Хелицеры являются гомологами антенн, поскольку развились из первой пары параподиальных ножек. Вторая пара конечностей (она является гомологами мандибул раков) видоизменилась в педипальпы, служащие для удерживания и манипулирования пищей, а также несет чувствительные структуры. Остальные четыре пары конечностей являются ходильными ногами. Придатки акрона – антеннулы (усики) – у хелицеровых отсутствуют. Брюшные конечности у них чаще всего видоизменяются в легкие и паутинные бородавки.

Большинство современных форм ведут наземный образ жизни, однако предки современных видов были водными животными.

Подтип хелицеровых подразделяется на три подтипа: мечехвосты, ракоскорпионы, или гигантские щитни (полностью вымершая группа, известна лишь по ископаемым остаткам), и паукообразные. Ниже мы подробно рассмотрим только наиболее высокоорганизованный класс паукообразных.

Класс Паукообразные

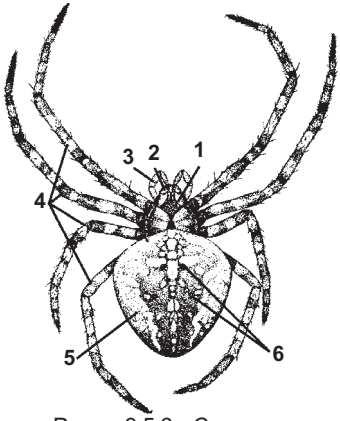


Рис. 356. *Самка паука-крестовика. Вид со спинной стороны:*
1 – головогрудь; 2 – хелицеры; 3 – педипальпы; 4 – ходные ноги; 5 – брюшко; 6 – хитинизированные площадки (по Иванову)

В этот класс входят более 36 000 видов наиболее высокоорганизованных хелицеровых. Все они ведут наземный или вторично водный образ жизни, при этом дышат только атмосферным воздухом с помощью трахей или легких. Подавляющее большинство паукообразных являются хищниками, лишь немногие виды питаются растительной пищей. Часть видов являются паразитами, причем некоторые из них представляют значительный интерес для паразитологов, поскольку являются возбудителями заболеваний (например, чесоточный зудень – возбудитель чесотки) или переносчиками возбудителей опасных болезней (например, некоторые клещи являются переносчиками вируса энцефалита). Обычно паукообразные ведут одиночный образ жизни,

однако известны виды пауков, образующие крупные (до 10 000 особей) колонии. Многие виды паукообразных обладают сильнейшим ядом, поэтому их укус может быть очень опасным, в том числе и для человека.

Внешнее строение. Тело паукообразных расчленено на головогрудь и брюшко (рис. 356). Головогрудь состоит из семи слившихся сегментов (VII сегмент редуцирован). У пауков VII сегмент преобразуется в узкий и короткий стебелек, соединяющий головогрудь и брюшко. Однако у более примитивных форм сольпуг (к ним относятся, например, фаланги) головогрудь частично сохраняет членистость – у них полностью сливаются только первые четыре сегмента, а последующие два остаются подвижными. Членистое брюшко имеют те же сольпуги и скорпионы, причем у последних брюшко заканчивается тельсоном, несущим ядовитую иглу. У многих клещей все сегменты тела сливаются, и оно вообще не расчленено.

Как и у всех хелицеровых, головогрудь паукообразных имеет шесть пар конечностей, из которых две передние участвуют в захвате, удержании и измельчении пищи, а четыре задние пары являются ходильными ногами. На головогруди также находятся ротовое отверстие и глаза.

Первая пара конечностей представлена *хелицерами*, которые обычно состоят из трех, реже двух члеников, причем дистальный может отгибаться вперед. У пауков на когтевидном дистальном членике открывается проток ядовитой железы. С помощью хелицер пауки умерщвляют свою добычу (прокалывают ее покровы и впускают яд), а также обороняются.

Вторая пара конечностей – педипальпы – значительно длиннее хелицер и внешне напоминает ходильные (но короче их). Педипальпы состоят из большего, чем хелицеры, количества члеников (например, у самки паука-крестовика их шесть), причем последние густо покрыты чувствительными волосками. С помощью педипальп пауки разминают или разрывают пищу, у некоторых форм (например, скорпионов) педипальпы разрастаются и становятся мощными клешнями, которыми животное хватает свою добычу. У самцов пауков педипальпы используются при совокуплении.

Четыре пары ходильных ног имеют одинаковое строение, они образованы шестью-семью члениками и заканчиваются коготком. У пауков третья пара ног короче остальных (см. рис. 356).

На брюшке выраженные конечности отсутствуют, хотя в эмбриональном периоде у многих видов имеются их зачатки. Однако видоизмененные конечности на брюшке все же имеются. К ним относятся паутинные бородавки и легочные мешки (у тех видов, у которых они есть, например скорпионов). Видоизмененными конечностями также являются половые крышечки на I и гребенчатые органы на II сегментах брюшка у скорпионов.

На брюшке имеются наружные отверстия органов дыхания – легочных мешков и трахей, а также анальное и половое отверстия. Паутинные бородавки паука-крестовика расположены на нижней поверхности заднего конца тела между анальным бугорком (у его основания находится анальное отверстие) сзади и непарной стигмой трахей спереди. Несмотря на то что у пауков три пары бородавок, только передние и задние представляют собой отдельные измененные конечности, соответственно, X и XI брюшных сегментов. Внутренние бородавки меньше по размеру и происходят от задней пары бородавок, от которых они отделяются в период эмбрионального развития.

Паутинные железы находятся в брюшке. Общее их количество очень велико, например, у самки паука-крестовика насчитывается около 600 желез. У пауков различают пять типов желез. Мелкие *дольковидные* железы собраны в четыре пучка, которые по одному открываются на внутренних и задних бородавках (напоминаем, что эмбриональ но внутренние и средние бородавки происходят из одного зачатка). *Грушевидные* железы, похожие на дольковидные, но не тождественные им, образуют два пучка, каждый из которых открывается на передних бородавках. *Трубковидные* железы имеются только у самок, они более крупные и малочисленные (три пары), выделяемая паутина идет на образование кокона, открываются на задних и внутренних бородавках. *Ампуловидные* железы являются самыми большими и малочисленными (только две пары), открываются на передних и задних бородавках. Три пары *древовидных* бородавок сильно ветвятся, причем самые мелкие задние открываются на задних бородавках. Протоки мелких паутинных желез продолжаются в паутиновые трубочки, которые открываются отверстиями на поверхности конечного членика бородавки на паутиновом поле. Общее количество паутиновых трубочек во всех бородавках у паука-крестовика доходит до 600. Протоки 16 крупных желез открываются на паутиновых конусах.

Густой секрет, выделяемый паутинными железами, быстро застывает на воздухе и превращается в нити паутины. Каждая из пар бородавок выделяет определенный тип паутины, но затем мелкие нити соединяются в одну более или менее толстую нить, в зависимости от числа функционирующих в тот момент бородавок. Нить может быть гладкой и очень прочной, более тонкой, но липкой или особенно тонкой, идущей на образование коконов. Установлено, что самые толстые и прочные нити каркаса паутины образуются из секрета ампуловидных желез. Грушевидные железы также выделяют прочные, но более тонкие нити, которыми осевые нити каркаса прикрепляются к окружающим предметам. Липкую нить, расположенную по спирали, образуют дольковидные железы вместе с древовидными железами, которые выделяют клейкий секрет. Механическая прочность паутины очень высока – в несколько раз больше, чем шелковой нити. Пауки используют паутину не только

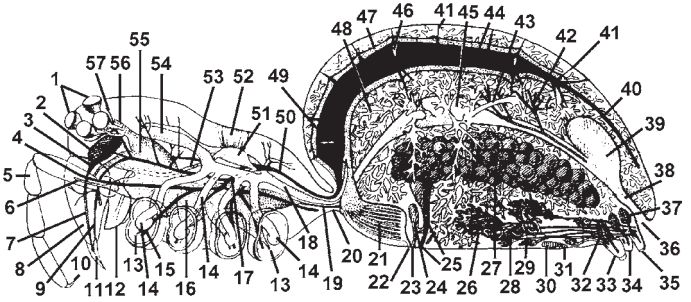


Рис. 357. *Схема организации паука-крестовика:*

1 – глаза; 2 – ядовитая железа; 3 – хелицеральный нерв; 4 – артерия педипальпы; 5 – педипальпа; 6 – нерв педипальпы; 7 – проток ядовитой железы; 8 – основной членик хелицеры; 9 – артерия хелицеры; 10 – коготок; 11 – когтевидный членик хелицеры; 12 – верхняя и нижняя губы; 13 – нерв ноги; 14 – боковые ветви желудочных выростов; 15 – артерия ноги; 16 – подглоточная нервная масса; 17 – перистомиальный проток; 18 – желудок; 19 – нервный ствол; 20 – стебелек; 21 – легкое; 22 – стигма легкого; 23 – отверстие семяприемника; 24 – семяприемник; 25 – матка и половое отверстие; 26 – древовидная железа; 27 – яичник; 28 – ампуловидная железа; 29 – трубковидная железа; 30 – трахеальное преддверие; 31 – стигма трахей; 32 – грушевидные железы; 33 – передняя паутиновая бородавка; 34 – внутренняя паутиновая бородавка; 35 – задняя паутиновая бородавка; 36 – анальное отверстие; 37 – дольковидные железы; 38 – задняя кишка; 39 – клоака; 40 – задняя аорта; 41 – эпикардиальные лигаменты; 42 – мальпигиевы сосуды; 43 – проток печени; 44 – сердце; 45 – расширение тонкой кишки; 46 – остие сердца; 47 – перикардий; 48 – разветвления печени; 49 – легочная вена; 50 – передняя аорта; 51 – сосательный желудок; 52 – мускулатура сосательного желудка; 53 – пищевод; 54 – вырост желудка; 55 – головной мозг; 56 – зрительные нервы; 57 – глазная артерия (по Комстоку)

для изготовления ловчих сетей, строение которых очень разнообразно и строго организовано, но и для построения стенок коконов, окружения пойманной жертвы, для передвижения. Кроме пауков, паутинные железы имеют также клещи.

Анатомия. Тело паукообразных покрыто хитинизированной кутикулой обычного строения, с наружным липопротеиновым слоем, защищающим от потери воды. Кутикулу выделяет гиподермальный эпителий, который лежит на базальной мембране. Упомянутые выше ядовитые и паутинные железы также являются производными кожи. На внутренней поверхности покровов тела имеются специальные структуры, служащие для прикрепления пучков скелетных мышц, которые (как и у всех других членистоногих) образованы поперечнополосатой мышечной тканью.

Внутренняя организация различных представителей класса паукообразных может широко варьироваться. Рассмотрим строение систем внутренних органов на примере паука-крестовика (рис. 357).

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки, однако строение и физиология отдельных частей у разных видов неодинаковы. Передняя кишка паука подразделяется на глотку, пищевод и сосательный желудок, расположенные в головогруди. Ротовое отверстие ведет в широкую мускулистую

глотку, расположенную вертикально. На спинной стороне она продолжается в тонкий пищевод, который позади головного мозга переходит в расширенную часть передней кишки – сосательный желудок. К его стенке прикрепляются хорошо развитые мышцы (см. рис. 357), сокращаясь, они растягивают желудок, из-за чего давление в его полости уменьшается и всасывается пища.

Поскольку передняя кишка имеет эктодермальное происхождение, все перечисленные отделы выстланы кутикулой. В глотку открываются протоки слюнных желез, их секреты содержат сильнодействующие ферменты. При укусе эти ферменты вводятся в тело жертвы и растворяют ее ткани до полужидкого состояния. Прождав некоторое время, паук высасывает полупереваренную кашицу, оставляя от жертвы лишь пустую оболочку. Таким образом, пищеварение у паука частично происходит вне его организма.

Средняя кишка дифференцирована на желудок (не путать с сосательным желудком!), расположенный в головогруди, и тонкую кишку, которая находится в брюшке. Объем желудка, выстланного железистым эпителием, небольшой, но это компенсируется парой боковых выростов, от каждого из которых отходит по четыре ветви. От желудка отходит тонкая кишка, которая лежит в полости брюшка, будучи окруженной разветвлениями печени. Печень играет главную роль в переработке и усвоении пищи. Она вырабатывает пищеварительные ферменты, необходимые для полостного расщепления углеводов, белков и жиров, кроме того, ее клетки фагоцитируют и расщепляют мелкие частички пищи. Протоки печени впадают в тонкую кишку.

Далее кишка открывается в мешковидное расширение – клоаку, которая кзади переходит в очень короткую заднюю кишку, та, в свою очередь, заканчивается анальным отверстием. Напомним, что средняя кишка имеет энтодермальное происхождение, а задняя, как и передняя, – эктодермальное и также выстлана кутикулой.

Дыхательная система паукообразных представлена легочными мешками (легкими) и (или) трахеями. Легочные мешки являются более примитивными структурами. Считается, что они произошли в результате видоизменения брюшных конечностей в процессе освоения наземного образа жизни предками паукообразных, при этом конечность впятилась в брюшко. Легочный мешок у современных паукообразных представляет собой углубление в теле, его стенки образуют многочисленные листовидные пластинки с обширными лакунами, заполненными гемолимфой. Через тонкие стенки пластинок происходит газообмен между гемолимфой и воздухом, поступающим в легочный мешок через отверстия дыхалец, расположенных на брюшке.

Легочное дыхание имеется у скорпионов (четыре пары легочных мешков), жгутоногих (одна или две пары) и низкоорганизованных пауков (одна пара).

У лжескорпионов, сенокосцев, сольпуг и некоторых клещей органами дыхания служат трахеи, а у большинства пауков (кроме самых примитивных) одновременно имеются и легкие (сохраняется одна – передняя пара) и трахеи. Трахеи представляют собой тонкие ветвящиеся (у сенокосцев) или неветвящиеся (у лжескорпионов и клещей) трубочки. Они пронизывают внутри тело животного и открываются наружу отверстиями стигм на первых сегментах брюшка (у большинства форм) или на I сегменте груди (у сольпуг). Трахеи лучше приспособлены к воздушному газообмену, чем легкие.

У некоторых мелких клещей специализированные органы дыхания отсутствуют, у них газообмен осуществляется, как и у примитивных беспозвоночных, через всю поверхность тела.

Кровеносная система представлена сердцем и сосудами. Как и у всех членистоногих, кровеносная система паукообразных незамкнутая, поэтому часть пути гемолимфа проходит по синусам полости тела. Степень развития этой системы зависит от дыхательной системы: у форм с исключительно легочным дыханием она организована сложнее, у трахейных – проще. Это объясняется тем, что трахеи выполняют часть функций кровеносной системы, обеспечивая газообмен в тканях, тогда как гемолимфа только распределяет питательные вещества, участвует в выделении и обеспечивает гуморальную регуляцию функции. Наиболее простое кровообращение у клещей, у части из них кровеносная система отсутствует.

Сердце расположено в передней части брюшка над кишечником и окружено перикардием. Оно имеет вид длинной (у скорпионов) или короткой (у пауков) трубки с отверстиями (остиями) в боковых стенках. От сердца отходят сосуды: передняя и задняя аорты, а также боковые артерии. Количество отходящих сосудов варьируется у разных видов. Из артерий гемолимфа изливается в полость тела, протекает по расположенным между внутренними органами лакунам, разнося питательные и биологически активные вещества, после чего возвращается в полость перикардия и через остии затекает в сердце.

У многих паукообразных гемолимфа бесцветна, но у части видов может содержать пигменты, например гемоцианин. Следовательно, частично кровеносная система все-таки участвует в тканевом газообмене.

Выделительная система представлена мальпигиевыми сосудами, коксальными железами и некоторыми специализированными выделительными клетками. Мальпигиевы сосуды у паукообразных отходят от средней кишки, т.е. они энтодермального

происхождения (напомним, что у многоножек и насекомых эти структуры образуются из задней кишки). Сосуды чаще всего ветвятся, основным продуктом выделения является малорастворимый гуанин, что уменьшает потерю воды. Гуанин также выделяется клетками клоаки. Выделяемые вещества поступают в полость кишечника и выводятся из организма через анальное отверстие.

Коксальные железы представляют собой видоизмененные целомодукты (протоки, соединяющие вторичную полость тела с внешней средой). В состав железы входит мешочек (он соответствует воронке нефридия, но лишен отверстия) и отходящий от него извитой каналец, который заканчивается выводным протоком с расширением (мочевым пузырем). Наружные отверстия желез находятся у основания третьей или пятой пары ходильных ног. Коксальные железы хорошо развиты только у совсем молодых особей, с возрастом они более или менее редуцируются. Обычно имеются одна или две пары желез.

Кроме оформленных структур, функцию выделения выполняют также отдельные клетки. Например, у пауков на поверхности печени имеются скопления гуаниновых клеток. Они накапливают в цитоплазме гранулы гуанина, которые постепенно выходят в полость печеночных протоков, по ним перемещаются в полость кишечника и затем выводятся из организма. Очень крупные клетки – *нефроциты*, которые имеются в нижней части груди, также выделяют гуанин.

Нервная система паукообразных отличается разнообразием строения. Общий план ее организации соответствует брюшной нервной цепочки, однако имеется ряд особенностей. В головном мозге отсутствует дейтоцеребрум, что связано с редукцией придатков акрона – антеннул, которые иннервируются этим отделом мозга у ракообразных, многоножек и насекомых. Сохраняются передний и задний отделы головного мозга – протоцеребрум (иннервирует глаза) и тритоцеребрум (иннервирует хелицеры).

Ганглии брюшной нервной цепочки часто концетрируются, образуя более или менее выраженную ганглиозную массу. У сенокосцев и клещей все ганглии сливаются, образуя кольцо вокруг пищевода, однако у скорпионов сохраняется выраженная брюшная цепочка ганглиев.

Органы чувств у паукообразных развиты по-разному. Наибольшее значение для пауков имеет осязание. Многочисленные осязательные волоски – трихоботрии – в большом количестве рассеяны по поверхности тела, особенно их много на педипальпах и ходильных ногах. Каждый волосок подвижно прикреплен ко дну специальной ямки в покровах и соединен с группой чувствительных клеток, которые находятся у его основания. Волосок воспринимает малейшие колебания воздуха или паутины,

чутко реагируя на происходящее, при этом паук способен по интенсивности колебаний различать природу раздражающего фактора.

Органами химического чувства служат лировидные органы, которые представляют собой щели в покровах длиной 50 – 160 мкм, ведущие в углубление на поверхности тела, где находятся чувствительные клетки. Лировидные органы рассеяны по всему телу.

Органами зрения паукообразных являются простые глаза, количество которых у разных видов варьируется от 2 до 12. У пауков они расположены на головогрудном щите в виде двух дуг, а у скорпионов одна пара глаз располагается спереди и еще несколько пар – по бокам. Несмотря на значительное количество глаз, зрение у паукообразных слабое. В лучшем случае они способны более или менее отчетливо различать предметы на расстоянии не более 30 см, а большинство видов – и того меньше (например, скорпионы видят только на расстоянии несколько см). Для некоторых бродячих видов (например, пауков-скакунов) зрение более важно, поскольку с его помощью паук высматривает добычу и различает особей противоположного пола.

Половая система. Все паукообразные раздельнополые, часто выражен половой диморфизм (например, у большинства пауков самка намного крупнее самца). Организация половой системы у разных видов широко варьируется, половые органы могут быть парными или непарными, причем нередко самцы по этому показателю отличаются от самок. Половые протоки всегда парные.

Мужская половая система паука-крестовика парная. Два семенника лежат в нижней части передней трети брюшка. Спереди они переходят в семяпроводы, которые открываются в непарный семенной мешок. Наружное половое отверстие, как и у всех паукообразных, находится на I сегменте брюшка. Совокупительным органом являются педипальпы самца, которые на своем конце имеют копулятивный придаток.

Женская половая система паука-крестовика представлена двумя яичниками, лежащими в брюшке под кишкой. Впереди яичники переходят в парные яйцеводы, а те, в свою очередь, сливаются, образуя непарную матку. С маткой сообщаются семяприемники, которые открываются наружу самостоятельными отверстиями.

Спаривание паукообразных часто сопровождается ритуальным поведением, которое может быть достаточно сложным. Особая сложность состоит в том, что более крупная самка может легко принять небольшого самца за свою добычу и соответствующим образом с ним поступить (нередко так и происходит, в связи с чем один из наиболее известных пауков назван каракуртом – черной вдовой). Поэтому мужские особи тщательно соблюдают «технику безопасности». Самцы пауков перед спариванием сооружают из паутины небольшой «гамак» и выдавливают на него

сперму, затем паук погружает в каплю спермы свои педипальпы, и расположенный на них копулятивный придаток наполняется спермой. Затем самец вводит сперму в половые пути самки. У некоторых видов самец переносит сперматофор (пакет со спермой) при помощи хелицер. Намного проще все обстоит у лжескорпионов и некоторых клещей – самец попросту оставляет по пути сперматофор, а самка подбирает его и вводит в свои половые пути. У части видов сперма вводится в половые пути самки в процессе полового акта посредством копулятивных органов.

Развитие у большинства паукообразных прямое, без личиночных стадий. Чаще всего эмбриональное развитие проходит в яйце, откладываемом самкой. Для этого самки пауков плетут из паутины специальные коконы, куда помещают яйца. Скорпионы и некоторые другие паукообразные живородящи, у них эмбриональное развитие проходит в половых путях самки. Для некоторых видов характерна забота о потомстве, часто самка некоторое время носит выводок на своем теле.

Паразитологическое значение паукообразных очень велико. Некоторые из них (главным образом, представители отряда клещей) являются переносчиками ряда заболеваний или сами являются возбудителями заболевания.

Возбудителем чесотки является клещ *чесоточный зудень*, распространенный повсеместно.

Еще один возбудитель кожного заболевания – *железница угревая* – поселяется в волосяных сумках и сальных железах кожи человека, вызывая местное воспаление, которое сопровождается появлением на коже угрей.

Переносчиками заболеваний являются представители семейств иксодовых и аргасовых клещей, ведущие эктопаразитический образ жизни. Из иксодовых наиболее опасен таежный клещ, который переносит вирус таежного или весенне-летнего энцефалита. Клещ обитает в таежных лесах восточнее Урала, Сибири и Дальнего Востока, встречается в некоторых местах Европейской части России.

Значение таежных клещей в переносе вирусного энцефалита выяснил **Е. Н. Павловский** в 30-х годах XX в., создатель учения об очаговости заболеваний, передающихся переносчиками (трансмиссивных заболеваний). Вирус энцефалита открыл **Л. А. Зильбер**.

Представители рода дермасентор переносят спирохет, вызывающих клещевой сыпной тиф, возбудителей туляремии, а также энцефалита, риккетсиозов и бруцеллеза. Эти клещи обитают в лесах и степях Западной Сибири и Забайкалья. Собачий клещ, обитающий в лесных массивах Европейской части России, переносит возбудителей весенне-летнего энцефалита и туляремии.

ТИП МОЛЛЮСКИ

Моллюски – это многоклеточные трехслойные билатерально-симметричные животные со вторичной полостью тела. У части моллюсков в течение онтогенеза происходит смещение органов, из-за чего тело теряет симметрию, т.е. становится асимметричным. Вторичная полость тела не имеет метамерной организации и у большинства форм в процессе онтогенеза подвергается значительной редукции. Остатки целома окружают сердце (околосердечная сумка, или перикардий) и половые железы. Промежутки между внутренними органами заполнены соединительной тканью – паренхимой.

Несегментированное тело моллюсков подразделяется на три отдела: голову, туловище и ногу. У некоторых форм голова и нога могут отсутствовать. Туловище часто разрастается на спинную сторону в виде внутренностного (висцерального) мешка. Вокруг основания туловища имеется обширная кожная складка – мантия. Пространство между мантией и туловищем образует мантийную полость, в которую открываются отверстия пищеварительной, выделительной и половой систем и в которой расположены жабры. Вместе с сердцем эти органы составляют мантийный комплекс органов. Мантия выделяет наружу защитную раковину, которая у разных видов имеет неодинаковое строение. У некоторых видов раковина частично или полностью редуцируется.

Пищеварительная система образована передней эктодермальной, средней энтодермальной и задней эктодермальной кишкой. Каждая из них состоит из хорошо дифференцированных отделов, у большинства видов в глотке имеется терка – радула, служащая для размельчения пищи, и пищеварительная железа – печень.

Дыхательная система имеет специализированные органы, у одних они обеспечивают газообмен в воде (это первичные жабры – ктенидии или вторичные – адаптивные жабры), а у других – в воздушной среде (легкие).

Кровеносная система незамкнутого типа, поскольку происходит объединение первичной и вторичной полостей тела. Кровь течет не только по кровеносным сосудам, но и по полостным лакунам и синусам, омывая внутренние органы и транспортируя питательные вещества и растворенные газы. Движение крови обеспечивается пульсирующим сердцем, которое состоит из предсердий (их численность обычно определяется количеством жабр) и желудочка. При сокращении сердца кровь выталкивается в самый крупный сосуд – аорту, из него поступает в более мелкие сосуды – артерии, после чего изливается в полость тела. Пройдя по лакунам и синусам, кровь насыщается продуктами распада и углекислым газом, в результате чего становится венозной. Затем кровь попадает в органы дыхания, где очищается от углекислого газа и обогащается кислородом. После этого кровь поступает обратно в сердце – сначала в предсердия, а затем в желудочек.

Выделительная система представлена видоизмененными целомодуктами – почками, которые своими внутренними концами сообщаются с полостью перикардия. Половая система у разных видов может быть гермафродитной или раздельнополой.

Нервная система у низших моллюсков образована окологлоточным кольцом и четырьмя продольными стволами. У высокоорганизованных форм нервная система *разбросанно-узлового* типа и состоит из нескольких парных ганглиев.

Развитие у наиболее примитивных моллюсков проходит со стадией личинки трохофоры, у других образуется видоизмененная личинка – парусник.

Моллюски – очень древняя и самая многочисленная (после членистоногих) группа животных. Наибольшего расцвета они достигли 50 – 60 млн. лет назад в палеогене. Вопрос о филогенетическом происхождении моллюсков долгое время вызывал оживленные споры. В настоящее время большинство исследователей считают, что они происходят от кольчатых червей. Однако существует и другая, менее распространенная точка зрения, согласно которой предками моллюсков являются плоские черви. Тип включает в себя около 130 000 видов и подразделяется на два подтипа: боконервные и раковинные.

Ниже мы подробно рассмотрим подтип раковинные. Сюда относят моллюсков с цельной или разделенной на две створки раковиной. У некоторых форм раковина вторично редуцируется. На голове имеются щупальца и глаза, у части видов голова и нога могут отсутствовать. Покровы лишены кутикулы, внутренностный мешок обычно хорошо развит, имеются органы равновесия – статоцисты.

В подтип раковинные моллюски входят пять классов: моноплакофоры, брюхоногие, лопатоногие, пластинчатожаберные и головоногие. В данной книге мы рассмотрим классы: брюхоногие, пластинчатожаберные и головоногие.

Класс Брюхоногие

Брюхоногие, или улитки, являются самым многочисленным классом подтипа раковинных моллюсков (около 90 000 видов). Класс подразделяется на три подкласса: переднежаберных, заднежаберных и легочных. Большинство из них (все заднежаберные и большинство переднежаберных) обитают в морях и океанах (это изначальная среда обитания брюхоногих), но значительное количество видов перешло в пресные водоемы или ведут наземный образ жизни – это немногие переднежаберные и все легочные брюхоногие моллюски. Отдельные представители класса являются паразитами. Размеры брюхоногих весьма разнообразны и широко варьируются от нескольких миллиметров до десятков

сантиметров. Самые крупные виды обитают в морской воде, например, хемифусус из подкласса переднежаберных имеет раковину длиной 60 см, а морской заяц из подкласса заднежаберных – свыше 25 см. Однако и наземные улитки могут быть очень крупными, например, африканская улитка ахатина из подкласса легочных имеет раковину высотой до 10 см. Сообщалось о находке в 1979 г. в Австралии экземпляра гигантского сиринкса, раковина которого достигала 77 см в длину и около метра в обхвате. Вес такой улитки при жизни составлял более 18 кг.

Тело брюхоногих четко расчленено на голову, туловище и ногу, имеется цельная раковина. Характерная особенность всех улиток – выраженная асимметрия тела. На начальных этапах онтогенеза брюхоногие имеют обычную билатеральную симметрию, но в процессе развития происходит инволюция органов, расположенных в правой половине тела, одновременно идет гипертрофия органов, расположенных слева. Неравномерное развитие органов влечет за собой их смещение, что, в свою очередь, приводит к спиральному закручиванию внутренностного мешка и, соответственно, раковины. В редких случаях обороты раковины лежат в одной плоскости (например, катушки). Форма раковины весьма разнообразна.

Голова хорошо обособлена, на ней располагаются одна-две пары щупалец и одна пара глаз, которые могут находиться на концах щупалец (например, у виноградной улитки) или у их основания (например, у морского блюдечка). Там же расположено и ротовое отверстие. У некоторых улиток на голове имеется вытянутый хоботок, заканчивающийся ртом.

Хорошо развитая нога образует широкую уплощенную ползательную поверхность – подошву (рис. 358), посредством которой животное медленно ползет по субстрату (такой способ передвижения дал название всему классу – «брюхоногие»). Многочисленные кожные железы подошвы выделяют густую клейкую слизь, которая надежно удерживает моллюска на гладкой поверхности даже в перевернутом состоянии и, кроме того, предохраняет нежную ткань подошвы от механических повреждений в процессе движения. У некоторых брюхоногих моллюсков нога может различным образом видоизменяться. Обычно это связано с адаптацией к определенным условиям окружающей среды той экологической ниши, которую занимает моллюск. Например, у крылоногих (подкласс заднежаберных) боковые части ноги увеличиваются и видоизменяются в пару крыловидных лопастей, с помощью которых крылоногие моллюски способны активно плавать в воде.

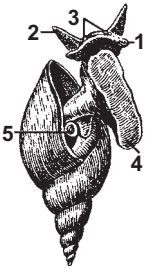


Рис. 358. *Прудовик: 1 – ротовые лопасти; 2 – щупальца; 3 – глаза; 4 – нога; 5 – дыхательное отверстие (из Ламперта)*

У большинства брюхоногих туловище хорошо обособлено и располагается поверх ноги в виде спирально

закрученного внутренностного мешка. Лишь у немногих примитивных форм (например, у отдельных видов из отряда двупредсердных переднежаберных или у голожаберных из подкласса заднежаберных) туловище сохраняет билатеральную симметрию и слабо отграничено от ноги.

Над туловищем образуется кожная складка – мантия, которая направляется вниз и прикрывает мантийную полость. Кнаружи мантия выделяет раковину, которая обычно закручена вокруг центрального стержня в виде конической спирали. На раковине выделяют слепо замкнутую вершину и расширенную нижнюю часть, открывающуюся отверстием – *устьем*. Каждый последующий виток спирали по размерам превышает предыдущие витки и на некоторых раковинах даже полностью закрывает их (инволютные раковины), у других все витки раковины остаются хорошо заметными. У большинства улиток направление спирали правовращающее (дексиотропная раковина). Если смотреть прямо на вершину раковины, ее обороты ориентированы по часовой стрелке. Гораздо реже встречаются раковины с левовращающей спиралью (лейотропная раковина). У некоторых моллюсков раковина вторично упрощена и имеет вид колпачка, прикрывающего тело моллюска.

Полость раковины большинства улиток достаточно велика, чтобы в случае опасности вместить в себя все тело моллюска. При этом у многих видов брюхоногих (в основном, из подкласса переднежаберных) на задней части ноги имеется роговая крышечка, по размеру соответствующая диаметру устья раковины, которой моллюск прикрывает отверстие устья, когда втягивает свое тело в раковину. Стенка раковины снаружи образована тонким слоем органического вещества (периостракум), под ним лежит значительно более толстый фарфоровидный слой, образованный известковыми призмами (остракум), у некоторых видов раковина имеет еще самый внутренний перламутровый слой, делающий такие раковины очень красивыми. Органические вещества, составляющие раковину, синтезируются самим моллюском, а необходимые неорганические соли поглощаются из пищи и непосредственно из окружающей воды.

У некоторых брюхоногих (главным образом, свободноплавающих и паразитических) раковина подвергается частичной или полной редукции.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. Передняя кишка дифференцирована на ротовую полость, глотку и пищевод. Рот находится на нижней поверхности передней части головы, у некоторых видов эта область удлиняется и образуется хоботок с ротовым отверстием на конце. Ротовая полость переходит в глотку с толстыми мускулистыми стенками. На границе между ними находятся роговые челюсти. В глотке находится подушкообразный мускулистый валик – язык, или одонтофор, поверх которого лежит радула. Ротовая полость и глотка

выстланы кутикулой, а радула вдобавок покрыта твердыми зубцами, расположенными поперечными рядами. В процессе питания моллюска язык вместе с радулой выдвигается из ротовой полости, прижимается к поверхности растения или покрытому мелкими водорослями субстрату и обратным движением втягивает язык обратно. При этом терка сдирает пищевые частицы, действуя как рашпиль. В глотку открываются выводные протоки одной пары слюнных желез. Слюна некоторых хищных видов переднежаберных содержит большое количество серной кислоты (до 4%), служащей для растворения известковых раковин других моллюсков, которыми они питаются. Глотка продолжается в длинный пищевод, который у некоторых видов образует расширение – зоб.

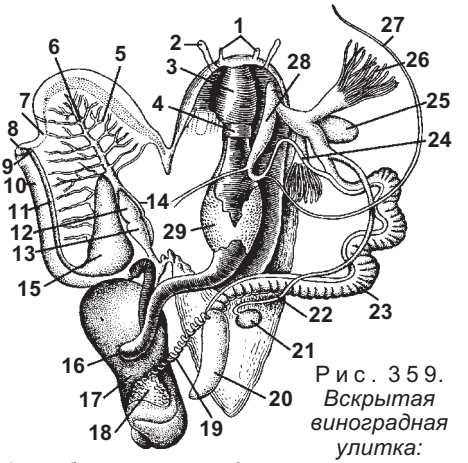


Рис. 359. *Вскрытая виноградная улитка:*

1 – губное щупальце; 2 – глазное щупальце; 3 – глотка; 4 – церебральный ганглий; 5 – легкое; 6 – легочная вена; 7 – перерезанное легочное отверстие; 8 – анальное отверстие; 9 – отверстие мочеточника; 10 – прямая кишка; 11 – мочеточник; 12 – предсердие; 13 – желудочек сердца; 14 – перикардий; 15 – почка; 16 – желудок; 17 – печень; 18 – гермафродитная железа; 19 – гермафродитный проток; 20 – белковая железа; 21 – семяприемник; 22 – канал семяприемника; 23 – яйцесемяпровод; 24 – семяпровод; 25 – мешок любовных стрел; 26 – пальцевидные железы; 27 – бич; 28 – пенис; 29 – слюнные железы (из Бриана)

Средняя кишка располагается во внутренностном мешке, она начинается с расширенной части – желудка (рис. 359). У некоторых брюхоногих в его полости находится хрустальный столбик, который представляет собой столбик слизи, содержащей ферменты. Постепенное растворение нижней части столбика освобождает пищеварительные ферменты, и они поступают в полость органа.

Желудок окружает объемистая печень, состоящая из многочисленных долек. У многих брюхоногих в связи с развившейся асимметрией сохраняется только левая доля. От долек печени отходят мелкие протоки, которые сливаются в более крупные и впадают в полость желудка. У брюхоногих печень выполняет функцию пищеварительной железы, вырабатывающей гидролитические ферменты, расщепляющие углеводы. Кроме того, клетки печени фагоцитируют мелкие частицы пищи и осуществляют внутриклеточное пищеварение. В печени откладываются запасные вещества – жир и гликоген.

У голожаберных моллюсков печень образует отростки, которые проникают в выросты тела – вторичные жабры. Из этих выростов печени в покровы тела поступают стрекательные клетки, которые извлекаются в пищеварительной системе моллюска

из съеденных им кишечнополостных. В дальнейшем стрекательные клетки действуют таким же образом, как если бы они изначально принадлежали самому моллюску, и при необходимости обеспечивают ему защиту.

От желудка отходит тонкая кишка, она делает несколько петель, после чего поворачивается кпереди и переходит в заднюю кишку, которая заканчивается анальным отверстием, открывающимся в мантийную полость над головой или на правой стороне тела животного.

Пища у брюхоногих может быть самой разнообразной. Значительная часть улиток кормится растительной массой, которую соскабливают при помощи радулы, медленно ползая по частям растений и донному субстрату. Некоторые моллюски (например, виноградная улитка) при этом может наносить существенный вред культурным растениям. Наряду с вегетарианцами, среди брюхоногих имеются также хищные и паразитические виды.

Дыхательная система представлена жабрами (большинство брюхоногих) или непарным легким (подкласс легочные). Жабры могут быть первичными или вторичными. Первичные (настоящие) жабры, или ктенидии, – это парные органы, расположенные по бокам от анального отверстия. Каждый ктенидий состоит из удлиненной оси, по обе стороны которой располагаются перистые лепестки. Во взрослом состоянии парные ктенидии сохраняются у немногих видов, у большинства брюхоногих одна из первичных жабр (правая) в онтогенезе частично или полностью редуцируется. Сохранившийся ктенидий часто прирастает вдоль стенки мантии и теряет один ряд лепестков. В зависимости от того, как располагаются ктенидии относительно сердца, различают переднежаберные (первичные жабры находятся впереди сердца) и заднежаберные (жабры находятся позади сердца) брюхоногие моллюски, которые по этому признаку делятся на два соответствующих подкласса.

У некоторых водных брюхоногих вместо первичных жабр развиваются вторичные, представляющие собой обычные выросты различных частей тела, в которых происходит газообмен. По своему происхождению эти структуры не имеют ничего общего с ктенидиями, и их возникновение носит адаптивный характер.

У наземных и пресноводных улиток газообмен происходит в воздушной среде, в связи с чем у них вместо жабр появился другой орган дыхания – легкое, которое представляет собой обособившийся отдел мантийной полости. Сообщение с окружающей средой происходит через самостоятельное дыхательное отверстие (см. рис. 358). Легкое всегда одно, его стенка покрыта многочисленными складками и выстлана ресничным эпителием. В толще складок залегают легочные сосуды и лакуны.

Осуществление дыхательного акта у наземных улиток ничем не осложнено, тогда как водным легочным приходится периодически

подниматься на поверхность воды за очередной порцией атмосферного воздуха. Вдобавок они потребляют пузырьки воздуха, находящиеся на водных растениях, из-за чего могут подолгу оставаться под водой. В экстремальных условиях (например, осенью и зимой, когда поверхность водоема покрыта льдом) пресноводные брюхоногие (например, прудовики) способны усваивать растворенный в воде кислород. Этого можно добиться в лабораторных условиях, если специально закрыть дыхательное отверстие моллюска.

Кровеносная система брюхоногих (как и у всех моллюсков) незамкнутая, состоит из сердца, которое обычно располагается над задней кишкой в полости перикардия, и сосудов (см. рис. 359). У примитивных переднежаберных сердце имеет два предсердия и один желудочек. У других правое предсердие редуцируется в связи с асимметрией тела. У переднежаберных и легочных предсердие находится впереди желудочка, а у заднежаберных – позади.

Ритмично сокращаясь (сердце виноградной улитки при температуре +17°С совершает в среднем 36 сокращений в минуту), желудочек выталкивает артериальную кровь в самый крупный артериальный сосуд – аорту, которая вскоре делится на две ветви: головную и внутренностную. Головная аорта, направляющаяся в переднюю часть тела, кровоснабжает находящиеся там органы, внутренностная аорта кровоснабжает органы пищеварительной и половой систем. Для брюхоногих характерно наличие хорошо развитой сосудистой системы, со сплетениями во всех частях тела. У легочных даже имеются настоящие капилляры с собственными стенками.

Однако кровеносная система моллюсков незамкнута, поэтому кровь из концевых сосудов изливается в мелкие лакунарные пространства, которых особенно много в ноге и мантийной полости. Протекая по лакунам, кровь постепенно отдает кислород, насыщается углекислым газом и продуктами обмена, становясь при этом венозной. Затем кровь из лакун собирается в более обширные пространства в первичной полости тела – венозные синусы, которые изнутри выстланы соединительнотканной мембраной. Синусы сообщаются между собой через отверстия в этих мембранах. Самый крупный синус располагается над ногой, вокруг желудка, печени и половой железы. От венозных синусов кровь по приносящим венам оттекает к органам дыхательной системы (жабрам или легким), где отдает углекислый газ и насыщается кислородом, становясь артериальной. После этого артериальная кровь по жаберной или легочной вене (в зависимости от типа дыхания) поступает в предсердие, а оттуда – в желудочек.

Выделительная система образована двумя почками, при этом у взрослой особи обычно остается только одна (левая), а другая редуцируется по причине все той же асимметрии. Почка представляет собой типичный целомодукт, она состоит из ресничной воронки, обращенной в полость перикардия (напоминаем, что

полость перикардия представляет собой остаток вторичной полости тела – целóма), и канальца – мочеточника, который открывается в мантийную полость рядом с анальным отверстием.

Нервная система примитивных брюхоногих состоит из нервных стволов, образованных нервными клетками и их отростками. По мере усложнения организации на определенных участках стволов происходит концентрация тел нервных клеток в виде нервных узлов – ганглиев, тогда как остальная часть стволов состоит только из отростков (нервных волокон), поэтому их правильнее называть не стволами, а коннективами. Напоминаем, что комиссурами называют пучок нервных волокон, соединяющий одноименные ганглии, тогда как коннективы соединяют разноименные ганглии. У разных брюхоногих строение нервной системы имеет особенности, но в типичном случае (по крайней мере, для переднежаберных) обособляются пять пар основных ганглиев, которые в совокупности образуют нервную систему *разбросанно-узлового* типа. Церебральные ганглии, расположенные над глоткой и соединенные церебральной комиссурой, иннервируют головные щупальца, глаза и статоцисты, а также глотку. Педальные ганглии находятся в передней части ноги, под глоткой, и соединены педальной комиссурой; иннервируют мышцы ноги. Плевральные ганглии расположены неподалеку от педальных ганглиев, посредством коннективов соединяются с ними, а также с церебральными ганглиями; иннервируют мантию. Париетальные ганглии расположены кзади от предыдущих узлов, иннервируют ктенидии и находящиеся у их основания органы химического чувства – осфрадии. Висцеральные ганглии располагаются под задней кишкой и соединены висцеральной комиссурой, иннервируют внутренние органы.

Органы чувств у брюхоногих моллюсков развиты хорошо. Они способны воспринимать тактильные, химические, световые раздражения, а также определять положение тела в пространстве. Для осязания служат, главным образом, щупальца, расположенные на голове, боковые губы рта и в меньшей степени вся кожа оголенных частей тела (например, края мантии). Органами химического чувства являются осфрадии, которые находятся у основания первичных жабр — ктенидиев и несут 100 – 150 тонких листочков. Осфрадий имеет перистую структуру, только, в отличие от жабр, тонкие листочки располагаются не на длинной оси, а на продолговатом валике, в котором располагаются тела нервных клеток. Органами обоняния и вкуса, по-видимому, являются губные щупальца.

Почти у всех улиток имеются глаза, которые обычно располагаются на концах задней пары щупалец (глазных) или у их основания. В случае опасности улитка, используя специальную мышцу-ретрактор, втягивает щупальца вместе с глазами внутрь, наподобие вдавленных пальцев на пустой резиновой перчатке. В самом

простом случае глаз представляет собой ямку, выстланную чувствительными клетками. Более сложные глаза имеют погруженный под эпителий пузырь, в котором лучи света проходят через линзу – хрусталик и стекловидное тело, после чего попадают на светочувствительные клетки.

Органами равновесия служат статоцисты, которые имеются у всех брюхоногих (одна пара). Статоцист имеет обычное строение и состоит из замкнутого пузырька, заполненного жидкостью и выстланного клетками с чувствительными волосками. Находящиеся в жидкости многочисленные (1 – 100) кусочки $CaCO_3$ в случае изменения положения тела моллюска в пространстве смещаются и давят не на дно пузырька, а на его стенки, что воспринимается волосками чувствительных клеток и приводит к деполяризации поверхностной мембраны. Возникшее при этом возбуждение передается по волокнам нерва в церебральный ганглий, где происходит анализ и синтез и возникает ответная реакция.

Половая система у разных видов имеет ряд особенностей. Среди брюхоногих имеются раздельнополые и гермафродитные формы. Раздельнополыми являются переднежаберные. Половая система у них организована относительно просто и состоит из половой железы (яичника или семенника) и половых протоков (семяпровода или яичника). У мужской особи отходящий от семенника семяпровод открывается в мантийную полость на правой стороне. Рядом с половым отверстием располагается мускулистый совокупительный орган, в форме выроста.

У самки от яичника отходит яйцевод, у многих видов на нем по ходу образуется расширение – матка, и широкое боковое ответвление – семяприемник.

Заднежаберные и легочные являются гермафродитами. У них половая система устроена гораздо сложнее (см. рис. 359). Половая железа также непарная, поскольку в ней имеются мужской и женский отделы, она называется *гермафродитной железой*. От гонады отходит общий гермафродитный проток, в него по ходу впадает проток белковой железы, после чего гермафродитный проток расширяется и дифференцируется на яйцеводную часть и семяпроводную часть (сам проток теперь называется яйцесемяпроводом). Вдоль нижней поверхности протока тянется более темная и лишенная складчатости предстательная железа. В дальнейшем общий проток все же разделяется на более толстый яйцевод и тонкий семяпровод. От яйцевода отходит длинный канал, заканчивающийся округлым мешочком – семяприемником (туда при копуляции попадает семя полового партнера). Затем яйцевод переходит в толстостенное влагалище, которое открывается в половую клоаку. Кроме того, в яйцевод впадают протоки пальцевидных желез (эту расширенную часть яйцевода иногда называют маткой) и объемистый мешок любовных стрел. Семяпровод открывается в мешок совокупительного органа (пениса).

У всех брюхоногих (в том числе и у гермафродитных форм) оплодотворение перекрестное, причем у подавляющего большинства видов оно внутреннее (лишь у примитивных форм встречается наружное оплодотворение). Для стимуляции улитки вонзают в тело полового партнера известковую иглу – любовную стрелу. Она легко проникает в мягкое тело моллюска и не наносит ему вреда.

Отложенные яйца часто помещаются в общую слизь и имеют вид студенистых колбасок или иную форму. На скорость эмбрионального развития большое влияние оказывает температура окружающей среды. У низших переднежаберных развитие проходит со стадией личинки трохофоры, которая затем трансформируется в более сложную личинку — парусник, или велигер. У других представителей этого подкласса, а также у заднежаберных стадия трохофоры отсутствует и из яйца сразу выходит парусник, также ведущий свободноплавающий образ жизни. Затем парусник постепенно развивается в обычную улитку. У легочных метаморфоз отсутствует, развитие прямое, из яйца выходят крошечные улитки, которые довольно быстро растут.

Значение брюхоногих в жизни человека относительно невелико. Некоторые виды традиционно используются в кухне многих стран. Например, в Западной Европе употребляют наземную виноградную улитку в вареном или жареном виде, для чего этих моллюсков даже специально разводят на фермах. Раковины улиток, содержащие перламутровый слой, очень красивы, и некоторые из них без всякой выделки представляют собой украшение. Часто из раковин изготовляют пуговицы, а раковины морских моллюсков каури (и некоторых других видов) в свое время даже использовались в качестве денежной единицы, что отразилось в латинском названии этого моллюска – Monetaria moneta. Еще в Древнем Риме были весьма популярны и очень высоко ценились ткани, окрашенные пурпуром. Эту краску добывали из особой пурпурной железы у хищных морских улиток мурексов, причем для получения всего полутора граммов продукта необходимо переработать 12 000 улиток. Тем не менее в те времена пурпур производился в больших количествах.

Нередко растительноядные наземные брюхоногие наносят существенный вред культурным посадкам, например виноградная улитка или различные виды слизней. Велико значение брюхоногих с точки зрения медицинской паразитологии – многие из них являются промежуточными хозяевами дигенетических сосальщиков из типа плоские черви (например, в малом прудовике проходит свое личиночное развитие печеночный сосальщик).

Класс Пластинчатожаберные, или Двустворчатые

Видовое разнообразие двустворчатых значительно меньше, чем брюхоногих, однако это второй по численности класс, насчитывающий около 20 000 видов. Свое название класс получил из-за наличия у его представителей раковины, состоящей из двух створок, соединенных друг с другом, а не цельной, как у брюхоногих. Двустворчатые моллюски ведут исключительно водный образ жизни, заселяя на разных глубинах соленые (большая часть видов – около 80%) и пресные водоемы, особенно в зонах с жарким климатом. На суше они не встречаются. Размеры раковины могут широко варьироваться от небольших до полутора метров. Столь крупных размеров достигает тридакна гигантская, обитающая в теплых водах Тихого и Индийского океанов. Общая масса этого моллюска достигает 250 кг, причем большая часть веса приходится на раковину, тогда как мягкие части сообща весят около 30 кг.

Тело сплюснуто с боков и полностью скрыто двумя створками раковины. Обычно сохраняется двусторонняя симметрия. Характерной особенностью двустворчатых является редукция головы, поэтому тело состоит только из туловища и ноги, расположенной между ротовым и анальным отверстиями туловища. У некоторых видов (например, у представителей отряда первичножаберных) нога имеет ползательную поверхность (подошву) и служит для передвижения моллюска. Однако у большинства двустворчатых нога сплюснута с боков и заострена на конце, она активно используется моллюском для закапывания в ил. У многих видов нога частично (например, у мидий) или полностью (например, у устриц) редуцируется в связи с неподвижным образом жизни.

Тело двустворчатых с боков покрыто мантией, которая свешивается в виде двух складок. Мантия ограничивает мантийную полость с находящимися там ногой и жабрами. У форм, ведущих роющий образ жизни, свободные края мантии срастаются, оставляя несколько отверстий. Через одно из них – *вводной сифон* – вода с пищевыми частицами поступает в мантийную полость, омывая при этом жабры, через другое – *выводной сифон* – отфильтрованная моллюском вода выходит из мантийной полости. Такая организация очень удобна для роющих моллюсков, поскольку позволяет животному находиться целиком или частично погруженным в донный грунт, выставляя трубки обоих сифонов.

Снаружи мантия выделяет раковину, состоящую из двух створок, гибко соединенных между собой. Соединение створок обеспечивают отростки (зубы), расположенные на спинном крае створок. При этом каждому отростку одной створки соответствует такая же по размеру и форме выемка на другой. Если зубы имеют примерно одинаковые размеры и представлены в большом числе,

то замок называется равнозубым, если зубы малочисленны и неодинаковы – разнозубым. Кроме замка, обе створки соединяет эластичная лентовидная связка – лигамент, которая перекидывается с одной створки на другую, причем ткань лигамента непосредственно переходит в створки, срастаясь с ними. Эластичный необызвествляющийся лигамент все время держит створки в напряжении, раскрывая их, поэтому открываются створки пассивно. Захлопывание створок осуществляется с помощью одной или двух мощных замыкательных мышц (аддукторов), которые прикрепляются непосредственно к створкам. У некоторых двустворчатых (например, у беззубки) створки не имеют замка и соединяются только лигаментом.

Раковина снаружи покрыта тонким слоем органического вещества конхиолина, который образует периостракум. Производным наружного слоя раковины является лигамент, соединяющий створки. Средний слой раковины – фарфоровидный, или остракум, самый толстый, образован известковыми призмами, ориентированными перпендикулярно поверхности створки. Внутренний слой – перламутровый, образован очень тонкими известковыми пластинками, перемежающимися пластинками конхиолина. Это вызывает преломление света и делает раковину очень красивой. Под перламутровым слоем раковины лежит наружный эпителий мантии, который, собственно, и выделяет материал самой раковины. Если в промежуток между мантией и раковиной попадет инородная частица плотной консистенции (например, песчинка), она постепенно обволакивается слоями перламутра и со временем превращается в жемчужину.

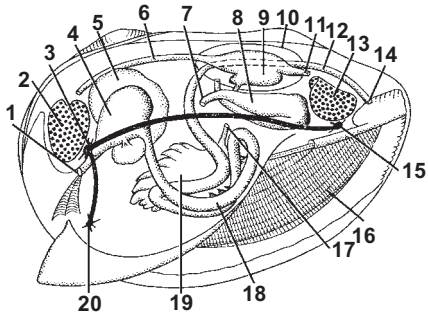


Рис. 360. *Схема внутреннего строения пластинчатожаберного моллюска:*

1 – рот; 2 – передний мускул-замыкатель; 3 – цереброплевральный ганглий; 4 – желудок; 5 – печень; 6 – передняя аорта; 7 – наружное отверстие почки; 8 – почка, открывающаяся в перикардий; 9 – сердце; 10 – перикардий; 11 – задняя аорта; 12 – задняя кишка; 13 – задний мускул-замыкатель; 14 – анальное отверстие; 15 – висцеропариетальный ганглий; 16 – жабры; 17 – отверстие гонады; 18 – средняя кишка; 19 – гонада; 20 – педальный ганглий (из Ремане)

У некоторых видов раковина может подвергаться редукции. Например, у корабельного червя от раковины остаются лишь две маленькие пластинки, а сам моллюск приобретает червеобразную форму, удобную для движения по вытачиваемым им ходам в деревянных предметах.

Пищеварительная система двустворчатых имеет некоторые особенности, которые, главным образом, связаны с редукцией головы и отсутствием из-за этого тех органов, которые обычно в ней находятся, – глотки с радулой и слюнными железами,

также отсутствуют челюсти. Поэтому передняя кишка в значительной степени упрощена. Ротовое отверстие располагается впереди ноги (рис. 360) и окружено по бокам двумя парами удлиненных ротовых лопастей треугольной формы. С помощью ресничек, покрывающих эти лопасти, пищевые частицы подгоняются к ротовому отверстию и заглатываются. Поскольку глотка отсутствует, ротовая полость продолжается непосредственно в короткий пищевод, который, в свою очередь, открывается в объемный желудок мешковидной формы. В задней части желудка имеется слепой вырост, содержащий кристаллический стебелек. Это студенистое образование представляет собой стержень, в котором пищеварительные ферменты связаны с другими белками. Конец стержня обращен в полость желудка, где постепенно растворяется, освобождая при этом ферменты. По бокам от желудка располагается парная печень, ее протоки впадают в полость желудка. В печени синтезируются пищеварительные ферменты, кроме того, в ней происходит внутриклеточное переваривание мелких пищевых частиц, которые поступают из желудка. Более крупные частицы из желудка направляются в среднюю кишку. Таким образом, в желудке пища не только перерабатывается, но и сортируется ресничками эпителия желудка.

От желудка отходит средняя кишка, в которой завершается переработка и всасывание пищи, причем полостное пищеварение в ней также сочетается с внутриклеточным (фагоцитозом). Вначале средняя кишка спускается в основание ноги, делает в ней один или несколько изгибов среди половых желез, после чего поднимается в верхнюю часть туловища и направляется к заднему концу тела, переходя в заднюю кишку. Особенностью двустворчатых является то обстоятельство, что задняя кишка обычно пронизывает насквозь желудочек сердца. Анальное отверстие расположено позади ноги над задним аддуктором.

Дыхательная система образована жабрами (ктенидиями), их строение широко варьируется. Чаще всего образуются большие пластинчатые жабры, из-за чего двустворчатых еще называют пластинчатожаберными. Однако у представителей отряда перегородчатожаберных, ведущих глубоководный образ жизни, жабры редуцируются и газообмен осуществляется в верхней части мантийной полости.

Кровеносная система незамкнутого типа. Сердце находится на спинной стороне туловища и лежит в полости перикардия. В ходе эмбрионального развития сердце закладывается в виде парного органа, причем у некоторых примитивных форм два сердца сохраняются в течение всей жизни. Однако у большинства двустворчатых в онтогенезе зачатки сливаются, образуя непарный орган. Обычно при этом охватывается задняя кишка, поэтому она проходит сквозь сердце (см. рис. 360). Лишь у немногих простоорганизованных форм отряда первичножаберных сращение зачатков сердца происходит над кишкой и эти органы оказываются разделенными.

Сердце двустворчатых состоит из двух предсердий и одного желудочка. Из желудочка кровь поступает в переднюю и заднюю аорты (см. рис. 360). Передняя аорта проходит над кишкой к переднему концу тела, кровоснабжая ногу, внутренние органы и переднюю часть мантии. Задняя аорта направляется к заднему концу тела, проходит под кишкой и разделяется на две задние мантийные артерии, кровоснабжающие заднюю часть тела.

Из артерий кровь выходит в соединительнотканные полости – лакуны, которые не имеют собственных стенок. Омывая внутренние органы, кровь из артериальной становится венозной и, оттекая от разных частей тела, собирается в объемистый венозный синус, лежащий под перикардием. Оттуда венозная кровь по приносящим жаберным сосудам направляется к жабрам, где и происходит газообмен. По выносящим жаберным сосудам артериальная кровь поступает в предсердия, которые затем перегоняют ее в желудочек.

Выделительная система двустворчатых образована парой видоизмененных целомодуктов – почек, расположенных в задней части тела ниже кишки (см. рис. 360). Каждая почка имеет широкий мешковидный каналец с железистыми стенками, образующий петлю, колено которой направлено вниз. Один конец канальца открывается в полость перикардия (т.е. в остаток целома), а другой – в мантийную полость.

Кроме почек, выделительную функцию выполняет перикардий, в стенках которого имеются перикардиальные железы. Однако вещества, выделяемые этими железами, также поступают в полость перикардия и выводятся оттуда почками.

Нервная система разбросанно-узлового типа, причем некоторые узлы сливаются. В результате двустворчатые обычно имеют три пары ганглиев: цереброплевральные, которые над пищеводом (напоминаем, что в связи с редукцией головы отсутствует глотка, поэтому сообщение между ганглиями проходит не над глоткой, а над пищеводом) соединяет церебральная комиссура; педальные, расположенные в ноге и соединенные с цереброплевральными ганглиями посредством длинных коннективов; висцеропариетальные, также соединенные с цереброплевральными ганглиями длинными коннективами.

Органы чувств у двустворчатых развиты относительно слабо, что связано с упрощением строения и малоподвижным или даже вообще неподвижным образом жизни. Из-за отсутствия головы двустворчатые не имеют головных щупалец и глаз, присущих брюхоногим. Однако глаза могут образовываться вдоль свободного края мантии (например, у гребешка) или в области сифонов (например, у сердцевидки). У некоторых видов там же образуются короткие щупальца, выполняющие, наряду с околоротовыми лопастями, роль органов осязания. Обычно имеются органы химического чувства – осфрадии, расположенные у основания ктенидиев, и два статоциста, которые находятся вблизи педальных ганглиев.

Половая система у подавляющего большинства видов двустворчатых раздельнополая. Парные гроздевидные гонады лежат в передней части тела и частично заходят в основание ноги. Между половыми железами проходит кишечник. У примитивных форм собственные половые протоки отсутствуют и половые продукты поступают в каналец почки. Остальные виды имеют более совершенную организацию половой системы с дифференцированными протоками – яйцеводами или семенниками, в зависимости от пола, которые самостоятельно открываются в мантийную полость по бокам от ноги вблизи наружных отверстий почечных канальцев.

У всех видов оплодотворение наружное. Развитие сопровождается метаморфозом с прохождением стадии личинки трохофоры. Трохофора постепенно превращается в парусник, который некоторое время также ведет планктонный образ жизни, после чего оседает на донный субстрат и со временем видоизменяется в молодого моллюска. Таким образом, планктонные личинки морских двустворчатых обеспечивают широкое расселение этих моллюсков.

Несколько иначе происходит развитие пресноводных форм (например, беззубки). Самец выбрасывает гаметы через выводной сифон в окружающую воду. Оплодотворение яиц происходит в мантийной полости самки, куда спермии попадают с током воды. Сначала яйца попадают в жабры материнского организма, там из них выходят личинки *глохидии*, снабженные двумя створками округлой формы с характерными острыми зубцами по свободному краю. Строение глохидия намного проще, чем у взрослой особи, в частности, имеется лишь один мускул-замыкатель, отсутствуют жабры, недоразвита нога и т.д. Из отверстия биссусовой железы часто торчит длинная клейкая нить биссуса, с помощью которой личинка прочно пристает к телу проплывающей мимо рыбы (движение проплывающей рыбы улавливается матерью, и она выбрасывает личинок из мантийной полости через выводной сифон). Оказавшись в воде, личинка способна плавать, активно хлопая створками раковины. Чаще всего глохидии оказываются на жабрах или плавниках рыбы и удерживаются там не только с помощью биссуса, но и зубцами раковины. На рыбе личинка ведет паразитический образ жизни. Вначале на теле хозяина появляется маленькая ранка, что стимулирует регенерационные процессы окружающих тканей, которые разрастаются и со временем окружают личинку со всех сторон. Глохидий активно питается, быстро растет и в течение одного-двух месяцев превращается в маленького моллюска. После этого ткани хозяина над ним разрываются, и молодая особь опадает на донный субстрат. Поскольку рыбы активно перемещаются, молодая ракушка оказывается на значительном расстоянии от матери. Так происходит расселение пресноводных двустворчатых моллюсков.

Большинство двустворчатых ведут малоподвижный образ жизни; частично или полностью зарываясь в донный грунт, они

выставляют наружу сифоны и фильтруют воду в поисках пищи. Некоторые формы вообще не способны перемещаться, поскольку прикрепляются ко дну или к различным погруженным в воду предметам с помощью прочных нитей биссуса. Это вещество выделяется особой биссусовой железой, которая расположена на нижней поверхности ноги. Другие неподвижные моллюски (например, устрицы) прирастают к подводным предметам более крупной левой створкой. Однако некоторые виды могут быть весьма подвижными. Например, морской гребешок в случае опасности начинает часто хлопать створками раковины и благодаря реактивной силе выталкиваемой воды активно уплывает.

Значение двустворчатых моллюсков в природе очень велико, поскольку они, наряду с губками, являются естественными фильтраторами. Пропуская через себя воду, они эффективно очищают ее, поэтому в местах скоплений двустворчатых вода обычно бывает чистой. Установлено, что одна взрослая устрица за один час пропускает через себя около десяти литров воды, а мидии, заселяющие 1 $м^2$ поверхности дна, в течение суток фильтруют до 280 $м^3$ воды.

Хозяйственное значение двустворчатых может быть полезным и вредным. Многие виды (например, устрицы, мидии, гребешок и др.) в различном состоянии употребляются в пищу, поскольку обладают ценным диетическим мясом, богатым микроэлементами. Поскольку природные запасы моллюсков ограниченны, многих из них специально разводят на водных фермах. Например, хозяйства по выращиванию морского гребешка имеются на российском побережье Дальнего Востока. Кстати, у промысловых двустворчатых имеется немало природных врагов, среди которых также есть моллюски. Например, до появления в Черном море брюхоногого моллюска рапаны (ее раковины часто привозят с черноморского побережья в качестве красивого сувенира) мидии и устрицы были весьма многочисленны. Появившись в 1947 г. вблизи Новороссийска, рапана очень быстро и широко распространилась, при этом почти полностью уничтожила популяцию устриц и заметно уменьшила численность мидий и других ценных для человека моллюсков. Это еще один пример негативного участия человека в искусственном переселении чужеродных видов.

Велико значение двустворчатых в качестве источника великолепных украшений. Прежде всего это относится к тем видам, которые способны продуцировать качественный жемчуг – одно из немногих (наряду с янтарем) ювелирных украшений органической природы. Лучший жемчуг образует морская жемчужница, обитающая в Индийском и Тихом океанах, а также в Красном море. Довольно качественные, хотя и мелкие, жемчужины вырастают и у пресноводной речной жемчужницы (Margaritifera), которая обитает в северных реках России. Особенно масштабный

жемчужный промысел в нашей стране был до XX в., однако в настоящее время он практически прекратился из-за загрязнения рек, в которых обитает жемчужница, хозяйственными стоками. В некоторых странах (например, в Японии) жемчужницы специально выращиваются на фермах. При этом моллюскам специально вводят песчинки, чтобы стимулировать животное образовывать жемчуг. Интересно, что гигантские тридакны также могут образовывать жемчужины, причем столь же огромные – до семи кг, однако их качество настолько низкое, что никакого ювелирного значения не имеют.

Значительную ценность представляют перламутровые раковины многих двустворчатых. Для изготовления качественных поделок слой перламутра на раковине должен составлять не менее 2,5 мм. Менее качественные раковины (в том числе и раковины обыкновенной речной перловицы) используют для изготовления пуговиц и других недорогих предметов.

Вред могут приносить относительно немногие брюхоногие. Например, небольшой моллюск дрейссена, широко распространенный у нас и в странах Западной Европы, может размножаться в таком количестве, что устилает собой не только подводные предметы, но проникает в трубы гидротехнических сооружений и водопровод, оседает на предохранительных решетках, полностью их перекрывая. Оказавшись в водопроводных трубах, моллюски не только ограничивают движение воды, но и портят ее, погибая.

Другой двустворчатый моллюск – корабельный червь, или шашень, выедает древесину, проделывая при этом длинные ходы в деревянных предметах, например в деревянных сваях или деревянных частях кораблей, из-за чего могут появиться весьма нежелательные для находящегося в открытом море судна течи. Название моллюск получил за свое удлиненное червеобразное тело, почти лишенное раковины. Длина его составляет около 10 см. В нашей стране этот моллюск распространен в Черном море и на Дальнем Востоке.

Класс Головоногие

Головоногие моллюски являются наиболее высокоорганизованными представителями типа. Из-за очень сложного поведения, обусловленного высоким уровнем развития нервной системы и органов чувств, их даже уважительно называют «приматами моря». Головоногие моллюски являются весьма древними животными. Ископаемые остатки родственных современному наутилусу форм найдены в отложениях кембрийского периода палеозойской эры. Видовое разнообразие вымерших головоногих было очень велико – на сегодня открыто более 11 000 видов ископаемых форм.

Современных головоногих значительно меньше – всего 700 видов. Все они являются обитателями моря, причем большинство ведут пелагический образ жизни (т.е. плавают в толще воды),

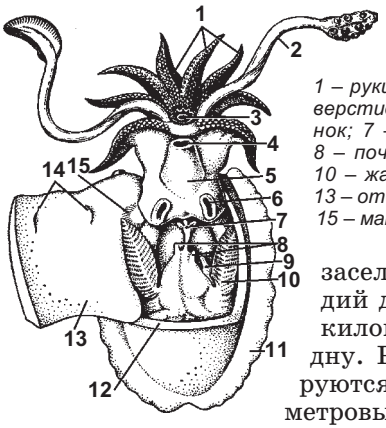


Рис. 361. *Каракатица со вскрытой мантийной полостью. Вид с брюшной стороны:*

1 – руки с присосками; 2 – ловчая рука; 3 – рот; 4 – отверстие воронки; 5 – воронка; 6 – хрящевые ямки запонок; 7 – анальный сосочек с анальным отверстием; 8 – почечные сосочки; 9 – непарный половой сосочек; 10 – жабры; 11 – плавник; 12 – линия отреза мантии; 13 – отогнутая мантия; 14 – хрящевые бугорки запонок; 15 – мантийный звездчатый ганглий (по Пфуртшеллеру)

заселяя различные глубины от мелководий до очень больших глубин (несколько километров), некоторые виды ползают по дну. Размеры головоногих широко варьируются от нескольких сантиметров до 18-метровых гигантов, весящих не менее двух тонн (гигантские кальмары архитеутис).

Строение тела головоногих моллюсков во многом отличается от других классов моллюсков. У них более, чем у других классов, выражена билатеральная симметрия. В общем виде тело подразделяется на голову, туловище и ногу. Основной особенностью их строения являются мускулистые выросты ноги – щупальца (их еще называют руками), которые смещены на голову (отсюда происходит и название класса) и окружают со всех сторон ротовое отверстие (рис. 361). Оставшаяся часть ноги видоизменилась в воронку, расположенную на брюшной стороне тела.

Количество щупалец у разных видов неодинаково. У одного из самых древних животных – кораблика, или наутилуса, щупалец много, причем их количество непостоянно. У наиболее высокоорганизованных форм число щупалец фиксировано и составляет восемь (отряд восьминогие) или десять (отряд десятиногие), причем у последних имеются восемь щупалец примерно одинаковой длины и двое более длинных с расширениями на конце. Внутренняя сторона щупалец несет многочисленные присоски (ловчие щупальца имеют присоски только на расширенных концах), которые по краям могут иметь роговую окантовку. Функции щупалец очень разнообразны, с помощью их животные охотятся, захватывают и удерживают добычу (у десятиногих захватывают два длинных щупальца, а все остальные удерживают), перемещаются по дну, защищаются от врагов, контактируют с другими особями, копулируют и т.д.

Мантия со всех сторон окружает тело, на спинной стороне она срастается со стенкой тела, а на брюшной стороне между мантией и телом образуется мантийная полость, куда открываются анальное, половые и почечные отверстия, и находятся жабры – ктенидии (см. рис. 361). По бокам тела у многих видов образуются кожные складки, выполняющие функцию плавников.

Мантийная полость сообщается с окружающей средой через щелевидное брюшное отверстие, расположенное в области перехода

туловища в голову. Эта щель замыкается посредством твердых бугров, находящихся на внутренней поверхности мантии (их еще называют запонками), которые сокращениями мускулатуры мантии прижимаются к конгруэнтным по форме ямкам на брюшной стороне туловища. При этом вода, находящаяся в мантийной полости, с силой выбрасывается во внешнюю среду через воронку. Напоминаем, что воронка происходит из ноги и представляет собой мышечную трубку, задний (более широкий) конец которой открывается в мантийную полость, а передний (суженный) – наружу. Ритмичные сокращения мышц мантии сопровождаются выбросом воды, что обеспечивает приток свежей воды к жабрам, а более частые движения толкают тело моллюска задним концом вперед за счет реактивной силы выбрасываемой из воронки струи воды. Таким образом, головоногие моллюски перемещаются в толще воды реактивным способом, при этом скорость передвижения может быть очень высокой.

Раковина сохраняется только у немногих видов головоногих моллюсков. Наиболее хорошо она выражена у кораблика, или наутилуса, у которого имеет вид спирали, закрученной в одной плоскости, открывающейся отверстием – устьем. Внутри раковина поделена поперечными перегородками на несколько камер, причем развитие начинается в самой первой и маленькой камере (эмбриональной), затем образуются новые и все более обширные камеры, и само животное находится в последней (ближайшей к устью) камере, которая является самой большой. Остальные камеры заполнены водой или воздухом. Поглощая дополнительно воду, наутилус становится более тяжелым и погружается в глубину; выделяя газ, он становится легче и всплывает. Камеры сообщаются между собой через отверстия в перегородках, через которые вдоль всех камер тянется вырост задней части тела – сифон.

У других видов раковина в той или иной степени подвергается редукции. Раковина спирулы, как и у наутилуса, состоит из многих камер, но она имеет значительно меньшие размеры (относительно самого животного) и со всех сторон окружена телом моллюска. У каракатицы она сохраняется в виде небольшой известковой пластинки, расположенной на спинной стороне под покровами тела. Остаток раковины у кальмаров представлен тонкой роговой пластинкой, также скрытой под покровами тела на спинной стороне. Большинство представителей отряда восьминогих вообще не имеют раковины. При этом у самок аргонавтов (из того же отряда) образуется вторичная раковина, в которой они вынашивают яйца, однако ее выделяет не мантия, а эпителий некоторых участков щупалец.

Покровы тела (*кожа*) образованы однослойным цилиндрическим эпителием, лежащим на базальной мембране, под которым

лежит соединительная ткань (ее также называют кутисом) слоистой структуры. Под верхним волокнистым слоем располагается слой пигментных клеток, ниже – рыхлая соединительная ткань, в которой находятся пучки мышечных волокон и многочисленные кровеносные сосуды. Пигментные клетки бывают двух типов: крупные хроматофоры и мелкие иридоциты. Хроматофоры содержат много темного пигмента, к основанию каждого из них прикрепляются мышечные клетки, при сокращении которых хроматофоры растягиваются, из-за чего становятся тоньше и, соответственно, светлее. Иридоциты отражают падающий свет благодаря наличию в цитоплазме блестящих телец – иридосом, что меняет яркость окраски. Вокруг пигментных клеток имеется много нервных окончаний, по которым передаются нервные импульсы. Головоногие моллюски обладают непревзойденной способностью быстро менять свою окраску; никто больше, включая хамелеонов, не может делать этого так же легко и быстро.

Мышечная система развита очень хорошо, она образована многочисленными пучками гладких миоцитов, однако мышечные волокна мантии и щупалец имеют поперечную исчерченность. Часть мышц прикрепляется к боковым краям раковины (если она имеется), а также к элементам *внутреннего скелета*. Внутренний скелет не имеет никакого отношения к раковине, а образован хрящами. Часть из них формируют *головную капсулу*, которая в виде кольца окружает головное скопление ганглиев, нервные стволы, кровеносные сосуды и пищевод. Выросты этого хряща окружают глаза и органы равновесия. Другие хрящи внутреннего скелета расположены в основании щупалец, в плавниках и некоторых других местах.

Пищеварительная система имеет довольно сложное строение. Она начинается с ротового отверстия, окруженного щупальцами, которое ведет в мускулистую глотку. В глотке имеются две мощные роговые челюсти, напоминающие клюв попугая, с помощью которых моллюск разрывает добычу. Также в глотке находится язык с радулой, поддерживаемый радулярными хрящами, но функция терки несущественна. В глотку открываются протоки одной или двух пар слюнных желез. Слюна содержит пищеварительные ферменты, а секрет задних желез может быть токсичным. Сзади от глотки отходит пищевод, который у восьминогих часто образует местное расширение – зоб, где пища временно накапливается. Пищевод имеет довольно значительную длину и, не образуя изгибов, открывается в объемистый желудок, который подразделяется на собственно желудок (его правая часть) и слепой мешок (левая часть).

Внутренняя поверхность желудка образует многочисленные складки (особенно в области слепого мешка), выстланные железистым эпителием. В желудок впадают протоки печени, обычно

состоящей из двух больших долей (лопастей), реже цельной (например, у осьминогов). На печеночных протоках располагаются гроздевидные выросты, которые представляют собой своеобразную поджелудочную железу. По печеночным протокам в желудок попадают секреты печени и поджелудочной железы, содержащие большое количество различных пищеварительных ферментов. В собственно желудке пища, смешанная со слюной, подвергается воздействию ферментов, но не всасывается. Затем пищевая кашица попадает в слепой мешок, полость протоков печени и поджелудочной железы, где продолжается полостное пищеварение и происходит всасывание. В этих органах также происходит фагоцитоз мелких пищевых частиц и осуществляется внутриклеточное пищеварение. Кроме того, в печени откладываются запасные вещества.

Неподалеку от места впадения пищевода в желудок от последнего отходит тонкая кишка, которая направляется вперед и переходит в прямую кишку, заканчивается анальным отверстием, открывающимся в мантийную полость на специальном сосочке брюшной поверхности туловища. В тонкую кишку из желудка по особому ресничному желобку стенки желудка поступают непереваренные частицы пищи.

В самом конце прямой кишки в нее впадает проток чернильного мешка. Эта железа имеется только у головоногих моллюсков, она вырабатывает коричнево-черное вещество, которое в случае опасности выбрасывается животным и сильно окрашивает воду. Сам моллюск при этом обычно изменяет окраску и уходит незамеченным. Это вещество токсично, и если животное выделяет чернильное облако, находясь в аквариуме, оно может погибнуть.

Головоногие являются хищниками, они охотятся на любых животных, с которыми могут справиться, демонстрируя при этом отменный аппетит. Свою добычу они схватывают щупальцами и затем умерщвляют мощными челюстями и ядом слюнных желез.

Дыхательная система имеет специализированные органы газообмена – жабры (ктенидии). В зависимости от количества жабр различают два подкласса – двужаберные и четырехжаберные. Ктенидии имеют двоякоперистое строение и располагаются по бокам туловища в мантийной полости. Общая поверхность газообмена у всех жаберных лепестков достаточно велика, например, у каракатицы она составляет около 1700 $см^2$, что обеспечивает поступление большого количества кислорода в кровь. Жабры постоянно омываются свежей водой, которая принудительно нагнетается в мантийную полость за счет сокращений хорошо развитой мускулатуры мантии.

Кровеносная система головоногих организована значительно сложнее и совершеннее, чем у других классов моллюсков. Для нее характерна высокая степень развития кровеносных сосудов,

причем кровь из артерий, в основном, поступает в капилляры микроциркуляторного русла, после чего не изливается в лакунарные пространства полости тела, как это всегда происходит при незамкнутой кровеносной системе (напоминаем, что у моллюсков именно такая система), а направляется непосредственно в вены. Таким образом, кровеносная система головоногих моллюсков становится почти замкнутой.

Сердце расположено в обширном перикардиальном отделе целома. Оно состоит из желудочка и расположенных по его бокам предсердий, причем количество предсердий соответствует числу жабр – у двужаберных их два, у четырехжаберных четыре. От переднего конца желудочка отходит головная, или передняя, аорта, от заднего конца – брюшная (ее также называют задней, или внутренностной) аорта, кроме того, от желудочка самостоятельно отходит половая артерия, но место ее отхождения у разных видов неодинаково. Головная аорта кровоснабжает голову и щупальца, брюшная – внутренние органы, половая артерия направляется к половым органам.

В стенках кровоснабжаемого органа артерии распадаются на капилляры, образующие хорошо развитое микроциркуляторное русло. Из капилляров кровь попадает в вены. В большинстве случаев сосуды не прерываются, а непосредственно переходят друг в друга (т.е. артерии переходят в капилляры, а капилляры – в вены), однако в отдельных местах кровь из капилляров сначала изливается в полостные лакуны, а затем поступает в вены. Поэтому кровеносную систему головоногих нельзя считать полностью замкнутой.

От щупальцев венозная кровь собирается в кольцевую вену головы, после чего оттекает по головной вене, которая проходит рядом с головной артерией. Головная вена разделяется на дугообразные полые вены (их также называют приносящими жаберными сосудами), которые направляются к жабрам, принимая по пути венозные сосуды от мантии. В своей конечной части (непосредственно перед жабрами) стенки полых вен образуют расширения, которые, пульсируя, нагнетают кровь в жаберные сосуды, поэтому такие расширения еще называют венозными сердцами. Насыщенная кислородом артериальная кровь затем оттекает из жабр по выносящим сосудам и поступает в предсердия сердца.

Кровь головоногих моллюсков, находящаяся в сосудах, почти не имеет цвета, но при контакте с кислородом воздуха она синеет из-за наличия дыхательного пигмента гемоцианина, содержащего медь.

Выделительная система представлена почками, которые являются видоизмененными целомодуктами. Количество почек также соответствует числу жабр. Почки представляют собой обширные вытянутые мешки, расположенные по сторонам прямой кишки. В средней или задней части почки могут срастаться между

собой. Внутренние концы почек открываются в перикардиальную полость, а наружные открываются отверстиями на особых сосочках по бокам от анального отверстия (см. рис. 361).

Функцию органов выделения также выполняют перикардиальные железы, которые находятся вблизи жаберных сердец. Кроме того, выведение излишних солей и продуктов обмена происходит в жабрах. Продуктом азотистого обмена у головоногих является аммиак.

Нервная система головоногих моллюсков организована очень сложно. Для центральной нервной системы характерна концентрация крупных ганглиев – церебральных, педальных, плевральных и париетальных – вокруг пищевода, при этом образуется общая окологлоточная масса нервной ткани, которую еще называют головным мозгом. Центральный отдел нервной системы защищен головной хрящевой капсулой. Общая относительная масса нервной ткани (по отношению к массе тела) у головоногих моллюсков сопоставима с относительной массой головного мозга рыб. Мозг головоногих имеет очень сложное строение. Скопления нейронов образуют многочисленные нервные центры, соединенные между собой проводящими путями. Высокая организация центральной нервной системы головоногих моллюсков позволяет им формировать в течение жизни условные рефлексы и обосновывает сложное поведение многих видов.

Наряду с соматическим отделом, в нервной системе также имеется хорошо организованный вегетативный (симпатический) отдел, который состоит из ганглиев (например, буккальных, желудочных) и нервных сплетений. Симпатическая нервная система регулирует деятельность внутренних органов.

Органы чувств у головоногих разнообразны и высокоразвиты. Особенно совершенны органы зрения, которые могут иметь различное строение. У наиболее примитивных четырехжаберных форм (наутилусов) глаз представляет собой обширную ямку, которая через сохранившееся отверстие сообщается с внешней средой.

Значительно выше организованные двужаберные головоногие (к ним относятся отряды восьми- и десятиногих) имеют глаза, которые по сложности близки к глазам позвоночных животных. У них глазной пузырь полностью отшнурован от поверхности, нижняя его стенка становится сетчаткой, состоящей из очень крупных (до 0,5 мм в длину) фоторецепторных клеток и промежуточных (опорных), лежащих между ними. Плотность фоторецепторных клеток в сетчатке очень велика, например, у кальмара их может насчитываться до 165 000 на 1 мм^2. Верхняя стенка пузыря срастается с покровным эпителием и образует внутреннее эпителиальное тело, которое формирует шаровидную прозрачную линзу – хрусталик. Вокруг хрусталика то же эпителиальное тело

образует кольцевое цилиарное кольцо. По наружному краю к кольцу прикрепляются радиальные мышечные волокна цилиарной мышцы, противоположные концы этих волокон прикрепляются к хрящевой капсуле глаза — *склере*. При сокращении цилиарного мускула хрусталик выдавливается вперед и тем самым несколько удаляется от сетчатки. Таким образом достигается аккомодация глаза на предметы, находящиеся на различном расстоянии от моллюска. Внутри глазной пузырь заполнен стекловидным телом.

Над глазным пузырем нарастают две кольцевидные кожные складки. Первая из них (внутренняя) – *радужина* – сохраняет в центре отверстие – *зрачок*, через которое в глазной пузырь проникает свет, который проходит через хрусталик. В стенке радужины имеются поддерживающие хрящи и мышцы: дилататор и два сфинктера, сокращения которых приводят к увеличению или уменьшению размера зрачка. Вторая (наружная) кольцевая складка кожи образует прозрачную *роговицу*, которая прикрывает снаружи глаз. У большинства видов в боковой части роговицы имеется отверстие, посредством которого передняя камера глаза сообщается с окружающей средой. Полагают, что такое отверстие помогает уравновесить внешнее и внутреннее давление при быстром погружении животного в глубину. У некоторых головоногих (например, у отдельных каракатиц и осьминогов) вдобавок имеются кожные веки, которые, смыкаясь, закрывают глаз.

Под глазным пузырем находится очень крупный оптический ганглий, центральные отростки его клеток образуют короткий, но толстый зрительный нерв, направляющийся в мозг.

Глаза головоногих располагаются по бокам головы и имеют очень крупные размеры, например, у некоторых глубоководных кальмаров они достигают 40 см в диаметре. Кроме глаз, имеются внеглазные светочувствительные клетки, расположенные внутри тела моллюска. Полагают, что с их помощью животное может определять освещенные места.

В головной капсуле имеется пара статоцистов, которые определяют положение тела в пространстве. Органами обоняния служат осфрадии, расположенные у основания ктенидиев, или парные обонятельные ямочки, расположенные под глазами. Вкус определяется чувствительными клетками, которые находятся по краям ротового отверстия и на присосках.

Половая система. Все головоногие моллюски раздельнополы, иногда у них выражен половой диморфизм. Например, самец аргонавтов значительно меньше самки, самцы каракатиц и осьминогов имеют гектокотилизированное щупальце, которое в процессе полового акта отрывается и сохраняется в теле самки.

Половая железа у представителей обоих полов непарна, располагается в половом отделе целома, где накапливаются половые клетки. От половой железы отходят один или два половых протока, причем в эмбриональном периоде всегда закладываются парные протоки.

Строение половых протоков у разных видов имеет некоторые особенности. Так, у самца осьминога семенник находится в задней части тела. Накопленные сперматозоиды выводятся из полового участка целома по семяпроводу, который, расширяясь, образует семенной пузырек. Впереди семенной пузырек соединяется с предстательной железой и спермотофорным мешком, в котором в период размножения находятся длинные (например, у некоторых осьминогов до 80 см) узкие мешки цилиндрической формы – сперматофоры. Каждый сперматофор имеет стенку, окружающую резервуар со сперматозоидами. Сперматофорный мешок открывается наружным отверстием в мантийную полость сбоку от анального отверстия.

Женская половая система состоит из яичника и отходящих от него яйцеводов (или одного яйцевода), а также одной или двух яйцеводных желез, расположенных по ходу яйцевода. Наружные отверстия яйцеводов также открываются в мантийную полость, при этом рядом с ними открываются протоки *нидаментальных желез,* секрет которых образует яйцевые оболочки.

При копуляции самец вводит половое щупальце в мантийную полость самки, к тому моменту в щупальце уже находятся сперматофоры (не совсем ясно, как они туда попадают). Щупальце отрывается и сохраняется в теле самки, при этом двигается и вводит сперматофоры в ее половое отверстие.

Эмбриональное развитие головоногих полностью проходит в яйце, поэтому из него вылупляется миниатюрный моллюск. Таким образом, развитие у них прямое.

Многие головоногие заботятся о потомстве. Например, самки осьминогов сооружают гнездо и после откладки яиц ничего не едят, постоянно нагнетая свежую воду в гнездо, чтобы развивающиеся в яйцах эмбрионы не испытывали недостатка кислорода. Все животные, случайно оказавшиеся поблизости от гнезда, изгоняются самкой. После выхода молоди из яиц самка уже настолько обессилевает, что вскоре погибает.

Многие головоногие имеют полезное и вкусное мясо, благодаря чему являются объектом промысла. Рудиментарный остаток раковины каракатиц используется в качестве лекарственного ингредиента для некоторых лекарств. Жидкость чернильного мешка тех же каракатиц долгое время использовалась в качестве чернил для письма. И сейчас из этой жидкости изготовляют китайскую тушь и краску сепию.

ТИП ХОРДОВЫЕ

Хордовые очень разнообразные животные, различные представители типа существенно отличаются друг от друга по своему внешнему виду, строению и образу жизни. В качестве временных или постоянных обитателей они освоили сушу, водоемы и воздушное пространство. Однако, несмотря на кажущуюся очевидной непохожесть, всех хордовых объединяет ряд характерных черт организации, среди которых главными являются следующие:

1) в качестве первичного осевого скелета имеется упругий несегментированный стержень – *хорда*. У некоторых низших хордовых она функционирует всю жизнь, у более высокоорганизованных присутствует только в начальных стадиях онтогенеза, после чего целиком или частично заменяется сегментированным позвоночным столбом;

2) расположенная над хордой полая нервная трубка, которая составляет центральную нервную систему хордовых; под хордой находится пищеварительная трубка;

3) расположенная под хордой пищеварительная трубка, передний отдел которой (глотка) сообщается с внешней средой посредством парных отверстий – жаберных щелей, которые пронизывают ее с боков. У первичноводных хордовых жаберные щели сохраняются в течение всей жизни, у наземных форм – только на ранних этапах развития.

Кроме этих основных признаков, которые являются уникальными, тип характеризуют и ряд других, присущих, наряду с хордовыми, и некоторым другим типам:

1) хордовые – многоклеточные, трехслойные животные с билатеральной симметрией тела;

2) хордовые – вторичноротые животные, поскольку ротовое отверстие у них прорывается самостоятельно в ходе эмбрионального развития, а на месте гастропора образуется анальное отверстие;

3) хордовые – вторичнополостные животные, поскольку у них в толще среднего зародышевого листка – мезодермы – образуется вторичная полость тела – целóм;

4) для хордовых характерна сегментация многих органов, особенно заметная у низших форм и на личиночной стадии развития.

Тип делится на три подтипа: личиночно-хордовые, бесчерепные и черепные. Ниже мы подробно рассмотрим их, за исключением личиночно-хордовых.

Подтип Бесчерепные. Все бесчерепные являются мелкими морскими животными, большинство из них обитают на мелководьях с илистым или песчаным дном. Обычно они зарываются в донный грунт, оставляя на поверхности только передний конец тела.

Лишь небольшое количество видов свободно плавают в толще воды, т.е. ведут пелагический образ жизни. Организация бесчерепных относительно примитивна, однако у них имеются все основные признаки типа хордовых, причем эти признаки не исчезают в ходе онтогенеза.

Для бесчерепных характерно отсутствие выраженной головы, наличие атриальной (околожаберной) полости. Во внутреннем строении отмечается сегментация мышечной, выделительной и половой систем. Сердце отсутствует, нервная трубка не дифференцирована на спинной и головной мозг, органы чувств развиты слабо. В настоящее время известно около 30 видов, все они относятся к единственному классу головохордовые. Ниже мы подробно рассмотрим организацию бесчерепных на примере ланцетника.

Ланцетник. Внешнее строение. Ланцетник имеет уплощенное с боков полупрозрачное тело, сужающееся к обоим концам (рис. 362). Голова не выражена, вдоль спины тянется невысокий и тонкий спинной плавник, который кзади расширяется и переходит в заостренный хвостовой плавник. Такое строение тела напоминает ланцет – режущий хирургический инструмент, что и дало название животному. На переднем конце имеется обширное предротовое отверстие, окруженное многочисленными щупальцами. Кзади от него вдоль боков снизу простираются метаплевральные складки, которые, срастаясь, формируют *атриальную полость*. В задней трети тела атриальная полость сообщается с внешней средой через *атриопор*, или *атриальное отверстие*. В области хвостового плавника находится анальное отверстие.

Анатомия. Двуслойные *покровы тела* образованы однослойным эпидермисом (который у ланцетника покрыт кутикулой) и нижележащим кориумом, или кутисом, состоящим из студенистой ткани. В эпидермисе встречаются бокаловидные железистые клетки.

Скелет ланцетника представлен хордой, которая в виде эластичного тяжа простирается вдоль тела животного до переднего конца

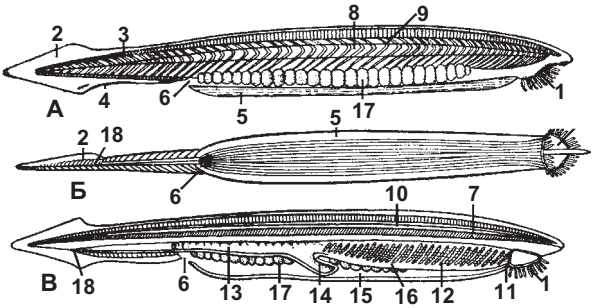


Рис. 362.
Ланцетник:
А – вид сбоку; Б – вид снизу; В – сагиттальный разрез; 1 – предротовое отверстие, окруженное щупальцами; 2 – хвостовой плавник; 3 – спинной плавник; 4 – подхвостовой плавник; 5 – метаплевральная складка; 6 – атриопор; 7 – хорда; 8 – миомер; 9 – миосепта; 10 – нервная трубка; 11 – парус; 12 – жаберные щели; 13 – кишка; 14 – печень; 15 – околожаберная полость; 16 – эндостиль; 17 – половые железы; 18 – анальное отверстие (по Грегори)

дальше нервной трубки, поэтому бесчерепных еще называют головохордовыми. Хорду окружает слой соединительной ткани, от которой кверху отходят выросты, защищающие нервную трубку. Кроме того, соединительнотканные волокнистые отростки этой оболочки, не содержащие клеточных элементов, образуют миосепты, разделяющие мышцы, и создают каркас в области жаберных щелей. Опорные структуры, заполненные студенистой тканью, имеются в плавниках, стенках предротовой воронки и щупальцах.

Мускулатура ланцетника сегментирована на всем протяжении тела. Отдельные мышечные группы (миомеры) разделены миосептами, которые, как мы уже говорили, сообщаются с соединительнотканной оболочкой хорды и происходят из нее. Миомеры располагаются вдоль тела по бокам от хорды. Они имеют вид отдельных, вставленных друг в друга конусов. Поскольку миомеры правой и левой сторон расположены асимметрично (т.е. напротив миомера одной стороны находится задняя и передняя половины соседних миомеров другой стороны), животное может сильно изгибать свое тело. Соматическая мускулатура, образованная поперечнополосатой мышечной тканью, иннервируется периферическими нервами, отходящими от нервной трубки. Относительно простая организация мышечной системы позволяет ланцетнику совершать несложные движения при плавании или рытье грунта.

Пищеварительная и дыхательная системы у ланцетника связаны между собой анатомически. Ротовое отверстие располагается на переднем конце тела в глубине предротовой воронки, которая окружена щупальцами. Вокруг самого ротового отверстия имеется кольцевая перепонка, называемая *парусом*. Мышечные элементы стенки паруса регулируют ширину ротового отверстия, т.е. действуют как сфинктер. Впереди от паруса находятся короткие щупальца, покрытые мерцательным эпителием, – это *мерцательный орган*, функцией которого является нагнетание воды в глотку, позади паруса – также короткие щупальца, которые не пропускают в пищеварительную трубку крупные частицы, т. е. выполняют функцию цедильного аппарата (фильтра).

Пищеварительный тракт начинается длинной глоткой, боковые стенки которой пронизаны многочисленными (до 150 пар) косо расположенными жаберными щелями. Деятельность мерцательного органа паруса и ресничного эпителия, выстилающего внутреннюю поверхность межжаберных перегородок, создает постоянный ток воды, которая поступает извне через ротовое отверстие в глотку, выходит из нее через жаберные щели в атриальную (околожаберную) полость и удаляется во внешнюю среду через атриопор. Когда вода омывает межжаберные перегородки, происходит газообмен между проходящей водой и кровью, которая течет по тонким сосудам перегородок. Кожные складки, ограничивающие с боков околожаберную полость, предохраняют от засорения

жаберный аппарат ланцетника, тем более что он постоянно зарывается в грунт. Кроме того, кислород поступает в организм животного через поверхность тела в процессе кожного газообмена.

Пищевые частицы, а ими для ланцетника являются взвешенные в воде частицы детрита и фитопланктон, задерживаются в глотке. Для этого в ней имеются желобки, выстланные слизистыми и ресничными клетками. По вентральной стороне глотки тянется самый крупный желобок – *эндостиль*, или *поджаберная борозда*. Реснички гонят слизь вдоль него по направлению к ротовому отверстию, там желобок раздваивается, огибает глотку изнутри с двух сторон и продолжается кзади в виде *наджаберной борозды*. Более мелкие желобки в виде полуколец располагаются вдоль межжаберных перегородок, наверху они также переходят в наджаберную борозду. Пищевые частицы, прилипнув к слизистому покрову эндостиля, гонятся ресничками вперед, затем, обогнув глотку, переходят в наджаберную бороздку и по ней движутся назад и попадают в кишку.

Кишка у ланцетника почти прямая, она не дифференцирована на специализированные отделы и заканчивается анальным отверстием вблизи основания подхвостового плавника. В начальной части кишки от ее вентральной (брюшной) стороны отходит в переднем направлении печеночный вырост, заканчивающийся слепо. Расщепление и всасывание проходит в кишке и в печени. При этом имеет место как полостное пищеварение, посредством ферментов, выделяемых в просвет кишки и полой печени, так и внутриклеточное, посредством фагоцитоза, что является примитивным признаком и в большей степени свойственно беспозвоночным животным. Часть тела ланцетника, расположенная позади глотки, содержит более обширную вторичную полость (целом), занимающую пространство между стенкой тела и кишкой.

Кровеносная система замкнутая, но устроена примитивно, сердце отсутствует (рис. 363). Венозная кровь собирается в венозный синус, от которого вперед направляется брюшная аорта. Этот сосуд располагается под глоткой и выполняет насосную функцию, поскольку его стенки периодически сокращаются и гонят кровь в парные приносящие жаберные артерии, большое количество которых (по числу межжаберных перегородок) отходит от брюшной аорты. Основание приносящих жаберных артерий расширено и также пульсирует, поэтому эти сосуды еще называют «жаберными сердцами». Следует

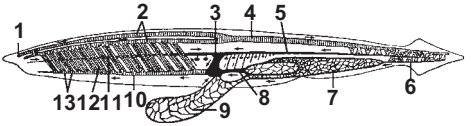


Рис. 363. *Схема кровеносной системы ланцетника:*

1 – сонная артерия; 2 – корни спинной аорты; 3 – левый кювьеров проток;4 – спинная аорта; 5 – левая задняя кардинальная вена; 6 – хвостовая вена; 7 – подкишечная вена; 8 – вена околожаберной полости; 9 – воротная система печени; 10 – брюшная аорта; 11 – левая передняя кардинальная вена; 12 – жаберные артерии; 13 – расширенные основания жаберных артерий (по Нирштрассу)

отметить, что жаберные артерии не распадаются на капилляры. Когда кровь проходит по жаберным сосудам, происходит газообмен с водой, омывающей межжаберные перегородки, и кровь, обогащаясь кислородом, становится артериальной. Из перегородок выходят выносящие жаберные артерии, несущие артериальную кровь, и впадают в парные корни аорты, проходящие над глоткой. Впереди от корней аорты отходят сонные артерии, кровоснабжающие передний отдел тела, а сзади корни соединяются, образуя спинную аорту, которая направляется назад и по ходу отдает сосуды ко всем участкам тела, где осуществляется тканевой газообмен. При этом артериальная кровь становится венозной. Следует отметить, что у ланцетников отсутствует настоящее микроциркуляторное русло, состоящее из капилляров с однослойной стенкой, поскольку кровь из мелких артерий попадает в межклеточные пространства, лишенные собственной стенки, откуда она поступает в вены. Однако система полостных лакун, как это свойственно членистоногим, не образуется, поэтому кровеносную систему ланцетника принято считать замкнутой.

Венозная кровь от передней части тела собирается в передние кардинальные вены (правую и левую), а от задней части тела – в задние кардинальные вены. Правая передняя вена сливается с правой задней, а левая передняя – с левой задней, при этом образуются соответственно правый и левый кювьеровы протоки, относительно широкие, но тонкостенные, впадающие в венозный синус.

Отдельный путь проходит венозная кровь, оттекающая от органов пищеварения. Она содержит много токсичных веществ и больше, чем в других сосудах, моносахаридов. Эта кровь собирается в подкишечную вену, которая направляется в печень, в ее стенках (у ланцетника печень полая) распадается на капилляры, образуя воротную систему печени. Напомним обычный путь крови: артерия → капилляры → вена; если при этом вена по своему ходу повторно образует микроциркуляторное русло и распадается на капилляры, то образуется воротная система, при этом кровь идет по такому пути: артерия → капилляры → вена → капилляры → вена. Проходя через печень, кровь очищается от вредных веществ, а из моносахаридов синтезируется нерастворимый гликоген, который не смещает осмотическое равновесие. Очищенная кровь покидает печень по печеночной вене, впадающей затем в венозный синус, из которого, как мы уже говорили, венозная кровь поступает в брюшную аорту.

Кровь ланцетника не содержит ни форменных элементов, ни дыхательных пигментов и поэтому бесцветна. Транспортируемые газы растворены непосредственно в плазме и в процессе газообмена (жаберного и тканевого) просто диффундируют в соответствии с градиентом концентрации.

Выделительная система представлена метанефридиями, которые по своему строению во многом сходны с органами выделения

кольчатых червей. Каждый нефридий представляет собой короткую изогнутую трубочку, которая одним концом обращена в полость тела (напоминаем, что у хордовых вторичная полость тела – целóм), а другим – в атриальную полость. Обращенная в целом часть нефридия имеет отверстия – *нефростомы*, прикрытые длинными булавовидными клетками – *соленоцитами* с тонким канальцем внутри. В канальце находится мерцательный волосок, биение которого гонит жидкость, поступившую в соленоцит из целома, в трубочку нефридия, которая при этом выводится через отверстие в околожаберную полость, а оттуда во внешнюю среду. Таким образом удаляются вредные продукты метаболизма.

Все нефридии (а их насчитывается около ста пар – по одному на две жаберные щели) находятся над глоткой. Среди них выделяется нефридий Гатчека, содержащий большое количеств соленоцитов, расположенных вблизи обширного сосудистого сплетения. Метанефридии имеют эктодермальное происхождение.

Нервная система подразделяется на центральную и периферическую. Центральная нервная система (ЦНС) представлена полой нервной трубкой, расположенной над хордой, которая образуется в эмбриональном периоде в процессе нейруляции из дорзальной эктодермы. На спинной стороне трубки хорошо заметен след срастания ее краев, или срастание неполное. У ланцетника еще нет разделения нервной трубки на головной и спинной мозг, как это наблюдается у всех черепных. Однако в переднем отделе нервная трубка несколько расширяется (эту область еще называют «мозговым пузырем»), также расширяется и невроцель (полость нервной трубки), образуя *желудочек*. Повреждение этого отдела ведет к нарушению координации движений. Вдоль нервной трубки располагаются особые нейроны – клетки Роде, дендриты которых образуют синапсы с чувствительными волокнами спинного корешка, а аксоны связаны между собой. Эти клетки распространяют импульсы по всей нервной трубке, т.е. выполняют функцию проводящих путей.

Периферическая нервная система образована нервами, метамерно отходящими от нервной трубки, и их волокнами. При этом с каждой стороны от нервной трубки отходят по два корешка – спинной и брюшной, которые, в отличие от черепных, не соединяются в единый нерв. Количество нервов соответствует числу мышечных сегментов (миомеров), при этом отхождение корешков на правой и левой половинах тела асимметрично и соответствует асимметрии миомеров (см. выше).

Спинной корешок является смешанным, его чувствительные волокна образуют сплетения в коже, а двигательные иннервируют гладкую мускулатуру внутренних органов. Интересно, что у ланцетника отсутствуют чувствительные ганглии и тела чувствительных нейронов (т.е. первые нейроны любой рефлекторной дуги)

располагаются непосредственно в ЦНС. Брюшной корешок является двигательным, от него отходят волокна к мышечным клеткам соответствующего миомера. Первые две пары нервов называются *головными*, а все остальные – *спинномозговыми*, что, конечно, чисто условно, поскольку (напоминаем) у ланцетника ЦНС не разделена на головной и спинной мозг.

Органы чувств у ланцетника развиты слабо, что, видимо, связано с его малоподвижным образом жизни. В эпидермисе рассеяны чувствительные клетки. Настоящих глаз нет, однако имеются светочувствительные *глазки Гессе*, состоящие из двух клеток – светочувствительной и расположенной под ней пигментной. Эти образования локализуются по краям невроцеля вдоль нервной трубки. К области невропора (отверстия на переднем конце нервной трубки, которое у взрослых животных зарастает) прилегает орган обоняния – ямка Келликера, открывающаяся на поверхности переднего конца тела.

Половая система представлена многочисленными (около 25 пар) гонадами, расположенными в полости тела вдоль атриальной полости (см. рис. 362) на уровне задней половины глотки и начального отдела кишки. Ланцетники являются раздельнополыми животными, но внешний вид мужских и женских половых желез очень схож (пузырьки с толстыми стенками).

До сих пор не известно, каким образом созревшие гаметы попадают в атриальную полость. По мнению ряда ученых, это происходит в результате разрыва стенки тела и половой железы, другие считают, что половые протоки все-таки образуются, но временно – на момент выхода половых продуктов. Так или иначе, половые продукты оказываются в атриальной полости и выводятся из нее током воды через атриопор. Оплодотворение и развитие происходит во внешней среде.

В отличие от взрослых особей, личинки вначале ведут свободноплавающий образ жизни (перемещаются в воде при помощи ресничек, которые покрывают все тело) и питаются планктоном. Развитие органов у личинки протекает асимметрично. Например, ротовое отверстие расположено на левой стороне, а жаберные щели левой стороны развиваются на брюшной стороне и только потом перемещаются в нужное место (на правой стороне жаберные щели появляются позже и на своем месте). У личинки отсутствует предротовая воронка и околожаберная полость (атриальная), поэтому жаберные щели открываются непосредственно во внешнюю среду. В последующем образуются и срастаются метаплевральные складки, формируя атриальную полость. На поздних этапах развития личинка опускается на дно. Продолжительность личиночной стадии составляет примерно три месяца.

ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ, ИЛИ ЧЕРЕПНЫЕ

Класс Хрящевые рыбы

В этот класс объединены рыбы, у которых в течение всей жизни сохраняется хрящевой скелет. У них по 5 – 7 жаберных отверстий, кожа покрыта плакоидной чешуей, отсутствует плавательный пузырь. Эти рыбы обитают в морях и океанах, в пресные водоемы (например, в реки) заходят редко. Размеры их от нескольких десятков сантиметров до 18 метров. Всего насчитывается около 600 видов хрящевых рыб, которые подразделяются на два подкласса: пластинчатожаберные и химеровые, или цельноголовые.

Подкласс Пластинчатожаберные. Большинство хрящевых рыб, а именно акулы и скаты, принадлежат этому подклассу.

Внешнее строение. Форма тела у акул торпедообразная, туловище немного сплюснуто в дорсовентральном направлении. У скатов дорсовентральное уплощение тела выражено значительно сильнее, что весьма выгодно для донного образа жизни. Подавляющее большинство скатов являются обитателями дна, и лишь немногие виды, например, скат манта, ведут пелагический образ жизни. Тело нечетко разделено на голову, туловище и хвост.

У большинства видов этого подкласса на переднем конце головы имеется вырост – *рострум*, или *рыло*. По бокам головы располагаются глаза, несколько позади и выше них находятся брызгальца. Ротовое отверстие в форме поперечной щели находится на нижней стороне головы, впереди рта располагаются парные ноздри, а позади – пять пар вертикальных жаберных щелей.

Туловищный отдел включает в себя часть тела от последней жаберной щели до отверстия клоаки, ее отверстие находится на нижней поверхности тела вблизи хвоста; далее продолжается хвостовой отдел тела.

Конечности рыб представлены плавниками, которые могут быть парными или непарными. Грудные и брюшные плавники являются парными, оба спинных (передний и задний) плавника непарные. У самцов акул на внутренних частях брюшных плавников образуются пальцевидные выросты, которые помогают при копуляции. Хвостовой плавник имеет неодинаковые лопасти – верхняя значительно больше и в нее заходит часть позвоночного столба. Такой тип называется *гетероцельным*.

Основным органом движения (движителем) является хвостовой плавник, боковые движения которого определяют поступательное движение тела. Такой способ перемещения очень эффективен (так, например, он более чем в 1,5 раза эффективнее гребного винта судов). Парные плавники позволяют рулить, а все непарные обеспечивают равновесие тела. У великолепных пловцов – акул –

обтекаемая форма тела сочетается с выпуклой спинной и уплощенной брюшной частями, что придает телу дополнительную подъемную силу. Это важно, поскольку хрящевые рыбы не имеют плавательного пузыря, а относительная масса их тела превышает массу воды (удельная масса тела у акул и скатов примерно 1,02 – 1,08), поэтому без движения они медленно погружаются в воду и в прямом смысле слова могут утонуть.

У хрящевых рыб, ведущих малоподвижный донный образ жизни (скатов), хвостовой плавник в значительной степени редуцируется, при этом пелагический скат манта перемещается не за счет движений хвоста, а за счет сильно развитых грудных плавников.

Анатомия. *Покровы тела* представлены двухслойной кожей. В эпидермисе располагаются многочисленные железистые клетки, секрет которых выделяется на поверхность кожи. В дерме развиваются чешуи, которые покрывают кожу и выполняют, главным образом, защитную функцию. У хрящевых рыб чешуя *плакоидная*, каждая чешуя представляет собой округлую пластинку остеодентина (вещество, близкое к дентину зубов позвоночных), на которой возвышается зубец, направленный назад. Зубец снаружи покрыт тонким слоем эмали, который, однако, выделяет не кориум, а эпидермис. Сама по себе такая чешуя – довольно грозное оружие, например, известно, что люди чаще всего страдают не от укусов акул, а от их кожи, соприкосновение с которой приводит к серьезным повреждениям мягких тканей. Впрочем, акульи укусы также непосредственно связаны с плакоидной чешуей, т. к. чешуи, переходя на челюсти, становятся зубами. Поскольку чешуи постоянно образуются, сломанные зубы многократно сменяются новыми.

Скелет хрящевых рыб хрящевой, он не окостеневает в течение всей жизни рыбы. Он подразделяется на осевой и добавочный. К осевому скелету относятся опорные структуры позвоночного столба и черепа, к добавочному – хрящевые элементы поясов и свободных конечностей (рис. 364).

Осевой скелет. *Позвоночный столб*, образованный соединенными между собой позвонками, в эмбриональном периоде заменяет первичную опорную струну – хорду (она во взрослом состоянии сохраняется в виде незначительных остатков между телами позвонков, а также в самих телах). Каждый позвонок состоит из тела и двух пар дуг: верхние дуги ограничивают отверстие спинномозгового канала,

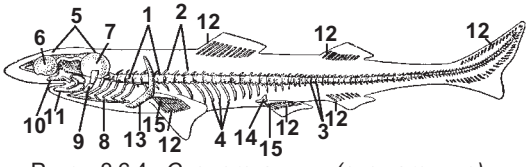


Рис. 364. *Скелет акулы (схематично):*
1 – позвонки; 2 – верхние дуги; 3 – нижние дуги; 4 – ребра; 5 – черепная коробка; 6 – обонятельная капсула; 7 – слуховая капсула; 8 – жаберная дуга; 9 – подъязычная дуга; 10 – нёбно-квадратный хрящ; 11 – меккелев хрящ; 12 – радиалии; 13 – плечевой пояс; 14 – тазовый пояс; 15 – базалии (по Шмальгаузену)

нижние дуги. Тело позвонка имеет в центре отверстие, через которое проходит хорда – ее остатки сохраняются в течение всей жизни. Позвонки рыб, в том числе и хрящевых, являются *амфицельными*, т. е. имеют двояковогнутые тела.

В позвоночном столбе выделяют два отдела: туловищный и хвостовой. В туловищном отделе к нижним дугам, образующим короткие боковые отростки, прикрепляются ребра, которые не доходят до нижней части тела. В позвонках хвостового отдела нижние дуги срастаются между собой и образуют *гемальный канал*, в котором проходят крупные кровеносные сосуды.

Череп подразделяется на *мозговой* (выполняет функцию защиты головного мозга) и *висцеральный* (является скелетом переднего отдела пищеварительной системы и образует опору для жаберного аппарата). Оба отдела имеют различное происхождение и объединяются лишь в ходе эмбрионального развития.

Мозговой череп включает в себя мозговую коробку, капсулы органов чувств и скелет рострума (рыла). Мозговая коробка образуется как продолжение позвоночного столба из двух хрящевых зачатков в соединительнотканной оболочке переднего отдела хорды – *парахордалий* и лежащих спереди от них *трабекул*. Срастание этих хрящей и увеличение их размеров приводит к формированию хрящевой пластинки, выполняющей функцию основания мозгового черепа. Сбоку самостоятельно формируются *боковые хрящи*, которые участвуют в образовании боковых стенок черепа. В это же время парные хрящевые капсулы образуются вокруг развивающихся органов чувств (слуха, обоняния, зрения). Затем капсулы срастаются с мозговой коробкой, образуя единый хрящевой череп, закрытый со всех сторон (только в переднем отделе верхней части черепа – крыше – сохраняется отверстие – *фонтанель*, затянутое соединительнотканной мембраной). В мозговом черепе выделяют несколько отделов: затылочный, слуховой, обонятельный, глазницы, дно и крышу. *Рострум* представлен хрящом ложковидной формы.

Висцеральный череп состоит из челюстного аппарата, подъязычной дуги и жаберных дуг. Он образуется из висцеральных дуг в стенках передней части кишечника и образует опору для него и жаберного аппарата. Первые две пары висцеральных дуг редуцируются, они представлены у хрящевых рыб губными хрящами. Третья пара преобразуется в челюстную дугу, которая с каждой стороны формирует по две пары хрящей: верхний парный хрящ (*нёбно-квадратный*) выполняет функцию верхней челюсти, нижний, тоже парный (*меккелев*), является нижней челюстью. Половинки обоих хрящей срастаются между собой, поэтому образуются цельные верхняя и нижняя челюсти.

Подъязычная дуга, образующаяся из четвертой пары висцеральных дуг, состоит из двух парных хрящей – *гиомандибуляре*, или *подвесок*, и *гиоида*, а также одного непарного – *копулы*, которая соединяет левый и правый гиоиды. Подъязычная дуга подвижно

соединяет висцеральный череп с мозговым. Для этого гиомандибуляре в своей нижней части образует сустав в месте соединения верхней и нижней челюстей, а в верхней части образует сустав со слуховым отделом мозговой коробки. Такой тип сочленения мозгового и висцерального отделов черепа называется *гиостилией*. У немногих видов примитивных акул дополнительно имеется сочленение передней части нёбно-квадратного хряща с дном мозгового черепа, это называется *амфистилия*. Наконец, у химер нёбно-квадратный хрящ полностью срастается с дном черепа – это *аутостилия*. Сзади подъязычной дуги находится остаток жаберной щели – *брызгальце*.

Позади подъязычной дуги расположены жаберные дуги, которых у большинства хрящевых рыб насчитывается пять пар, что соответствует числу жаберных щелей (у некоторых акул их может быть больше: 6 – 7). Каждая дуга образована четырьмя парными подвижно соединенными хрящами и непарной копулой, которая их внизу объединяет. Копулы большинства акул сливаются в единую пластинку. На каждой жаберной дуге (за исключением последней) находятся жабры.

Добавочный скелет представляет собой скелет конечностей, которыми у всех рыб, в том числе и хрящевых, являются плавники (парные и непарные). Внутренней опорой для непарных плавников служит ряд палочковидных хрящей – *радиалий*, расположенный в мышцах тела. В толще самого плавника находятся многочисленные *эластиновые нити*, которые имеют кожное происхождение.

Парные плавники имеют дополнительную опору в теле животного, которой становятся пояса конечностей. В соответствии с названием парных плавников различают пояса передних и задних конечностей. Пояс передних конечностей (грудной, или плечевой, пояс) у хрящевых рыб образован цельным дугообразным хрящом, охватывающим тело снизу и с боков. Этот хрящ не соединяется с осевым скелетом и свободно лежит в мышцах тела. На правой и левой сторонах имеется по выступу, к которому прикрепляются хрящи свободной конечности. Хрящи передней конечности образуют три отдела. Непосредственно к поясу прикрепляются три базальных хряща, или *базалии*, к которым, в свою очередь, прикрепляются радиалии, образующие несколько последовательных рядов. Наконец к дистальному отделу радиалий прикрепляются тонкие и длинные эластиновые нити, составляющие непосредственную опору для парных грудных плавников – свободных передних конечностей.

Пояс задних конечностей (брюшной, или тазовый, пояс) является внутренней опорой свободных задних конечностей, которыми являются парные брюшные плавники. Этот пояс устроен проще, чем пояс передних конечностей, и представляет собой палочковидный хрящ, лежащий поперек тела перед клоакой. С каждой стороны (справа и слева) к хрящу прикрепляется по одной базалии, к наружному краю которой крепятся радиалии свободной задней

конечности (брюшного плавника). Внутренней опорой самого плавника также являются эластиновые нити. У самцов акул удлиненные базалии брюшных плавников образуют копулятивный орган.

Мышечная система представлена поперечнополосатой соматической (скелетной) мускулатурой и гладкой мускулатурой внутренних органов и сосудов. Соматическая мускулатура происходит из миотомов сомитов, она подразделяется на мышцы туловища, головы и конечностей (плавников). Лучше всего развита туловищная мускулатура, на долю которой приходится значительная часть массы тела. Для рыб характерна сегментация туловищных мышц. Сегменты отделены друг от друга тонкими соединительнотканными септами. Каждый сегмент – миомер – S-образно изогнут. Мышцы туловища располагаются по бокам тела, особенно много их на спинной стороне. Попеременно сокращаясь, мышцы правой и левой сторон выполняют функцию локомоторного органа, при этом по телу рыбы в переднезаднем направлении проходят волны и хвост отталкивает воду назад, что обеспечивает поступательное движение вперед.

Мышцы головы приводят в движение челюстной аппарат, а мышцы конечностей управляют движениями плавников. Специализированные мышечные пластинки преобразуются в электрические органы, которыми обладают некоторые хрящевые рыбы (например, электрический скат способен генерировать разряд мощностью около 70 В).

Пищеварительная система состоит из пищеварительного тракта и пищеварительных желез. Пищеварительный тракт подразделяется на ротовую полость, глотку, желудок, тонкую и толстую кишку. Ротовое отверстие располагается на нижней стороне головы и ограничено челюстями, покрытыми многочисленными зубами (образуются из плакоидных чешуй). Они располагаются в несколько рядов (обычно 5 – 6, иногда – до 15), имеют коническую форму и обращены назад, что позволяет рыбе эффективно удерживать добычу. В течение жизни зубы могут несколько раз сменяться, в частности, подсчитано, что за 10 лет у акулы может смениться до 24 000 зубов.

Ротовая полость переходит в глотку, которая сообщается с внешней средой через жаберные щели в ее стенках. У некоторых акул (гигантской и китовой), питающихся планктоном, на жаберных дугах имеются густые тычинки, которые образуют цедильный аппарат. Однако большинство хрящевых рыб являются хищниками и питаются живой добычей или поедают погибших водных животных. Слюнные железы у рыб отсутствуют, поскольку вода постоянно поступает в ротовую полость и глотку.

Глотка продолжается в короткий пищевод, который, в свою очередь, открывается в V-образно изогнутый желудок (рис. 365). Желудок состоит из двух частей – более крупной передней кардиальной и задней пилорической. В стенках желудка имеются многочисленные железы, выделяющие компоненты желудочного сока.

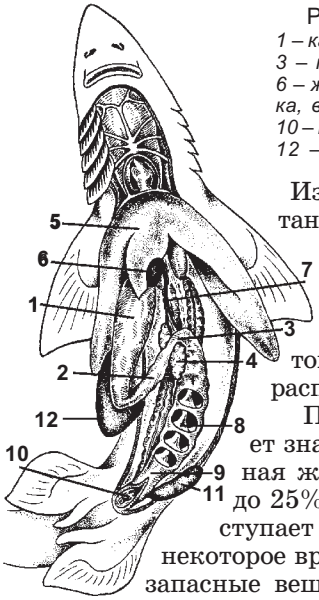


Рис. 365. *Пищеварительная система акулы:*
1 – кардиальная часть желудка; 2 – его пилорическая часть; 3 – тонкая кишка; 4 – поджелудочная железа; 5 – печень; 6 – желчный пузырь; 7 – желчный проток; 6 – толстая кишка, в вырезе виден спиральный клапан; 9 – прямая кишка; 10 – клоака; 11 – ректальная железа (орган солевого обмена); 12 – селезенка (по Левушкину и соавт., с изменениями)

Из пилорического отдела частично переработанная пищевая кашица поступает в очень короткую тонкую кишку, в которую впадают протоки двух крупных пищеварительных желез: поджелудочной и печени. Поджелудочная железа акул представляет собой анатомически оформленную структуру, которая расположена в брыжейке тонкой кишки.

Печень образует две или три лопасти и имеет значительно более крупные, чем поджелудочная железа, размеры (у акул на нее приходится до 25% от всей массы тела). Из печени желчь поступает в желчный пузырь, где накапливается и некоторое время сохраняется. В печени откладываются запасные вещества, причем для акул это имеет особое значение, поскольку в их печени запасается так много жира (кстати, он очень богат витамином А, что делает акул привлекательным объектом промысла), что весомо повышает плавучесть этих рыб – у хрящевых рыб отсутствует плавательный пузырь, который мог бы их поддерживать в толще воды. У длительно голодающих рыб печень теряет запасные вещества и сильно уменьшается в размерах.

Из тонкой кишки пищевая кашица переходит в широкую толстую кишку. У хрящевых рыб там имеется спиральный клапан, представляющий собой винтообразную складку, образованную стенкой кишки. Из-за этого заметно увеличивается функциональная поверхность кишки (поверхность всасывания), что эффективно компенсирует относительно малую длину кишечной трубки. В толстой кишке заканчивается переработка высокомолекулярных пищевых веществ и происходит всасывание образовавшихся при этом продуктов.

Толстая кишка заканчивается прямой кишкой, которая открывается в клоаку. Кроме нее, туда впадают половые протоки и протоки мочевыделительной системы.

Дыхательная система имеет специализированные органы газообмена – жабры, расположенные на межжаберных перегородках, которые отходят от жаберных дуг. Напомним, что стенки глотки с обеих сторон (правой и левой) пронизаны жаберными щелями, которые разделены межжаберными перегородками. В толще этих перегородок как раз находятся упомянутые хрящевые жаберные дуги. По обеим сторонам межжаберной перегородки располагаются многочисленные выросты – жаберные лепестки, которые имеют эктодермальное происхождение.

Газообмен происходит, когда вода, поступающая через ротовое отверстие в глотку, выходит через жаберные щели во внешнюю среду, омывая при этом жаберные лепестки, следовательно, ток воды всегда односторонний. Тонкие стенки жаберных лепестков густо оплетены кровеносными сосудами, несущими венозную кровь, после насыщения кислородом от жабр оттекает уже артериальная кровь. У акул газообмен осуществляется пассивно в процессе движения. При этом вода все время проникает через открытый рот в глотку и покидает ее через жаберные отверстия. При снижении скорости, тем более при остановке акулы, вода перестает поступать в рот, и процесс насыщения крови кислородом сильно замедляется. Поэтому акулы вынуждены все время двигаться, чтобы «не захлебнуться», как это ни странно звучит по отношению к рыбе. Скаты, которые большую часть времени проводят лежа на донном субстрате (исключение составляют немногие пелагические, т. е. постоянно плавающие в толще воды скаты – манты), вынуждены активно засасывать воду за счет периодического расширения полости глотки, при этом межжаберные перегородки прижимаются к телу, поскольку в полости глотки создается пониженное давление. Мускулатура ротовой полости и стенок глотки, сокращаясь, выдавливает воду, которая омывает жаберные лепестки из глотки через жаберные щели (ротовое отверстие при этом закрыто).

Кровеносная система представлена сердцем и сосудами, образующими один круг кровообращения. Общая схема сосудистой системы соответствует таковой у хордовых, т. е. имеются два основных сосуда – брюшная и спинная аорты, при этом по брюшной аорте кровь движется к голове, а по спинной – к хвосту. У рыб имеется сердце, которое эмбрионально возникает из двух петель брюшной аорты, причем из задней петли развивается предсердие, а из передней – желудочек. Следовательно, у рыб сердце состоит из двух камер – предсердия и желудочка. Мышечная составляющая стенки сердца (миокард) образована поперечнополосатыми кардиомиоцитами. Относительные размеры сердца хрящевых рыб самые маленькие среди всех позвоночных.

Сердце выполняет функцию насоса, обеспечивающего движение крови по артериям. У рыб сердце перекачивает только венозную кровь, которая поступает в предсердие из прилегающего к нему тонкостенного венозного синуса. У хрящевых рыб дистальный отдел желудочка (область перехода его в аорту) образует *артериальный конус*.

Артериальная система начинается с брюшной аорты, в которую продолжается артериальный конус. Венозная кровь должна быть доставлена к органам газообмена – жабрам, где она насыщается кислородом. Для этого от брюшной аорты отходят пять пар приносящих жаберных сосудов (в соответствии с количеством жабр). Насыщенная кислородом в капиллярах жаберных лепестков кровь, ставшая теперь артериальной, направляется в общие

выносящие жаберные артерии, которые, сливаясь, образуют парные продольные сосуды – корни спинной аорты. Затем корни аорты сливаются и образуют спинную аорту, а от передней пары корней аорты вперед отходят сонные артерии, несущие кровь к голове. Спинная аорта, расположенная под позвоночным столбом, направляется в хвостовой отдел тела, по пути отдавая более мелкие сосуды, кровоснабжающие все внутренние органы и стенки тела.

Венозная система осуществляет отток крови от внутренних органов и стенок тела. Венозная кровь от передней части тела (прежде всего от головы) собирается в передние кардинальные вены (их две), а от задней части тела (кроме кишечника, селезенки и парных плавников) – в задние кардинальные вены. Как и у ланцетника, передние и задние кардинальные вены соответствующей стороны, сливаясь, образуют кювьеровы протоки (правый и левый), которые впадают в венозное расширение – венозный синус.

Образование задних кардинальных вен связано с воротной системой почек. Сначала венозная кровь собирается в непарную хвостовую вену, которая вблизи почек делится на воротные вены почек. Эти вены вступают в почки и распадаются там на капилляры, образуя воротную систему почек. Очистившись от продуктов обмена, кровь собирается в задние кардинальные вены, которые выходят из почек, направляются вперед к передним кардинальным венам и, сливаясь с ними, образуют кювьеровы протоки.

Как и у ланцетников, отходящие от органов пищеварения вены соединяются с селезеночной веной и образуют крупную воротную вену, которая проникает в печень и образует там воротную систему (распадается на капилляры). Из печени кровь оттекает по печеночной вене, непосредственно впадающей в венозный синус.

Общий относительный объем крови по отношению к массе тела у хрящевых рыб ниже, чем у других классов позвоночных. Вероятно, это связано с образом жизни рыб, например, вода поддерживает тело, что сильно упрощает необходимость преодолевать силу всемирного тяготения. Кроме того, горизонтальное положение тела способствует экономии энергии и облегчает передвижение крови – ее не надо проталкивать высоко вверх, что имеет место, например, в кровеносной системе жирафа. Видимо, поэтому у рыб маленькое сердце.

Кровь состоит из плазмы и форменных элементов всех основных типов (эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов). Основным органом образования всех форменных элементов является селезенка, а также почки (особенно передняя часть), ретикулярный синцитий, расположенный у основания жаберных лепестков, кроме того, эритроциты формируются в слизистой оболочке кишечника. В селезенке происходит не только гемопоэз, но и распад старых эритроцитов. Интересно, что у рыб в периферической крови постоянно находится большое количество незрелых эритроцитов, что не является признаком патологии, как у взрослых млекопитающих. *Эритроциты даже в зрелом*

состоянии содержат ядро. Количество форменных элементов и их соотношения широко варьируют у разных видов. По сравнению с другими классами позвоночных кровь рыб содержит относительно немного эритроцитов и имеет низкую кислородную емкость.

У рыб имеется примитивная *лимфатическая система*, представленная тонкостенными лимфатическими сосудами разного калибра, лимфатические узлы отсутствуют. Лимфатическая система, наряду с венозной, обеспечивает дренаж тканей, удаляя скапливающуюся в них жидкость, которая поступает с кровью.

Выделительная система представлена парой *туловищных почек* (*мезонефросов*), которые ввиду удлиненных тел располагаются в полости тела вдоль позвоночного столба. Передние концы почек сужены, а задние расширены. Мезонефросы являются функционирующими органами выделения у взрослых особей, однако в ходе эмбрионального развития сначала закладываются головные почки (предпочки, или пронефросы) и лишь затем они сменяются на туловищные почки. Предпочка внешне похожа на метанефридии кольчатых червей или бесчерепных. Она образована большим количеством канальцев, каждый из которых свободным концом открывается во вторичную полость тела, а противоположным – в общий для всех канальцев выводной проток, который называется *пронефрическим каналом*. Свободный конец расширен в виде воронки – *нефростома*, куда из полости тела поступает жидкость. В отличие от ланцетников, нефростомы предпочки не имеют соленоцитов, кроме того, канальцы располагаются не метамерно, а компактно. Предпочка удаляет вещества, растворенные в полостной жидкости, кроме того, вблизи нефростомов образуются сосудистые сплетения, из которых фильтруется плазма крови и затем поступает в полость канальцев.

Пронефрос функционирует только у зародышей и сменяется более совершенной туловищной почкой, которая закладывается позади предпочки. В отличие от головной почки, канальцы туловищной почки образуют слепые расширения – боуменовы капсулы, окружающие сосудистый клубочек (рис. 366). Из клубочка выходит выносящий сосуд, который также несет артериальную кровь. Боуменова капсула вместе с сосудистым клубочком называется мальпигиевым (почечным) тельцем, которое вместе с канальцем составляет структурно-функциональную единицу почки – *нефрон*. У хрящевых рыб в нефроне еще сохраняется воронка (нефростом), но функциональная нагрузка ее невелика.

Кровь, проходя под давлением через сосуды клубочка, теряет часть плазмы, которая выжимается в полость боуменовой капсулы и является первичной мочой. Основным отличием туловищной почки от головной является то, что она обеспечивает фильтрацию непосредственно крови, а не полостной жидкости, как это происходит в головной почке. Это значительно эффективнее, поскольку из всех жидкостей внутренней среды именно кровь обеспечивает дальний транспорт веществ, в том числе и токсичных.

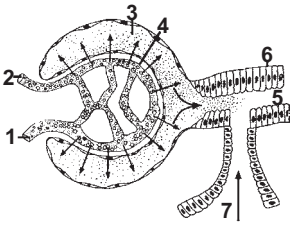


Рис. 366. *Боуменова капсула с сосудистым клубком :*

1 – приносящий кровеносный сосуд; 2 – выносящий кровеносный сосуд; 3 – боуменова капсула; 4 – сосудистый клубок; 5 – первичная моча; 6 – почечный каналец; 7 – воронка почечного канальца (нефростом), открывающаяся в полости тела (по Клегг, с дополнениями)

Из капсулы первичная моча поступает в каналец нефрона. Первичная моча, проходя по канальцу нефрона, освобождается от нужных организму веществ (они возвращаются обратно в кровь), но обогащается продуктами жизнедеятельности, становясь вторичной мочой, объем которой всегда меньше, чем объем первичной мочи, за счет реабсорбции. У хрящевых рыб конечным продуктом азотистого обмена является мочевина. Из нефрона вторичная моча поступает в собирательные трубочки, которые, в свою очередь, впадают в парные мочеточники. В туловищной почке мочеточником является пронефрический канал пронефроса, получивший название *мезонефрального канала (протока), или вольфова канала (протока)*. Мочеточники тянутся вдоль брюшной стороны почек, затем соединяются и впадают общим отверстием в клоаку. У самцов протоки мочевыделительной и половой систем связаны между собой.

Половая система хрящевых рыб представлена парными половыми железами и половыми протоками. *Мужская половая система* анатомически связана с мочевыделительной системой (рис. 367). Протоки парных удлиненных семенников проходят через вещество почки и впадают в вольфов проток, который у самцов выполняет две функции: мочеточника и семяпровода. Канальцы переднего отдела почки не участвуют в образовании мочи и сообщаются с семявыносящими канальцами, соответственно, вся передняя часть почки, окружающая начальный сильно извитой отдел семяпровода, называется придатком семенника. Оба вольфова протока соединяются и впадают в мочеполовой синус, который открывается на вдающемся в клоаку мочеполовом сосочке. У самцов почти полностью редуцируется мюллеров проток (о нем будет сказано ниже), однако его остатки образуют парные мешки – семяприемники, которые прилегают к семенным пузырькам и также впадают в мочеполовой сосочек.

Женская половая система полностью отделена от мочевыделительной. У самок хрящевых рыб вольфов проток выполняет только функцию мочеточника, а почки не связаны с половой системой. Парные половые железы (яичники) расположены в полости тела, будучи фиксированными на стенке посредством брыжейки. В отличие от семенников, яичники не сообщаются непосредственно с половыми протоками, а выделяют половые клетки в полость тела, и уже оттуда гаметы попадают в протоки. Ими у самок хрящевых рыб являются *мюллеровы протоки*, которые эмбрионально развиваются в результате расщепления пронефрического протока на два: один из них становится вольфовым протоком, а другой – мюллеровым. Обращаем

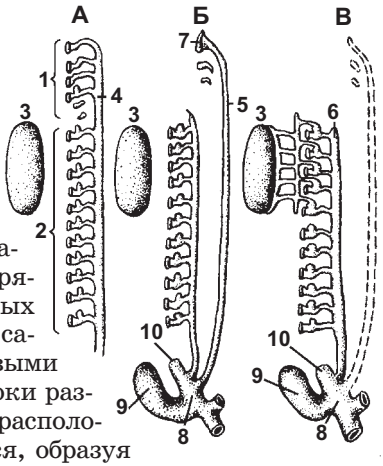


Рис. 367. *Схема взаимосвязи выделительной и половой систем у водных позвоночных:*
А – зародышевое состояние; Б – взрослая самка; В – взрослый самец: 1 – предпочка; 2 – туловищная почка; 3 – гонада; 4 – канал предпочки; 5 – мюллеров канал; 6 – вольфов канал; 7 – воронка яйцевода; 8 – клоака; 9 – мочевой пузырь; 10 – прямая кишка (по Шмальгаузену)

внимание на то, что подобное образование мюллерова протока свойственно хрящевым рыбам, но у других позвоночных они могут возникать в эмбриогенезе самостоятельно, параллельно с вольфовыми протоками. У самок мюллеровы протоки развиваются в яйцеводы. Задний конец, расположенный вблизи яичника, расширяется, образуя воронку яйцевода, которая соответствует нефростому головной почки. В начальном отделе яйцеводов находятся скорлуповые железы, секрет которых формирует оболочку яиц. Задние расширенные отделы яйцеводов иногда называются «маткой», они открываются в клоаку самостоятельными отверстиями, не сообщаясь с мочеточниками.

Развитие. Оплодотворение у хрящевых рыб внутреннее, при этом сперма за счет сокращений стенок семенных пузырьков и семенных мешков выталкивается в клоаку и с помощью копулятивных органов вводится в клоаку самки, а из нее в половые пути.

Яйцеклетка через разрыв в стенке яичника сначала попадает в полость тела, а затем через воронку, которая к этому моменту увеличивается в размерах, проникает в просвет яйцевода. В передних отделах яйцевода за счет секрета скорлуповых желез образуется оболочка яйца, там же происходит оплодотворение, затем оформленное яйцо за счет перистальтики стенок мюллерова протока перемещается по направлению к «матке».

Яйца акул очень крупные (например, яйцо китовой акулы достигает более 50 см в длину), покрыты плотной оболочкой и часто имеют сложную форму. Обычно яйца откладываются поодиночке в укромном месте, после чего ни один из родителей не оказывает потомству никакого внимания. Лишь немногие хрящевые рыбы (например, полярная акула) мечут многочисленную мелкую икру. Яйцо рыб относится к *телолецитальному* типу, т. е. содержит очень большое количество желтка, сосредоточенного у одного из полюсов яйца, поэтому дробление дискоидальное. Развитие практически полностью проходит внутри яйца, так что из него обычно выходит вполне сформированное животное.

У многих хрящевых рыб оплодотворенное яйцо остается в половых путях, и там проходит свое развитие эмбрион, который вначале питается за счет запасов желтка, однако в дальнейшем

происходит сращивание стенок желточного мешка со стенками «матки», где это яйцо находится. Между развивающимся эмбрионом и матерью образуется общая сеть кровеносных сосудов, через которые происходит обмен веществами. Это напоминает плаценту млекопитающих. По окончании эмбрионального развития молодое животное выходит из половых путей и сразу же начинает самостоятельную жизнь.

Нервная система анатомически подразделяется на центральную и периферическую, а физиологически – на соматическую и вегетативную. К центральной нервной системе (ЦНС) относят спинной и головной мозг, вся нервная ткань, расположенная за пределами этих образований, составляет периферическую нервную систему.

Организация ЦНС у рыб (в том числе и хрящевых) находится на значительно более высоком уровне, нежели у бесчерепных. Напомним, что у ланцетника ЦНС образована недифференцированной нервной трубкой, головной мозг отсутствует. У рыб нервная трубка дифференцирована на заднюю часть – спинной мозг и переднюю – головной мозг, при этом поперечные размеры головного мозга заметно увеличиваются (по сравнению со спинным), и он, несмотря на то что протяженность спинного мозга значительно бóльшая, имеет примерно равную с ним массу. Общее строение ЦНС у рыб по сравнению с высшими позвоночными животными достаточно примитивно, у них маленький мозг (у хрящевых рыб всего 0,006 – 0,44% от массы тела, тогда как у млекопитающих – 0,3 – 3,0%), слабо развит передний мозг и др.

Спинной мозг имеет вид тонкого шнура и находится в позвоночном канале, образованном верхними дугами позвонков, которые защищают его от повреждений.

Головной мозг образуется как расширение переднего отдела нервной трубки.

Вначале образуется вздутие переднего участка нервной трубки (стадия одного мозгового пузыря); затем этот пузырь делится двумя неполными поперечными перетяжками на три пузыря (стадия трех мозговых пузырей); в дальнейшем происходит дифференцировка образовавшихся пузырей на специализированные отделы головного мозга. Передний пузырь дает начало двум отделам: большому (конечному) мозгу и промежуточному мозгу, средний отдел не делится и становится средним мозгом, задний пузырь преобразуется в ромбовидный мозг, который подразделяется на задний мозг и продолговатый мозг, последний без видимых границ (у большинства позвоночных, но не у млекопитающих) переходит в спинной мозг. У млекопитающих в состав заднего мозга входит мост и мозжечок, у всех остальных позвоночных мост в самостоятельный отдел головного мозга не выделяется, поскольку связи между спинным мозгом и головным мозгом у них еще малочисленны.

Остатки невроцеля сохраняются в отделах головного мозга в виде его желудочков: соответственно, полости конечного – латеральные

желудочки, промежуточного – третий желудочек, ромбовидного мозга – четвертый желудочек и среднего мозга – водопровод. Те участки мозга, в которых угадывается нервная трубка (продолговатый мозг, средний мозг и промежуточный мозг), составляют ствол мозга; мозжечок и полушария большого мозга образуются позже и к стволу не относятся.

У каждого класса позвоночных имеются характерные особенности строения отделов головного мозга. Среди хрящевых рыб головной мозг наиболее дифференцирован у акуловых в связи с высоким уровнем развития органов чувств. *Продолговатый мозг* является продолжением спинного мозга, поэтому он во многом сходен с ним по своему строению. От продолговатого мозга отходят шесть из десяти пар черепно-мозговых (черепных) нервов (ЧМН). Здесь сосредоточены центры, управляющие деятельностью кровеносной, пищеварительной, дыхательной, выделительной систем, опорно-двигательного аппарата, а также органов чувств (равновесия, слуха, вкуса, боковой линии).

Через продолговатый мозг проходят связи между спинным и головным мозгом, однако у рыб таких волокон относительно немного, и среди них особенно интересны пара *гигантских маутнеровских клеток*, которые, кроме рыб, имеются еще у амфибий (кроме взрослых бесхвостых). Тела этих клеток расположены в области дна продолговатого мозга, а их толстые аксоны направляются в спинной мозг и проходят его до конца. Функцией маутнеровских клеток является общий контроль за местными спинномозговыми рефлексами, управляющими последовательными изгибами тела в процессе движения рыбы в толще воды.

У хрящевых рыб хорошо развит *мозжечок*, который возвышается над стволом мозга. Его функция – координация и регуляция движений, поэтому у быстрых пловцов – акул – он достигает больших размеров. Следует отметить, что мозжечок не связан непосредственно с органами чувств, поэтому работает пассивно под воздействием импульсов, поступающих из спинного мозга или от других отделов головного мозга, которые получают первичную информацию от рецепторов по волокнам ЧМН (главным образом из среднего и продолговатого мозга). Главные «источники информации» для мозжечка – это импульсы от проприорецепторов, расположенных в мышцах и сухожилиях, и от акустической области, расположенной рядом с мозжечком, куда поступают импульсы от органов слуха и равновесия, а также боковой линии.

Средний мозг – наиболее крупный и развитый отдел головного мозга. Основная часть его образует две крупные *зрительные доли*. В средний мозг поступает информация от органов чувств, происходит ее анализ и синтез, оттуда эфферентные импульсы направляются в другие отделы головного мозга и в спинной мозг. Поэтому средний мозг (точнее его крыша) у рыб является интегрирующим центром нервной системы. Головной мозг хрящевых

и костных рыб, а также амфибий, в котором высшим центром интеграции нервной деятельности является средний мозг, относят к *ихтиопсидному* типу. В области среднего мозга образуется изгиб мозга, который имеется и у других позвоночных.

В состав *промежуточного мозга* входят зрительные бугры (таламусы), к которым подходят зрительные тракты, образовавшиеся в результате частичного перекреста зрительных нервов. В таламусы (причем не только рыб, но и других позвоночных) поступает информация от всех органов чувств, там находится центр координации движений и переключаются аксоны нейронов, направляющиеся от базальных ядер больших полушарий в ствол мозга. Нижняя часть промежуточного мозга – гипоталамус – содержит многочисленные ядра, содержащие не только типичные нейроны, но и нейросекреторные клетки, синтезирующие нейрогормоны. В промежуточном мозге имеются два придатка: верхний придаток – эпифиз (эндокринная железа) и нижний, который образует заднюю долю другой железы внутренней секреции – гипофиза. Передняя доля гипофиза образуется независимо от задней путем впячивания эктодермы ротовой бухты (карман Ратке), и у хрящевых рыб сохраняется сообщение с ротовым эпителием. Гипоталамус вместе с гипофизом образуют гипоталамо-гипофизарную систему, которая регулирует деятельность внутренних органов и эндокринных желез.

Большой (*конечный*) *мозг* разделен неполной перегородкой на два относительно крупных полушария, при этом нервные клетки имеются не только в их основании и в боковых стенках, но и частично в крыше. К полушариям прилегают *обонятельные луковицы*, в которых заканчиваются волокна обонятельного нерва, т. е. они являются первичным обонятельным центром. Основная масса серого вещества сосредоточена в базальных ядрах – полосатых телах, лежащих в вентральном отделе полушарий. *В отличие от высших позвоночных, серое вещество полушарий располагается внутри, а снаружи находится белое вещество.* Основной функцией конечного мозга рыб является обработка обонятельных импульсов, кроме того, он участвует в регуляции двигательной активности и поведения, поскольку связан с промежуточным и средним мозгом.

Спинной мозг у всех рыб полностью заполняет спинномозговой канал позвоночного столба, т. е. простирается до его конца, однако у более высокоорганизованных позвоночных проявляется тенденция к сокращению длины спинного мозга. На всем протяжении спинной мозг сегментирован.

Вегетативная нервная система у хрящевых рыб развита относительно слабо, анатомически она представлена разобщенными ганглиями, которые разбросаны вдоль позвоночного столба. Нейроны, находящиеся в этих ганглиях, с помощью отростков связаны с центрами, расположенными в спинном мозге, и с внутренними органами.

Периферическая нервная система включает в себя черепные и спинномозговые нервы. У рыб, в том числе и хрящевых, насчитывается одиннадцать пар черепных нервов: I – обонятельные, образованы чувствительными волокнами, идущими от чувствительного эпителия обонятельного мешка до обонятельных луковиц; II – зрительный, сформирован чувствительными волокнами, идущими от сетчатки глаза до зрительных центров; III – глазодвигательный, посылает двигательные волокна к четырем глазодвигательным мышцам (нижней, медиальной и верхней прямым и нижней косой); IV – блоковый, двигательный, посылает двигательные волокна к верхней косой мышце глаза; V – тройничный, смешанный, делится на три ветви: глазничная (чувствительная) иннервирует кожу передней части рыла, верхнечелюстная и нижнечелюстная (смешанные) – чувствительные волокна иннервируют слизистую оболочку ротовой полости, зубы, а двигательные – мышцы челюстной дуги; VI – отводящий, двигательный, иннервирует латеральную (наружную) прямую мышцу глаза; VII – лицевой, смешанный, образует несколько ветвей, иннервирующих слизистую оболочку ротовой полости, нижнюю поверхность головы и органы боковой линии головы (чувствительные волокна), а также мускулатуру подъязычной дуги (двигательные волокна); VIII – слуховой, чувствительный, несет импульсы от внутреннего уха; IX – языкоглоточный, смешанный, иннервирует слизистую оболочку глотки (чувствительные волокна) и все мышцы первой жаберной дуги (двигательные волокна); X – блуждающий, образует четыре жаберные ветви (иннервируют жаберные дуги от второй до пятой, при этом образуются две ветви: передняя чувствительная и задняя смешанная, иннервирует мускулатуру дуг), внутренностную ветвь (направляется в брюшную полость и иннервирует там внутренние органы – вегетативные парасимпатические волокна), боковую (иннервирует органы боковой линии туловища и хвоста), это самый длинный ЧМН. Добавочный (XI) и подъязычный (XII) у хрящевых и других рыб находятся в зачаточном состоянии (их корешки отходят позади десятой пары). Все черепные нервы, начиная с тройничного, отходят от продолговатого мозга.

Спинномозговые нервы метамерно образуются в результате слияния передних и задних (спинных и брюшных) корешков спинного мозга (правых корешков с правыми, а левых – с левыми). По составу волокон они являются смешанными, каждая пара нервов иннервирует мускулатуру и покровы соответствующего сегмента тела. Образование парных конечностей приводит к тому, что в эмбриогенезе нарушается сегментация мускулатуры, которая обеспечивает движения этих конечностей, соответственно, нарушается и сегментация спинномозговых нервов. При этом благодаря смешению волокон нескольких спинномозговых нервов образуются два нервных сплетения: плечевое и пояснично-крестцовое.

Органы чувств у хрящевых рыб, особенно у акул, развиты хорошо. Органы зрения, расположенные по бокам головы, снабжены шестью глазодвигательными мышцами, сокращение которых обеспечивает большую подвижность глаз, что особенно важно, поскольку голова рыб соединена с туловищем неподвижно. Глаз имеет плоскую роговицу, которая наиболее оптимально функционирует в водной среде; шарообразный хрусталик; у акул имеется мигательная перепонка, закрывающая глаз наподобие век.

Орган слуха представлен только внутренним ухом, которое защищено хрящевой капсулой черепа. Внутри капсулы находится перепончатый лабиринт, заполненный эндолимфой. Его образуют три полукружных канала (одна ножка каждого из них расширяется в ампулу), овальный и круглый мешочек. Три полукружных канала, расположенных во взаимно перпендикулярных плоскостях, вместе с овальным мешочком образуют орган равновесия. Они содержат в эндолимфе мелкие кристаллики – отоконии и более крупные – отолиты. При изменении положения рыбы в пространстве твердые частички давят на чувствительные клетки, возбуждая их. В некоторых местах нижней части перепончатого лабиринта имеются слуховые пятна и гребни, которые выстланы клетками, воспринимающими звуки. Свойственной высшим позвоночным улитки у рыб нет, имеется лишь ее зачаток в виде бокового расширения круглого мешочка.

Звуковые колебания воды сначала вызывают вибрацию головы рыбы, после чего колебания передаются эндолимфе и воспринимаются чувствительными волосковыми клетками. От круглого мешочка отходит эндолимфатический проток, который у хрящевых рыб выходит наружу через специальное отверстие черепа. Этот проток регулирует давление эндолимфы внутри перепончатого лабиринта.

Органами обоняния являются обонятельные мешки, которые расположены на голове и открываются на нижней поверхности рыла наружными отверстиями – ноздрями. Внутри мешки имеют многочисленные складки, выстланные чувствительным эпителием, что значительно увеличивает рецепторную поверхность. Обоняние у хрящевых рыб очень тонкое, например, акулы улавливают запах раненой добычи за несколько километров.

Условные рефлексы у хрящевых рыб вырабатываются очень плохо и быстро затухают – условный рефлекс, выработанный накануне, исчезает уже на следующий день.

Органы боковой линии имеются только у рыб и водных амфибий (поэтому их еще называют «шестым чувством»), располагаются на голове и по бокам вдоль тела. У рыб эти органы располагаются на дне ямок или в каналах, они снабжены рецепторами, воспринимающими колебания воды, разницу в давлении. Это позволяет на значительном расстоянии улавливать колебания, которые распространяет другое животное (например, акула таким образом

может обнаружить добычу на расстоянии около 300 м), обходить погруженные в воду предметы (это позволяет ориентироваться в полной темноте), реагировать на изменение глубины и т. д.

В подклассе пластинчатожаберные выделяют два отряда – акулы и скаты. Более крупный отряд *акулы* содержит около 250 видов и около 10 семейств. Они имеют веретенообразную форму тела с жаберными щелями, открывающимися по бокам передней части туловища над грудными плавниками, хвостовой плавник гетероцеркальный. Большинство ведут пелагический образ жизни, т. е. постоянно плавают в толще воды на разной глубине. Размеры акул широко варьируют от 20 см до 18 м (китовая акула). В предыдущие геологические эпохи водоемы населяли значительно более крупные виды, но они вымерли, их ископаемые остатки (главным образом зубы, поскольку хрящевой скелет акул не сохраняется) нередко находят в донных отложениях древних морей.

За редким исключением акулы являются хищниками. Их челюсти снабжены несколькими рядами острых конических зубов, при этом сила, с которой акулы сжимают челюсти, не имеет аналогов во всем животном мире. Однако наиболее крупные акулы (китовая и гигантская) питаются планктоном. Ряд видов акул (большая белая, голубая, мако, акула-молот и др.) при случае нападают на людей, поэтому акватории наиболее популярных курортов часто огораживают защитной сеткой, однако в этой сетке нередко гибнут безобидные виды рыб и морских млекопитающих. Мясо и плавники некоторых акул (например, сельдяной) употребляется в пищу, а печень содержит много жира и очень богата витамином А, поэтому акулы являются объектом промысла. За редким исключением акулы обитают в соленых водоемах.

Скаты имеют уплощенное в дорсовентральном направлении тело с хорошо развитыми грудными плавниками, под которыми открываются отверстия жаберных щелей. Ротовое отверстие в виде поперечной щели открывается на нижней части головы. У скатов лучше, чем у акул, развиты брызгальца. Большинство скатов являются малоподвижными животными, большую часть времени они неподвижно лежат на поверхности дна, сливаясь с донным грунтом. Многие виды имеют на хвосте ядовитый шип, которым они могут нанести укол, если животное или человек неосторожно дотронется до него. Такой укол очень болезнен и опасен, поскольку кончик иглы обычно обламывается и остается в теле. Донные скаты питаются моллюсками и ракообразными, поэтому зубы у них тупые, способные перемалывать жесткие покровы добычи. Очень редко скаты ведут пелагический образ жизни, известным примером является очень крупный скат-манта, который с помощью своих огромных грудных плавников-крыльев словно парит в толще воды, отфильтровывая по пути себе пищу – планктонные организмы. Некоторые скаты обладают электрическими органами.

Класс Костные рыбы

Большинство представителей надкласса рыб относятся к классу костные рыбы. В настоящее время известно около 25 000 современных рыб, однако ихтиофауна больших глубин еще исследована недостаточно полно, поэтому многие виды до сих пор неизвестны людям.

Класс костные рыбы подразделяется на четыре подкласса: хрящекостные, лучеперые, кистеперые и двоякодышащие.

Скелет костных рыб образован костями, однако у некоторых примитивных видов (подкласс хрящекостных, к которым относятся осетровые рыбы), наряду с костями, присутствуют и хрящевые элементы скелета.

Внешнее строение. Как и у хрящевых рыб, тело костных рыб подразделяется на голову, туловище и хвост. Отсутствие шеи, хорошо обтекаемое гладкое тело без выступов способствует эффективному движению в воде. Образ жизни рыб непременно сказывается на их внешнем виде, в связи с чем выделяют по меньшей мере 12 различных морфологических типов, наиболее распространенные из них это *торпедовидный* (лучшие пловцы, например, тунец, сельдь, треска и др.), *змеевидный* (угри), *лентовидный* (относительно плохие пловцы, например, рыба-сабля, сельдяной король), *стреловидный* (способны к резкому ускорению, например, многие хищники – щука, таймень), *сплющенный* (симметрично-сжатое с боков тело, например, у леща, или несимметрично-сжатое, например, у камбалы, все они плохие пловцы).

На голове располагаются глаза (обычно по бокам головы, но у некоторых видов происходит вторичное смещение наверх или на одну из сторон тела), впереди них находятся обонятельные отверстия, но не на нижней стороне головы (как у акул и скатов), а на верхней. Брызгальце сохраняется только у осетровых. Жаберные дуги находятся в жаберной полости и прикрыты костными жаберными крышками.

Туловищный и хвостовой отделы снабжены кожистыми выростами с костными лучами внутри, которые, как и у хрящевых рыб, могут быть парными или непарными. Парные плавники соответствуют конечностям наземных животных, они выполняют функцию органов движения и главное – рулей, поддерживающих тело в нужном положении и направляющих его во время движения. Строение и расположение плавников зависит от образа жизни рыбы. Например, хорошо развитые грудные плавники позволяют некоторым рыбам уверенно ползать по суше, а летучим рыбам пролетать по воздуху значительные расстояния (до 800 м). Брюшные плавники могут смещаться далеко вперед (например, у тресковых) или видоизменяться в присоску (как это происходит, например, у бычков).

К непарным плавникам относятся спинной, анальный и хвостовой. У некоторых рыб имеются дополнительные плавники, например, у трески на спине располагаются три плавника, у других также могут быть добавочные анальные плавники. У скумбриевых за спинным и анальным плавниками находятся многочисленные добавочные плавнички. У некоторых видов (например, лососевых, хариусовых, корюшковых и др.) за спинным плавником находится еще один, заполненный жировой тканью, но лишенный костной опоры. Эти плавники также могут изменяться, например, спинной плавник марлина имеет очень большие размеры (1,5 м в высоту) и превращается в парус, возвышающийся над водой. Тот же плавник у рыбы-прилипало видоизменяется в присоску. У некоторых видов (например, скорпен) плавники имеют ядовитые шипы. Основной функцией непарных плавников является стабилизация тела в пространстве.

Хвостовой плавник является главным движителем рыбы. Форма хвостового плавника может быть различной, обычно она соответствует скорости плавания. У разных видов в ходе приспособления к определенному образу жизни некоторые плавники могут редуцироваться. Например, у угрей отсутствуют брюшные плавники, а у мурены – грудные.

Особенности строения тела определяют способ плавания рыбы. Большинство видов передвигаются за счет боковых колебательных движений задней части тела и хвоста. Другие перемещаются посредством колебательных изгибов всего тела во фронтальной плоскости. Последний способ более медлительный и характерен для придонных рыб с удлиненным телом (например, угрей).

Анатомия. *Покровы тела,* так же как и у хрящевых рыб, представлены кожей с чешуей. Кожа состоит из многослойного эпидермиса и нижележащей плотной дермы. В эпидермисе имеются многочисленные одноклеточные железы, выделяющие слизь. Наружный слой эпидермиса ороговевает, но не отмирает и сохраняет связь с живыми клетками. Слизь выполняет многочисленные функции. Так, в частности, она обладает бактерицидными свойствами и защищает рыбу от патогенных микроорганизмов, участвует в выделении продуктов обмена и водно-солевом обмене, ускоряет свертывание крови и уменьшает трение рыбы о воду. Слизистые клетки эпидермиса синтезируют видоспецифические вещества, позволяющие рыбам узнавать друг друга на расстоянии, причем эти выделения различны не только у отдельных видов, но и у особей одного вида, но разного пола или возраста. При нападении врага из поврежденной кожи выделяется ихтиоптерин, который еще называют «веществом страха». У некоторых видов слизь токсична, иногда имеются довольно крупные ядовитые железы.

В нижних слоях эпидермиса находятся пигментные звездчатые клетки – хроматофоры, благодаря этому многие виды (например, тропические рыбы, обитающие в коралловых рифах)

выглядят очень пестро. Некоторые виды способны изменять окраску тела довольно быстро, например, лежащая на дне камбала приобретает цвет донного субстрата. Окраска меняется в период размножения (у лососевых), при изменении температуры, состава воды, из-за эмоционального состояния рыбы (страх) и т. п.

Кожа костных рыб покрыта чешуей, однако степень ее развития у разных видов неодинакова (у индийского усача она достигает нескольких сантиметров, а у угря почти незаметна), у некоторых рыб (например, у сомов) чешуя может вторично отсутствовать.

Чешуя костных рыб представлена костными чешуйками, которые образуются в кориуме. Наиболее примитивной является ганоидная чешуя, костные пластинки которой покрыты дентинообразным веществом ганоином (ею обладали многие ископаемые формы, из ныне живущих рыб она имеется у панцирной щуки и многоперов, кроме того, у осетровых слившиеся ганоидные чешуи образуют бляшки – жучки), и космоидная, покрытая космином (такая чешуя имеется у кистеперых и двоякодышащих рыб). У большинства костных рыб чешуя эласмоидная, т. е. образована только костными пластинками. В зависимости от состояния внешнего края различают циклоидную (гладкий край, например, у карповых) и ктеноидную (наружный край покрыт зубчиками, например, у окуневых) чешую. Циклоидная чешуя является более примитивной. Иногда у одного вида (например, у лиопсетты из камбаловых) самцы обладают ктеноидной чешуей, а самки – циклоидной. Случается, что чешуи разного типа присутствуют у одной особи.

Чешуи черепицеобразно накладываются друг на друга, образуя ряды, расположение которых и число чешуй в каждом из них характерно для определенного вида, кроме того, этот показатель не меняется с возрастом рыбы. Рост чешуек в течение года идет неравномерно, поэтому на них образуются годичные слои и по ним можно определить возраст исследуемой особи.

Изначально чешуя развилась в качестве защитного приспособления, однако не меньшее ее значение (а может, даже значительно большее) состоит в улучшении гидродинамических свойств рыбы. Известно, что виды с плохо развитой чешуей (или даже без нее) плавают хуже тех, у кого чешуя крупная, несмотря на то, что тело бесчешуйных рыб покрыто более толстым слоем слизи.

В коже располагаются различные рецепторы, поэтому она имеет важное сигнальное значение, также у костных рыб в дерме образуются покровные кости черепа и кости пояса передних конечностей.

Скелет костных рыб образован костями, лишь у осетровых в течение жизни сохраняется значительное количество хрящевых элементов. Костный скелет эффективнее выполняет свои функции, поскольку он значительно прочнее и менее массивен. У рыб костные элементы могут возникать двумя способами. Во-первых, кость развивается из хряща (*первичные*, или *замещающие*, кости),

во-вторых, из очагов окостенения в дерме кожи (*вторичные*, или *покровные*, кости, их также называют *накладными*, поскольку они могут накладываться на хрящевые элементы скелета, например, в черепе осетровых). Следовательно, в любом случае кости имеют мезодермальное происхождение.

Осевой скелет включает в себя позвоночный столб и череп. В позвоночном столбе выделяют туловищный и хвостовой отделы. В отличие от хрящевых рыб, ребра которых ограничивают полость тела лишь сверху, у костных ребра длинные и ограничивают полость тела еще и с боков. Последний хвостовой позвонок имеет поверхность для прикрепления опорных структур хвостового плавника, поэтому он часто уплощен, однако нередко этот позвонок удлиняется, загибается вверх, образуя *уростиль*. Для каждого вида рыб характерно определенное общее количество позвонков, например, у луны-рыбы их 17, у северной сельди – 57, а у угря – 114.

Череп состоит из мозгового и висцерального отделов. У костных он гораздо более совершенен, чем у хрящевых рыб, и устроен значительно сложнее. Как мы уже говорили, череп частично или полностью становится костным, причем в его составе имеются как первичные (хондральные) кости, так и вторичные (накладные). В процессе онтогенеза вначале образуется первичный череп из хрящевых зачатков, которые затем окостеневают. Одновременно с этим в кориуме формируются накладные кости. Области окостенений первичного черепа соответствуют отделам мозгового черепа. Кости мозгового черепа соединяются между собой неподвижно, повышая тем самым прочность всей конструкции.

Висцеральный череп составляют челюстная, подъязычная и жаберная дуги (напоминаем, что эти образования имеются и у хрящевых рыб), а также кости жаберной крышки. Строение составляющих висцерального черепа более сложно, чем у хрящевых рыб. Непосредственно верхнюю челюсть образуют накладные парные кости: верхнечелюстные и предчелюстные. Основную часть нижней челюсти составляют парные вторичные кости: крупная зубная кость, которая покрывает часть сочленовной кости, и мелкая угловая кость (она сзади соединяется с сочленовной костью). Таким образом, первичные челюсти костных рыб (т. е. кости, возникшие из нёбно-квадратного и меккелева хрящей) образуют челюстной сустав, тогда как непосредственно челюсти образованы вторичными костями. Наличие вторичных челюстей позволяет значительно разнообразить способы захвата и удержания пищи, приспосабливаться к определенному типу пищи, именно этим можно объяснить различные формы ротового аппарата и, соответственно, видовое разнообразие. Это выгодно отличает костных рыб от хрящевых, ротовой аппарат которых устроен однотипно, и поэтому они неспособны потреблять такую разнообразную пищу, как различные виды костных рыб.

Подъязычная и жаберные дуги в общем образованы теми же элементами, что и у хрящевых рыб, однако все они костные (причем эти кости первичные). Жаберных дуг также пять, но последняя из них подвергается сильной редукции и развита заметно хуже остальных. Подвижное соединение мозгового и висцерального отделов черепа у костных рыб осуществляется при помощи подъязычной дуги, при этом гиомандибуляре образует сустав со слуховым отделом мозгового черепа. Напомним, что такой тип черепа называется гиостилическим.

Жаберная крышка, присущая только костным рыбам, прикрывает с боков жаберные дуги. Она состоит из четырех плоских накладных костей: крышка, предкрышка, подкрышка и межкрышка. Жаберная крышка прикрепляется к гиомандибуляре.

Добавочный скелет образован костями свободных конечностей и их поясов. Пояс передних конечностей – грудных плавников – образован небольшими лопаткой и коракоидом и цепочкой вторичных костей, самая крупная из которых – *клейтрум*, имеющая серповидную форму (эту кость еще называют ключицей), которая соединяется с задним отделом мозгового черепа. У грудных плавников отсутствуют базалии, поэтому костные радиалии прикрепляются непосредственно к костям пояса. Скелет самих плавников образован костными лучами кожного происхождения, которые прикрепляются к радиалиям.

Пояс задних конечностей (тазовый пояс) состоит из двух сросшихся костей, свободно лежащих в толще мышц, к которым прикрепляются костные лучи брюшных плавников. Следовательно, у брюшных плавников отсутствуют не только базалии, но и радиалии.

Непарные конечности поясов не имеют, их опорой являются только костные лучи. Таким образом, добавочный скелет у костных рыб устроен проще, чем у хрящевых.

Кроме описанных костей, опору для соматической мускулатуры образуют многочисленные тонкие межмышечные (их также называют мускульными, или туловищными) косточки, которые находятся в толще мышц. По своему происхождению они являются окостеневшими сухожилиями.

Мышечная система костных рыб развита лучше, чем у хрящевых, что позволяет им совершать гораздо более сложные движения. Она представлена мышцами туловища, головы и плавников. Основную массу составляет мускулатура туловища, она так же, как и у хрящевых рыб, отчетливо сегментирована и состоит из расположенных вдоль тела толстых мышечных массивов, разделенных прослойками соединительной ткани – миосептами на S-образно изогнутые миомеры (количество миомеров соответствует числу позвонков).

Поскольку основная масса мышечной ткани находится на спинной стороне тела, именно там у рыб располагается центр тяжести. Если у рыбы нарушается деятельность плавников или

их попросту отрезать, рыба непременно переворачивается брюшной стороной вверх. Основной функцией мышц туловища является волнообразное изгибание тела в сагиттальной плоскости, что обеспечивает движение рыбы.

Мышцы головы управляют движениями челюстного аппарата и жаберных крышек, поэтому их еще называют висцеральной мускулатурой. Мускулатура плавников изменяет положение парных плавников и стабилизирует непарные плавники. В последнем случае по бокам от радиалий симметрично располагаются мышечные пучки. Эти мышцы несегментированы.

Вся соматическая мускулатура образована поперечнополосатыми мышечными волокнами, которые развиваются непосредственно из миотомов сомитов. У рыб эти волокна уже дифференцированы на красные и белые. Основная часть мышечных волокон белая (например, у жереха они составляют 96,3%), однако у мигрирующих рыб доля красных волокон несколько больше.

Состояние мышечной системы зависит от многих факторов (возраста, образа жизни, величины и т. д.), например, у кеты (представителя лососевых рыб) после нереста мышечная ткань теряет почти весь жир (до 98,4%) и более половины (57%) белка.

Скопления специализированных мышечных волокон образуют элекрические органы рыб, которые могут располагаться в разных частях тела в зависимости от видовой принадлежности рыбы (чаще всего они находятся по бокам тела). Электрический орган напоминает аккумуляторную батарею, он состоит из особых мышечных пластинок, разделенных студенистой тканью. Чем мощнее электрический орган, тем больше в его составе пластинок.

Следует отметить, что слабые электрические разряды способны испускать многие виды, не имеющие специализированных органов (например, ставрида, окунь и др.). В морской воде такие разряды распространяются на 10 – 15 м (в пресной только на 2 м, поскольку в ней мало электролитов) и позволяют рыбе ориентироваться или посылать сигналы другим особям. Слабоэлектрические рыбы имеют специализированные электрические органы, правда, небольшие. Они способны испускать разряды менее 17 В, что позволяет хорошо ориентироваться в мутных водах. Наконец, существуют виды, которые способны генерировать разряды до 600 В (например, электрический угорь, электрический сом). Столь мощные разряды способны временно оглушить жертву или врага и даже убить его. Неосторожное обращение с такими рыбами очень опасно для человека.

Пищеварительная система костных рыб включает в себя те же отделы, что и у хрящевых. Положение ротового отверстия зависит от способа питания рыбы. У планктоноядных форм рот занимает верхнее положение, у хищников он конечный, а у бентосоядных (подбирающих пищу со дна) – нижний, кроме того, встречаются различные переходные варианты. Некоторые виды имеют выдвижной рот, что позволяет им более эффективно рыться в илистом дне в поисках пищи.

Ротовая полость снабжена многочисленными зубами, которые несут целый ряд костей обоих отделов черепа (мозгового и висцерального). Все зубы обычно однотипны и наклонены по направлению к глотке, поэтому рыбы могут только удерживать добычу, или отрывать от нее куски (например, пираньи), но не могут ее жевать. Обычно зубы прирастают к поверхности кости, иногда они присоединяются подвижно. В течение жизни изношенные зубы заменяются новыми. У мирных рыб (питающихся растительной пищей или планктоном) в ротовой полости зубы отсутствуют. Так же, как и у хрящевых рыб, у костных отсутствует настоящий язык, имеющаяся вместо него складка слизистой оболочки лишена собственных мышц и поэтому неспособна выдвигаться (у некоторых видов на этой складке могут даже находиться зубы).

Пронизанная жаберными щелями глотка активно участвует в процессах питания. Поступление пищи в ротовую полость происходит за счет движения жаберных крышек, при этом вода вместе с пищей засасывается в ротовую полость, из нее проходит в глотку и выталкивается из нее через жаберные щели, а пища остается в глотке, поскольку ее не пропускают жаберные тычинки, расположенные на жаберных дугах. Строение и количество тычинок у разных видов неодинаково и зависит от характера питания. У рыб, питающихся планктоном (планктонофагов), длинные многочисленные тычинки в совокупности образуют фильтрационный аппарат, отделяющий пищу от проходящей через жаберные щели воды. У видов, питающихся крупной пищей (хищных рыб), тычинки значительно короче или вообще неразвиты, поскольку им нужно не отцеживать пищу, а удерживать ее. С этой задачей вполне справляются сами жаберные дуги, не пропуская крупные куски в жаберные щели. У некоторых видов на задней жаберной дуге имеются широкие и массивные глоточные зубы, которые перетирают пищу. Такие зубы обычно образуются у бентосоядных мирных рыб (например, у карповых), у которых в ротовой полости нет зубов. Слюнные железы отсутствуют.

Короткий пищевод ведет в желудок, который анатомически выражен не у всех видов, например, он отсутствует у карповых, некоторых бычков и др. Желудок переходит в тонкую кишку, в начальный отдел которой впадают протоки печени и поджелудочной железы. Именно в этом отделе кишечника расщепляется большая часть высокомолекулярных соединений пищевой кашицы, а также осуществляется всасывание. Тонкая кишка костных рыб значительно длиннее, чем у хрящевых, она образует петли (первая из них называется двенадцатиперстной кишкой), что увеличивает всасывательную поверхность. У многих видов на границе между желудком и тонкой кишкой имеются пилорические придатки, в которых расщепляются белки и всасываются аминокислоты. Гистологически придатки соответствуют начальному отделу кишки, они обеспечивают значительное увеличение функциональной поверхности. Так, например,

у радужной форели общая длина придатков превышает длину кишки в шесть раз, а поверхность всасывания превышает площадь внутренней поверхности тонкой кишки в 3,2 раза. Количество пилорических придатков варьирует от 3 (у окуня) до 400 (у лососей).

Печень крупная, обычно многолопастная (например, у карповых число лопастей может достигать семи), относительная масса печени костных рыб меньше, чем хрящевых (1–8% от массы тела), но функции ее те же. Желчный пузырь имеется. Анатомически оформленная поджелудочная железа отсутствует, ее структуры диссоциированы в ткани печени. Она выполняет экзокринную и эндокринную функции. У высших костных рыб (представителей надотряда костистых) эндокринные клетки уже обособляются в виде островков Лангерганса.

Тонкая кишка переходит в толстую, которая внешне практически неотличима от тонкой. Спиральный клапан имеется только у осетровых и двоякодышащих, у высших костных рыб он отсутствует. Общая длина пищеварительного тракта широко варьирует у разных видов, что прежде всего связано с характером пищи – у растительноядных она длиннее (например, у толстолобика превышает длину тела в 6 – 15 раз), у всеядных рыб короче (например, кишечник карася длиннее тела в 2 – 3 раза), а у хищных рыб – совсем короткий (например, у судака или щуки составляет всего 0,6 – 1,2 длины тела).

Клоака имеется только у двоякодышащих рыб, у всех остальных кишечник открывается наружу анальным отверстием.

У большинства костных рыб имеется плавательный пузырь, который эмбрионально развивается как вырост дорзальной стенки передней части пищеварительного тракта. В зависимости от того, сохраняется ли связь пузыря с пищеводом, рыбы могут быть *открытопузырными* и *закрытопузырными*. У некоторых видов пузырь посредством группы мелких костей связан с перепончатым лабиринтом внутреннего уха, что позволяет рыбе воспринимать импульсы от изменяющего объем плавательного пузыря при смене положения тела в пространстве. Сообщение пузыря с органом равновесия называется аппаратом Вебера. Плавательный пузырь заполнен воздухом, что существенно уменьшает удельный вес рыбы и позволяет ей зависать в воде (напомним, что хрящевые рыбы, у которых плавательный пузырь отсутствует, прекращая движение, сразу же начинают погружаться в глубину). Рыбы могут произвольно изменять объем газа в пузыре, что ведет к уменьшению или повышению плавучести. У открытопузырных это происходит легко – путем обычного сжатия или расширения пузыря. Закрытопузырные рыбы для этого имеют в стенке пузыря специальную сеть кровеносных капилляров, которые поглощают или выделяют газ в зависимости от потребностей рыбы.

Дыхательная система представлена эктодермальными жабрами. Организация жаберного аппарата во многом сходна с аппаратом хрящевых рыб, но имеется ряд особенностей. Прежде всего, частично (у осетровых) или полностью (у высших костных) редуцируются межжаберные перегородки, поэтому жаберные лепестки

у них расположены непосредственно на жаберных дугах и омываются водой не с одной, а с обеих сторон (рис. 368). Кроме того, у высших костных рыб отсутствует полужабра на подъязычной дуге, поэтому у них функционируют четыре пары жабр. Лишь у костных рыб имеется жаберная крышка, которая активно участвует в дыхательном акте и позволяет интенсифицировать газообмен при неподвижном положении рыбы. Дыхательный акт костных рыб включает в себя два этапа. На первом из них рыба приподнимает жаберные крышки, понижая в околожаберном пространстве давление и обеспечивая поступление свежей воды через ротовое отверстие. В щель между жаберными крышками и телом вода при этом не поступает, потому что эта щель оказывается прикрытой тонкой мембраной, которая продолжается за края жаберной крышки и при ее движении присасывается к телу, закрывая собой щель. На втором этапе отодвинутые жаберные крышки с силой прижимаются к телу, и возросшее в результате этого давление в околожаберной полости выталкивает оттуда воду во внешнюю среду. При этом вода не выходит изо рта, поскольку ротовое отверстие в тот момент закрывается.

Такой способ поступления и удаления воды используется в состоянии покоя и при медленном движении, однако при высокой скорости плавания костные рыбы вполне могут переключаться на напорный тип вентиляции, описанный выше у акул, при котором вода пассивно поступает через открытое ротовое отверстие и омывает жабры. При этом существенно снижаются энергозатраты (до 30%), так как сокращается объем работы висцеральной мускулатуры и повышается эффективность движения (поскольку жаберные крышки при этом не создают дополнительных выступающих частей, снижающих обтекаемость тела рыбы).

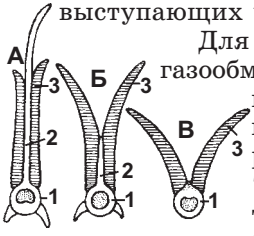


Рис. 368. *Схема прикрепления жаберных лепестков у разных групп рыб: А – хрящевые рыбы; Б – низшие костные (осетровые); В – костистые; 1 – жаберная дуга; 2 – межжаберная перегородка; 3 – жаберные лепестки (по Левушкину и соавт.)*

Для рыб характерна очень высокая эффективность газообмена, например, некоторые виды высших костных рыб способны усваивать до 85% растворенного в воде кислорода, тогда как у хрящевых рыб этот показатель существенно ниже (70 – 75%). Это свойство чрезвычайно важно для обитателей водной среды, которая значительно беднее кислородом, нежели воздух (в среднем вода природных водоемов содержит около 5 – 11 мл/л растворенного O_2). Рыбы, обитающие в условиях постоянного дефицита кислорода, выработали разнообразные адаптации. Например, при гипоксии учащаются дыхательные движения, увеличивается содержание в крови эритроцитов, что позволяет связывать кислород при его небольших парциальных давлениях.

Большое значение имеет кожный газообмен, причем его относительная доля зависит

от условий, в которых находится рыба. У видов, постоянно обитающие в хорошо аэрируемых водах (например, сиги), доля кожного дыхания не превышает 3–9% от общего газообмена. Напротив, рыбы, которые живут в условиях регулярного дефицита кислорода (например, вьюны, сомы, угри, карпы и др.), имеют гораздо более высокую долю кожного газообмена (например, у вьюна через кожу поглощается до 85% кислорода и выделяется до 92% углекислого газа). Такие рыбы могут выдерживать длительное время вне воды и сохраняют жизнеспособность, например: во влажной среде карась способен жить до 11 суток, тогда как лещ гибнет через несколько часов.

Многие виды располагают дополнительными органами газообмена, с помощью которых усваивают кислород атмосферного воздуха. В наибольшей степени это выражено у двоякодышащих рыб и африканского многопера, плавательный пузырь которых видоизменился в ячеистое легкое, густо оплетенное кровеносными сосудами. У этих рыб даже имеется второй – «легочный» круг кровообращения. При этом используется не только кислород воды (при жаберном дыхании), но и кислород атмосферного воздуха (при легочном дыхании). Воздушный газообмен очень эффективен – при легочном дыхании кровь насыщается кислородом на 90%.

У лабиринтовых рыб в качестве дополнительного органа газообмена образуется кармановидное расширение участка жаберной полости – лабиринт. В этом месте имеются складчатые стенки, обильно пронизанные сосудами, в которых усваивается кислород воздуха. К лабиринтовым рыбам относятся известные аквариумистам макроподы, гурами, лялиусы, петушки и др. У змееголова воздушный газообмен осуществляется в сосудах наджаберной полости, которая представляет собой вырост глотки.

При недостатке кислорода (например, в водоеме подо льдом) рыбы скапливаются у проруби и захватывают воздух, который насыщает кислородом воду, находящуюся в ротовой полости. Часто рыбы глотают воздух (в прямом, а не переносном смысле), после этого кислород всасывается капиллярами, которые оплетают стенки кишечника. Такой способ газообмена, свойственный только рыбам, довольно продуктивен (с его помощью из воздуха усваивается до 50% кислорода).

Однако избыток кислорода также губителен, как и его недостаток. Установлено, что перенасыщение воды растворенным кислородом приводит к гибели многих рыб (например, линя, карася и др.). При этом нарушаются акты дыхания и координация движений, жабры покрываются пузырьками, кровь становится пенистой. Слишком большое содержание кислорода приводит к нарушениям инкубации икры, при этом отмечается значительная гибель икринок, а среди молоди много уродов.

Кроме кислорода, на ход газообмена оказывает влияние углекислый газ. Содержание его в атмосферном воздухе свыше 1 – 5% также делает невозможным связывание гемоглобином растворенного кислорода, и рыба гибнет.

Кровеносная система во многом сходна с хрящевыми рыбами.

Артериальный конус, свойственный желудочку хрящевых рыб, имеется только у низших костных (осетровых, кистеперых, двоякодышащих), у более высокоорганизованных вместо него образуется *луковица аорты* (рис. 369), которая является расширением начального отдела брюшной аорты и к желудочку не относится, поэтому самостоятельно пульсировать не может.

Артериальная система характеризуется редукцией передней пары жаберных артерий (приносящих и выносящих), поскольку на подъязычной дуге отсутствует полужабра (имеющаяся у хрящевых рыб). Таким образом, сохраняются лишь четыре пары приносящих и выносящих жаберных артерий. Парные корни спинной аорты соединяются сзади, формируя спинную аорту, и спереди, образуя характерный для высших костных рыб артериальный головной круг.

Венозная система отличается тем, что отсутствуют боковые вены, кроме того, у большинства видов только левая задняя кардинальная вена образует воротную систему в почке, а правая идет не прерываясь (рис. 370).

Значительные изменения в организации кровеносной системы имеются у рыб, освоивших дыхание атмосферным воздухом, при этом у двоякодышащих рыб даже образуется второй круг кровообращения.

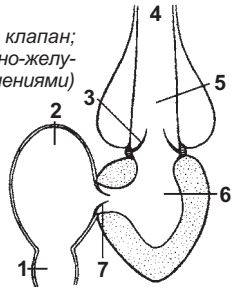
У большинства видов дыхательный пигмент (гемоглобин) находится в эритроцитах, при этом относительное содержание гемоглобина невелико (примерно 0,5 – 4 г/кг массы тела, тогда как у млекопитающих 5 – 25 г/кг). Количество гемоглобина непостоянно и зависит от сезона, например, у карпа зимой выше, чем летом, что можно считать адаптацией к гипоксии, поскольку зимой насыщенность воды кислородом снижается. У некоторых представителей подотряда нототениевых (отряд окунеобразных), обитающих в богатых кислородом холодных водах Антарктики, гемоглобин отсутствует и кислород растворяется непосредственно в плазме крови, кроме того, у них наряду с жаберным большое значение имеет кожный газообмен (на 1 мм^2 поверхности кожи приходится до 45 мм капилляров).

Органы кроветворения такие же, как и у хрящевых рыб, но у высших костных рыб наиболее активно гемопоэз идет в почках, а также в лимфоидных органах и селезенке.

Лимфатическая система костных рыб развита значительно лучше, чем у хрящевых. Имеется выраженная система сосудов, по которым лимфа оттекает от внутренних органов и тканей. В конечном итоге лимфатические сосуды впадают в вены (обычно в кювьеровы протоки).

Выделительная система, как и у хрящевых рыб, представлена лентовидными мезонефрическими почками, расположенными под брюшиной по бокам позвоночного столба над плавательным пузырем. Мочеточники соединяются в выводной канал, который открывается не в клоаку, а на конце мочеполового сосочка.

Рис. 369. *Строение сердца костистых рыб:*
1 – венозный синус; 2 – предсердие; 3 – желудочко-аортальный клапан; 4 – брюшная аорта; 5 – луковица аорты; 6 – желудочек; 7 – предсердно-желудочковый клапан (по Левушкину и соавт., с изменениями и дополнениями)



Передний отдел почек представляет собой сильно редуцированный, но сохранившийся пронефрос. У взрослых рыб он составлен лимфоидной тканью и выполняет функцию кроветворного органа, также в нем задерживаются и погибают старые эритроциты. Почка быстро реагирует на состояние рыбы (например, при недостатке в воде кислорода она уменьшается в объеме).

У осетровых в нефронах сохраняется воронка (нефростом), однако у более высокоорганизованных форм она отсутствует. У хрящевых рыб концентрация солей в жидкостях внутренней среды организма ненамного отличается от аналогичного показателя морской воды (подавляющее большинство хрящевых рыб – обитатели моря), поэтому им несложно поддерживать водно-солевой баланс. Внутренняя среда костных рыб содержит иное количество солей, чем в окружающей воде (у пресноводных форм в крови солей больше, а у морских – меньше), поэтому они вынуждены искусственно поддерживать водно-солевое равновесие внутренней среды.

У пресноводных рыб кровь гипертонична по отношению к внешней воде, поэтому, хоть активного питья не происходит, внутрь тела за счет разницы осмотического давления постоянно проникает большое количество излишней воды (через жабры, кожу, ротовую полость, слизистую кишечника). Пресноводные костные рыбы удаляют воду с помощью сильно развитых почек с многочисленными нефронами, которые выделяют огромное количество (более 300 мл/кг массы тела в сутки) слабоконцентрированной (гипотоничной) мочи. Дефицит солей при этом компенсируется активным всасыванием ионов из окружающей воды с помощью жабр, а также реабсорбцией ионов

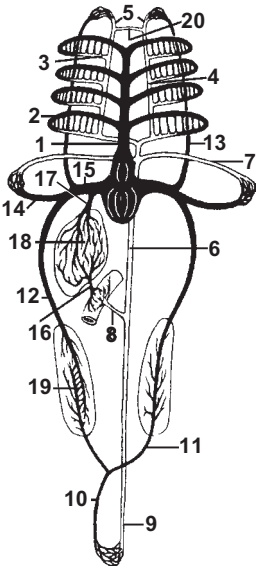


Рис. 370. *Схема кровеносной системы костистых рыб. Заштрихованы сосуды с венозной кровью, белым показаны сосуды с артериальной кровью:*
1 – брюшная аорта; 2 – приносящие жаберные артерии; 3 – выносящие жаберные артерии; 4 – корни спинной аорты; 5 – сонные артерии; 6 – спинная аорта; 7 – подключичная артерия; 8 – кишечная артерия; 9 – хвостовая артерия; 10 – хвостовая вена; 11 – воротная вена почек; 12 – задняя кардинальная вена; 13 – передняя кардинальная вена; 14 – подключичная вена; 15 – кювьеров проток; 16 – воротная вена печени; 17 – печеночная вена; 18 – воротная система печени; 19 – воротная система левой почки; 20 – передняя перемычка, соединяющая корни аорты (по С. И. Левушкину и соавт., с изменениями и дополнениями)

из первичной мочи в канальцах мезонефроса. Главным конечным продуктом азотистого обмена у них является не мочевина (как у хрящевых рыб), а аммиак, который значительно токсичнее и требует гораздо большего разбавления, поэтому большие объемы выделяемой мочи оказываются весьма кстати.

Между тем пресноводные рыбы могут жить и в соленых водоемах, удаляя излишние соли (они поступают с пищей и путем диффузии через жабры) с мочой, фекалиями и частично через кожу.

Осморегуляция у морских рыб осуществляется иначе. У них кровь гипотонична по отношению к внешней воде, поэтому перед ними стоят противоположные проблемы – им нужно удалять лишние соли и удерживать воду, которая теряется осмотическим путем (главным образом через жабры). Понятно, что выделять так много мочи, как это делают пресноводные рыбы, морским нельзя, поэтому у них в почках меньше нефронов, размеры клубочков малы (у некоторых они даже могут вообще отсутствовать, например, у семейства Syngnathidae и некоторых антарктических рыб), причем значительная часть их вообще не функционирует (не участвует в фильтрации). Сохранение недействующих клубочков полезно, поскольку соленость воды может изменяться и эти структуры, возможно, понадобятся в будущем. При этом значительно снижается объем выделяемой мочи, например, бычок выделяет всего 3 – 23 мл/кг в сутки. Аналогично ведут себя пресноводные рыбы, оказавшись в морской воде, например, угорь в пресной воде образует 60 – 150 мл/кг в сутки, а в морской – 2 – 4 мл/кг в сутки. Легко догадаться, что ограничение потерь воды с мочой не снимает проблему дефицита воды, а только ее облегчает, поскольку воду необходимо где-то брать. Поэтому морские рыбы попросту воду пьют, чего не делают их пресноводные сородичи. Поступившие с морской водой соли удаляются затем через почки, где ионы не задерживаются (как у пресноводных форм), а выводятся, тогда как вода подвергается реабсорбции и поступает в сосудистое русло. Кроме того, всасывание воды происходит не только в почках, но и в мочевом пузыре (он имеется у некоторых видов). Соли выделяются также через жабры. У некоторых проходных рыб в осморегуляции участвует выделяемая кожей слизь.

Половая система костных рыб очень своеобразна и совершенно отлична от хрящевых рыб. *Мужская половая система* состоит из парных вытянутых мешкообразных семенников, от стенок которых внутрь органа отходят многочисленные семенные канальцы, объединяющиеся по направлению к выводному протоку. Если канальцы сильно извиваются в различных плоскостях, то семенник относят к *циприноидному* типу, такие семенники обычно имеют округлые края, а выводной проток располагается в верхней части органа. Семенники *перкоидного* типа характеризуются радиальным ходом семенных канальцев, при этом выводной проток находится в центре органа, который на поперечном срезе имеет треугольную форму. Циприноидные семенники имеются у осетровых, карповых,

сомовых, щуковых, тресковых, сельдевых и др., а перкоидные – у колюшковых, окуневых и др.

В отличие от хрящевых, семявыносящие протоки семенников костных рыб самостоятельные, они открываются общим половым отверстием позади анального отверстия. Таким образом, мужские половые протоки костных рыб не имеют никакого отношения к вольфовым протокам, которые у них служат только мочеточниками.

Женская половая система представлена парными (у самок некоторых видов, например, у окуня, яичник одиночный) удлиненными мешкообразными полыми яичниками, занимающими в теле примерно такое же положение, что и семенники. Часть оболочки яичника вытягивается и образует проток, через который созревшие яйца (их у рыб обычно называют икринками) выходят либо в мочеполовой синус, либо прямо наружу через самостоятельное непарное половое отверстие, лежащее позади анального отверстия. Таким образом, у самок костных рыб мюллеровы протоки редуцируются. У самок разных видов костных рыб могут иметься различные особенности в организации половой системы.

Развитие. У большинства костных рыб оплодотворение внешнее, при этом процесс откладывания яиц (икры) называется *нерестом*. У некоторых видов он может сопровождаться сложным поведением половых партнеров, особенно сложные ритуалы демонстрируют различные виды цихлид, причем эти рыбы отличаются тем, что выбирают себе партнера (иногда на всю жизнь) в соответствии с собственными взглядами, например, в аквариуме их невозможно принудить вывести потомство с «несимпатичным» представителем противоположного пола. Часто во время нереста изменяется строение рыбы. В отличие от хрящевых, многие виды костных рыб проявляют заботу о потомстве. Это относится к тем же цихлидам, у которых потомство охраняют оба родителя. Самцы лабиринтовых рыб (например, гурами) из пены строят плавучее гнездо, куда помещают икринки (интересно, что самки после икрометания изгоняются самцом и о потомстве не заботятся). Гнездо из травинок строит самец трехиглой колюшки, затем несколько дней присматривает за выклюнувшейся молодью. Интересно заботится о потомстве африканская тиляпия – рыбка вынашивает икринки во рту, но и после выхода молоди в случае опасности мальки быстро заплывают в большой рот родителя и находятся там, пока обстановка не станет спокойной.

Многие виды для нереста мигрируют из моря в реки, обычно туда, где когда-то сами появились на свет (такие рыбы называются *проходными*). Они демонстрируют удивительные навигационные способности, когда безошибочно находят дорогу за тысячи километров к нужной реке, выбирая ее среди множества других. Полагают, что здесь помогает тонкое обоняние, поскольку лососи сильно возбуждаются, если в окружающую воду добавить воду из родной реки, но остаются невозмутимыми при добавлении воды из реки «чужой». Европейские угри, напротив, во взрослом состоянии живут в реках

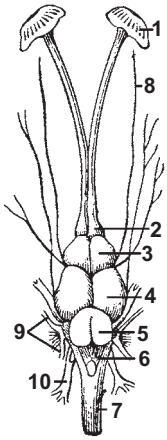


Рис. 371. *Головной мозг окуня:*
1 – обонятельная капсула; 2 – обонятельные доли; 3 – передний мозг; 4 – средний мозг; 5 – мозжечок; 6 – продолговатый мозг; 7 – спинной мозг; 8 – глазничная ветвь тройничного нерва; 9 – слуховой нерв; 10 – блуждающий нерв (по Суворову)

Европы, но для нереста совершают длительную миграцию в Саргассово море, где на глубине около 200 м нерестятся.

Количество икринок, которое мечет самка, широко варьирует от единичных до астрономических (например, самка луны-рыбы мечет до 30 млн. икринок – рекорд даже среди рыб). Икра некоторых видов свободно плавает в воде, других – прикрепляется к водным растениям, поверхности донных камней и другим подводным предметам, при этом кладка икры у разных видов выглядит неодинаково. Икринки обычно имеют мелкие размеры, покрыты тонкой оболочкой и содержат много желтка, расположенного вблизи одного из полюсов (телолецитальные яйца). Развитие костных рыб чаще всего идет с прохождением личиночной стадии.

Среди костных рыб имеются и живородящие формы, к ним относятся, например, известные аквариумистам гуппи, меченосцы, моллиенезии и некоторые другие, при этом количество рожденных детенышей может быть достаточно большим, например, бельдюга рождает 100 – 300 детенышей. Значительная часть икринок поедается другими рыбами, как правило, гибнет много молоди, поэтому до взрослого состояния доживает лишь незначительная часть потомства. При этом замечено, что у менее плодовитых рыб относительная доля выжившей молоди значительно выше, чем у более плодовитых.

Нервная система имеет то же разделение, что и у хрящевых рыб. Головной мозг устроен во многом примитивнее, чем у хрящевых рыб (рис. 371). Относительные размеры мозга очень малы (0,02 – 0,94% от массы тела), конечный мозг меньше, чем у хрящевых рыб, он не делится даже неполной перегородкой, поэтому его полость едина и не образует боковых желудочков. Нервные элементы содержатся только в основании и боковых стенках конечного мозга (его крыша образована эпителием). Нижний придаток промежуточного мозга – гипофиз – состоит из передней и промежуточной долей. Интегративным центром является относительно большой средний мозг, поэтому головной мозг костных рыб относят к ихтиопсидному типу. Мозжечок тоже имеет значительные размеры, особенно у подвижных видов (например, пелагических рыб или активных хищников). У малоподвижных рыб (например, камбал) мозжечок мал, но относительно хорошо развиты конечный и продолговатый мозг, что особенно важно для восприятия растворенных в воде веществ (обоняние) и осязания. Рыбы не так быстро формируют условные рефлексы, как это делают высшие позвоночные, и быстрее их теряют, но в течение жизни они

не только способны воспринимать изменяющиеся условия внешней среды, но и оптимально адаптировать к ней свое поведение.

Организация спинного мозга не имеет существенных отличий от хрящевых рыб.

Вегетативная нервная система организована более сложно, чем у хрящевых рыб. Расположенные вблизи позвоночного столба ганглии не разобщены, а соединяются в два продольных симпатических ствола (правый и левый). Белые соединительные ветви соединяют вегетативные стволы с ЦНС, а серые соединительные ветви – с иннервируемыми органами. Парасимпатический отдел представлен вегетативными волокнами блуждающего нерва.

Органы чувств в основном те же, что и у хрящевых рыб. Орган зрения имеет обычное для рыб строение. Количество фоторецепторных клеток в сетчатке достаточно велико (например, у карпа их насчитывается около 50 000 на 1 мм^2 сетчатки). Среди рецепторов различают палочки, которые реагируют на слабый свет, но не могут создать четкого изображения, и колбочки, нуждающиеся в большом количестве света. В зависимости от уровня освещения фоторецепторы располагаются в толще сетчатки по-разному. Если света много, колбочки перемещаются ближе к свету, а палочки оказываются прикрытыми расширившимися пигментными клетками. При слабом освещении все происходит наоборот – колбочки смещаются в глубь сетчатки, а палочки – на ее поверхность. Соотношение фоторецепторов зависит от образа жизни, например, у дневных рыб больше колбочек, а у ночных и глубоководных их практически нет, но многочисленны палочки. Например, у ночной рыбы налима палочек в сетчатке в 14 раз больше, чем у дневного хищника щуки, у некоторых глубоководных рыб количество палочек становится огромным – до 25 млн./мм^2 сетчатки. Поскольку в сетчатке имеются колбочки, рыбы способны различать некоторые цвета (разумеется, те виды, которые обладают такими фоторецепторами).

У разных видов в строении глаза могут быть свои особенности, например, у кефали и у некоторых сельдей имеется мигательная перепонка. Глаза четырехглазки (обитает в Центральной и Южной Америке) разделены на две половины – нижняя имеет плоскую роговицу, позволяющую хорошо ориентироваться в воде, а верхняя – выпуклую, которая обеспечивает зрение в воздушной среде. У некоторых видов зрение вторично редуцируется, такие виды ориентируются с помощью других органов чувств.

Орган слуха, как и у хрящевых рыб, представлен внутренним ухом, сочетающим в себе рецепторные поля двух анализаторов – слухового и вестибулярного. Строение внутреннего уха обычно для позвоночных – внутри костного лабиринта слуховой капсулы (его внутренние стенки не костные, а хрящевые!) находится перепончатый лабиринт, который повторяет форму костного и заполнен эндолимфой, в пространстве между двумя лабиринтами циркулирует перилимфа.

Рецепторы, воспринимающие звук, находятся в круглом мешочке. Низкочастотные звуки (5–25 Гц) рыбы воспринимают боковой линией, а высокочастотные (16–13 000 Гц) – внутренним ухом. Диапазон улавливаемых звуков у разных видов варьируется, например, угорь воспринимает звуки частотой 36–650 Гц, а язь – 25–5524 Гц. Отметим, что рыбы чувствуют звуки, генерирующиеся в воздухе, несмотря на то, что в воду попадает всего 0,01% звуковых волн.

Звуки играют большую роль в жизни рыб, позволяя ориентироваться при поиске корма, межвидовой коммуникации, брачном поведении и т. д. При этом они способны не только улавливать звуки, но и сами издают их (скрипы, щелчки, шорохи и т. п.). Источником звука могут быть различные структуры: плавательный пузырь, кости жаберной крышки, лучи грудных плавников, зубы (челюстные и глоточные) и др. Таким образом, несмотря на метафоричное «нем как рыба», рыбы вполне могут общаться с помощью звуков. Водная среда значительно усложняет механизм их образования, но скорость проведения звука в воде примерно в пять раз выше, чем в воздухе, и достигает 1500 м/сек. Особенно важна звуковая коммуникация у глубоководных рыб, которые постоянно находятся в условиях темноты.

Органы обоняния представлены обонятельными мешками, ноздри (передняя и задняя) расположены между ртом и глазами. Вода проникает через переднее отверстие, омывает сенсорный эпителий и вытекает через заднее отверстие. У быстроплавающих рыб ноздри небольшие, тогда как у малоподвижных они очень крупные, что позволяет обеспечить достаточное поступление анализируемой воды к обонятельным рецепторам. У многих рыб обоняние очень тонкое, например, лососи чувствуют воду родной реки (в которой они появились на свет из икринки) на расстоянии 800 км и безошибочно находят дорогу к ней для нереста.

Органами вкуса являются мелкие вкусовые почки, которые разбросаны по всей наружной поверхности кожи, но особенно они многочисленны в слизистой оболочке ротовой полости, глотки, на жаберных лепестках, усиках, плавниковых лучах. Вкусовая почка образована скоплениями рецепторных клеток, среди которых располагаются опорные клетки. Чувствительные клетки оплетены нервными окончаниями лицевого, блуждающего и языкоглоточного нервов и снабжены на конце волоском. Установлено, что рыбы определяют сладкое, соленое, кислое и горькое.

Кроме того, хеморецепцию (восприятие химических раздражителей) осуществляют свободные окончания тройничного и блуждающего нервов, а также спинномозговых нервов.

Органы боковой линии имеют типичное строение, они представлены погруженным в кожу каналом, который тянется вдоль всего тела и сообщается с окружающей водой посредством многочисленных отверстий, пронизывающих чешуи. Вода свободно проникает через отверстия в канал, течет по нему и анализируется

чувствительными клетками, которые этот канал выстилают. Группа рецепторных клеток вместе с окружающими их нервными волокнами составляют непосредственно чувствительный орган – невромаст.

Для многих видов рыб большое значение имеют органы, воспринимающие электрическое и магнитное поля. Такие органы расположены на всей поверхности тела, но больше всего их на голове и вблизи нее. Особенно важно восприятие электромагнитных сигналов для рыб, обитающих в мутной воде, где видимость практически отсутствует и ориентация с помощью зрения становится невозможной. Например, нильский слоник постоянно генерирует электромагнитные импульсы и воспринимает отраженные волны, анализируя полученную информацию, рыбка отлично ориентируется в непрозрачной воде.

Поведение костных рыб сложнее, чем хрящевых, условные рефлексы многочисленны, причем вырабатываются значительно легче, а затухают медленнее. Это позволило костным рыбам отлично приспосабливаться к самым разнообразным условиям обитания, что нашло отражение в более высоком (чем у хрящевых рыб) видовом разнообразии.

Класс костные рыбы подразделяется на четыре подкласса: хрящекостные, лучеперые, кистеперые и двоякодышащие.

Хрящекостные являются наиболее древней и примитивной группой костных рыб. По внешнему виду они напоминают акул (имеется рострум, гетероцеркальный хвостовой плавник), тело покрывают костные жучки, парные плавники ориентированы горизонтально. Осевым скелетом является хорда (она сохраняется в течение всей жизни), покрытая соединительнотканной оболочкой. Полноценные позвонки не развиваются – отсутствует тело, но образуются хрящевые верхние и нижние дуги. Первичный череп сохраняется хрящевым, снаружи его покрывают накладные (кожные) кости, однако жаберная крышка костная. Имеется плавательный пузырь, связанный с кишечником. В кишечнике развит спиральный клапан, а в сердце – артериальный конус. Оплодотворение наружное. Подкласс хрящекостные содержит всего один отряд – осетровые, многие представители которых являются ценными промысловыми рыбами.

Наиболее распространенным подклассом современных рыб являются ***лучеперые***, на их долю приходится подавляющее большинство видов (более 90%). Они распространены во всех непересыхающих водоемах, в которых возможна жизнь (кроме термальных источников и некоторых других), занимая самые разнообразные экологические ниши. Скелет у них почти полностью костный, костные радиалии грудных плавников причленяются непосредственно к поясу (базалии отсутствуют), а в брюшных плавниках отсутствуют радиалии (сохраняются только костные лучи). Парные

плавники расположены вертикально по отношению к телу, рострум и клоака отсутствуют, хвостовой плавник гомоцеркальный. Тело покрыто костными чешуями, черепицеобразно накладывающимися друг на друга.

В подкласс лучеперые входят три надотряда: костные ганоиды, многоперые и костистые. Наиболее примитивными являются *костные ганоиды*, которые были широко распространены в мезозойскую эру, а в настоящее время представлены двумя видами – каймановы, или панцирные щуки (обитают в пресных водоемах Северной и Центральной Америки и Кубы), и амии, или ильные рыбы (пресные стоячие или медленнотекущие водоемы Северной Америки). У них имеется артериальный конус и рудиментарный спиральный клапан в кишечнике. Отсутствует верхнезатылочная кость. Хвостовой плавник гетероцеркальный или почти гомоцеркальный.

Двоякодышащие имеют одно или два ячеистых легких, которые сообщаются с брюшной стороной пищевода. Легкие не гомологичны плавательному пузырю костистых рыб, который у двоякодышащих отсутствует. В связи с наличием легкого кровеносная система имеет характерные особенности. Так, в частности, от ближайшей к сердцу пары выносящих жаберных артерий отходят две легочные артерии, а в левую половину предсердия (оно поделено неполной перегородкой на правую и левую половины) впадают легочные вены, несущие кровь от легкого. Когда рыба находится в воде, у нее функционирует только жаберное дыхание, при этом в легочные артерии попадает артериальная кровь. Но при дефиците кислорода рыба переходит на воздушный газообмен посредством легочного дыхания. Тогда в легочные артерии попадает венозная кровь, насыщается в легком кислородом воздуха, становясь артериальной, и по легочным венам артериальная кровь поступает в сердце (в левую половину предсердия). Кроме того, у двоякодышащих рыб наряду с задними кардинальными венами имеется задняя полая вена, куда впадают почечные вены. Таким образом, кровеносная система двоякодышащих рыб по ряду признаков похожа на кровеносную систему наземных позвоночных.

Самые древние остатки двоякодышащих рыб найдены в отложениях среднего девона. Эти рыбы были широко распространены в конце палеозойской и начале мезозойской эры, но затем почти полностью вымерли. В настоящее время известно два отряда двоякодышащих рыб: *однолегочные* и *двулегочные*. К однолегочным относится лишь один вид – неоцератод, достигающий до 175 см в длину, к двулегочным – несколько видов из рода протоптерус (до 140 см в длину) и один вид из рода лепидосирен (до 125 см в длину).

Надкласс Наземные позвоночные. Эту систематическую группу образуют наземные, или вторичноводные, позвоночные животные.

Конечности пятипалого типа, приспособленные для перемещения по твердому субстрату, у вторичноводных форм видоизменяются в ласты или плавники, некоторые формы (например, червяки, змеи, некоторые ящерицы) вторично утратили конечности. Органами дыхания являются легкие, которые осуществляют газообмен между атмосферным воздухом и кровью, в связи с этим имеется второй круг кровообращения – малый, или легочный.

Класс Земноводные, или Амфибии

Амфибии являются наиболее примитивными наземными животными. Поскольку в яйце отсутствует амниотическая полость (вместе с круглоротыми и рыбами земноводные относятся к анамниям), они размножаются в воде, где проходят начальные этапы их развития. Взрослые особи в той или иной мере также связаны с водой, поскольку система защиты организма от потери воды несовершенна. Это самый малочисленный класс среди позвоночных животных, насчитывающий примерно 2100 – 2600 видов, область их обитания ограничена прибрежными областями пресных водоемов, морские виды отсутствуют. Класс включает в себя три отряда: хвостатые, безногие и бесхвостые, представители которых отличаются между собой главным образом внешним строением.

Внешнее строение у разных отрядов неодинаково. У хвостатых отчетливо различаются голова, туловище и хвост, соответственно у бесхвостых отсутствует хвост, а у безногих – конечности.

Анатомия. *Покровы тела* у земноводных голые, т. е. лишены каких-либо роговых или костных образований. Наряду с легкими, кожа является важным органом газообмена, поэтому она всегда сохраняется влажной – кислород сначала растворяется в жидкости, покрывающей кожу, после чего диффундирует в кровь, то же самое происходит и с углекислым газом, но в обратном направлении. Это объясняет наличие в коже большого количества многоклеточных желез (у рыб кожные железы одноклеточные), которые имеют эпидермальное происхождение, но погружены в толщу кориума. Выделения желез не только способствуют газообмену, но и содержат бактерицидные вещества, предохраняющие от развития инфекций. Некоторые железы выделяют ядовитый секрет, который защищает от нападения хищников (ядовитые свойства кожных выделений некоторых древесных лягушек столь велики, что местные племена тропических лесов Центральной Америки используют их для обработки наконечников стрел). Верхний слой эпидермиса у амфибий (особенно длительно находящихся вне воды, например, у жаб) ороговевает.

Под многослойным эпидермисом располагается соединительнотканный кориум, в котором находятся пигментные клетки, определяющие окраску животного.

Через кожу в организм животного легко проникает вода, поэтому, находясь в воде, амфибии могут не пить. Кожа земноводных прикрепляется к телу не на всем протяжении, а в определенных участках, пространства между которыми – лимфатические мешки – заполнены тканевой жидкостью.

Скелет, как и у всех позвоночных, подразделяется на осевой и добавочный со всеми отделами, которые уже были перечислены выше при описании скелета рыб, однако частная организация скелета амфибий имеет ряд особенностей, связанных с наземным образом жизни (рис. 372). Позвоночный столб значительно более широко дифференцирован на отделы, чем у рыб. В нем выделяют отделы: шейный (один позвонок), туловищный (количество у разных видов варьирует от 7 у бесхвостых до 100 и более у безногих), крестцовый (один позвонок) и хвостовой (позвонки у хвостатых многочисленны, а у бесхвостых они срастаются в единую кость – уростиль).

У амфибий имеется только один шейный позвонок, его наличие весьма важно, поскольку, в отличие от рыб, земноводные (особенно бесхвостые) не могут так быстро разворачивать свое тело, а шейный позвонок делает голову подвижной. Подвижность головы у земноводных крайне мала – они не могут ее поворачивать, но способны ее наклонять. Этому способствует подвижное сочленение шейного позвонка с черепом посредством двух мыщелков.

К туловищным позвонкам прикрепляются ребра, которые у амфибий короткие и не формируют грудной клетки. При этом настоящие ребра имеются только у безногих, у хвостатых они намного меньше, а у бесхвостых они срастаются с поперечными отростками позвонков. Единственный крестцовый позвонок служит местом прикрепления подвздошных костей таза. Многочисленные позвонки хвостового отдела, подобно рыбам, имеют верхние и нижние дуги, у бесхвостых, напомним, они срастаются в одну кость – уростиль (см. рис. 293).

Позвонки у разных амфибий могут различаться по своему типу. В частности, у безногих и низших хвостатых позвонки амфицельные с сохранившейся хордой, как у рыб. У высших хвостатых позвонки опистоцельные, т. е. тела спереди выгнуты, а сзади вогнуты. У бесхвостых, наоборот, передняя поверхность тел позвонков вогнута, а задняя выгнута, такие позвонки называются процельными. Наличие на телах позвонков сочленовных поверхностей и сочленовных отростков обеспечивает не только прочное соединение позвонков, но и делает весь позвоночный столб достаточно подвижным, что особенно важно для передвижения хвостатых амфибий в воде за счет боковых изгибов тела (наподобие рыб) без участия конечностей. Кроме того, позвоночный столб может выполнять вертикальные движения.

Череп амфибий характеризуется большим количеством хрящевых элементов, которые не окостеневают в течение всей жизни. Покровных (накладных) костей немного. С помощью двух мыщелков череп сочленяется с шейным позвонком. Покровные

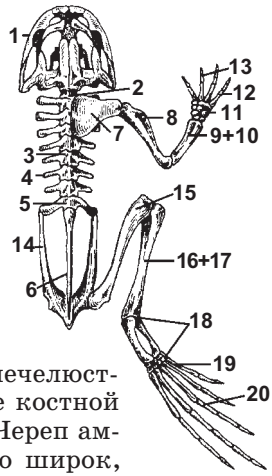


Рис. 372. *Скелет лягушки:*
1 – череп; 2 – шейный позвонок; 3 – туловищные позвонки; 4 – ребра; 5 – крестцовый позвонок; 6 – уростиль; 7 – плечевой пояс; 8 – плечо; 9 – локтевая кость; 10 – лучевая кость; 11 – запястье; 12 – пясть; 13 – фаланги пальцев; 14 – подвздошные кости таза; 15 – бедро; 16, 17 – большая и малая берцовые кости; 18 – предплюсна; 19 – плюсна; 20 – фаланги пальцев (по Левушкину и соавт.)

кости образуют дно, крышу и боковые стенки мозгового черепа. Висцеральный череп также в основном хрящевой. В частности, пожизненно сохраняется меккелев и нёбно-квадратный хрящи. Функционирующими являются вторичные челюсти, образованные межчелюстными (предчелюстными) и верхнечелюстными костями, которые расположены в виде костной дуги кнаружи от нёбно-квадратного хряща. Череп амфибий имеет плоскую форму и относительно широк, что связано с особенностями нагнетания воздуха в легкие.

Редукция жаберного дыхания привела к радикальному преобразованию подъязычной дуги, при этом ее нижний элемент – гиоид – совместно с жаберными дугами видоизменяется в подъязычный аппарат, к которому прикрепляются мышцы дна ротовой полости. Верхний элемент подъязычной дуги – гиомандибуляре (подвесок) – перемещается в полость среднего уха, которая гомологична брызгальцу – жаберной щели между челюстной и подъязычной дугами. В среднем ухе подвесок одним концом упирается в центральную часть барабанной перепонки, а другим – в мембрану овального окна внутреннего уха. Подвесок воспринимает колебания барабанной перепонки и передает их на мембрану овального окна, т. е. становится слуховой косточкой – стремечком.

Изменение подъязычной дуги делает невозможным гиостилическое соединение мозгового и висцерального черепа. В отличие от рыб, висцеральный череп амфибий непосредственно прирастает нёбно-квадратным хрящом ко дну мозгового черепа. Такой тип прямого соединения компонентов черепа без участия элементов подъязычной дуги называется *аутостилией*. Элементы жаберной крышки у амфибий отсутствуют.

Добавочный скелет включает в себя кости поясов и свободных конечностей. Пояс передней конечности (плечевой пояс) представляет собой дугу, состоящую из трех ветвей и обращенную своей вершиной к брюшной стороне. Спинная часть образована лопаткой (верхняя часть сохраняется хрящевой в виде надлопаточного хряща), брюшная часть – коракоидом (его еще называют вороньей костью), кпереди от него лежит предкоракоидальный хрящ (предкоракоид), на который налегает тонкая ключица (у бесхвостых). Соединяясь между собой, все эти кости образуют суставную впадину для головки плечевой кости. Внутренние неокостеневшие концы

коракоидов и прокоракоидов обеих сторон (правой и левой) соединяются по средней линии. Впереди от этого соединения располагается предгрудина, а сзади – грудина, обе они заканчиваются хрящами. Как и у рыб, кости плечевого пояса амфибий находятся в толще мышц, которые связывают их с осевым скелетом, но сам пояс не связан с осевым скелетом непосредственно. Напомним, что пояс обеспечивает опору для свободной конечности.

Свободная конечность амфибий, как и всех наземных животных, относится к пятипалому типу. Она служит опорой, позволяет приподнять тело над поверхностью и обеспечивает перемещение в воздушной среде, которая гораздо менее плотная, чем вода, и практически не поддерживает тело, поэтому всем наземным животным постоянно приходится преодолевать силу тяжести, чего не нужно делать рыбам. Неправильно считать главным атрибутом пятипалой конечности наличие пяти пальцев, как это на первый взгляд следует из названия, поскольку у многих четвероногих число пальцев в разных вариантах меньше пяти или даже они вообще вторично отсутствуют. Поэтому уместно сначала рассмотреть общую организацию пятипалой конечности. Передняя и задняя свободные конечности (напомним, что у человека в связи с прямохождением различают верхнюю и нижнюю конечности) состоят из трех отделов: проксимального (одна кость), промежуточного (две кости) и дистального (относительно большое число костей).

В типичном случае проксимальный отдел передней конечности образован плечевой костью, задней – бедренной костью; промежуточный отдел передней конечности – локтевой и лучевой костями, нижней – из большеберцовой и малоберцовой костей; дистальный отдел передней конечности включает в себя три части – запястье, пясть и фаланги пальцев, задней – предплюсна, плюсна и фаланги пальцев. У представителей разных классов наземных позвоночных встречаются особенности строения той или иной свободной конечности, но все они носят вторичный характер, о чем подробно будет сказано ниже.

У всех амфибий проксимальный отдел свободной передней конечности представлен плечевой костью, промежуточный – локтевой и лучевой костями у хвостатых и единой костью предплечья (она образуется в результате сращения локтевой и лучевой костей) у бесхвостых. Самый сложный отдел свободной передней конечности – дистальный, образованный запястью, пястью и фалангами пальцев. Запястье формируют два ряда мелких костей, часть из них срастается между собой. К дистальному ряду костей запястья примыкают пять костей пясти, дистальные концы которых сочленяются с фалангами пальцев.

Пояс задних конечностей (тазовый пояс), в отличие от плечевого пояса, сочленяется непосредственно с осевым скелетом, а именно – с его крестцовым отделом. У амфибий этот отдел состоит

всего из одного позвонка, однако и это позволяет обеспечить надежное и жесткое соединение пояса с позвоночным столбом. Столь неравноценные механизмы прикрепления поясов передней и задней конечностей объясняются тем, что для перемещения амфибий гораздо более важна задняя конечность, которая обычно имеет более крупные размеры, особенно у бесхвостых.

У всех наземных позвоночных тазовый пояс состоит из трех парных элементов: подвздошных, седалищных и лобковых костей, при этом с крестцовым позвонком (или позвонками, если их несколько – у более высокоорганизованных позвоночных) сочленяются подвздошные кости. Все три кости тазового пояса вместе образуют вертлужную впадину, в которую входит головка бедренной кости, тем самым образуя тазобедренный сустав. У земноводных лобковый хрящ не окостеневает и составляет нижнюю часть тазового пояса, заднюю часть образуют седалищные кости, а переднюю – подвздошные кости. Особенностью тазового пояса бесхвостых амфибий является наличие большего количества хряща в составе его элементов и мало выраженных окостенений.

Свободная задняя конечность имеет типичное строение и включает бедро, голень и стопу. Стопа, в свою очередь, подразделяется на предплюсну, плюсну и фаланги пальцев. У хвостатых амфибий голень состоит из большой и малой берцовых костей, тогда как у бесхвостых эти кости срастаются в одну кость голени. У бесхвостых проксимальный ряд предплюсны образован двумя удлиненными костями, у хвостатых все кости предплюсны относительно мелкие. У лягушек сбоку от I (внутреннего) пальца находится рудиментарный VI, или «предпервый», палец, который имеет вторичное происхождение и, по мнению специалистов, представляет собой частную адаптацию к перемещению по субстрату с помощью прыжков.

Мышечная система сохраняет сегментированный характер только у безногих, у хвостатых метамерия сегментов нарушается, а у бесхвостых амфибий скелетная мускулатура во многом утрачивает сегментацию, что связано с развитием пятипалых конечностей. У рыб движения плавников обеспечиваются, главным образом, мышцами, расположенными не в самой конечности, а на туловище, тогда как *пятипалая конечность двигается за счет мышц, расположенных в ней самой*. Эмбриональное развитие конечности сопровождается смещением миотомов сомитов, из которых формируется скелетная мускулатура, в результате метамерная сегментация скелетных мышц нарушается. У бесхвостых амфибий мускулатура конечностей развита очень хорошо, особенно в задних конечностях, что связано со способом передвижения. Сегментированная мускулатура имеется только в области позвоночного столба.

Пищеварительная система начинается с обширной ротоглоточной полости, куда ведет щелевидное ротовое отверстие. В общую

ротоглоточную полость также открываются отверстия внутренних ноздрей (хоан), слуховых (евстахиевых) труб, гортанная щель, а также протоки слюнных желез (отсутствуют у рыб: в постоянно омываемой водой ротовой полости слюна не нужна). Слюна земноводных не содержит пищеварительных ферментов, а потому не оказывает на пищу никакого химического воздействия – ее задача состоит в смачивании пищевого комка для облегчения его проглатывания.

На межчелюстных, верхнечелюстных костях, сошнике, а у некоторых еще и на нижней челюсти располагаются простые конические зубы, которые основанием прикрепляются к кости, а вершиной обращены назад. Все зубы одинаковы, поэтому земноводные неспособны размельчать или пережевывать пищу, их зубы только способствуют удержанию добычи. Некоторые амфибии, например, жабы, вообще зубов не имеют.

Почти все амфибии имеют настоящий язык, который располагается на дне ротоглоточной полости. У лягушки язык прикреплен ко дну полости только передним концом, а задняя часть свободно обращена назад. Язык покрыт клейким веществом, поэтому он весьма полезен при ловле добычи, особенно функционален подвижный язык, способный выдвигаться из ротоглоточной полости за счет сокращения собственной мускулатуры и схватывать мелких животных. Только немногие виды амфибий, постоянно обитающих в воде, лишены языка.

Проглатывание пищи сопровождается перемещением глазных яблок вниз, при этом они давят на пищевой комок и проталкивают его из ротоглоточной полости в короткий, растяжимый пищевод. Функция пищевода состоит только в проведении пищи в желудок, который имеет больший объем и более толстые стенки (рис. 373). В желудке пища на некоторое время задерживается, при этом она размельчается благодаря сокращениям мускулатуры желудка, пропитывается желудочным соком и подвергается воздействию ферментов. Из желудка пищевая кашица поступает в кишку, которая подразделяется на тонкую и толстую.

В начальный отдел тонкой кишки – двенадцатиперстную кишку – поступают секреты крупных пищеварительных желез – печени и поджелудочной железы. Поджелудочная железа располагается в брыжейке кишечника в виде рыхлого тяжа. Ее выводные протоки впадают в желчный проток печени.

Печень амфибий довольно крупная (например, у лягушек она состоит из трех долей), она имеет желчный пузырь, в котором желчь скапливается и хранится, если животное не питается.

Следующий за двенадцатиперстной кишкой отдел тонкой кишки имеет несколько меньший диаметр, образует несколько петель и переходит в толстую кишку, которая заканчивается прямой кишкой. В толстой кишке всасывается большая часть воды, содержащаяся в химусе, и происходит формирование каловых

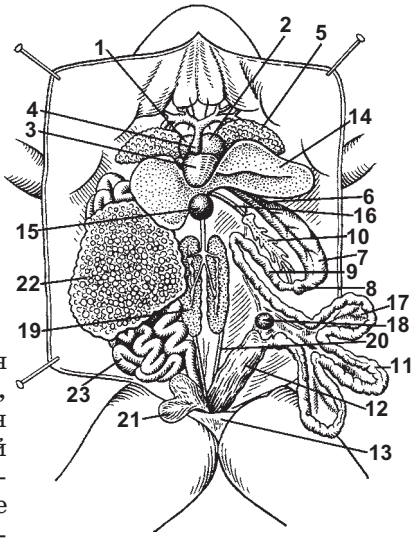


Рис. 373. *Общее расположение внутренних органов самки лягушки:*
1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – желудочек; 4 – артериальный конус; 5 – легкое; 6 – пищевод; 7 – желудок; 8 – пилорическая часть желудка; 9 – двенадцатиперстная кишка; 10 – поджелудочная железа; 11 – тонкая кишка; 12 – прямая кишка; 13 – область клоаки; 14 – печень; 15 – желчный пузырь; 16 – желчный проток; 17 – брыжейка; 18 – селезенка; 19 – почка; 20 – мочеточник; 21 – мочевой пузырь; 22 – яичник; 23 – яйцевод (левые яичник и яйцевод на рисунке не изображены) (по Карташеву и соавт.)

масс. Прямая кишка открывается в клоаку. Все отделы кишечника, а также печень и поджелудочная железа прикрепляются к спинной стороне стенки полости тела посредством брыжейки. В брыжейке тонкой кишки находится селезенка, которая является кроветворным органом. Таким образом, пищеварительная система амфибий отличается от аналогичной системы рыб большей длиной пищеварительного тракта, кроме того, конечный отдел толстой кишки открывается в клоаку.

Большинство земноводных питаются мелкими беспозвоночными, однако наиболее крупные лягушки могут успешно нападать на мелких грызунов, птиц, змей и поедать других амфибий, в том числе и менее крупных особей своего вида.

Дыхательная система амфибий принципиально отличается от дыхательной системы рыб и, что самое главное, обеспечивает газообмен в воздушной среде. Жаберное дыхание у большинства видов имеется только у личинок, постоянно обитающих в воде, но невозможно у взрослых форм, поскольку низкая влажность воздуха исключает газообмен через наружные тонкостенные жабры – они бы просто засохли.

Организация дыхательной системы амфибий является наиболее простой среди наземных позвоночных. Анатомически она включает в себя ротоглоточную полость (верхние воздухоносные пути) и гортанно-трахеальную полость (нижние пути), которая непосредственно переходит в мешковидные легкие. Гортань сообщается с глоткой через гортанную щель, которую с боков ограничивают складки слизистой оболочки – голосовые связки, натянутые между парными черпаловидными хрящами (эти хрящи окружают гортанную щель). Голосовые связки участвуют в голосообразовании, когда вибрируют под действием воздуха, выходящего из легких. Очень просто устроенные легкие имеют вид тонкостенных мешков с ячеистой внутренней поверхностью (за счет небольших выростов

стенок органа). Стенки легких оплетены кровеносными сосудами, которые приносят венозную кровь, а уносят артериальную, насыщенную кислородом.

Органом воздушного дыхания у всех наземных позвоночных является легкое, поверхность газообмена которого располагается не снаружи (как в жабрах), а внутри тела, поэтому функциональная поверхность не высыхает. Легкое в процессе эмбрионального развития образуется как слепой вырост переднего (глоточного) отдела пищеварительной трубки, поэтому и во взрослом состоянии остается связанным с глоткой. Воздух в легкое доставляется по системе воздухоносных трубочек – воздухоносных (дыхательных) путей, которые связывают легкое, расположенное внутри тела животного, с окружающим атмосферным воздухом. Эти же трубочки служат для удаления из легкого использованного воздуха. Воздухоносные пути, которые сообщают глотку с окружающей средой, называются верхними путями – это носовая полость и часть глотки (носоглотка и ротоглотка); пути, по которым воздух движется от глотки к месту непосредственного газообмена, называются нижними путями – это гортань, трахея и система ветвящихся бронхов (бронхиальное дерево).

Таким образом, дыхательная система у наземных позвоночных анатомически и функционально подразделяется на два отдела – систему воздухоносных путей и респираторный отдел. Воздухоносные пути осуществляют двусторонний транспорт воздуха, но не участвуют в самом газообмене, респираторный отдел осуществляет газообмен между внутренней средой организма (кровью) и атмосферным воздухом.

Однако воздух и кровь представляют собой разные агрегатные состояния вещества – газ и жидкость, следовательно, непосредственный обмен веществами между ними затруднен. Поэтому кислород воздуха вначале растворяется в жидкости, которая тонкой пленкой выстилает снаружи функциональную поверхность респираторного отдела (дыхательный, или респираторный, эпителий), а после этого свободно диффундирует в кровь. То же самое происходит и с углекислым газом, но в обратном направлении – он из крови диффундирует в поверхностную жидкость, после чего переходит в воздух. Таким образом, газообмен идет пассивно в соответствии с градиентом концентрации, т. е. из области с высокой концентрацией в область с низкой концентрацией.

Для увеличения влажности воздуха в стенках воздухоносных путей имеются многочисленные слизистые железы, секрет которых не только увлажняет воздух, но и задерживает механические частицы, которые содержатся в воздухе.

Легочный тип дыхания требует совершенно иного способа вентиляции, нежели у жаберных организмов. Система жаберных крышек становится ненужной, поэтому жаберный аппарат у всех наземных животных видоизменяется, его скелетные структуры

частично входят в состав скелета (хрящей) гортани. Вентиляция легких у них осуществляется за счет принудительных движений специальной соматической мускулатуры в процессе дыхательного акта, что обеспечивает периодическое поступление и удаление воздуха из легких.

Как мы видим, воздухоносные пути, на первый взгляд, организованы примитивнее, нежели пищеварительная трубка, поскольку воздух по ним идет не в одном, а в двух направлениях, что напоминает организацию пищеварительной системы плоских червей. Напомним, что у рыб вода обтекает жабры в одном направлении, т. е. поверхность газообмена жабры всегда омывается свежей водой. Однако для дыхательной системы четвероногих это обстоятельство несомненно полезно, поскольку двустороннее движение воздуха по трубкам способствует его увлажнению – если бы воздух двигался в одном направлении, он быстро бы иссушил дыхательный эпителий. Поэтому при дыхательном акте происходит не полная замена воздуха, находящегося в воздухоносных путях, а лишь его частичное разбавление свежим атмосферным воздухом. Значительно более высокое содержание кислорода в атмосферном воздухе, по сравнению с водой, делает вполне достаточным то его количество, которое содержится в легочном воздухе, поэтому газообмен у наземных позвоночных идет весьма эффективно.

Дыхательные движения обеспечивают вентиляцию легких, при этом согласованно участвуют мышцы ноздрей, ротоглоточной полости и гортани. За счет сокращения подбородочно-подъязычных мышц, опускающих дно ротовой полости, атмосферный воздух засасывается и через отверстия ноздрей попадает в ротоглоточную полость. Затем отверстия ноздрей сжимаются специальными мышцами, но открывается гортанная щель, которая до этого была закрыта. Поскольку при этом дно ротовой полости продолжает опускаться, из легких в ротоглоточную полость выходит часть легочного воздуха, которая смешивается с поступившим атмосферным воздухом. После этого дно ротовой полости начинает подниматься и возросшее давление проталкивает воздух (уже смешанный) через отверстие гортани в легкие. Когда легкие оказываются заполненными, открываются отверстия ноздрей и выпускают наружу излишний воздух. Для более эффективной работы мышц дна ротовой полости большое значение имеет расстояние между ветвями нижней челюсти, поэтому череп амфибий имеет характерную широкую и плоскую форму.

Общая функциональная поверхность респираторного отдела земноводных невелика – лишь у немногих видов внутренняя поверхность легких незначительно превышает площадь поверхности тела, тогда как у большинства поверхность газообмена еще меньше и соотносится с поверхностью тела примерно 2 : 3. Поэтому для амфибий огромное значение имеет дополнительный газообмен, прежде всего – кожный. Тонкая и влажная кожа амфибий

легко пропускает газы в обоих направлениях, например, у зеленой лягушки через кожу проникает около 51% кислорода и удаляется около 86% углекислого газа, тогда как через легкие – только 14%. Частично газообмен осуществляется через слизистую оболочку ротовой полости в процессе дыхательного акта, этому способствуют частые колебания дна ротовой полости. Соотношение легочного и других типов газообмена у разных видов неодинаково, например, у жаб, имеющих относительно сухие покровы, большее значение имеет легочный газообмен, тогда как у многих амфибий, постоянно живущих в воде, кожный газообмен является основным, а иногда даже единственным. Соотношение легочного и кожного дыхания для лягушки неодинаково в течение года, при этом если интенсивность кожного дыхания остается относительно постоянной, то легочное дыхание более интенсивно весной (март – апрель) и снижается в другие месяцы, его минимум приходится на зимние месяцы. Для интенсификации кожного дыхания в период размножения, которое у амфибий проходит в воде, у некоторых видов увеличивается поверхность кожных выростов, в которых разрастаются кровеносные сосуды.

Соотношение легочного и кожного газообмена также зависит от температуры окружающей среды – при повышении температуры значительно возрастает интенсивность легочного дыхания.

Газообмен у личинок амфибий осуществляется с помощью ветвистых наружных жабр, которые у большинства видов исчезают в ходе метаморфоза, однако у сирен и протеев жабры сохраняются и у взрослых особей.

Кровеносная система амфибий организована значительно сложнее, чем у рыб, что связано с наземным образом жизни первых. У амфибий имеется второй (легочный) круг кровообращения, что связано с редукцией жаберного аппарата и переходом к легочному газообмену. Наличие двух кругов кровообращения невозможно с двухкамерным (как у рыб) сердцем, поэтому у всех наземных позвоночных в сердце имеются два предсердия – в одно поступает венозная кровь по венам большого (системного) круга, а в другое – артериальная кровь по венам малого круга. Количество желудочков у разных классов неодинаково – один (у амфибий и большинства пресмыкающихся) или два (у крокодилов, всех птиц и млекопитающих).

Малый круг начинается сосудами, отходящими от желудочка, и заканчивается сосудами, впадающими в правое предсердие. Большой круг начинается сосудами, отходящими от желудочка, и заканчивается сосудами, впадающими в левое предсердие. Напомним, что у всех животных от желудочка отходят артерии (в малом круге они несут венозную кровь, а в большом – артериальную), а в предсердие впадают вены (в малом круге – приносящие артериальную кровь, а в большом – венозную). Следовательно, каждый

круг кровообращения начинается в желудочке, а заканчивается в предсердии.

От желудочка отходят артериальные жаберные дуги, число которых соответствует числу жаберных дуг висцерального черепа. Эмбрионально закладываются шесть пар артериальных дуг, однако первые две пары жаберных дуг входят в состав черепа (напомним, что первая полностью редуцируется, а вторая преобразуется в челюсти), поэтому аналогичные пары артерий исчезают, и даже у рыб сохраняется всего четыре пары жаберных артерий. Редукция жаберного аппарата у наземных позвоночных повлекла за собой уменьшение числа жаберных дуг, при этом третья пара преобразуется в сонные артерии, четвертая пара – в системные дуги аорты (самые крупные сосуды большого, или системного, круга), пятая пара редуцируется, поскольку функционально аналогична дугам аорты (эта пара сохраняется у хвостатых амфибий), шестая пара становится легочными артериями. У высших позвоночных развитие и последующая организация жаберных артериальных дуг имеет свои особенности, которые мы рассмотрим позже.

Сердце амфибий расположено вблизи легких, оно трехкамерное и состоит из двух предсердий, разделенных перегородкой (у безногих и хвостатых перегородка неполная, а у бесхвостых – полная), и одного желудочка. К сердцу также относятся венозный синус (пазуха), сообщающийся с правым предсердием, и артериальный конус, который представляет собой продолжение желудочка и является соединительной структурой между желудочком и сосудистой системой. Между предсердиями и желудочком располагается общее отверстие, снабженное клапанами, которые препятствуют обратному затеканию крови в предсердия при сокращении (систоле) желудочка. Сердце лежит в полости перикарда.

Артериальный конус разделяется на два артериальных ствола, каждый из которых, в свою очередь, разделен продольными перегородками на три сосуда: общую сонную артерию, кожно-легочную артерию и системную дугу. В желудочек кровь поступает из обоих предсердий через общее отверстие, напомним, что правое предсердие содержит венозную кровь, а левое – артериальную. Поскольку единственный желудочек неразделен, то в его полости происходит смешивание венозной и артериальной крови, однако если весь организм будет снабжаться смешанной кровью, то возможности кровеносной системы окажутся в значительной мере не реализованы. Эту проблему в значительной степени решает *спиральный клапан*, который располагается вдоль всей полости артериального конуса и делит ее на две половины, при этом поворачиваясь в виде спирали на 360° (это и дало название клапану).

Сердечный цикл. Кровь из предсердий поступает в желудочек и частично смешивается в его полости, однако по естественным причинам в правой части желудочка будет сосредоточена

преимущественно венозная кровь (поступившая из правого предсердия), в левой – преимущественно артериальная (поступившая из левого предсердия), а в центре – смешанная. В начале систолы желудочка более венозная кровь из его правой части попадает в брюшную часть артериального конуса (он отходит от правой части желудочка) и с помощью спирального клапана направляется по нему в отверстия кожно-легочных артерий. Отверстия других сосудов в это время закрыты спиральным клапаном. Дальнейшее сокращение миокарда желудочка способствует росту давления в его полости, под этим давлением спиральный клапан смещается и открывает отверстия системных дуг, куда из центральной части желудочка устремляется смешанная кровь. В легочные артерии эта кровь не поступает, поскольку они уже заполнены кровью. Когда систола желудочка подходит к концу, еще более возросшее давление сдвигает спиральный клапан дальше, освобождая отверстия сонных артерий, и в них попадает наиболее артериальная кровь из левой части желудочка, тогда как все другие сосуды уже заполнены кровью и больше ее не принимают. Более раннему попаданию преимущественно венозной крови в сонные артерии дополнительно мешают клубочки – сонные «железы», которые сужают просвет сосуда. Таким образом, фигурально выражаясь, спиральный клапан позволяет «из одной емкости разлить по стаканам три разные по составу жидкости». Обратному затеканию крови из сосудов в сердце препятствуют полулунные клапаны, которыми снабжено входное отверстие артериального конуса.

Артериальная система большого круга кровообращения. Выйдя из сердца, артерии в дальнейшем ветвятся следующим образом. Кожно-легочные артерии (они содержат преимущественно венозную кровь) вскоре разделяются на легочную артерию, несущую кровь в легкие, и кожную артерию, которая ветвится в коже спинной поверхности тела. Системные дуги аорты, содержащие смешанную кровь, направляются вверх и в стороны, отдавая затылочно-позвоночную и подключичную ветви, кровоснабжающие передние конечности, затем дуги, описав полукруг, направляются вниз и объединяются в общий сосуд – спинную аорту, которая располагается под позвоночным столбом и направляется назад, отдавая ветви к внутренним органам. Примерно на уровне задних концов почек спинная аорта разделяется на две общие подвздошные артерии, кровоснабжающие заднюю часть туловища и задние конечности. Общие сонные артерии вскоре разделяются на наружную и внутреннюю сонные артерии, в области их разделения на стенке сосуда имеется сонная, или каротидная, железа, богатая хеморецепторами, реагирующими на изменение газового состава крови. Сонные артерии, несущие наиболее чистую артериальную кровь, кровоснабжают голову.

Таким образом, по артериям амфибий течет смешанная в разных пропорциях артериальная и венозная кровь. Наличие спирального клапана позволяет в какой-то степени разделить кровь, а артерии

распределяют ее по органам, при этом наиболее чистая артериальная кровь попадает в головной мозг и органы чувств, смешанная кровь направляется ко всем остальным частям тела, а наиболее венозная кровь направляется в сосуды малого круга кровообращения. Однако полного разделения крови в артериях на артериальную и венозную не происходит, поэтому *все органы получают смешанную кровь*.

В тканях артерии распадаются на капилляры, образующие микроциркуляторное русло, где происходит тканевой газообмен. От тканей кровь оттекает по венам, которые в совокупности образуют венозную систему.

Венозная система низших амфибий сохраняет примитивные черты, у них хвостовая вена разделяется на парные кардинальные вены и непарную заднюю полую вену. Задние кардинальные вены на уровне сердца сливаются с яремными, подключичными и кожными (эти вены несут от кожи богатую кислородом артериальную кровь), образуя кювьеровы протоки, которые впадают в венозный синус. От кишечника венозная кровь собирается в подкишечную и брюшную вены, которые сливаются и образуют воротную вену, формирующую воротную систему печени. Из печени выходит печеночная вена, которая сливается с полой веной и также впадает в венозный синус. Таким образом, в венозный синус поступает уже смешанная кровь, поскольку кожные вены содержат артериальную кровь.

У бесхвостых амфибий кардинальные вены отсутствуют. Венозная кровь от головы собирается в наружные и внутренние яремные вены, от передних конечностей – в плечевые вены, которые сливаются с мощными кожными венами, несущими артериальную кровь, окисленную в коже, образуя также парные подключичные вены. Вскоре после этого подключичные вены сливаются с обеими яремными венами (наружными и внутренними), образуя, соответственно, правую и левую передние полые вены, которые, в отличие от непарной задней полой вены, являются парными и несут смешанную кровь, поступившую из кожных вен. Передние полые вены впадают в венозный синус (пазуху).

Венозная кровь из задних конечностей и области таза собирается в парные бедренные и седалищные вены, которые на каждой стороне тела сливаются в общие подвздошные вены, или воротные вены почек, которые направляются в почки и образуют там воротную систему (распадаются на сеть капилляров). Из почек выходят несколько выносящих почечных вен, вскоре сливающихся в непарную заднюю полую вену, она принимает в себя вены от половых желез, проходит через печень, но не впадает в нее.

Таким образом, движение крови по большому кругу можно представить в виде следующей схемы: желудочек → → системные дуги и сонные артерии → микроциркуляторное русло → задняя и передние полые вены → венозный синус → правое предсердие.

Малый круг кровообращения. Кровь из легочных артерий попадает в легкие, окисляется там и становится артериальной, после чего собирается в легочные вены и по ним впадает непосредственно в левое предсердие. Следовательно, путь крови по малому кругу можно представить в виде такой схемы: желудочек → кожно-легочные артерии → легочные артерии → капилляры легких → легочные вены → → левое предсердие.

Относительно простая организация кровеносной системы, при которой по сосудам транспортируется смешанная кровь, вместе со слаборазвитой дыхательной системой препятствует земноводным осуществлять метаболизм с высокой интенсивностью. Кроме того, у них низкий показатель сердечного индекса (относительной массы сердца в сравнении с общей массой тела), в частности, у малоподвижной зеленой лягушки он составляет 0,35 – 0,55, а у почти полностью наземной зеленой жабы – 0,99. У амфибий сердце сокращается редко, например, у травяной лягушки всего 40 – 50 сокращений в минуту, что примерно в десять раз меньше, чем у птицы такой же массы, поэтому у них медленная скорость кровообращения и низкое давление крови (у хвостатых примерно 22/12, а у бесхвостых – примерно 30/20, что гораздо ниже, чем у рептилий – 80/60). Поскольку уровень обмена веществ у амфибий низкий, они менее подвижны по сравнению с другими позвоночными.

Лимфатическая система развита относительно хорошо. Движение лимфы по сосудам осуществляется за счет движений мышц и внутренних органов, кроме того, имеются небольшие мышечные образования, состоящие из двух камер, – *лимфатические сердца*, которые расположены в местах впадения лимфатических сосудов в кровяное русло. Периодически сокращаясь, лимфатические сердца перекачивают лимфу в кровеносные сосуды. Такие структуры особенно многочисленны у безногих амфибий (около ста), располагаясь парными рядами. У хвостатых и бесхвостых лимфатических сердец меньше, среди них особенно хорошо развита пара сердец, расположенных в области таза. В отличие от высших позвоночных, лимфатические сосуды земноводных впадают в вены в разных местах тела амфибий, но чаще всего – в кардинальные или полые вены. Большое количество лимфы у земноводных находится в подкожных лимфатических мешках.

Выделительная система взрослых амфибий представлена парой туловищных почек – мезонефросов, которые располагаются по бокам крестцового отдела позвоночного столба, но, в отличие от рыб, они не имеют лентовидной формы, а овальные и весьма компактны. Мочеточником является вольфов проток (у самцов он одновременно выполняет функцию семяпровода), который впадает в клоаку. У высших наземных форм в клоаку открывается обширный мочевой пузырь, куда из клоаки поступает моча и временно

накапливается. Когда пузырь переполняется, он опорожняет свое содержимое все в ту же клоаку, и оттуда моча выводится наружу.

Почки амфибий удаляют из крови продукты обмена и поддерживают водно-солевой баланс (равновесие). Количество нефронов в почке зависит от того, насколько тесно связано животное с водой. У преимущественно водных хвостатых амфибий в обеих почках находится около 400 – 500 нефронов, а у бесхвостых – около 2000. Это объясняют тем, что водные амфибии часть продуктов обмена выделяют через жабры и покровы тела в окружающую воду. Окончательным продуктом азотистого обмена у амфибий является мочевина.

Через почки удаляется излишняя вода, которая поступает в тело животного через кожу, при этом из мочи обратно всасываются (реабсорбируются) соли, поэтому большая часть ионов – до 99% – возвращается в кровь.

У водных личинок амфибий основным продуктом азотистого обмена является не мочевина, а аммиак, который в виде раствора выводится через жабры и кожу.

Половая система. Мужская половая система представлена двумя округлыми семенниками, расположенными вблизи почек (рис. 374) и подвешенными на брыжейке. Для земноводных характерно наличие жировых тел различной формы, расположенных над семенниками. Эти тела служат источником питательных веществ для сперматогенеза, и поэтому осенью жировые тела имеют значительно более крупные размеры, чем весной, когда образуется много гамет.

Посредством множества тонких семявыносящих канальцев, которые отходят от семенника, половые продукты проходят через переднюю часть почки и попадают в вольфов проток, который у амфибий (так же как и у хрящевых рыб) совмещает функции мочеточника и семяпровода. Вольфовы протоки впадают в клоаку, но незадолго до этого каждый из них образует небольшое расширение – семенной пузырек, в котором сперма временно накапливается. Подобно семенникам и жировым телам, семенные пузырьки уменьшаются вне периода размножения. Собственных половых протоков в мужской половой системе амфибий нет, у большинства видов также отсутствуют копулятивные органы.

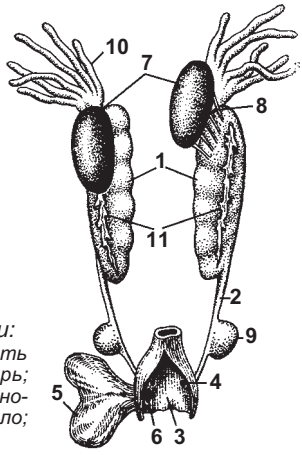


Рис. 374. *Мочеполовой аппарат самца лягушки: 1 – почка; 2 – мочеточник (он же семяпровод); 3 – полость клоаки; 4 – мочеполовое отверстие; 5 – мочевой пузырь; 6 – отверстие мочевого пузыря; 7 – семенник; 8 – семявыносящие канальцы; 9 – семенной пузырек; 10 – жировое тело; 11 – надпочечник (по Карташеву и соавт.)*

Женская половая система образована двумя яичниками, подвешенными

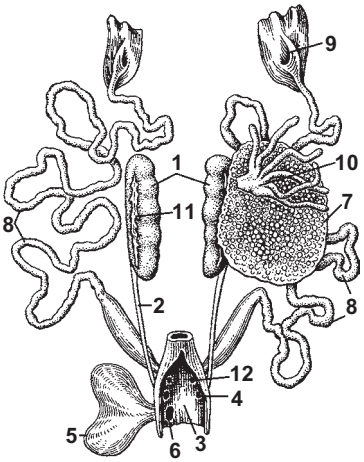


Рис. 375. *Мочеполовой аппарат самки лягушки:*
1 – почка; 2 – мочеточник; 3 – полость клоаки; 4 – мочевое отверстие; 5 – мочевой пузырь; 6 – отверстие мочевого пузыря; 7 – левый яичник (правый яичник на рисунке не изображен); 8 – яйцевод; 9 – воронка яйцевода; 10 – жировое тело (жировое тело правой стороны не изображено); 11 – надпочечник; 12 – половое отверстие (отверстие яйцевода)(по Карташеву и соавт.)

на брыжейке, над которыми лежат жировые тела (рис. 375). Размер яичников существенно меняется в зависимости от сезона, значительно увеличиваясь к периоду размножения. Весной яичники особенно велики, через тонкую стенку просвечивают крупные яйца, богатые желтком.

Созревшие яйца выходят из яичника через разрыв фолликулярной оболочки и оказываются в полости тела, откуда затем поступают в воронку яйцевода. У самок амфибий яйцеводом служит парный мюллеров проток, который одним концом (воронкой) открывается в полость тела, а другим – в клоаку. В период размножения яйцеводы сильно удлиняются, стенки их утолщаются.

Для многих амфибий характерно брачное поведение, часто сопровождающееся голосовыми сигналами (самцы некоторых лягушек могут при этом издавать чрезвычайно громкие звуки). Это необходимо для стимуляции одновременного выхода половых продуктов у половых партнеров. Оплодотворение может быть внутренним или наружным.

Развитие подавляющего большинства амфибий проходит в воде, некоторые виды приспособились вынашивать оплодотворенные яйца в своем теле. Яйца содержат относительно немного желтка (мезолецитальные яйца), поэтому происходит радиальное дробление, т. е. борозды дробления в процессе деления бластомеров проходят через все яйцо.

Для амфибий характерно развитие с метаморфозом, при этом из яйца выходит личинка, которая по своей организации значительно ближе к рыбам, чем к взрослым амфибиям. Она имеет характерную рыбообразную форму, поэтому перемещается с помощью продольных изгибов тела. Органами дыхания сначала служат наружные жабры, представляющие собой выросты кожи, позже прорываются жаберные щели, открывая внутренние жабры, а наружные жабры после этого редуцируются. Конечности на ранних этапах отсутствуют. У хвостатых амфибий весь личиночный период функционируют наружные жабры, а внутренние не развиваются.

В ходе развития личинки у нее перестраиваются внутренние системы: дыхательная, кровеносная, выделительная и пищеварительная. Постепенно развиваются конечности. Метаморфоз

завершается формированием миниатюрной копии взрослой особи, у бесхвостых при этом редуцируется хвост.

Для амбистом характерна неотения, т. е. у них размножаются личинки, которые длительное время принимали за самостоятельный вид, поэтому у них есть свое название – аксолотль. Такая личинка имеет более крупные, чем взрослая особь, размеры. Другой интересной группой амфибий являются протеи, постоянно живущие в воде, которые в течение всей жизни сохраняют наружные жабры, т. е. сохраняют признаки личинки.

Нервная система. Центральная нервная система. Головной мозг ихтиопсидного типа, т. е. главным интегрирующим центром является средний мозг, однако по сравнению с рыбами головной мозг амфибий имеет ряд прогрессивных особенностей. Передний мозг значительно крупнее и более четко дифференцирован. Относительно крупный конечный мозг разделен полной перегородкой, при этом образуются отдельные латеральные желудочки, каждый из которых через монроево отверстие сообщается сзади с полостью третьего желудочка. Крыша и боковые стенки переднего мозга целиком состоят из нервной ткани, однако на поверхности находятся лишь отростки нейронов, а тела клеток лежат ниже. Таким образом, у земноводных формируется первичный свод мозга – *архипаллиум* (напомним, что среди рыб свод мозга имеют лишь двоякодышащие). Обонятельные доли, расположенные впереди, слабо отделены от полушарий.

Промежуточный мозг небольшого размера, сверху от него отходит теменной орган – эпифиз, а снизу воронка, связанная с задней долей гипофиза. Вместе с нижним отделом промежуточного мозга – гипоталамусом – гипофиз образует единую гипоталамо-гипофизарную систему, регулирующую деятельность эндокринных желез. Гипофиз состоит из двух частей – передней (аденогипофиз), происходящей из эктодермы ротовой бухты (карман Ратке), и задней (нейрогипофиз), которая образуется из глиальных элементов задней части воронки гипоталамуса. Гипофиз личинок амфибий (как и у костных рыб) состоит лишь из передней и промежуточной долей (т. е. аденогипофиза), где синтезируются гонадотропные гормоны. У взрослых особей появляется задняя доля (нейрогипофиз), образующаяся из промежуточного мозга и связанная с ним посредством воронки гипоталамуса. Средняя доля вырабатывает пролактин и регулирует водный обмен (гонадотропный гормон у взрослых особей не синтезируется).

Средний мозг амфибий крупный, особенно его крыша, но на фоне разросшегося переднего мозга уже не выглядит столь большим, как у рыб. Средний мозг является интегрирующим центром ЦНС амфибий. Мозжечок очень маленький (у протеев он почти не выделяется), что связано с относительной простотой движений амфибий. В продолговатом мозге амфибий (кроме взрослых бесхвостых), как и у рыб, имеются гигантские маутнеровские клетки, управляющие местными спинномозговыми рефлексами.

Большое значение имеет ретикулярная формация, представляющая собой диффузное скопление серого вещества в переднем отделе спинного мозга и стволе головного мозга. Это связано с тем, что у низших позвоночных еще недостаточно развиты двигательные проводящие пути головного мозга, управляющие деятельностью мышц, ретикулярная формация во многом выполняет эту функцию.

Спинной мозг имеет сегментированное строение, у форм, обладающих конечностями (хвостатые и бесхвостые), в передней и задней частях имеются расширения, соответствующие отхождению корешков, которые участвуют в образовании нервных сплетений (см. ниже). В отличие от рыб, спинной мозг взрослых особей амфибий короче позвоночного столба, поэтому занимает не всю длину спинномозгового канала.

Периферическая нервная система представлена черепными и спинномозговыми нервами. От головного мозга амфибий отходят десять пар черепных нервов, XI пара (добавочный нерв) у них отсутствует, а XII пара (подъязычный нерв, который иннервирует не подъязычную дугу, как у рыб, а мышцы языка) отходит от спинного мозга.

Спинномозговые нервы – СМН (точнее, их передние ветви) у хвостатых и бесхвостых амфибий образуют два сплетения: плечевое и пояснично-крестцовое. Например, у лягушки имеется 10 пар спинномозговых нервов, из которых три передних образуют плечевое сплетение, а четыре задние – пояснично-крестцовое. Появление нервных сплетений обусловлено развитием свободных пятипалых конечностей – происходящее при этом нарушение сегментации зачатков скелетной мускулатуры влечет за собой такое же изменение сегментации нервных пучков, которые эти мышцы иннервируют. Это объясняет, почему у безногих амфибий нервные сплетения и соответствующие им местные утолщения спинного мозга не образуются. Остальные нервы (т. е. не участвующие в образовании сплетений) сохраняют сегментарность. Задние ветви всех СМН сплетений не образуют.

Вегетативная нервная система представлена симпатическим и парасимпатическим отделами. Центры симпатического отдела находятся в спинном мозге, периферический отдел образует хорошо выраженные симпатические стволы, состоящие из цепи ганглиев, связанных между собой волокнами, они расположены по сторонам от позвоночного столба. Парасимпатический отдел представлен волокнами, входящими в состав черепных нервов.

Органы чувств. Органы зрения имеются у подавляющего большинства земноводных, лишь у немногих (например, безногих) глаза находятся в зачаточном состоянии. Зрение амфибий адаптировано к наземной жизни: глаза имеют выпуклую роговицу и двояковыпуклый хрусталик, что позволяет различать предметы

в воздушной среде на довольно значительном расстоянии. Роговица амфибий уплощается, когда животное попадает в воду. Аккомодация глаза осуществляется путем перемещения хрусталика вперед за счет специальной ресничной мышцы. У земноводных имеются подвижные веки, которые, смыкаясь, увлажняют роговицу, предотвращая ее высыхание, а также очищают ее. Наряду с верхним и нижним веками имеется еще третье веко, расположенное в переднем углу глаза. Экспериментально доказано, что земноводные реагируют только на движущиеся предметы.

Орган слуха земноводных организован гораздо сложнее, чем у рыб, поскольку звук в воздушной среде распространяется значительно хуже и медленнее, чем в воде. Поэтому орган слуха включает в себя не только звуковоспринимающий аппарат – внутреннее ухо, но и среднее ухо, которое улавливает звуки и передает их внутреннему уху. Среднее ухо представляет собой небольшую полость в черепе (барабанную), заполненную воздухом и выстланную слизистой оболочкой. Через отверстие слуховой (евстахиевой) трубы барабанная полость сообщается с полостью глотки – таким образом происходит уравнивание давления воздуха в барабанной полости и атмосферного воздуха. Это сообщение является единственным, поскольку снаружи барабанная полость прикрыта тонкой барабанной перепонкой. Сравнительно-анатомические и эмбриологические исследования доказывают гомологию барабанной полости брызгальцу рыб. Передачу звука осуществляет слуховая косточка – стремечко, которая гомологична гиомандибуляре рыб, одним концом эта косточка упирается в барабанную перепонку, а другим – в мембрану овального окна внутреннего уха.

Механизм проведения звуковой волны у амфибий можно представить следующим образом. Звуковые волны, достигая барабанной перепонки, заставляют ее вибрировать, эта вибрация передается на стремечко, которое играет роль своеобразного усилителя звукового сигнала и передает вибрацию на мембрану, разделяющую барабанную полость и перепончатый лабиринт, это приводит к вибрации эндолимфы в перепончатом лабиринте и последующему возбуждению чувствительных клеток. Далее импульсы направляются по волокнам VIII пары черепных нервов в соответствующие центры головного мозга. Этот же нерв несет импульсы от органа равновесия, рецепторный аппарат которого также располагается в полости внутреннего уха (вестибулярный аппарат). Среднее ухо адаптировано к восприятию звука в воздушной среде, поэтому оно имеется у всех наземных позвоночных. Однако у безногих и хвостатых амфибий барабанная перепонка отсутствует при сохраненной барабанной полости и слуховой косточки, следовательно, это изменение органа слуха вторично.

Органы обоняния представлены обонятельными капсулами, которые сообщаются с внешней средой через наружные ноздри и

с глоткой через внутренние ноздри (хоаны), поскольку поток воздуха в процессе дыхания идет именно через них. Многочисленные обонятельные нервы направляются в обонятельные доли переднего мозга. Органы боковой линии имеются у личинок всех амфибий, но во взрослом состоянии сохраняются только у водных хвостатых и немногих постоянно водных бесхвостых. Этот орган чувств у амфибий организован несколько проще, чем у рыб, поскольку чувствительные клетки попросту лежат в коже, а не в специальном продольном канале, как это имеет место у рыб. Осязание осуществляется всей поверхностью кожи.

Поведение земноводных весьма примитивно, условные рефлексы вырабатываются медленно, а угасают быстро. Двигательная специализация рефлексов очень мала, поэтому лягушка не может сформировать защитный рефлекс отдергивания одной лапки, и при раздражении одной конечности она дергает обеими лапками.

Нервная система и органы чувств земноводных сыграли очень важную роль в становлении учения о физиологии нервной деятельности. Именно с лягушкой плодотворно экспериментировал выдающийся отечественный физиолог **И.М. Сеченов**, который изложил результаты работы в знаменитом труде «Рефлексы головного мозга» (1863). Еще раньше (в конце XVIII в.) лягушачьи лапки, подвешенные на проволоке, подсказали выдающемуся итальянскому анатому **Л. Гальвани** идею «животного электричества», которая легла в основу электрофизиологии.

Класс земноводных содержит три отряда: хвостатые, бесхвостые и безногие.

Отряд хвостатые амфибии включает в себя около 300 видов, у которых одновременно имеются конечности примерно одинаковой длины и хвост (сжатый с боков или округлый). У некоторых видов (сирены) отсутствуют задние конечности. Значительная часть безногих большую часть времени проводит в воде или даже вообще не выходит на сушу (около 200 постоянноводных видов). Наземные формы обычно имеют укороченное тело и удлиненные мощные конечности. Виды, обитающие преимущественно в воде, более крупные (длина самого крупного современного земноводного – гигантской саламандры достигает 1,5 м), но имеют короткие и слабые конечности.

Позвонки амфицельные или опистоцельные, в туловищном отделе к ним прикрепляются зачаточные ребра. Лобные и клиновидные кости раздельны, имеются глазоклиновидные кости. Ключицы отсутствуют. Предплечье образовано лучевой и локтевой костями, а голень – большеберцовой и малоберцовой костями.

У низших форм перегородка между предсердиями развита плохо или вообще отсутствует, у высших форм, часто находящихся вне воды, во взрослом состоянии между предсердиями

имеется неполная перегородка. Имеются не три, а четыре дуги аорты. Присутствуют кардинальные вены и задняя полая вена. Большое значение имеет кожный газообмен, у низших форм пожизненно сохраняются жабры (чаще всего наружные). У безлегочных саламандр, обитающих исключительно в воде, легкие атрофированы, поэтому газообмен целиком кожный. Некоторые безлегочные саламандры вернулись к наземному образу жизни, газообмен также осуществляется через слизистую оболочку глотки.

Отсутствуют барабанная перепонка и барабанная полость, у многих видов в течение всей жизни сохраняется боковая линия. Оплодотворение обычно внутреннее, встречаются живородящие виды. Характерно откладывание небольшого количества яиц, которые помещаются в малозаметные места (например, среди водной растительности), некоторые виды (например, семиреченский тритон, наземные виды безлогочных саламандр и др.) охраняют кладку. У ряда видов (например, амбистома) имеет место неотения. В процессе развития личинки первыми развиваются передние конечности, а потом задние.

Большинство хвостатых обитают в зонах с умеренным климатом в западном и восточном полушариях, но практически отсутствуют в южном полушарии.

Безногие амфибии имеют червеобразное тело (это сходство усиливают кольцевидные перетяжки, имеющиеся у некоторых видов), лишенное конечностей. Хвост очень короткий, поэтому клоака открывается почти на самом конце тела. Голая кожа богата железами, выделяющими на поверхность тела обильную слизь. Глаза рудиментарны, барабанная перепонка отсутствует, слуховой нерв развит очень слабо. Стремечко сочленяется с квадратной костью. Позвонки амфицельные, имеются настоящие ребра, которые развиты лучше, чем у других земноводных. В толще кожи имеются костные фрагменты, которые, как полагают, являются остатками панциря древнейших земноводных (стегоцефалов). Перегородка между предсердиями не полная. Спиральный клапан не выражен.

За исключением двух постоянноводных видов, все безногие ведут подземный образ жизни, прокладывая себе норы во влажной почве и гниющей подстилке. Пищей для них служат почвенные беспозвоночные, которых они разыскивают благодаря тонкому обонянию. Этому способствует хорошо развитый (по сравнению с другими амфибиями) передний мозг с обонятельными долями. Некоторые виды живут в гнездах муравьев и питаются их личинками. Оплодотворение внутреннее, клоака самцов способна выпячиваться, выполняя функцию копулятивного органа. Почвенные формы откладывают яйца, водные – живородящи. У всех безногих амфибий выражена забота о потомстве.

В настоящее время известно только одно семейство безногих – *червяги*, насчитывающее около 60 видов. Большинство червяг обитают в тропических областях Центральной и Южной Америки, некоторые виды распространены в тропических зонах Африки и Азии.

Наиболее высокоорганизованным является отряд *бесхвостые амфибии*, куда входит большинство видов земноводных (около 1 800). Все бесхвостые имеют короткое и широкое туловище (лягвообразное), короткую, почти не выраженную шею, хорошо развитые конечности, причем задние развиты значительно лучше передних, что обеспечивает характерное для них передвижение по твердой поверхности скачками. Хвост отсутствует, хвостовые позвонки сливаются в одну косточку – уростиль. Свободные ребра чаще всего отсутствуют. Позвонки у большинства видов процельные. Лобные и теменные кости сливаются в парную лобнотеменную кость, барабанная полость хорошо выражена, имеется барабанная перепонка. Грудина состоит из нескольких частей, имеется ключица. Характерно срастание костей в свободных конечностях: в передней срастаются лучевая и локтевая кости, а в задней – большеберцовая и малоберцовая кости, кроме того, частично срастаются между собой косточки запястья и предплюсны. Это обусловлено способом передвижения по твердому субстрату.

Жабры и жаберные щели у взрослых особей не сохраняются. Оплодотворение наружное. В процессе развития у личинки сначала формируются задние конечности, а потом передние (напомним, что у хвостатых это происходит в обратной последовательности).

Бесхвостые земноводные широко распространены на всех континентах, кроме Антарктиды. Большинство видов постоянно живут вблизи водоемов, однако некоторые жабы приспособились жить даже в пустыне, где размножаются в короткий период дождей, после чего зарываются в грунт и впадают в спячку. Многие виды перешли к древесному образу жизни, для этого на кончиках пальцев у них имеются присоски, с помощью которых они удерживаются на листьях. Размножаются они в дождевой воде, которая скапливается во влагалищах листьев, дуплах и других местах. Особенно многочисленны древесные бесхвостые амфибии в дождевых тропических лесах.

Большинство бесхвостых земноводных питается насекомыми и другими беспозвоночными. Многие из них в большом количестве уничтожают вредителей сельскохозяйственных культур (например, жаба во множестве поедает голых слизней), чем приносят существенную пользу. Мясо лягушек широко используется в пищу во многих странах Европы и Азии, что негативно сказывается на их численности в естественных условиях. Реже в пищу употребляют яйца бесхвостых земноводных.

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии

Рептилии, птицы и млекопитающие образуют группу высших позвоночных – *амниот*, которые способны размножаться без внешних источников воды благодаря наличию *амниотической полости*, ограниченной зародышевой *амниотической оболочкой*. Соответственно, рыбы и земноводные составляют группу низших позвоночных – *анамний*, у которых такая оболочка отсутствует, поэтому у них размножение осуществляется в водоемах, т. к. оболочки яйца у них неспособны защитить развивающийся эмбрион от потери воды на суше. Именно поэтому ареалы анамний, как правило, ограничены водоемами или прибрежными территориями. Наличие амниотической оболочки позволило амниотам не зависеть от водоемов в период размножения, поэтому они расселены гораздо более широко и занимают самые разнообразные экологические ниши.

Среди амниот наиболее примитивными являются пресмыкающиеся – единственные холоднокровные амниоты. В настоящее время насчитывается около 6000 видов рептилий, которые составляют четыре отряда: клювоголовые, чешуйчатые, крокодилы и черепахи. Огромное количество видов пресмыкающихся вымерло в меловом периоде мезозойской эры по причинам, которые до сих пор не вполне ясны. Большинство современных рептилий обитают на суше, в том числе в местах с очень сухим климатом (пустынях). Некоторые виды вторично перешли к водному образу жизни.

Внешнее строение рептилий достаточно разнообразно, но в типичных случаях тело подразделяется на голову, туловище и хвост. Тело черепах заключено в массивный костный панцирь, надежно защищающий тело животного.

Анатомия. *Кожные покровы* рептилий значительно более толстые, чем у амфибий, и, в отличие от них, сухие. Наружный слой представлен эпидермисом (многослойный ороговевающий эпителий), который у многих видов формирует утолщения – чешуи. У многих ящериц роговые чешуи лишь слегка налегают друг на друга, при этом эпидермис между чешуями более тонкий, чем сами чешуи. У змей чешуи налегают друг на друга черепицеобразно, наконец, у некоторых ящериц под чешуями лежат костные образования. Форма чешуй отличается не только у разных видов, но и зависит от расположения на теле животного. Костные чешуи рыб образуются из кориума, т.е. имеют мезодермальное происхождение, тогда как роговые чешуи пресмыкающихся происходят из эктодермального эпидермиса. Производными эпидермиса также являются когти, которыми вооружены пальцы.

Самый поверхностный роговой слой эпидермиса постоянно слущивается, пополнение клеточного состава осуществляют стволовые клетки, которые расположены в прилегающем к кориуму ростковом (мальпигиевом) слое. По мере деления этих клеток другие клетки,

находящиеся над ними, оттесняются кнаружи, постепенно заполняются кератогиалином, отмирают и отслаиваются. У змей периодически происходит линька, в процессе которой старый эпидермис сходит с тела наподобие чулка, при этом у гремучих змей на конце хвоста остается небольшой участок старой кожи, образующий характерную для них погремушку.

Сухая кожа рептилий содержит очень мало желез, у ящериц имеются железы, открывающиеся бедренными порами, у крокодилов железы имеются на спине, вблизи клоаки и на голове под нижней челюстью, более хорошо железы развиты у некоторых черепах.

Под эпидермисом располагается кутис, у некоторых видов в нем образуются местные окостенения, которые упрочняют кожу. У черепах такие окостенения формируют костный панцирь, состоящий из спинного щита – карапакса и брюшного – пластрона.

Бедная железами, покрытая толстым ороговевающим эпидермисом кожа рептилий значительно хуже пропускает воду, чем покровы амфибий, особенно экономно испаряют воду через кожу пустынные виды пресмыкающихся (серый варан, агамы, круглоголовки и др.). Однако испарение через кожу все-таки идет, например, крокодилы, которым воду экономить не приходится (разумеется, если нет засухи!), теряют таким образом до 75% выделяемой воды.

В отличие от лягушек, кожа рептилий плотно срастается с телом, не образуя лимфатических мешков.

Скелет рептилий (особенно осевой) во многом отличается от скелета амфибий. П о з в о н о ч н ы й с т о л б состоит из процельных позвонков (передняя торцевая поверхность вогнутая, а задняя – выпуклая) у высших форм (например, у большинства чешуйчатых) или амфицельных (двояковогнутых) у низших (например, у гаттерий). Более сложная композиция позвонков у черепах: передние позвонки – опистоцельные, средние – амфицельные, а задние – процельные.

Дифференцировка на отделы становится более заметной, поскольку количество позвонков в каждом из них увеличивается. Позвоночный столб подразделяется на четыре отдела: шейный, пояснично-грудной, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел всегда насчитывает более одного позвонка (у ящериц их восемь), что делает шею (и, соответственно, голову!) значительно более подвижной по сравнению с амфибиями. Это чрезвычайно важно для животного, поскольку с выраженной шеей оно может не только наклонять или поднимать голову, что для позвоночника лягушки является вершиной подвижности, но и поворачивать ее во все стороны, обозревая при этом окрестности.

Не меньшее функциональное значение имеет обособление первых двух шейных позвонков в атланто-осевой комплекс. Об этих позвонках подробно рассказано в разделе, посвященном организации скелета туловища человека, поэтому здесь мы лишь напомним, что первый шейный позвонок – атлант – посредством

верхних суставных поверхностей (у рептилий и птиц такая поверхность одна) подвижно сочленяется суставами с костными выпуклостями – мыщелками затылочной кости. Другой особенностью этого позвонка является то, что у него отсутствует тело, которое переместилось к нижележащему второму шейному позвонку – осевому (эпистрофей), образовав его зуб. Передняя дуга атланта образует с этим зубом подвижный цилиндрический сустав, благодаря чему сам атлант вместе с черепом поворачивается вокруг зуба. Таким образом, у амниот имеется возможность поворачивать голову вокруг продольной оси тела. У рептилий и птиц череп соединяется с атлантом посредством лишь одного затылочного мыщелка.

Грудные позвонки у рептилий внешне не отличаются от поясничных, поэтому эти два отдела позвоночного столба объединяют в один – пояснично-грудной. К каждому позвонку прикрепляется пара ребер. У ящерицы насчитывается 22 пояснично-грудных позвонка, все они несут ребра, но только первые пять пар снизу присоединяются к грудине, образуя настоящую грудную клетку (у ящериц последние три шейных позвонка также несут по паре хорошо выраженных *шейных ребер*, однако они не доходят до грудины). Остальные ребра не срастаются с грудиной и своими свободными концами заканчиваются в мышцах стенки тела. У черепах – всего восемь пар, причем все они срастаются с расположенными выше пластинами карапакса. У змей ребра с грудиной не срастаются вообще, что связано с ползающим образом жизни. Крестцовый отдел у пресмыкающихся представлен двумя (а не одним, как у земноводных) позвонками, к их длинным поперечным отросткам присоединяются подвздошные кости тазового пояса.

Позвонки хвостового отдела не имеют подвижно сочлененных ребер, постепенно их размеры уменьшаются по направлению к концу тела. Обычно это самые многочисленные позвонки, но их количество у разных видов широко варьирует и во многом зависит от длины хвоста. У гаттерии, некоторых ящериц, а также у многих вымерших рептилий посередине тела хвостового позвонка во фронтальной плоскости (она перпендикулярна продольной оси тела животного) имеется хрящевая неокостеневающая прослойка, которая разделяет тело позвонка на переднюю и заднюю половины. В случае опасности местное рефлекторное сокращение мускулатуры хвоста переламывает тело позвонка по линии хрящевой прослойки, при этом часть хвоста, расположенная каудальнее, отламывается и продолжает беспорядочно изгибаться за счет сокращений мышц, что вводит в заблуждение врага и дает возможность ящерице благополучно улизнуть. В дальнейшем хвост регенерирует, правда, в несколько ущербном виде. Такой способ адаптивного «самокалечения» называется *аутотомией*. У черепах все позвонки, кроме шейных и хвостовых, неподвижно срастаются с пластинами карапакса.

Ч е р е п характеризуется почти полным окостенением первичного (хрящевого) черепа, или хондрокраниума, и наличием снаружи от него большого количества покровных костей, входящих в состав дна, крыши и боковых стенок.

Висцеральный череп характеризуется окостенением нёбно-квадратного хряща, который становится квадратной костью. Верхний конец этой кости подвижно сочленен с мозговым черепом, а нижний – с нижней челюстью.

У змей кости черепа имеют многочисленные подвижные соединения, благодаря чему они могут проглатывать добычу, которая значительно превосходит по толщине саму змею (например, птичьи яйца).

Подъязычная дуга, как и у амфибий, преобразуется в подъязычный аппарат, а гиомандибуляре (подвесок) функционирует как слуховая косточка – стремечко.

Д о б а в о ч н ы й с к е л е т в основном сходен со скелетом амфибий, но отличается некоторыми особенностями. В плечевом поясе имеются ключица (отсутствует у крокодилов) и надгрудинник, которые повышают прочность соединения правой и левой сторон плечевого пояса. Соединение ребер с грудиной и формирование грудной клетки обеспечивает непосредственное соединение плечевого пояса с осевым скелетом (у амфибий плечевой пояс располагается в мышцах тела и с осевым скелетом не связан). У змей пояс верхних конечностей редуцируется, а у черепах ключицы и надгрудинник срастаются с пластроном, образуя некоторые его пластинки (передние парные и расположенную между ними непарную).

Тазовый пояс, образованый подвздошной, седалищной и лобковой костями, не имеет существенных особенностей. Свободные передняя и задняя конечности имеют типичное строение, в области коленного сустава (сочленение бедра с голенью) расположена мелкая сесамовидная косточка – коленная чашечка. Проксимальный ряд костей предплюсны срастается с берцовыми костями (или малоподвижно соединяется с ними), а кости дистального ряда также прочно соединяются с костями плюсны, поэтому вместо голеностопного сустава выражен межпредплюсневый сустав, соединяющий проксимальный и дистальный ряды костей предплюсны.

У гаттерий и крокодилов вдоль брюха под кожей располагается ряд тонких покровных костей, которые называют брюшными ребрами, однако к настоящим хондральным ребрам они никакого отношения не имеют. Полагают, что они представляют собой остатки брюшного панциря стегоцефалов. Возможно, костные пластинки пластрона черепах также гомологичны брюшным ребрам.

Мышечная система сохраняет сегментированный характер только в области позвоночного столба, остальная часть скелетной мускулатуры представлена дифференцированными мышцами, расположенными вокруг суставов, которые обеспечивают частные движения определенных костей. Поэтому движения рептилий более сложные и многообразные, чем у амфибий.

Мышцы пояса задней конечности главным образом прикрепляются не к костям таза, а к хвостовым позвонкам. Скорость передвижения пресмыкающихся по твердому субстрату значительно более высокая, чем у амфибий. Увеличение числа шейных позвонков сопровождается дифференцировкой хорошо развитой мускулатуры шеи, из-за чего голова становится подвижной. Поскольку у рептилий имеется полноценная грудная клетка, у них развивается межреберная мускулатура, которая обеспечивает изменения объема грудной клетки, необходимые для реберного типа дыхания.

Пищеварительная система рептилий более дифференцированна, чем у земноводных. Ротовая полость четко отделена от глотки, причем у крокодилов и черепах ротовая полость отделена от носовой посредством костного нёба. Железы ротовой полости развиты лучше, чем у амфибий.

На дне ротовой полости имеется подвижный язык, снабженный собственной мускулатурой, причем форма языка у разных видов неодинакова. В частности, у некоторых ящериц (например, агам) он плоский и суживается кпереди, у змей и многих ящериц (например, варанов) язык длинный, тонкий и раздваивается на конце, у хамелеонов очень длинный язык имеет на конце расширение и т.д. Обычно язык участвует в процессе добывания пищи, например, хамелеон с помощью языка захватывает пищу, однако нередко его функция не ограничивается этим, так, змеи и многие ящерицы с помощью языка определяют запахи (в этом участвует якобсонов орган).

У большинства рептилий имеются конические зубы, с помощью которых животное удерживает пищу, однако жевать рептилии не могут, поэтому для того, чтобы оторвать кусок от крупной добычи, приходится, ухватившись за нее зубами, поворачиваться вокруг своей оси (так поступают, например, крокодилы). Все зубы имеют одинаковое строение, поэтому жевать рептилии не могут и вынуждены заглатывать пищу целиком. У черепах зубы отсутствуют, вместо них функционируют острые роговые чехлы, покрывающие челюстные кости. Обычно зубы попросту прирастают к кости, и только у крокодилов они находятся в альвеолах, что делает их более устойчивыми.

Пищевод более длинный, чем у земноводных, что объясняется значительно большей длиной шеи рептилий (рис. 376). По пищеводу пища только продвигается из глотки в желудок, который лежит в передней части брюшной полости. Стенки желудка снабжены хорошо развитой мускулатурой, что обеспечивает его перистальтику. Из желудка химус попадает в тонкую кишку, начинающуюся двенадцатиперстной кишкой, в которую впадают протоки печени и поджелудочной железы, расположенной в первой петле тонкой кишки.

Сделав несколько петель, тонкая кишка переходит в толстую, причем в области перехода у рептилий имеется небольшой вырост – зачаточная слепая кишка, которая у сухопутных растительноядных видов черепах довольно хорошо развита. Напомним, что слепая кишка отсутствует у анамний. Задний отдел толстой кишки образован прямой кишкой, которая открывается в клоаку.

По характеру питания рептилии очень разнообразны, среди них имеются большое количество хищников, например все змеи, вараны, крокодилы и др. Часть видов питается растительной пищей, например агамы, многие черепахи. У рептилий относительно медленный обмен веществ, поэтому они способны длительное время голодать (несколько месяцев и даже более года). Общая длина пищеварительного тракта зависит от характера пищи: у плотоядных он короче, а у растительноядных – длиннее.

Дыхательная система совершеннее, чем у амфибий, что проявляется в более выраженной дифференцировке воздухоносных путей и значительном увеличении функциональной поверхности газообмена в легких. Воздухоносные пути четко подразделяются на верхние – носовую полость (напомним, что у большинства видов она объединена с ротовой полостью, но у крокодилов и черепах эти полости разделены костным нёбом) и нижние – гортань, трахею и бронхи.

Стенки гортани поддерживают три хряща – парные черпаловидные и непарный перстневидный. Длинная трахея поддерживается в открытом состоянии благодаря кольцевидным хрящам в ее стенках. Легкие имеют разнообразную форму и более сложное, чем у амфибий, строение. В отличие от последних, на внутренней поверхности легких рептилий образуются не мелкие выросты, а сложная сеть перегородок, которые формируют множество небольших внутренних ячеек, имеющих в совокупности гораздо бóльшую поверхность, чем у мешковидного легкого амфибий. Стенки ячеек пронизаны большим количеством кровеносных сосудов, приносящих венозную кровь для газообмена с легочным воздухом. Наиболее простое строение имеют легкие гаттерий, напоминающие легкие амфибий, а самое сложное – черепах и крокодилов.

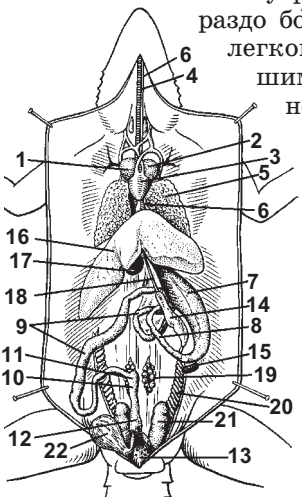


Рис. 376. *Общее расположение внутренних органов самки кавказской агамы:*
1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – желудочек; 4 – трахея; 5 – легкое; 6 – пищевод; 7 – желудок; 8 – двенадцатиперстная кишка; 9 – тонкая кишка; 10 – толстая кишка; 11 – зачаточный слепой вырост кишки; 12 – прямая кишка; 13 – полость клоаки; 14 – поджелудочная железа; 15 – селезенка; 16 – печень; 17 – желчный пузырь; 18 – желчный проток; 19 – яичник; 20 – яйцевод; 21 – почка; 22 – мочевой пузырь (по Карташеву и соавт.)

Поступление и удаление воздуха у рептилий происходит не за счет заглатывания, а посредством ритмичного сокращения межреберных мышц, изменяющих объем грудной клетки. При вдохе увеличивается объем грудной клетки, легкие пассивно расширяются, что приводит к уменьшению давления внутри них, поэтому атмосферный воздух через ноздри засасывается в верхние пути, из них через гортанную щель поступает в гортань, затем в трахею, которая делится на два бронха, несущих воздух непосредственно в легкие.

При выдохе грудная клетка сжимается и выдавливает из легких воздух, который удаляется тем же путем, но в обратном направлении. Такой тип дыхания называется реберным (у амфибий отсутствует оформленная грудная клетка, поэтому реберное дыхание у них невозможно).

Кожное дыхание у рептилий отсутствует, поскольку покровы тела имеют толстый роговой слой, который очень сильно ограничивает свободную диффузию газов.

Поскольку эмбриональное развитие пресмыкающихся полностью происходит в яйце и не связано с естественными водоемами, жаберное дыхание у них отсутствует, а газообмен в яйце осуществляется за счет алантоиса и желточного мешка.

Кровеносная система рептилий более дифференцирована, что позволяет эффективнее разделять артериальную и венозную кровь. Сердце состоит из трех камер, но предсердия разделены полной перегородкой, при этом предсердно-желудочковое отверстие не общее, как у амфибий, а индивидуальное для каждого предсердия. Венозный синус входит в состав правого желудочка, артериальный конус редуцирован (сохраняется в рудиментарном виде у гаттерий, а также некоторых видов ящериц и черепах), поэтому артерии – правая и левая дуги, а также легочная артерия от желудочка отходят самостоятельно (рис. 377).

Строение желудочка значительно сложнее, чем у амфибий. У всех рептилий желудочек имеет внутренние перегородки, которые препятствуют смешиванию в его полости артериальной и венозной крови.

Артериальная система большого круга кровообращения. Когда начинается систола желудочка и давление в его полости возрастает, венозная кровь поступает в легочную артерию, с которой начинается малый круг кровообращения. С левой стороны желудочка отходит правая дуга аорты, несущая артериальную кровь, а от середины желудочка – левая дуга аорты, в которой кровь, казалось бы, должна была быть венозной. Однако давление крови в момент систолы отодвигает перегородку, разделяющую артериальную и венозную камеры желудочка, поэтому в венозную камеру также поступает чистая артериальная кровь, хотя иногда в левую дугу аорты может поступать и смешанная кровь.

Поскольку левая дуга аорты отходит от желудочка правее правой дуги, эти сосуды образуют характерный для рептилий перекрест. В дальнейшем от правой дуги отходят сонные и подключичные артерии, несущие артериальную кровь к голове и обеим передним конечностям. Обе дуги аорты (правая и левая) огибают сердце с боков и ниже его сливаются в непарную спинную аорту, от которой отходят ветви ко всем внутренним органам и стенкам тела. В задней части тела аорта отдает две крупные подвздошные артерии (они кровоснабжают задние конечности) и продолжается в хвостовую артерию.

Организация венозной системы не имеет принципиальных отличий от амфибий, за исключением отсутствия кожных вен, несущих артериальную кровь (напомним, что у рептилий отсутствует кожный газообмен).

Малый круг кровообращения начинается с легочной артерии, которая вскоре после отхождения от желудочка делится на две ветви, направляющиеся в правое и левое легкое, где распадаются на капилляры. Артериальная кровь оттекает от легких по правой и левой легочным венам, которые сливаются в единую вену, впадающую в правое предсердие.

Более сложно устроено сердце у крокодилов, поскольку у них имеется полная перегородка, разделяющая полость желудочка на две изолированные части. Поэтому артериальная кровь попадает в правую дугу, а в левую течет венозная кровь, однако у них в основании артериальных стволов имеется проход (паниццево отверстие), через который артериальная кровь все же проникает из правой дуги в левую. Итак, у крокодилов артериальная кровь почти отделена от венозной.

По сравнению с амфибиями рептилии имеют бóльшую частоту сердцебиений (например, у прыткой ящерицы примерно 65 сокращений в минуту), более высокий сердечный индекс (до 2,1), у них выше давление крови и быстрее кровоток. Кроме того, в крови рептилий содержится в два раза больше эритроцитов и значительно больше кислородная емкость крови. Все это делает интенсивность обмена веществ примерно в 5 – 10 раз более высокой, чем у земноводных.

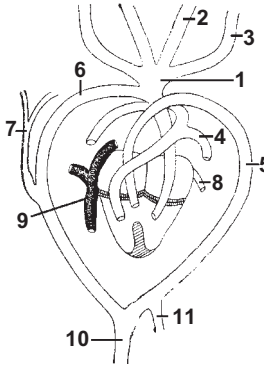


Рис. 377. *Сердце ящерицы:*
1 – общий ствол сонных артерий; 2 – внутренняя сонная артерия; 3 – наружная сонная артерия; 4 – легочная артерия; 5 – левая дуга аорты; 6 – правая дуга аорты; 7 – подключичная артерия; 8 – легочная вена; 9 – полая вена (нижняя) и две яремные вены (верхние); 10 – спинная аорта; 11 – желудочно-кишечная артерия (к внутренностям) (по Наумову)

Лимфатическая система развита хорошо. Лимфатические сердца немногочисленны, самые крупные из них расположены в области таза. Лимфатические сосуды впадают в различные вены, но, главным образом, в яремные вены.

Выделительная система у всех амниот, в том числе и пресмыкающихся, представлена гораздо более совершенной тазовой почкой, или метанефросом. Характерная для взрослых анамний туловищная почка (мезонефрос) у амниот функционирует только определенный период эмбрионального развития, а потом заменяется метанефросом, который функционирует у взрослой особи в течение всей жизни. Таким образом, у эмбрионов амниот последовательно сменяют друг друга три поколения почек: пронефрос, мезонефрос и метанефрос, образующиеся из общего тяжа нефрогенной ткани, причем каждая из них (начиная с мезонефроса) образуется позади предыдущей почки.

Морфофункциональной единицей метанефроса является нефрон, его строение описано в разделе, посвященном выделительной системе человека. В отличие от нефронов мезонефроса, здесь всегда отсутствует воронка, а канальцы имеют значительно большую длину, поэтому обратное всасывание из первичной мочи веществ, необходимых организму, которые проходят через фильтрационный барьер и в результате оказываются в первичной моче, идет гораздо более эффективно.

Нефроны рептилий организованы проще, чем у других амниот, проксимальные канальцы у них непосредственно переходят в дистальные. Количество нефронов в почках рептилий гораздо большее, чем у амфибий (около 5000).

Конечным продуктом азотистого обмена у пресмыкающихся является нерастворимая мочевая кислота, для выведения которой не требуется большого количества воды, что позволяет рептилиям экономить воду. Соли мочевой кислоты секретируются в просвет канальца и в виде суспензии поступают в собирательные трубочки, а из них в мочевыводящие пути. Чтобы кристаллы кислоты не осаждались на стенках, клетки внутренней выстилки мочевыводящих путей выделяют слизь, содержащую муцин, что предохраняет стенки органа от повреждений.

Мочевая кислота как конечный продукт обмена выводится у большинства видов рептилий, имеющих, таким образом, урикотелический тип обмена. Однако у гаттерии выводится не только мочевая кислота, но и мочевина (уреотелический тип), а у водных черепах – мочевина и аммиак (аммониотелический тип обмена).

Из почек моча поступает в мочеточники, которые в ходе эмбрионального развития отшнуровываются от задней части вольфовых протоков. Мочеточники открываются в клоаку со спинной стороны, с брюшной стороны в клоаку открывается мочевой пузырь (отсутствует у крокодилов и змей).

Половая система. Мужская половая система представлена семенниками, половыми протоками, у самцов большинства рептилий имеются совокупительные органы. Парные семенники подвешены на брыжейке в полости тела по бокам от позвоночного столба.

У самцов редуцируется не весь пронефрос – сохраняется его передняя часть, которая затем преобразуется в придаток семенника. От семенника отходят многочисленные семявыносящие канальцы, продолжающиеся в канальцы придатка, которые, в свою очередь, открываются в семяпровод – вольфов проток. Мюллеров проток у самцов не сохраняется. Семяпроводы открываются в мочеточник на своей стороне тела незадолго до его впадения в клоаку. Выросты стенки клоаки образуют совокупительный орган, который у ящериц и змей является парным, у черепах и крокодилов непарным, а у гаттерий отсутствует вообще. При половом возбуждении совокупительные органы выпячиваются наружу, один из них во время полового акта вводится в клоаку самки, куда затем вводится сперма.

Женская половая система образована парными яичниками и половыми путями. Яичники лежат в полости тела, будучи подвешенными на брыжейке к стенке тела. Созревшие яйцеклетки, содержащие большое количество желтка, попадают в полость тела и оттуда проникают в воронку одного из яйцеводов, которые одним концом (воронкой) открываются в полость тела, а другим – в клоаку.

В качестве яйцевода у рептилий функционируют мюллеровы протоки (у самок вольфовы протоки не сохраняются), которые иногда подразделяют на отделы. Первый отдел, который начинается воронкой, называется собственно яйцеводом, или маточной трубой, второй – более широкий – маткой, более узкий отдел, соединяющий матку с клоакой, называется влагалищем. Несмотря на общие названия отделов половых путей у рептилий (а также птиц) и млекопитающих, функции этих отделов различны, поэтому названия являются во многом условными.

Проходя по яйцеводу, яйцеклетка окружается оболочками, выделяемыми клетками эпителия: в верхнем отделе (маточной трубе) – яичным белком, в среднем (матке) – скорлупой, которая у рептилий кожистая, пергаментообразная, иногда пропитана известью. Понятно, что наличие скорлупы требует оплодотворения яйцеклетки до ее образования, поэтому у рептилий оплодотворение внутреннее.

Развитие начинается в яйцеводах и практически полностью завершается в яйце. Поскольку рептилии являются амниотами, у них зародыш в яйце окружен оболочками, а скорлупа не дает яйцу высохнуть. Яйцо рептилий содержит много желтка, который скапливается у одного из полюсов (вегетативного). Дробление дискоидальное, при котором борозды дробления не проходят все яйцо, поэтому не охватывают богатую желтком цитоплазму вегетативного полушария, при этом на анимальном полюсе образуется дискообразная однослойная бластодерма, которая затем становится многослойной. Развитие идет без метаморфоза, поэтому из яйца

выходит вполне сформированное животное, отличающееся от взрослой особи, главным образом, маленькими размерами. Самка обычно откладывает яйца в подходящих для этого местах. Некоторые виды проявляют заботу о потомстве (например, королевские кобры, которые делают гнезда и охраняют их). Вторичноводные пресмыкающиеся для размножения выходят на сушу и там откладывают яйца (морские черепахи) или становятся яйцеживородящими (морские змеи).

Нервная система организована сложнее, чем у амфибий, что вызвано адаптацией к постоянно наземному обитанию. В наибольшей степени усложнился головной мозг. Самым крупным отделом является передний мозг, прежде всего полушария конечного мозга. Основная масса серого вещества полушарий сосредоточена в полосатых телах, расположенных в основании конечного мозга, у рептилий они становятся главными координаторами нервной деятельности. Головной мозг, в котором интегрирующим центром являются полосатые тела переднего (конечного) мозга, относят к *зауропсидному* типу, кроме рептилий, мозг такого типа имеют птицы. В полушариях переднего мозга рептилий четко дифференцированы обонятельные доли, кроме того, обособляются теменные доли. Прогрессивной особенностью мозга рептилий является появление у них на поверхности полушарий отдельных участков серого вещества – коры, это зачаток вторичного свода, или *неопаллиума*. Однако строение коры рептилий очень примитивно, поэтому ее называют *древней* корой.

Крупные полушария конечного мозга прикрывают промежуточный мозг, поэтому сверху его не видно. У рептилий очень хорошо развит теменной орган, строение которого напоминает глаз – в нем различаются структуры, сходные с сетчаткой и хрусталиком. Особенно хорошо теменной орган развит у гаттерий, у которых он функционирует в качестве третьего глаза, эффективность такого зрения невелика, но с его помощью животное вполне может отличить свет от тьмы. Гипофиз пресмыкающихся состоит из трех долей (передняя и средняя – аденогипофиз, задняя – нейрогипофиз), причем задняя доля развита очень хорошо, что связано с более сложной регуляцией водного обмена у рептилий по сравнению с амфибиями и рыбами.

Размеры среднего мозга относительно невелики, поскольку этот отдел не является ведущим. Мозжечок развит значительно лучше, чем у амфибий, поэтому рептилии могут совершать достаточно сложные движения. Продолговатый мозг образует второй изгиб в сагиттальной плоскости, который также имеется у всех остальных амниот (птиц и млекопитающих). Напомним, что первый изгиб расположен в области среднего мозга.

Общая масса головного мозга у рептилий примерно равна массе спинного мозга. Спинной мозг имеет обычное строение, в области

отхождения волокон, участвующих в образовании сплетений, образуются утолщения. Как и у амфибий, спинной мозг короче позвоночного столба, поэтому задняя часть спинномозгового канала занята не мозгом, а нервными волокнами и оболочками. Большое значение имеет ретикулярная формация спинного мозга и ствола головного мозга, регулирующая функцию двигательных проводящих путей.

Периферическая нервная система. От головного мозга отходят одиннадцать пар черепных нервов. При этом у рептилий имеется XII пара – подъязычный нерв, который отходит от продолговатого мозга (у амфибий соответствующий нерв отходит не от ствола головного мозга, а от спинного мозга, поэтому его нельзя считать черепным нервом). Однако предыдущая – XI пара (добавочный нерв) – соединена с X парой, поэтому общее количество черепных нервов равно одиннадцати.

Спинномозговые нервы образуют характерные для наземных позвоночных сплетения (плечевое и пояснично-крестцовое, или тазовое), волокна которых иннервируют кожу и мышцы конечностей.

Органы чувств. Орган зрения характеризуется наличием в ресничной мышце поперечнополосатых мышечных волокон, что делает аккомодацию глаза более эффективной, поскольку эта мышца способна не только перемещать хрусталик назад и вперед, но также изменяет его кривизну (у рыб аккомодация ограничивается лишь изменением расстояния от хрусталика до сетчатки).

В отличие от амфибий, глазные яблоки рептилий не могут втягиваться (у земноводных глаза втягиваются при глотании пищи и механически проталкивают ее в пищевод), но способны вращаться с помощью глазодвигательных мышц. Особенно эффектно это получается у хамелеонов, глаза которых не только весьма подвижны, но при этом движутся независимо друг от друга. У большинства рептилий имеются веки (верхнее, нижнее и третье в виде мигательной перепонки), однако у гекконов и змей подвижных век нет (у змей они сращены между собой), поэтому гекконы попросту облизывают время от времени роговицу, а змеи периодически удаляют поверхностный слой сросшихся век во время линьки.

Орган обоняния развит очень хорошо. Имеются наружные и внутренние ноздри, сообщающие ротовую полость с внешней средой. В носоглоточном ходе обонятельный отдел отделяется от расположенного ниже дыхательного отдела посредством особого выроста – челюстной раковины, передняя часть хода образует некоторое расширение – преддверие.

У ящериц и змей хорошо развит якобсонов орган, полость которого сообщается с верхней стенкой полости рта специальным каналом. Чтобы задействовать этот орган, животное периодически высовывает язык, который контактирует с летучими

веществами воздуха и частицами грунта, при этом часть молекул попадает в слюну, покрывающую язык. После этого животное втягивает язык и прижимает его к каналу якобсонова органа, который анализирует химический состав веществ. Таким образом, пресмыкающиеся способны хорошо различать запахи.

Орган слуха, как и у амфибий, состоит из среднего и внутреннего уха, при этом в перепончатом лабиринте обособляется улитка. У некоторых змей между ноздрями и глазами располагаются парные ямки, с помощью которых животное способно различать инфракрасное излучение живой добычи, даже не видя ее. Эффективность органа очень высока, что позволяет улавливать разницу температур до тысячных долей градуса. Змеи, которые обладают таким термолокатором, называются ямкоголовыми (например, гремучие змеи).

Поведение пресмыкающихся намного сложнее, чем амфибий, что связано с более высокой организацией нервной системы, прежде всего переднего мозга. При этом, наряду с врожденными рефлексами (инстинктами), большое значение приобретает условно-рефлекторная деятельность, которая формируется в течение жизни, она обеспечивает пластичную адаптацию к резким изменениям условий обитания.

В настоящее время на Земле обитает 4 отряда пресмыкающихся: клювоголовые, чешуйчатые, крокодилы и черепахи.

Отряд *клювоголовые* представлен единственным современным видом – *гаттерией*. Это животное является одним из наиболее древних рептилий, оно появилось задолго до динозавров – примерно 220 млн. лет назад. Гаттерия внешне похожа на крупную (до 75 см в длину) ящерицу, однако отличается рядом примитивных черт. Тело снаружи покрыто мелкими роговыми чешуйками, по срединной линии спины тянется ряд из более крупных роговых пластинок треугольной формы.

Позвоночный столб образован примитивными амфицельными позвонками, между которыми в течение всей жизни сохраняются остатки хорды. На ребрах имеются короткие крючковидные отростки, направленные назад, как у современных крокодилов и птиц. Особенностью гаттерий (а также крокодилов) является наличие брюшных ребер – мелких косточек кожного происхождения, расположенных на брюшной стороне под кожей, которые никакого отношения к настоящим ребрам не имеют. Полагают, что они представляют собой остатки брюшного панциря первых наземных животных (стегоцефалов).

У гаттерий лучше, чем у других пресмыкающихся, развит теменной орган, в котором имеются все структуры глаза: роговица, хрусталик и сетчатка. Теменной глаз открывается на верхней стороне головы между теменными костями. Установлено, что теменной глаз не различает контуров предметов, однако вполне

способен реагировать на свет. Барабанная перепонка и барабанная полость отсутствуют. У молодых особей зубы располагаются не только на челюстных и нёбных костях, но и на сошнике, как у амфибий (единственный случай среди рептилий). У взрослых животных зубы постепенно стираются. Гаттерии также являются единственными пресмыкающимися, у которых отсутствуют копулятивные органы.

Самки гаттерий зарывают яйца в почву (8 – 15) и никакой заботы о потомстве не проявляют. Развитие яиц очень продолжительное (12 – 14 месяцев). Половой зрелости молодые особи достигают примерно к 20 годам, живут гаттерии долго, известен случай содержания в неволе одного из животных в течение 77 лет.

Гаттерии ведут малоподвижный, преимущественно ночной образ жизни. Часто поселяются в норах океанических птиц. Питаются в основном беспозвоночными. Гаттерии в настоящее время обитают только на островах, лежащих к югу и востоку от Новой Зеландии, ранее они заселяли основные острова Новой Зеландии, но были истреблены колонистами, а также завезенными животными (собаками и свиньями).

Отряд *чешуйчатые* – самый крупный и процветающий среди современных рептилий (около 6000 видов). Строение разных представителей отряда широко варьирует, но у всех тело покрыто роговыми чешуями, у немногих видов под ними имеются костные чешуйки. Позвонки процельные, у некоторых низших форм – амфицельные. Копулятивные органы в виде двух полых мешковидных впячиваний клоаки. Отряд подразделяется на 3 подотряда: ящерицы, хамелеоны и змеи.

Подотряд *ящерицы* объединяет рептилий разного строения. Большинство из них имеет вытянутое тело, оканчивающееся длинным хвостом. Конечности чаще всего хорошо развиты, но существует немало безногих ящериц (веретеница, желтопузик и др.), по внешнему виду очень похожих на змей, которые, в отличие от последних, обладают грудиной и поясами конечностей. Следовательно, отсутствие конечностей у безногих носит вторичный характер. Многие ящерицы способны к аутотомии – в случае опасности мышцы хвоста переламывают один из хвостовых позвонков, в теле которого имеется хрящевая прослойка, при этом часть хвоста отбрасывается, а животное успевает скрыться. Размеры ящериц широко варьирует от нескольких сантиметров до 5 м в длину и свыше 160 кг массой (вараны острова Комодо). Одна из ящериц (ядозуб) выделяет яд, который вводится при укусе зубами, расположенными на нижней челюсти. Токсичность яда высокая, поэтому ядозубы опасны для человека (известно немало случаев гибели укушенных людей). Ящерицы распространены очень широко, заселяя разные экологические ниши. Большинство видов обитают

в тропиках, многие живут в пустынях. Некоторые ящерицы ведут древесный или подземный образ жизни, редко живут в воде. Ряд видов способны жить вплоть до полярного круга и высоко в горах (до 4000 м). Известно около 2500 видов современных ящериц.

Подотряд *хамелеоны* внешне несколько похожи на ящериц, но имеют ряд особенностей. Строение тела максимально приспособлено к древесному образу жизни, который ведут эти рептилии. Туловище сжато с боков, длинные конечности заканчиваются пальцами, которые срастаются в клешнеобразно противопоставленные группы, очень удобные для плотного обхватывания древесных веток. Хамелеоны активно используют при движении свой длинный цепкий хвост, на котором могут даже висеть, прицепившись к ветке. Весьма своеобразно зрение хамелеонов. Глазные яблоки окружены толстыми веками с маленьким отверстием для зрачка. При этом глазодвигательные мышцы каждого из глаз функционируют совершенно автономно, поэтому движения обоих глаз независимы друг от друга и животное может смотреть одним глазом вперед, а другим назад, вверх или в какую-нибудь иную сторону. Однако, обнаружив добычу (насекомых), хамелеон направляет на нее оба глаза, после чего быстро выбрасывает очень длинный язык (его длина превышает длину тела самого животного) с присоской на конце и схватывает им добычу. В неволе хамелеоны могут долго (более года) голодать.

Хамелеоны способны быстро перераспределять пигменты кожи и изменять окраску кожи, приближая ее к окружающему фону, благодаря чему животное трудно заметить среди ветвей. Цвет кожи зависит от внешних условий (например, температуры окружающего воздуха, степени освещения и др.) и функционального состояния хамелеона.

Хамелеоны особенно многочисленны на Мадагаскаре, также распространены в Африке, на юге Испании, Малой Азии, Индии. Размеры различны – от 4 см до 60 см. как правило, они обитают в лесах и очень медлительны.

Подотряд *змеи* включает в себя специализированных рептилий, не имеющих конечностей. От безногих ящериц змеи отличаются отсутствием в скелете грудины, плечевого пояса, у многих также отсутствует тазовый пояс. Лишь немногие виды имеют рудиментарные остатки таза, а удавы – зачатки задних конечностей. Позвонки многочисленны (140 – 435), имеют однообразное строение, позвоночный столб подразделяется на туловищный и хвостовой отделы. Левая и правая половины челюстей у змей соединены между собой подвижно. Кости черепа связаны между собой посредством растяжимых связок, поэтому в момент проглатывания добычи они расходятся, пропуская пищу. Таким образом, многие змеи способны проглотить добычу, которая значительно

толще их тела, например, сетчатый питон без проблем глотает крупных кабанов, а змея-яйцеед – птичьи яйца. Барабанная перепонка и полость среднего уха у змей отсутствуют, веки сросшиеся.

Тело снаружи покрыто роговыми чешуями, на брюшной стороне имеются щитки, в которые упираются ребра. Это значительно облегчает движение, особенно крупных змей, перемещающихся за счет волнообразных сокращений межреберной мускулатуры, передвигающей ребра. Мелкие виды передвигаются путем изгибания тела. Поверхностный слой кожи регулярно сбрасывается в ходе линек.

У змей развито только одно правое легкое, а левое рудиментарно. Отсутствует мочевой пузырь, почки и половые железы имеют сильно вытянутую форму, при этом половые железы располагаются впереди почек. Змеи размножаются откладыванием яиц или живорождением.

Среди змей имеется много ядовитых, при этом яд бывает гемотоксическим, который поражает кровеносную систему, или нейротоксическим, который блокирует передачу нервного импульса, и смерть наступает от паралича. Яд поступает в ранку при укусе через канал, который проходит вдоль особых ядовитых зубов, которые отличаются от остальных большей длиной, у неядовитых змей такие зубы отсутствуют. Змеиный яд является ценным составляющим многих лекарственных препаратов, поэтому змей в большом количестве отлавливают для получения яда. К сожалению, многие ядовитые змеи, а также совершенно безвредные в большом количестве уничтожаются, что привело к почти повсеместному сокращению их численности. Между тем змеи весьма полезны, поскольку во множестве уничтожают грызунов, которые вредят посевам и разносят возбудителей различных заболеваний. Все змеи питаются только животной пищей.

Змеи широко распространены на всех континентах, кроме Антарктиды, также они отсутствуют в Новой Зеландии, на некоторых островах Полинезии и на Огненной Земле. Большинство из них предпочитает жаркий климат, но некоторые виды встречаются даже за полярным кругом. Змеи могут жить в лесах, пустынях, горах. Некоторые виды обитают на деревьях, известно много морских змей. Всего известно около 2700 видов современных змей. Длина тела змей очень разнообразна, имеются мелкие виды, например, слепозмейки едва достигают 10 см в длину, при этом длина анаконды или сетчатого питона может превышать 11 м.

Отряд *крокодилы* является наиболее высокоорганизованным среди современных рептилий. Крокодилы имеют хорошо обтекаемое вытянутое тело, которое сплюснуто в области туловища, но сжато с боков в области хвоста. Конечности хорошо развиты,

с их помощью крокодил активно передвигается по суше, однако в воде животное двигается за счет боковых изгибов тела, при этом конечности остаются прижатыми к телу, а главным движителем является мощный уплощенный хвост. Тело снаружи покрыто роговыми щитками и бляшками, под которыми располагаются костные пластинки, особенно многочисленные на спине. Позвоночный столб образован процельными позвонками, хорошо развит поясничный отдел, состоящий из 2 – 4 позвонков. Как у гаттерий, у крокодилов имеются крючковидные отростки ребер, а также брюшные ребра. Расположение зубов в отдельных альвеолах (единственный случай среди пресмыкающихся) и развитие вторичного костного нёба, безусловно, указывает на высокую организацию крокодилов. Соединение зубов с челюстью становится очень прочным, по мере изнашивания зубы сменяются новыми. Внутренние отверстия ноздрей открываются не в ротовую полость, а в носовую (носоглоточный ход), а та, в свою очередь, — в глотку. Разделение начальных отделов пищеварительной и дыхательной систем очень выгодно, поскольку пища, находящаяся во рту, не мешает дыханию. Ключица отсутствует.

Язык крокодилов толстый и неподвижный. От заднего края нёба в ротовую полость свешивается нёбная занавеска, которая может опускаться до языка, отделяя таким образом ротовую полость от глотки. Это позволяет крокодилу дышать, когда ноздри выставлены на поверхность, а рот открыт под водой. При полном погружении в воду отверстия ноздрей закрываются клапанами, расположенными у их наружного края. Легкие крокодилов очень крупные, они имеют сложноячеистое строение, что обеспечивает эффективный газообмен.

Кровеносная система крокодилов сложнее, чем у других рептилий. В сердце полная перегородка имеется не только между предсердиями, но и между желудочками, поэтому сердце крокодилов четырехкамерное, как у теплокровных позвоночных. Частота сердцебиений сильно снижается при погружении крокодила в воду и может составлять лишь один удар в минуту, это позволяет животному очень экономно расходовать кислород, поэтому они могут длительное время находиться под водой.

Все крокодилы – хищники, они питаются самыми разнообразными животными, которых могут поймать и одолеть. При этом крокодилы могут очень длительное время обходиться без пищи, пережидая неблагоприятное время. Крупные крокодилы (нильский или гребнистый) могут напасть на человека. Многие виды проявляют заботу о потомстве.

Крокодилы являются важным объектом промысла. Особенно высоко ценится кожа, кроме того, мясо крокодилов употребляют в пищу. Неконтролируемое уничтожение привело к резкому снижению численности этих рептилий в естественных популяциях.

Удобным выходом является искусственное разведение крокодилов на фермах.

Известно примерно 25 видов современных крокодилов, все они обитают во влажных тропических областях обоих полушарий, заселяя, главным образом, стоячие или медленнотекущие пресные водоемы, реже крокодилы встречаются в морях. Самые крупные особи (нильский крокодил) могут достигать огромных размеров (свыше 10 м в длину). В мезозойской эре существовали гораздо более крупные виды крокодилов, их ископаемые остатки периодически находят в различных частях света.

Отряд *черепахи* – наиболее специализированная группа современных рептилий. Туловище защищено костным панцирем, в который могут втягиваться голова, конечности и хвост. Панцирь состоит из верхнего щита – карапакса, который защищает тело сверху и с боков, и нижнего – пластрона. Карапакс образован костными пластинками кожного происхождения (они располагаются в определенном порядке), слившимися с ребрами и позвонками грудного, поясничного и крестцового отделов позвоночника. Снаружи костные пластинки карапакса и пластрона покрыты роговыми щитками, что дополнительно укрепляет панцирь. У кожистых черепах панцирь вместо роговых щитков покрывает относительно мягкая кожа.

Кости таза срастаются с карапаксом или прикрепляются к нему посредством связок.

У черепах хорошо развита мускулатура конечностей, шеи и хвоста, однако мышцы туловища слабы, что связано с наличием защитного панциря. Наличие жесткого панциря делает грудную клетку неподвижной, поэтому черепахи неспособны осуществлять реберное дыхание. Они засасывают воздух, опуская дно ротовой полости, наподобие того, как это делают амфибии. Нагнетанию воздуха также способствуют дополнительные движения шеи и конечностей – выдвигаясь, они растягивают легкие, а втягиваясь – выдавливают воздух из легких. Столь примитивные дыхательные движения компенсируются крупными легкими, имеющими сложное губчатое строение.

Среди черепах имеются растительноядные и плотоядные виды. Все черепахи способны к длительному голоданию и без пищи способны прожить более года.

По образу жизни различают сухопутных и водных черепах. Большинство видов сухопутных черепах обитают в географических зонах с теплым климатом или в пустынях. В зонах с умеренным климатом черепах мало. Известно около 330 видов современных черепах, образующих 4 подотряда: скрытошейные, бокошейные, морские и мягкокожистые.

Класс Птицы

Птицы – весьма своеобразный класс высших позвоночных, освоивших воздушную среду. Внешнее и внутреннее строение птиц во многом подчинено способности к полету. Это, в первую очередь, различные морфологические адаптации, облегчающие массу тела. Кроме того, птицы являются теплокровными животными, у них высоко развита нервная система и выражена забота о потомстве. Класс насчитывает около 8000 видов современных птиц, которые входят в 35 – 40 отрядов.

Внешнее строение. Птицы имеют обтекаемое тело, относительно маленькую, но очень подвижную голову благодаря длинной шее. На челюстях имеется роговой клюв, зубы у всех птиц отсутствуют. Передние конечности видоизменились в крылья и в передвижении по твердому субстрату не участвуют (исключением являются птенцы южноамериканского гоацина, которые имеют на крыльях относительно хорошо развитые пальцы, позволяющие им цепляться за ветки деревьев). Опору для всего тела образуют только задние конечности, с помощью которых птицы перемещаются по твердому субстрату. Пальцы нижних конечностей снабжены когтями, которые могут иметь значительную длину, особенно у хищных видов. Строение задних конечностей зависит от образа жизни птицы. Хвост птиц сильно редуцирован, но это не бросается в глаза из-за хорошо развитого хвостового оперения, которое может состоять из очень длинных перьев (павлин, райские птицы, длиннохвостые попугаи и др.). Часть птиц (пингвины, страусы, киви и др.) вторично утратили способность к полету, поэтому туловище у них более тяжеловесное, а крылья относительно маленькие. Все тело птицы, кроме клюва и части нижних конечностей, покрыто перьями (у белой совы, белой куропатки и др. нижние конечности полностью оперены).

Анатомия птиц во многом способствует полету. *Кожные покровы*. Кожа тонкая почти без желез, исключением является копчиковая железа, выделяющая жирный секрет, который делает перья водонепроницаемыми, поэтому она лучше всего развита у водоплавающих птиц. У некоторых видов (например, дроф) копчиковая железа неразвита, поэтому их перья легко намокают.

Производными эпидермиса кожи являются роговой клюв, когти, и конечно же – перья, которые имеются только у птиц. Лишь у немногих видов (в основном нелетающих птиц) перья равномерно покрывают всю поверхность кожи, у громадного большинства перья располагаются только на определенных участках кожи – *птерилиях* и отсутствуют на других участках – *аптериях*.

Выделяют несколько типов перьев, различающихся между собой по строению и функциям. Более других бросаются в глаза самые крупные – к о н т у р н ы е п е р ь я, которые при этом являются и наиболее сложными (рис. 378). Осевую основу такого пера образует

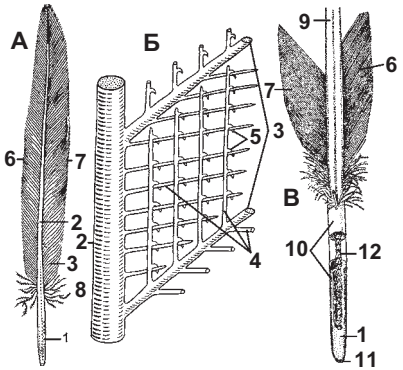


Рис. 378. *Строение контурного пера: А – общий вид; Б – схема строения опахала (сильно увеличено); В – очин вскрыт, чтобы показать дужку пера; 1 – очин; 2 – стержень; 3 – бородки; 4 – бородочки; 5 – крючочки; 6 – наружное опахало; 7 – внутреннее опахало; 8 – пуховая часть опахала; 9 – стержень; 10 – ствол; 11 – отверстие очина; 12 – дужка пера (по Карташеву и соавт., с дополнениями)*

упругий стержень, который начинается под кожей полым цилиндрическим *очином*, а над кожей переходит в более длинную часть – *ствол*. Погруженная в кожу вершина очина открывается отверстием, через которое осуществляется кровоснабжение растущего пера, остатки этих сосудов сохраняются в полости очина в виде дужки. Сам очин окружен эпидермальными клетками перьевой сумки, несмотря на то, что он располагается в толще кориума.

Вдоль ствола пера по обе его стороны располагаются *опахала*, при этом часто одно из них шире другого. Каждое опахало образовано многочисленными боковыми пластинками, отходящими от ствола, – бородками I порядка. По обе стороны этих бородок отходят более мелкие бородки II порядка, которые снабжены микроскопическими крючочками (см. рис. 378-Б). Соседние бородки прочно сцепляются друг с другом крючочками, формируя тонкую, но прочную пластинку опахала, которая в полете не пропускает воздух. При механических ударах эластичные бородки сгибаются и тем самым сглаживают удар, но сцепление бородок при этом может нарушиться – на опахалах образуются разрывы. Однако птица клювом легко восстанавливает целостность опахала.

На контурные перья приходится большая часть оперения птицы, они определяют обтекаемость тела в полете, защищают тело от механических повреждений и смачивания водой, а также участвуют в терморегуляции. В зависимости от расположения на теле различают несколько типов контурных перьев: *маховые* перья, формирующие лопасть крыла, располагаются по заднему краю крыла; *верхние кроющие крыла* – перья, расположенные на крыле перед маховыми; *рулевые* перья – самые длинные перья хвоста; *надхвостье* – перья верхней части хвоста и т. д.

Контурные перья обеспечивают саму возможность полета птицы. Маховые перья обычно имеют относительно узкие наружные и более широкие внутренние опахала. Черепицеобразно налагаясь друг на друга, эти перья формируют сплошную плоскость. При опускании крыла над его верхней поверхностью образуется разреженное воздушное пространство, которое поднимает тело птицы вверх. Когда крыло поднимается, основания перьев несколько поворачиваются вокруг своей оси под напором воздушного

потока сверху, при этом образуются щели, которые пропускают эти потоки. Птица может регулировать режим полета, изменяя степень раскрытия крыла, тем самым определяя его функциональную площадь. Перья хвоста позволяют изменять направление полета и эффективно маневрировать в воздухе, при этом некоторые виды птиц демонстрируют настоящее виртуозное мастерство (например, фрегаты). При посадке рулевые перья обеспечивают плавное торможение.

Пуховые перья имеют тонкий стержень, но лишены бородок II порядка, из-за чего не образуют пластинки опахал. Пуховые перья задерживают вокруг себя воздух, поэтому основная их функция – теплозащитная.

Нитевидные перья вообще лишены бородок (или они очень малочисленны), обычно они располагаются среди пуховых перьев и выполняют осязательную функцию. У многих птиц (например, насекомоядных или ночных) в углах рта имеются перья, видоизмененные в более жесткие *щетинки*. Пуховые и нитевидные перья имеются только у килевых птиц. У насекомоядных птиц такие щетинки увеличивают размер ротового отверстия, способствуя ловле насекомых.

Относительная масса перьев довольно значительна, у некоторых видов вес перьев более чем в 10 раз превышает вес скелета.

Перьевой покров регулярно обновляется, при этом перья могут замещаться постепенно или в ходе линек. У разных видов количество линек в течение года может быть разным, перьевой покров может меняться сезонно (при этом зимой перьев значительно больше, чем летом, например, у чижа летом около 1500 перьев, а зимой – около 2400), при размножении (чаще всего при этом оперение самцов становится очень ярким и привлекательным, чтобы произвести впечатление на самок) или в силу других причин. Часто линька сопровождается ухудшением летных качеств птицы, некоторые виды при этом меняют перья настолько быстро, что вообще временно теряют способность к полету. Естественно, в этот период птицы становятся беспомощными и поэтому стремятся укрыться в труднодоступных для хищников местах. Так поступают, например, гуси, лебеди, некоторые утки и др., часто при этом сбиваясь в большие стаи.

Перья птиц часто содержат пигмент, благодаря чему становятся очень яркими. Основная цель этого – участие в брачных ритуалах, поэтому чаще всего выделяются самцы, однако у некоторых водоплавающих птиц все наоборот – ярко окрашены самки, а оперение самцов значительно скромней, потому что именно они в последующем высиживают яйца. Пигменты позволяют оперению слиться с окружающим фоном, поэтому полярные птицы обычно имеют зимой белую окраску, чтобы не быть заметными на фоне снега, летняя окраска оперения обычно пестрая.

Скелет птиц отличается прочностью и легкостью костей (поскольку они содержат много воздуха), что весьма важно для полета. Однако относительная масса скелета птиц сопоставима

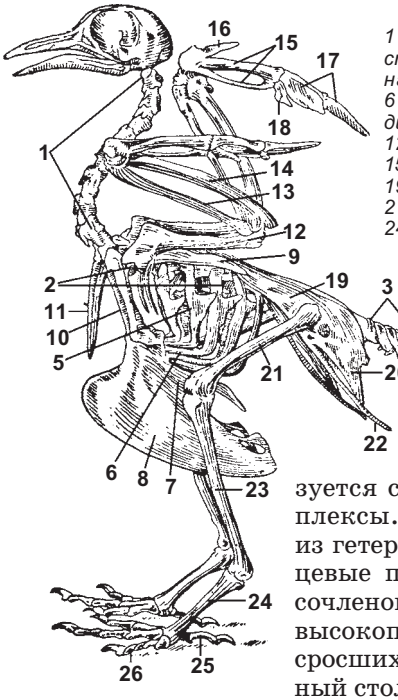


Рис. 379. *Скелет голубя:*
1 – шейные позвонки; 2 – грудные позвонки; 3 – хвостовые позвонки; 4 – копчиковая кость; 5 – спинная часть ребра с крючковидным отростком; 6 – брюшная часть ребра; 7 – грудина; 8 – киль грудины; 9 – лопатка; 10 – коракоид; 11 – ключица; 12 – плечо; 13 – лучевая кость; 14 – локтевая кость; 15 – пясть; 16 – II палец; 17 – III палец; 18 – IV палец; 19 – подвздошная кость; 20 – седалищная кость; 21 – лобная кость; 22 – бедро; 23 – голень; 24 – цевка; 25 – I палец; 26 – IV палец (по Наумову)

с таковой млекопитающих, подавляющее большинство которых не летает, – около 8 – 18% от массы тела. Это объясняется тем, что кости конечностей птиц имеют гораздо большую длину, чем у млекопитающих (рис. 379).

Осевой скелет характеризуется сращиванием костей в жесткие комплексы. Позвоночный столб состоит из гетероцельных позвонков, у которых торцевые поверхности тел имеют седловидные сочленовные поверхности, что обеспечивает высокоподвижное соединение свободных (несросшихся) позвонков. Изначально позвоночный столб включает в себя шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы.

Шейный отдел позвоночника птиц развит лучше, чем у всех остальных позвоночных. Число позвонков широко варьирует у разных видов, так, например, у попугаев их только 11, тогда как у лебедей – 23 – 25. Это делает шею (следовательно, и голову) очень подвижной. В частности, любой птице не составит труда повернуть голову на 180°, а совы (у которых глаза настолько велики, что глазодвигательные мышцы не помещаются в орбитах, поэтому глаза не могут двигаться – птица вынуждена поворачивать всю голову) могут вообще совершить почти целый оборот, развернув голову на 270°! Для сравнения – человеку не стоит пытаться повернуть голову даже на 90° во избежание серьезнейших травм.

Как и у всех высших позвоночных, первые два шейных позвонка птиц отличаются от других, образуя атланто-осевой комплекс, благодаря которому голова может поворачиваться вокруг продольной оси тела. Подобно рептилиям, череп у птиц сочленяется с атлантом посредством одного затылочного мыщелка.

Число грудных позвонков у разных видов варьирует от 3 до 10, у большинства птиц они срастаются между собой, образуя спинную кость. К каждому грудному позвонку присоединяется пара ребер, которые у птиц состоят из двух частей – спинной и брюшной, подвижно между собой сочлененных. Снизу ребра соединяются

с грудиной. Такое строение грудной клетки дает птицам очевидные преимущества, поскольку появляется возможность приближать или удалять грудину от позвоночного столба в процессе дыхания. У килевых птиц грудина несет широкую костную пластинку – киль, служащий местом прикрепления мощных грудных мышц, которые обеспечивают опускание крыла в полете. У нелетающих птиц (кроме пингвинов) киль отсутствует.

Все поясничные (количество разное, например, у голубя их шесть), крестцовые (их два) и часть ближайших хвостовых позвонков (три – восемь) сливаются между собой, образуя характерный для птиц *сложный крестец*, который неподвижно соединяется с последним грудным позвонком. В результате образуется единое костное образование, обеспечивающее надежную защиту внутренних органов, и, кроме того, создает жесткую опору для задних конечностей.

У разных видов птиц остается пять – девять свободных хвостовых позвонков, при этом последние из них сливаются, образуя вертикальную костную пластинку – *копчиковую кость*, или *пигостиль*, к которому по бокам прикрепляются рулевые перья хвоста. Укорочение хвостового отдела облегчает тело птицы и повышает его компактность, что важно для аэродинамических характеристик в полете.

Череп птиц отличается большим объемом мозгового черепа, крупными глазницами. Образующие его кости очень тонкие, поэтому они не могут соединяться посредством швов, а просто срастаются между собой, из-за чего череп становится очень легким и прочным. Отсутствие зубов также уменьшает вес черепа.

Вторичное нёбо у большинства птиц отсутствует, костное дно надклювья образуют нёбные отростки предчелюстных и верхнечелюстных костей, сросшиеся с парными удлиненными нёбными костями. Задние концы нёбных костей налегают на клювовидный отросток парасфеноида, причем в этом месте нёбные кости подвижно соединяются с парными крыловидными костями, задние концы которых также подвижно (суставом) соединяются с квадратными костями.

Добавочный скелет птиц также имеет ряд особенностей, способствующих полету. Плечевой пояс образован парными костями: лопаткой, коракоидом и ключицей. Длинная саблевидно изогнутая лопатка лежит поверх грудной клетки и способна подвижно перемещаться над ребрами, не стесняя при этом движения крыла. Хорошо развитый мощный коракоид нижним концом опирается на грудину и образует с ней малоподвижный сустав, а верхним соединяется с лопаткой, формируя совместно глубокую впадину для плечевого сустава. Обе ключицы срастаются в непарную вилочку (дужку), концы которой соединяются с передними концами коракоидов, препятствуя тем самым их сближению и сглаживая толчки при взмахах крыльев в полете. Таким образом, плечевой пояс создает надежную опору для крыла и в то же время сохраняет эластичность.

Свободная передняя конечность птицы видоизменилась в крыло, поэтому ее скелет очень своеобразен, несмотря на то, что состоит из типичных для пятипалой конечности отделов. Плечо образовано длинной и прочной плечевой костью, предплечье – мощной локтевой и более тонкой лучевой, тогда как кисть сильно отличается от других наземных позвоночных. В проксимальном ряду сохраняются только две косточки, которые посредством связок малоподвижно соединяются с костями предплечья. Дистальный ряд запястья срастается с костями пясти, совместно образуя две удлиненные кости, которые срастаются обоими свободными концами (проксимальными и дистальными), поэтому их также называют пястно-запястной костью, или пряжкой. Между обоими рядами костей запястья образуется подвижный межзапястный (интеркарпальный) сустав. Значительно редуцируются пальцы, из которых сохраняются только три: II, III и IV, при этом II палец имеет только одну проксимальную фалангу (к ней прикрепляются перья, образующие крылышко), III – две фаланги, IV – одну фалангу.

Соединение звеньев крыла позволяет им двигаться только в одной плоскости – плоскости крыла, иными словами, птица может только складывать и расправлять крыло.

Тазовый пояс образован парными подвздошными, седалищными и лобковыми костями, которые с каждой стороны срастаются между собой, образуя тазовые кости. Длинная подвздошная кость каждого из таких костных комплексов по всей длине срастается со сложным крестцом, что обеспечивает надежную опору для задних конечностей, которые несут на себе всю массу тела птицы вне полета. Седалищная кость также имеет значительные размеры, а палочковидная лобковая кость невелика и направлена назад. Как и у всех наземных позвоночных, все три кости образуют вертлужную впадину, с которой сочленяется головка бедренной кости.

Главная особенность тазового пояса птиц состоит в том, что лобковые кости обеих тазовых костей между собой не срастаются, оставляя впереди открытое пространство, что чрезвычайно важно для птиц, поскольку позволяет проходить крупным яйцам (например, у киви относительная масса яйца может достигать 1/5 от общего веса птицы!), покрытым жесткой скорлупой. Такой тип строения таза называется *открытым*. Считается, что открытый таз полезен не только самкам, но и самцам, поскольку увеличившаяся при этом подвижность стенки полости тела способствует усилению дыхательных движений птицы. Исключением являются африканские страусы, у которых лобковые кости срастаются между собой и таз становится закрытым.

Скелет свободной задней конечности состоит из бедра, голени и стопы. Мощная трубчатая бедренная кость образует тазобедренный сустав с вертлужной впадиной тазовой кости. В коленном суставе имеется сесамовидная кость – надколенник, или коленная чашечка. Голень имеет сложное строение – она образована сросшимися

большой и малой берцовыми костями (рудиментарная малая берцовая прирастает к мощной большой берцовой), к которым прирастает дистальный ряд костей предплюсны (две кости), при этом образуется костный комплекс – голено-предплюсна. Дистальный ряд костей предплюсны сливается с костями плюсны, образуя свойственную птицам длинную кость – *цевку*, или *плюсно-предплюсну*. С дистальным концом цевки сочленяются проксимальные фаланги пальцев, при этом количество пальцев у птиц варьирует, например, большинство птиц имеют на нижних конечностях по четыре пальца, казуары – три, а африканский страус – по два (единственный случай среди птиц).

Мышечная система птиц более дифференцирована, чем у рептилий. Особенно хорошо развиты мышцы конечностей, при этом в передней конечности – крыле – целиком находятся очень мало мышц. Там, в основном, располагаются только сухожилия, прикрепляющиеся к костям свободной конечности, а сами мышцы вынесены из крыла и начинаются на костях туловища. Наиболее хорошо развита мышца, опускающая крыло, – грудная мышца, которая является самой крупной у килевых птиц (ее масса достигает 20% от массы тела), что вполне объяснимо, поскольку для того, чтобы с большой силой опустить крыло в полете, требуется значительно больше усилий, чем для того, чтобы это крыло поднять (крыло поднимают подключичные мышцы, расположенные под грудными). Напомним, что именно быстрое опускание крыла создает над ним разреженное воздушное пространство, которое обеспечивает подъемную силу для птицы. Для прикрепления огромных грудных мышц обычных для позвоночных костных структур туловища оказывается недостаточным, поэтому у летающих птиц и пингвинов имеется крупный вырост грудины – киль, который мы уже упоминали выше при описании скелета.

Весьма значительно развита мускулатура задних конечностей, где насчитывается до 35 мышц. Особенно хорошо мускулатура задних конечностей развита у бескилевых птиц (страусов и киви), которые перемещаются исключительно с их помощью. Сила этих мышц очень велика, например, африканский страус пинком ноги может легко убить человека и даже нанести серьезное повреждение льву.

У птиц хорошо развита подкожная мускулатура, за счет которой птица может поднимать перья, например, когда холодно (птица при этом «нахохливается»).

Пищеварительная система имеет типичное для высших позвоночных строение, однако ей присущи некоторые особенности, которые, в основном, связаны с приспособлением к полету. Как мы уже отмечали, у птиц отсутствуют зубы, что в значительной мере уменьшает массу тела. Однако *у них имеется легкий и прочный роговой клюв*, состоящий из верхней части — надклювья и нижней – подклювья. Особенности кинетизма черепа, описанные выше, делают клюв очень подвижным, поэтому он способен совершать самые разнообразные (часто очень сложные) движения.

Клюв птицы служит не только для захвата, удержания и измельчения пищи, но и выполняет множество других функций. Например, с помощью клюва птица приводит оперение в порядок (чистит, чинит поврежденные перья, укладывает их, наносит секрет копчиковой железы). Клюв – грозное оружие в драках с сородичами, нападении и при отражении агрессии врага (например, какаду без труда перекусывает стальную проволоку толщиной более миллиметра!). С помощью клюва птицы сооружают гнезда, причем нередко очень сложной конструкции (например, ремез, многие ткачиковые и др.), клюв необходим при сооружении дупла. Наконец, некоторые птицы (например, определенные виды вьюрков) клювом манипулируют «орудиями труда» (например, иголкой кактуса), выковыривая насекомых из труднодоступных щелей. Форма клюва у птиц весьма разнообразна, она зависит от характера пищи и того, каким образом птица ее добывает.

Язык имеется у всех птиц, но его форма широко варьируется, например, у гусиных он широкий и плоский, у хищных – короткий и твердый, у голубя – ороговевший и заостренный на конце, у вертишеек – длинный и тонкий и т.д. Обычно язык у птиц очень подвижный. Слюнные железы у некоторых видов развиты хорошо, например, у стрижей-саланганов, которые строят свои гнезда из затвердевшей слюны (деликатес китайской кухни), однако нередко они частично редуцируются, а у козодоев редуцируются почти целиком.

Пищевод очень длинный, поскольку птицы отличаются длинной шеей, у многих птиц (голубей, куриных, попугаев и др.) в нижней части пищевода имеется расширение – *зоб*, которого нет у других позвоночных. В зобе пища временно накапливается и частично перерабатывается (за счет ферментов, которые поступают из нижележащего железистого желудка). У некоторых видов (голубей, фламинго и др.) в период выкармливания клетки слизистой оболочки зоба быстро делятся, слущиваются и образуют жирную массу (метафорично названную «птичьим молочком» — на самом деле молоко продуцируют только млекопитающие), которую птица скармливает птенцам. У многих видов, например, вороновых, зоба нет.

Без резких границ пищевод переходит в желудок, который у птиц подразделяется на два отдела: переднего – *железистого* и заднего – *мускульного*. Железистый отдел имеет относительно тонкие стенки (однако они толще, чем у пищевода), в нем пища подвергается химическому воздействию желудочного сока, компоненты которого вырабатывают железы слизистой оболочки. Стенки мускульного желудка значительно более толстые, прежде всего за счет мощной мускулатуры. Изнутри он выстлан плотной кутикулярной выстилкой, которую образует затвердевший секрет расположенных в нем желез. Кроме того, в полости мускульного желудка находятся мелкие камешки, специально проглатываемые птицей. Здесь пища, пропитанная желудочным соком железистого отдела желудка, проходит механическую обработку. Мощные

сокращения мускулистых стенок перемешивают пищу, которая при этом перетирается жесткими стенками, образующими утолщения и складки, и камешками, выполняющими функцию жерновов. При этом давление в полости мускульного желудка может быть очень высоким. Таким образом, птица эффективно компенсирует отсутствие зубов. Степень развития мускульного желудка у разных видов птиц неодинакова и зависит от типа пищи. Наиболее хорошо он развит у куриных и других птиц, питающихся грубой пищей. Напротив, у хищных и насекомоядных (которые, по сути, также являются хищниками – просто они поедают мелких животных) видов мускульный желудок развит слабо. От мускульного желудка отходит двенадцатиперстная кишка, в петле которой располагается поджелудочная железа. У большинства птиц печень крупная и снабжена желчным пузырем, но у некоторых (например, у голубя) его нет, желчный проток открывается, как у всех высших позвоночных, в двенадцатиперстную кишку, но отдельно от протоков поджелудочной железы. Тонкая кишка птиц имеет значительную длину, она переходит в толстую кишку, причем на границе между ними у большинства видов имеется пара небольших слепых выростов, каждый из которых является слепой кишкой. У птиц прямой кишки нет и толстая кишка непосредственно открывается в клоаку, на спинной стороне которой имеется слепой вырост – *фабрициева сумка*, являющаяся центральным органом иммунной системы (именно здесь образуются В-лимфоциты). Отсутствие прямой кишки позволяет облегчить вес птицы, но при этом становится невозможным накапливать фекалии в кишечнике, поэтому птицы очень часто испражняются.

Для птиц характерна высокая скорость пищеварения, например, сова за 3 часа полностью переваривает мышь, а домовый воробей – зерно. Еще быстрее перевариваются насекомые: жук – за 1 час, гусеница – за 15 минут.

Дыхательная система птиц имеет очень сложное строение. Нижние воздухоносные пути представлены гортанью, которая поддерживается черпаловидными и перстневидным хрящами, очень длинной трахеей и системой бронхов. Различают несколько типов бронхов. Первичные бронхи – *мезобронхи* – образуются при разделении нижней части трахеи и входят в ткань соответствующего легкого. Мезобронхи дают ответвления на брюшную сторону – *вентробронхи* (их обычно 4) и на спинную – *дорсобронхи* (обычно их 7 – 10), которые соединяются между собой посредством многочисленных мелких (у цыпленка их толщина около 0,5 мм) бронхов III порядка – *парабронхов*. От парабронхов отходит множество тонкостенных ячеистых *бронхиол*. Оплетенные кровеносными сосудами бронхиолы образуют морфофункциональную структуру легкого, а в своей совокупности составляют респираторный отдел.

Характерной особенностью дыхательной системы птиц является наличие тонкостенных воздушных мешков, которые представляют собой выросты бронхов и располагаются между внутренними органами, а их отростки проникают под кожу, между мышцами и в полости костей. Легочные мешки значительно превосходят по объему относительно некрупные легкие, они играют очень важную роль в осуществлении крайне своеобразного дыхательного акта птиц.

У птиц осуществляется типичное для амниот реберное дыхание. При вдохе части ребер, которые у птиц подвижно соединены между собой, смещаются и отдаляют грудину от позвоночного столба, при этом задняя часть грудины отодвигается дальше. Поскольку давление в легких снижается, атмосферный воздух через ноздри засасывается в ротовую полость и через гортанную щель попадает в полость гортани, затем воздух проходит по трахее, бронхам и поступает в задние легочные мешки и частично в легкие. Воздух, который ранее находился в самих легких, выходит из них в передние мешки. Выдох сопровождается уменьшением объема грудной клетки, при этом мешки сжимаются и богатый кислородом атмосферный воздух из задних мешков выдавливается в парабронхи легких, где происходит газообмен, а использованный воздух из передних мешков – в трахею и через нее наружу.

Таким образом, *в легких птиц воздух движется только в одном направлении*, что принципиально отличает дыхательную систему этого класса от всех других наземных позвоночных. Лишь небольшая часть легкого, присущая большинству птиц, вентилируется в обоих направлениях. Односторонний непрерывный поток свежего воздуха делает газообмен в легких птиц непрерывным, тогда как у всех других классов диффузия газов прекращается, когда концентрации газов в крови и легочном воздухе становятся равными. Поэтому содержание CO_2 в артериальной крови у птиц более низкое, а содержание O_2 в артериальной крови выше, чем в выдыхаемом воздухе.

Более совершенный механизм газообмена позволяет птицам сохранять активность в условиях гипоксической гипоксии (т. е. при небольшом содержании кислорода в разреженном воздухе), что позволяет птицам летать на очень большой высоте. Экспериментально птицам создавали в барокамере условия, соответствующие высоте 6100 м, при этом воробьи и волнистые попугайчики сохраняли способность летать, тогда как мыши в аналогичной ситуации теряли всякую активность и впадали в коматозное состояние.

Ранее среди зоологов существовало мнение, что характер дыхательного акта у птиц в полете определяется не реберным дыханием, а работой крыльев, однако сейчас доказано, что взмахи крыльев и дыхательные движения происходят независимо друг от друга и несинхронно.

Гортань птиц не участвует в голосообразовании, эту функцию у них выполняет так называемая *нижняя гортань*, расположенная в области бифуркации трахеи – разделения ее на два бронха,

соответственно гортань, расположенная перед трахеей, называется у птиц *верхней гортанью*. Строение голосового аппарата у разных видов широко варьирует, в типичном случае он представлен расширением, поддерживаемым опорными кольцами. Между нижним кольцом трахеи и вышерасположенным кольцом натянуты *наружные голосовые перепонки*. От точки соединения бронхов в полость нижней гортани вдается хрящевой *козелок*, от которого к стенкам трахеи отходят тонкие складки – *полулунные*, или *внутренние голосовые перепонки* (рис. 380). Изменения натяжения голосовых перепонок, вызванные сокращением бронхотрахейных мышц, при прохождении воздуха через трахею служат у птиц источником звука.

Многие птицы издают резкие, пронзительные звуки, однако немало видов певчих птиц демонстрируют удивительно красивые и сложные мелодии. Очень часто певчие птицы учатся у более опытных «исполнителей», запоминают посторонние звуки, что делает их пение чрезвычайно разнообразным (например, пение соловьев различных географических регионов значительно различается). Ряд видов птиц способны освоить человеческую речь, особенно талантливыми говорунами являются попугаи и представители семейства врановых (слово для птицы является только звуком, а не обобщенным символом).

Дыхательная система служит не только для газообмена, но также позволяет птицам регулировать теплоотдачу. При повышении температуры внешней среды у птиц резко возрастает частота дыхательных актов (это называется полипноэ), что влечет за собой испарение жидкости из воздухоносных путей и, соответственно, охлаждение организма. Поэтому многие птицы (например, страусы) могут без вреда для себя выдерживать очень высокую температуру окружающего воздуха (те же страусы не перегреваются при t +50°C).

Кровеносная система птиц характеризуется полным разделением артериальной и венозной крови, причем не только в сердце, но и в сосудистом русле (за исключением печени, где кровообращение имеет свои особенности), это принципиально отличает птиц от всех ранее изученных классов позвоночных.

Сердце птиц четырехкамерное (два предсердия и два желудочка), поскольку артериальная и венозная части желудочка разделены полной перегородкой, поэтому артериальная и венозная

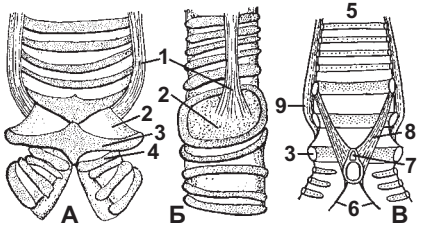


Рис. 380. *Нижняя, или певчая, гортань голубя:*
А – спереди; Б – сбоку; В – продольный разрез; 1 – бронхотрахейные мышцы; 2 – наружная голосовая перепонка; 3 – последнее кольцо трахеи; 4 – первое кольцо бронха; 5 – трахея; 6 – бронхи; 7 – козелок; 8 – полулунная складка; 9 – бронхотрахейные мышцы (по Наумову, с дополнениями)

кровь разделяется не только в предсердиях, но и в желудочках. Таким образом, *сердце птиц состоит из двух половин, при этом в правой половине* (*правые предсердие и желудочек*) *находится только венозная кровь, а в левой половине* (*левые предсердие и желудочек*) – *только артериальная, ни в одной из камер кровь не смешивается*. В правом предсердно-желудочковом отверстии находится крупный мускульный клапан, в левом – двух- или трехстворчатый сухожильный клапан. Стенки желудочков значительно толще предсердий, особенно толстая стенка у левого желудочка (его полость также больше). В правое предсердие впадают полые вены: одна задняя и две передние, которыми заканчивается большой круг кровообращения, от правого желудочка отходит одна легочная артерия, с которой начинается малый круг. В левое предсердие впадают легочные вены, от левого желудочка отходит единственная – правая – дуга аорты. Как и у всех других позвоночных, сердце лежит в полости перикарда (околосердечной сумки).

Артериальная система большого круга кровообращения начинается единственной сохранившейся дугой аорты, которой у птиц является правая дуга, отходящая от левого желудочка сердца. Вскоре эта дуга отделяет мощные (их диаметр больше диаметра самой аорты) правую и левую безымянные артерии, круто поворачивается над правым бронхом и направляется вниз, переходя в спинную аорту. Безымянные артерии разделяются на общие сонные артерии, которые направляются к голове, разделяясь на наружную и внутреннюю ветви, и более мощные подключичные артерии, которые вскоре разделяются на плечевую артерию, кровоснабжающую крыло, и мощную грудную артерию, кровоснабжающую грудные мышцы.

Спинная аорта по своему ходу отдает соответствующие ветви к внутренним органам, задним конечностям (крупные бедренные артерии) и распадается на парные подвздошные и непарную хвостовую артерии. Таким образом, *все ткани птиц снабжаются чистой артериальной кровью*.

Венозная система характеризуется частичной редукцией воротной системы почек. Венозная кровь от головы, шеи, крыла и грудных мышц собирается в правую и левую передние полые вены, которые впадают в переднюю часть правого предсердия. Венозная кровь от задней части тела собирается в непарную заднюю полую вену, в которую также впадает печеночная вена.

Для птиц характерен высокий сердечный индекс, величина которого зависит от массы тела (у мелких он больше, чем у крупных), ее подвижности (у более подвижных он выше) и многих других факторов. Работа сердца значительно интенсивнее, особенно у мелких видов (например, у синицы московки массой 8 г частота сердечных сокращений составляет примерно 1037 ударов в минуту). В полете работа сердца значительно усиливается, что связано с резким увеличением потребности работающих мышц в кислороде (например,

у голубя массой 250 г в покое сердце делает около 165 ударов в минуту, а в полете – 550). Напротив, при нырянии частота пульса замедляется, например, у оляпки через 5 сек. после погружения в воду пульс урежается до 73%, через 10 сек. – до 48%, а через 15 сек. – до 42% от нормальных показателей.

У птиц по сравнению с рептилиями увеличен относительный объем крови, ее давление в сосудистом русле выше. Кислородная емкость крови значительно больше (примерно в два раза), чем у рептилий. Общее количество гемоглобина очень велико, поскольку у птиц высокое содержание эритроцитов в крови. Все эти показатели, а также полное разделение артериальной и венозной крови в сосудах позволило поднять уровень обменных процессов настолько высоко, что у птиц температура тела стала постоянной, т. е. птицы являются *гомойотермными* животными. У разных птиц температура тела неодинакова (от 39 до 45°С).

Постоянная температура тела делает возможным стабильную работу внутриклеточных ферментных систем на почти неизменном уровне, что влечет за собой постоянно высокую активность организма. Это дает теплокровным животным несомненное преимущество перед холоднокровными, так как последним для нормального течения биохимических реакций необходима определенная температура окружающей среды, при которой могут оптимально функционировать внутриклеточные ферменты.

Лимфатическая система характеризуется отсутствием лимфатических сердец (тазовые сохраняются у страусов и некоторых других). Значительное количество лимфатических сосудов впадает в вены таза.

Выделительная система, как и у всех амниот, представлена парой очень крупных тазовых почек, которые состоят из нескольких долек (например, у голубя их три). Более крупные, чем у рептилий и млекопитающих, размеры почек (например, у крохаля почки составляют 2,6% от массы тела) объясняются очень высокой активностью метаболизма птиц. На вентральной стороне почек располагаются небольшие образования – надпочечники, которые являются эндокринными железами. Общее количество нефронов в почке составляет несколько десятков тысяч, что намного больше, чем у рептилий. Мочевого пузыря у птиц нет, что часто связывают с общей тенденцией к облегчению массы тела, однако количество выделяемой птицами мочи настолько мало, что ее масса все равно не смогла бы оказать существенного влияния на летные характеристики.

Половая система. Мужская половая система представлена двумя семенниками и половыми протоками, совокупительный орган имеется лишь у немногих видов. Размеры семенника очень сильно увеличиваются к периоду размножения (например, у скворца – в 1500 раз). Семяпроводы тянутся вдоль спинной стороны полости тела параллельно мочеточникам и впадают в клоаку.

Функциональный совокупительный орган, похожий на орган крокодилов и черепах, имеется только у бескилевых, гусиных и тинаму. У аистов, цапель и дроф этот орган в значительной степени редуцирован, у других видов вообще отсутствует и сперма поступает в половые пути самки при тесном соприкосновении клоак самца и самки. Оплодотворение всегда внутреннее.

Женская половая система птиц состоит из яичников и половых путей. Обычно сохраняется только одна половина органов – левый яичник и левый яйцевод. У немногих видов (куриных, пастушков, гагар, попугаев, сов, дневных хищников) правый яичник может присутствовать, но правый яйцевод практически отсутствует.

Богатые желтком зрелые яйцеклетки попадают из яичника в полость тела, причем, даже если присутствует правый яичник, в основном функционирует левый. Но независимо от того, из какого яичника вышла яйцеклетка, она поступает в воронку яйцевода, который имеет организацию, сходную с рептилиями. В проксимальном отделе яйцевода (маточной трубе, или собственно яйцеводе) вокруг зиготы сначала образуется толстый слой белковой оболочки (белок яйца), который выделяют железистые клетки эпителия, а потом двумя тонкими подскорлуповыми оболочками, все это длится несколько часов (например, у курицы 3 – 6 ч.). Следующий, более широкий отдел (матка) содержит железы, которые секретируют жесткую наружную известковую оболочку. Стенки дистального отдела яйцевода (влагалища) имеют хорошо развитую мускулатуру, с помощью которой яйцо выдавливается в клоаку и выходит наружу.

Яйца птиц могут быть очень крупными, поэтому редукция половых органов правой стороны является для птиц очень полезной, поскольку развивающиеся яйца следуют по яйцеводу строго поочередно. Если бы оба яйцевода были одинаково функциональны, очень крупные яйца, которые характерны для птиц, попросту не смогли бы разминуться. Напомним, что у птиц таз открытого типа, т. е. лобковые кости не соединяются друг с другом, что позволяет пропускать большие яйца.

Скорлупа яиц может быть окрашена очень разнообразно. При этом птицы, которые гнездятся в хорошо защищенных местах (например, в дуплах), откладывают белые яйца, а те, кто строит открытые гнезда, – яйца, окрашенные в цвета окружающего фона, что делает их менее заметными.

Размеры половых органов птиц зависят от времени года, например, яйцевод вне периода размножения истончается и в виде тонкой трубки прилежит к спинной стороне полости тела, однако когда яичник выделяет яйцеклетки, он удлиняется, а стенки становятся гораздо толще, также увеличивается воронка.

Развитие птиц проходит в яйце за счет очень большого количества желтка, который скапливается в вегетативном полушарии яйца. Дробление дискоидального типа, при этом борозды дробления

не распространяются на богатое желтком вегетативное полушарие, поэтому на анимальном полюсе из бластомеров формируется диск, который сначала состоит из одного слоя клеток, а потом становится многослойным. В отличие от пресмыкающихся, птицы в течение всего периода эмбрионального развития согревают яйца теплом своего тела (высиживают). Для того чтобы выдержать вес родителя, оболочка яйца должна быть достаточно твердой, поэтому у птиц она жесткая, известковая.

Некоторые птицы сами яйца не греют, но создают вокруг них условия, при которых наружная температура повышается. Например, самец сорной курицы сооружает над отложенными самками яйцами кучу гниющего мусора, которая действует как инкубатор, поскольку процессы гниения всегда сопровождаются выделением тепла. Птица тщательно регулирует температуру мусорной кучи, для чего засовывает в нее свою голову. При необходимости охладить гнездо куча разбрасывается, а при необходимости согреть — накидывается вновь.

Большинство птиц откладывают яйца в специально построенные гнезда, которые могут быть совсем простыми (например, кучка веточек и травинок у голубя) или очень сложными, некоторые птицы (дятлы, многие попугаи и др.) выдалбливают дупла или занимают чужие. Значительно реже яйца откладываются прямо на грунт без всякой подстилки.

По завершении развития птенец пробивает изнутри скорлупу яйца (для этого на клюве имеется специальное приспособление – яйцевой зуб) и выходит наружу, т. е. вылупляется.

Птицы очень заботятся о потомстве. Только что вылупившиеся птенцы могут иметь разную степень развития. У одних птиц (куриных, гусиных, дроф, бескилевых и др.) из яйца выходят зрячие птенцы, покрытые пухом и способные вскоре самостоятельно ходить и клевать пищу, – это *выводковые* птенцы. У других (воробьиных, голубей, стрижей, дятлов и др.) вылупляются совершенно беспомощные птенцы *гнездового*, или *птенцового*, типа. У них закрыты глаза, голая кожа, поэтому самостоятельно передвигаться и тем более питаться они не могут.

Нервная система птиц организована очень высоко. Головной мозг имеет большие размеры и всегда превышает массу спинного мозга (у куриных – наполовину, а у голубей – в два с половиной раза) (рис. 381). Увеличение размеров мозга, в первую очередь, связано со значительным укрупнением полушарий конечного мозга, которые по своей массе соответствуют всем остальным отделам головного мозга (у куриных) или даже превосходят их (у хищных птиц вдвое, а у попугаев – втрое). Обонятельные доли очень малы, что связано с плохим обонянием птиц. Свод мозга в основном первичный, с небольшими участками серого вещества, его строение в общих чертах сходно с пресмыкающимися, основная масса серого вещества полушарий приходится

на полосатые тела, которые являются основным интегрирующим центром нервной системы. Поэтому головной мозг птиц, как и рептилий, относится к зауропсидному типу. У птиц особенно хорошо развиты базальные ядра полосатого тела, осуществляющие ассоциативные реакции.

Промежуточный мозг небольшой, эпифиз мал, гипофиз развит хорошо и состоит из трех долей (передней, средней и задней). В среднем мозге выделяются очень крупные зрительные доли, которые сильно отодвинуты в боковых направлениях от срединной линии ствола мозга расположенным сзади массивным мозжечком. Значение зрительных долей очень велико, поскольку зрение для птиц имеет большое значение (особенно у дневных), а именно в этом отделе мозга происходит высший анализ сигналов, полученных от периферических органов зрения. У млекопитающих эту функцию выполняет кора полушарий конечного мозга. Мозжечок развит значительно лучше, чем у рептилий, поэтому птицы способны совершать сложнейшие высококоординированные движения, что особенно важно в полете.

Спинной мозг имеет типичное сегментированное строение – в области отхождения нервов, формирующих сплетения, образуются местные утолщения спинного мозга. Длина спинного мозга у взрослых особей короче позвоночного столба.

Периферическая нервная система. От головного мозга отходят двенадцать пар черепных нервов, при этом XI пара (добавочный нерв) не полностью отделен от X пары (блуждающего нерва). От спинного мозга посегментно отходят передние и задние корешки, которые, соединяясь, образуют парные спинномозговые нервы. Передние ветви некоторых нервов образуют нервные сплетения (плечевое и пояснично-крестцовое), волокна которых иннервируют кожу и мышцы конечностей.

Органы чувств. Орган зрения у птиц развит очень хорошо, поскольку для большинства птиц зрение является основным способом ориентации. Глаза обычно очень большие, особенно у ночных птиц. Относительное соотношение массы глазных яблок к массе тела у разных птиц широко варьирует, что связано с условиями жизни. Например, у гусей, которым необходимо видеть близлежащие предметы, соотношение 1/570, тогда как совы, питающиеся ночью, имеют соотношение 1/30. Кроме того, у совы выражено бинокулярное зрение, т. е. у них зрительные оси обоих глаз совпадают. Это достигается благодаря наличию у этих птиц лицевого диска. У большинства других птиц зрение монокулярное, т. е. каждый глаз имеет свою зрительную ось, что позволяет птице охватывать зрением очень большое пространство не только спереди, но и с боков (поле зрения при этом около 150°, а при монокулярном – 30 – 50°). Однако совы компенсируют недостаточно большое поле зрения уникальной подвижностью шеи – они легко поворачивают голову на 270° вокруг своей оси.

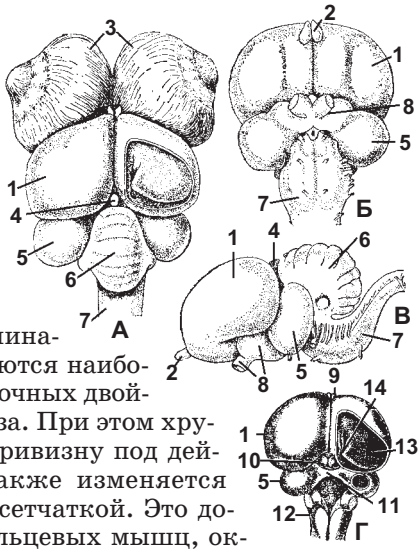


Рис. 381. *Головной мозг голубя: А – сверху; Б – снизу; В – сбоку; Г – со вскрытыми желудочками и удаленным мозжечком; 1 – большие полушария головного мозга; 2 – обонятельные доли; 3 – глазные яблоки; 4 – эпифиз; 5 – зрительные доли среднего мозга; 6 – мозжечок; 7 – продолговатый мозг; 8 – зрительные нервы; 9 – обонятельные доли переднего мозга; 10 – зрительные бугры промежуточного мозга; 11 – зрительная комиссура; 12 – продолговатый мозг; 13 – полосатые тела; 14 – монроево отверстие (по Паркеру, с дополнениями)*

По строению глаза птиц напоминают глаза рептилий. Птицы отличаются наиболее совершенным среди всех позвоночных двойным механизмом аккомодации глаза. При этом хрусталик не только изменяет свою кривизну под действием ресничной мышцы, но также изменяется расстояние между хрусталиком и сетчаткой. Это достигается сокращением особых кольцевых мышц, окружающих склеру. Таким образом, хрусталик может более широко изменять свои параметры, обеспечивая при этом оптимальную фокусировку лучей, попадающих на сетчатку. Все это обеспечивает глазу птицы удивительную остроту, особенно у хищных птиц, например, сокол-сапсан замечает движущуюся добычу на расстоянии до 1100 м, при этом высочайшая разрешающая способность позволяет детально видеть предмет. У ночных птиц сетчатка улавливает очень небольшие порции света, например, совы видят ночью мышь при освещении всего в 0,000002 люкса.

Орган слуха состоит из среднего и внутреннего уха, в котором улитка развита лучше, чем у пресмыкающихся, и обособлена перехватом от мешочка преддверия. В барабанной полости имеется одна слуховая косточка (стремечко), слуховые трубы объединяются и открываются в глотку общим отверстием. Барабанная перепонка натянута ниже уровня кожи на дне небольшой воронки, представляющей собой зачаток наружного слухового прохода. У некоторых видов (например, сов) воронка достаточно глубока, к тому же она окружена кожной складкой и специализированными перьями. Все это позволяет более тонко улавливать звуковые волны, концентрировать их и направлять к барабанной перепонке. У сов правое и левое ухо находятся на разных горизонтальных уровнях, поэтому звук, распространяющийся по вертикали, доходит до каждого из них неодинаково быстро, это позволяет птице точно определять источник звука. Некоторые птицы (например, яванский саланган) способен к эхолокации, поэтому они способны летать в полной темноте пещер и при этом не натыкаться на предметы.

Обоняние у большинства птиц почти неразвито, хорошо различать запахи могут лишь немногие виды, например, новозеландская бескрылая птица киви, которая разыскивает пищу в подстилке, гриф-индейка, отыскивающий падаль по запаху, и некоторые другие.

Высокоразвитая нервная система птиц обусловливает очень сложное поведение, в том числе и социальное. Они легко приобретают условные рефлексы, особенно врановые, попугаи и некоторые другие. Однако основным регулятором поведения остаются безусловные рефлексы, при этом птицы демонстрируют наиболее сложную инстинктивную деятельность среди всех позвоночных животных.

Все современные птицы относятся к подклассу *настоящих птиц*, или *веерохвостых*. Для них характерна крупная костная грудина, отсутствие брюшных ребер и развитых свободных пальцев на передней конечности, но главное – укороченный хвост, из-за чего рулевые перья располагаются на нем в виде веера. Этих признаков не имеют представители полностью вымершего подкласса ящерохвостых птиц. Настоящие птицы делятся на три надотряда: бескилевые (бегающие), пингвины (плавающие) и килевые (летающие).

Надотряд *бескилевые*, или *страусовые*, *птицы* включает в себя птиц неспособных к машущему или планирующему полету, но хорошо приспособленных к передвижению с помощью шага или быстрого бега. Причем скорость бега может быть очень высокой, например, африканские страусы развивают до 60 км/час, делая при этом трехметровые шаги. У всех у них имеются мощные длинные задние конечности с сокращенным числом пальцев. Только киви четырехпалые, тогда как у других видов имеется лишь по три пальца, а у африканского страуса – всего два, это единственный случай среди птиц. Поскольку эти птицы не летают и передние конечности практически не используются, они развиты очень слабо, а у киви почти полностью редуцированы. Также недоразвит и пояс передних конечностей – ключица рудиментарна или вообще отсутствует, а коракоид и лопатка очень малы и срастаются в одну кость. Плоская, небольшая грудина не имеет киля. Копчиковая кость очень мала или практически отсутствует.

Наряду с этим, бескилевые выделяются рядом примитивных признаков. Кости их черепа и таза срастаются поздно и зачастую не до конца. Кости гораздо слабее пневматизированы, чем у других птиц – этим птицам незачем сдерживать свой вес, поскольку они не летают. У взрослых птиц аптерии отсутствуют (но имеются у птенцов), поэтому перья равномерно покрывают всю поверхность тела, однако нижние конечности, как правило, не оперены. Перья не дифференцированы на функциональные группы,

как это имеет место у летающих птиц. Поскольку на бородках II порядка отсутствуют крючочки, на перьях не образуются сомкнутых сплошных опахал и все перья рассучены. Такое оперение служит только термоизоляции. Копчиковая железа отсутствует. На коже имеется грудная мозоль. Самцы бескилевых птиц обладают функционирующим копулятивным органом.

За исключением киви, бескилевые птицы имеют очень крупные размеры. Самые большие современные птицы – африканские страусы достигают почти трех метров в высоту при массе до 100 кг. Они питаются разнообразной растительной пищей и мелкими животными. Большинство ведут дневной образ жизни и только киви активны ночью, отыскивая себе пищу (главным образом мелких беспозвоночных) в лесной подстилке с помощью прекрасно развитого обоняния (напомним, что у большинства птиц обоняние очень слабо). У всех бескилевых птиц птенцы выводкового типа.

Бескилевые птицы обитают, главным образом, в южном полушарии (Южная Америка, Африка, Австралия и Новая Зеландия). Все современные виды входят в четыре отряда: африканские страусы, американские страусы, или нанду, австралийские страусы, или казуары, бескрылые, или киви. Киви в последнее время почти полностью истреблены людьми, а также завезенными крысами, собаками и кошками. Страусы имеют некоторое промысловое значение, используются их прочная кожа, мясо и яйца. Страусов часто держат на фермах и искусственно разводят, причем география таких хозяйств постоянно расширяется, охватывая в том числе и Россию. Выяснилось, что страусы (главным образом австралийские эму, реже африканские страусы) прекрасно выдерживают морозы, неприхотливы к кормам, быстро размножаются и растут.

Надотряд *пингвины* включает в себя около 15 видов весьма своеобразных птиц, прекрасно адаптированных к долгому пребыванию в открытом море. Пингвины неспособны летать, поэтому у этих групп имеются некоторые сходные признаки. Не выражена пневматизация костей, при этом костные ячейки заполнены маслянистым костным мозгом, что делает скелет относительно тяжелым. Отсутствуют аптерии, поэтому перьевой покров равномерно и плотно покрывает кожу. Перья мелкие, но имеют очень оригинальное строение – основу пера составляет широкий и плоский ствол, а опахала развиты очень слабо, поэтому оперение напоминает чешуйки. Перьевой покров сменяется один раз в году, при этом новое перо выталкивает старое и становится на его место. Линька проходит на суше, поэтому пингвины все это время не плавают и, соответственно, ничего не едят.

Несмотря на то что пингвины не могут летать, у них чрезвычайно хорошо развит киль грудины, что необходимо для прикрепления

многочисленных пучков очень мощной грудной мускулатуры, на долю которой приходится около 25% общей массы птицы. Эта мускулатура имеет очень важное значение для пингвинов, поскольку она управляет движениями крыльев во время движения под водой, при этом птица как бы парит в толще воды. Передвижение в воде привело к функциональной адаптации передних конечностей (крыльев), которые у пингвинов видоизменены в ласты, используемые для гребли. Во время спокойного плавания по поверхности воды пингвины используют задние конечности, которые отнесены далеко назад. Между пальцами задних конечностей имеется плавательная перепонка. Плюсневые кости, которые входят в состав цевки, у пингвинов срастаются не полностью и разделены отверстиями. Этот признак оценивается как примитивный.

Большинство видов пингвинов гнездятся большими колониями, собираясь сотнями тысяч пар. Этих птиц отличает моногамность, причем пары создаются надолго, по-видимому, на всю жизнь. Гнезда делают из мелких камней или вовсе не сооружают их. Яйца насиживают попеременно оба родителя, при этом свободная особь отправляется на кормежку в море. Реже яйца насиживает только один самец. Для согревания яйца у многих видов имеется кожистая складка на брюхе, которая покрывает яйцо и не дает ему остыть, при этом яйцо часто лежит прямо на задних конечностях птицы. Птенцы вылупляются беспомощными и слепыми, но покрытыми густым пухом, родители их кормят полупереваренной рыбой.

Пингвины распространены в южном полушарии, главным образом в Антарктике. Кроме того, их можно встретить у южных берегов Южной Америки, Африки и Австралии. Один вид гнездится на Галапагосских островах вблизи экватора. Все современные виды пингвинов входят в один отряд пингвины с одним семейством пингвиновых. Промыслового или хозяйственного значения пингвины не имеют.

Надотряд *килегрудые птицы* объединяет большинство видов (около 8500) современных птиц. В основном это летающие птицы, но некоторые виды вторично утратили способность к полету. Для килегрудых птиц характерны облегченные пневматичные кости, грудина с хорошо развитым килем. У вторично-нелетающих видов грудина плоская и без киля. Плечевой пояс нормального строения, плюсневые кости в цевке полностью сросшиеся, копчиковая кость выражена. Дифференцированные на функциональные типы перья располагаются лишь по птерилиям. На контурных перьях имеются сомкнутые опахала. Многие виды килегрудых имеют существенное значение для хозяйственной деятельности человека. Некоторые из них добываются во время охоты, другие одомашнены (куры, индейки, утки, гуси, цесарки и др.).

Класс Млекопитающие

Млекопитающие представляют собой наиболее высокоорганизованную группу высших позвоночных. У них лучше других развит головной мозг, особенно лобные доли. Для млекопитающих характерна сложная поведенческая деятельность, она основана не только на безусловных рефлексах (как у птиц), но и на условных, поэтому кора больших полушарий очень большой площади и у многих млекопитающих образует складки – извилины. Высокоразвитая условно-рефлекторная деятельность позволяет млекопитающим быстро приспосабливаться к изменяющимся условиям внешней среды, что делает этот класс самым процветающим среди других позвоночных.

Важным преимуществом является внутриутробное развитие плода, живорождение и вскармливание потомства молоком на начальной стадии постнатального развития. При этом млекопитающим присуща бережная забота о детенышах, они охраняют и обучают их, подготавливая к самостоятельной жизни. Для многих видов характерен коллективный образ жизни, что обеспечивает передачу информации от старых и наиболее опытных особей молодым.

Как и птицы, млекопитающие являются теплокровными животными, что позволяет им заселять обширные территории и занимать самые разные экологические ниши, при этом постоянно сохраняя высокий уровень активности, в том числе и в холодное время года. Всего насчитывается более 4500 видов млекопитающих.

Внешнее строение млекопитающих весьма разнообразно и зависит от образа жизни животного.

Анатомия. Наша задача во многом облегчается тем, что подробное строение наиболее совершенного вида млекопитающих – человека разумного – в настоящей книге приведено выше. Поэтому здесь мы рассмотрим лишь общие черты строения и функционирования внутренних органов, по возможности избегая повторов.

Кожные покровы устроены сложно, что связано с их участием в терморегуляции. Ороговевающий эпидермис состоит из нескольких слоев, самый наружный – роговой, образованный мертвыми клетками, заполненными кератогиалином, постепенно отпадает в виде чешуек или более крупных лоскутов.

Производными эпидермиса являются многие структуры: волосы, когти, ногти (отличаются от когтей тем, что они уплощены), копыта, рога (за исключением рогов оленей, которые имеют мезодермальное происхождение), чешуи, иглы. Кроме того, эпидермис образует различные кожные железы. Рога оленей целиком состоят из костной ткани, что отличает их от рогов других млекопитающих.

Волосы покрывают почти всю поверхность кожи, образуя характерный для млекопитающих волосяной покров, отсутствие волос у некоторых форм (ящеров, броненосцев, китов, дельфинов) носит вторичный характер. Различают несколько типов волос. Длинные, толстые и жесткие волосы – остевые – защищают

кожу от повреждений, позволяют воде легко скатываться с тела животного, не смачивая его. Поэтому остевые волосы обычно располагаются к поверхности кожи под наклоном, чаще всего направленным назад и вниз, но у ленивцев, которые большую часть времени висят на ветвях дерева вниз спиной, волосы направлены от брюшной стороны к спинной и не препятствуют во время тропических ливней потокам воды стекать с тела. Пуховые волосы короче и мягче, у большинства млекопитающих они составляют основу волосяного покрова. Густой подшерсток задерживает вблизи кожи много воздуха, способствуя согреванию тела, поэтому пуховые волосы хорошо развиты у форм, обитающих в условиях длительных холодов. Специализированными волосами являются очень толстые и жесткие вибриссы, которые расположены на голове и выполняют функцию осязания.

Волосяной покров млекопитающих периодически меняется в ходе линек, которые обычно носят сезонный характер. Летняя и зимняя шерсть имеет неодинаковые свойства. В частности, зимний мех более густой, отдельные волоски длиннее, чем летом, кроме того, для многих млекопитающих характерна определенная сезонная окраска шерсти, обычно сходная с окружающим фоном, что позволяет животному быть малозаметным.

На дистальных фалангах пальцев большинства млекопитающих в зависимости от образа жизни развиваются когти, ногти или копыта. Уплощенные ногти характерны, в частности, для человекообразных обезьян, острые, загнутые когти необходимы лазающим животным и хищникам для удержания добычи. Копыта имеют то же происхождение, но они значительно мощнее и развиваются не на всех, а на двух (у парнокопытных) или одном (у непарнокопытных) пальце. Форма копыта у разных видов различна и зависит от условий жизни, например, если животное часто перемещается по мягкой почве или снегу, копыто широкое с большой площадью поверхности опоры для уменьшения давления на грунт, напротив, у горных копытных копыто узкое, что позволяет удерживаться на каменистых склонах.

Рога баранов, антилоп и быков также происходят из эпидермиса, они находятся на костной основе, сросшейся с лобными костями.

Для кожи млекопитающих характерно большое количество разнообразных желез эктодермального происхождения. Основными являются *потовые* и *сальные* железы. Потовые железы выделяют жидкость, состоящую из воды и растворенных в ней веществ (главным образом неорганические соли и мочевина), компоненты секрета этих желез поступают в них из близлежащих кровеносных сосудов и тканевой жидкости.

Другая главная задача потовых желез состоит в предохранении от перегревания тела, что основывается на уникальных свойствах воды. При повышении температуры окружающей среды потовые железы функционируют более интенсивно, а при снижении количество выделяемого пота уменьшается.

Процесс потообразования очень сложен и регулируется вегетативной нервной системой, которая оптимизирует количество и состав выделяемого пота в соответствии с нуждами организма. Особенно совершенна такая регуляция у видов, обитающих в суровых условиях регулярной засухи, например, в пустыне. В частности, у верблюда при температуре +37°С на 100 см^2 кожи испаряется 3 мг/мин, при +45°С – 15 мг/мин, а при +50°С – 25 мг/мин. Столь небольшое количество выделяемого пота позволяет верблюду экономить воду, поэтому животные, которые не привыкли к таким условиям, оказавшись в пустыне, быстро бы погибли от потери воды.

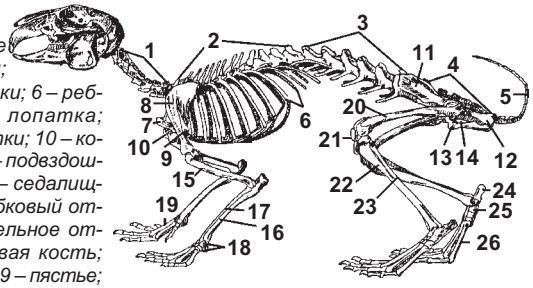
Количество потовых желез у разных видов неодинаково, например, их много у лошадей, но очень мало у собак и кошек и совершенно отсутствуют у китообразных (в водной среде испарение невозможно).

Сальные железы обычно открываются в волосяную сумку, их секрет покрывает тонким слоем волосы, придавая им водоотталкивающие свойства, кроме того, слой жира покрывает снаружи эпидермис.

И потовые и сальные железы могут видоизменяться. Часто пот имеет запах, причем характерный для определенного вида, кроме того, запах самцов отличается от запаха самок, поэтому секрет потовых желез имеет также важное значение в коммуникациях между особями, а хищникам позволяет легко отыскать добычу (во многом поэтому у них так хорошо развито обоняние). Иногда потовые железы, расположенные в определенных участках, видоизменяются в *пахучие*, которые выделяют сильно пахнущий секрет. Некоторые пахучие железы также являются видоизмененными сальными железами, иногда имеет место объединение в пахучих железах потовых и сальных желез. Лучше всего пахучие железы развиты у скунса, россомахи, ондатры, выхухоли и многих других животных.

Особенно важное значение имеют *млечные*, или *молочные*, железы, которые представляют собой видоизмененные потовые железы. Эти железы в полной мере развиты только у самок, причем функционируют они лишь определенное время после рождения детенышей (в период лактации). Выделяемый млечными железами секрет – молоко – служит основной (часто единственной) пищей на ранних стадиях постнатального развития детенышей млекопитающих, что и дало название всему классу. Выводные протоки млечных желез у большинства млекопитающих открываются на сосках, количество которых у разных видов неодинаково (например, у обезьян, овец, слонов и др. по два соска, а у мелких грызунов, насекомоядных и др. – до 24), но, как правило, это четное число. Только у однопроходных соски отсутствуют, при этом молоко выделяется на поверхность тела и детеныши его попросту слизывают.

Скелет млекопитающих имеет типичное для высших позвоночных строение (рис. 382). Позвоночный столб образован *платицельными* позвонками с плоскими сочленовными поверхностями,



Р и с. 382. *Скелет кролика: 1 – шейные позвонки; 2 – грудные позвонки; 3 – поясничные позвонки; 4 – крестец; 5 – хвостовые позвонки; 6 – ребра; 7 – рукоятка грудины; 8 – лопатка; 9 – акромиальный отросток лопатки; 10 – коракоидный отросток лопатки; 11 – подвздошный отдел безымянной кости; 12 – седалищный отдел той же кости; 13 – лобковый отдел той же кости; 14 – запирательное отверстие; 15 – плечо; 16 – локтевая кость; 17 – лучевая кость; 18 – запястье; 19 – пястье; 20 – бедро; 21 – коленная чашечка; 22 – большая берцовая кость; 23 – малая берцовая кость; 24 – пяточная кость; 25 – таранная кость; 26 – плюсна (по Брэму)*

между которыми располагаются *межпозвоночные диски*. У млекопитающих четко различаются пять отделов позвоночного столба: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел у подавляющего большинства видов состоит из семи позвонков, лишь ламантин (шесть шейных позвонков) и различные ленивцы (от шести до десяти позвонков) являются исключениями. Первые два позвонка имеют особое значение, они образуют атланто-осевой комплекс, который обеспечивает подвижность головы. Затылочная кость черепа сочленяется с атлантом посредством двух затылочных мыщелков.

Таким образом, длина шеи зависит не от количества позвонков, а от длины их тел. Наиболее длинная шея у копытных (вспомните жирафа!) и у хищных, для которых подвижная голова особенно важна. Между тем животные, ведущие подземный образ жизни (крот, цокор и др.), постоянно находятся в относительно узких норах, поэтому шея у них, как правило, короткая и малоподвижная.

Грудной отдел состоит из большего числа позвонков – от 9 до 24 у разных видов. Например, у клюворылого кита их 9, у лисицы – 13, а у ленивцев холоепусов – 24. Грудные позвонки, ребра и грудина в совокупности образуют хорошо выраженную грудную клетку, которая надежно защищает органы дыхания, сердце, крупные кровеносные сосуды и обеспечивает реберный тип дыхания. Жесткая грудная клетка делает грудной отдел позвоночного столба малоподвижным (особенно у крупных форм).

Количество поясничных позвонков у разных видов млекопитающих варьирует от 2 до 9 (например, у лисицы их 7). Межпозвоночные диски здесь наиболее толстые, поэтому поясничный отдел у млекопитающих очень подвижен.

Крестцовые позвонки срастаются между собой, образуя единую кость – крестец, поэтому этот отдел неподвижен. Количество позвонков в крестце чаще всего 4, однако их может быть 3 (например, у хищных), 2 (у утконоса) или более 4 (до 10), но истинно крестцовыми являются только первые два позвонка, тогда как все остальные представляют собой хвостовые позвонки, сросшиеся с крестцом.

Численность хвостовых позвонков у разных млекопитающих широко варьирует. У длиннохвостого ящера 49 хвостовых позвонков, у кролика – их 15, у лисицы – 19, а у человекообразных обезьян все хвостовые позвонки срастаются в одну кость – копчик (например, у гиббона он образован тремя сросшимися хвостовыми позвонками).

Значение хвостового отдела для млекопитающих может быть весьма велико. Например, для паукообразных обезьян и некоторых других обезьян хвост выполняет функцию пятой конечности, в частности животное может с помощью него висеть на ветке дерева, манипулируя при этом совершенно свободными конечностями, так же поступают древесный дикобраз и многие другие древесные млекопитающие. Для других хвост представляет собой балансир во время бега или прыжка, кенгуру во время прыжка использует свой мощный хвост в качестве опоры. В хвосте может откладываться жир, например, у сусликов. Хвост белки покрыт тонкой шкурой, поэтому, если хищник хватает за него, кожа разрывается и шкурка, как чулок, соскальзывает с хвостового стержня, давая возможность зверьку спастись. Копытные отмахиваются хвостом от мух и других насекомых. Для многих видов хвост позволяет выразить эмоции, например, собака, виляя хвостом, демонстрирует радость, а кошки, наоборот, размахивают хвостом в момент ярости.

Череп млекопитающих имеет ряд особенностей. Он полностью окостеневает и у взрослых особей не содержит хрящевых элементов. Отдельные кости черепа срастаются в более крупные костные образования, мозговой отдел срастается с висцеральным. В итоге череп млекопитающих, по существу, состоит из сплошного костного монолита, отдельные элементы которого соединены между собой только неподвижно. Исключением является нижняя челюсть, которая подвижно соединяется с височной костью мозгового черепа посредством височно-нижнечелюстного сустава. Подъязычная кость вообще непосредственно не сочленена с черепом и связывается с ним посредством надподъязычных мышц. Отдельную группу костей составляют слуховые косточки, расположенные в полости среднего уха.

Характерные для нижней челюсти других позвоночных квадратная и сочленовная кости у млекопитающих находятся в полости среднего уха, где выполняют функции слуховых косточек – сочленовная кость видоизменилась в молоточек, а квадратная – в наковальню. Таким образом, в среднем ухе млекопитающих находится не одна слуховая косточка (стремечко), как у всех остальных четвероногих, а три (молоточек, наковальня и стремечко), подвижно соединенные между собой суставами.

Подъязычный аппарат представлен подъязычной костью, которая располагается между над- и подподъязычными мышцами и обеспечивает согласованные движения глотки и гортани.

Добавочный скелет. Пояс передней конечности образован лопаткой и ключицей. Самостоятельный коракоид имеется

только у однопроходных (утконоса, ехидны), но у всех остальных он срастается с лопаткой, образуя клювовидный отросток. Ключица имеется не у всех млекопитающих, а только у тех, у кого плечевой сустав является многоосным, т. е. способен совершать движения вокруг трех осей (приматы, грызуны, зайцеобразные, рукокрылые, насекомоядные, сумчатые). Животные, у которых движения в плечевом суставе осуществляются преимущественно вокруг одной оси, ключицы не имеют (большинство хищных, хоботных, копытных, китообразных).

Свободная конечность имеет типичное строение пятипалой конечности: плечо образовано плечевой костью, предплечье – локтевой и лучевой, кисть состоит из запястья, пясти, фаланг пальцев. У летучих мышей все пальцы, кроме I, сильно удлинены, между ними натянута кожистая перепонка крыла.

Пояс нижних конечностей у большинства млекопитающих состоит из парных тазовых, или безымянных, костей, соединенных на брюшной стороне тела посредством симфиза. Каждая из тазовых костей образуется в результате сращения трех костей: подвздошной, седалищной и лобковой. Поскольку лобковые кости, соединяясь между собой, образуют симфиз, таз у млекопитающих относится к закрытому типу.

Скелет свободной задней конечности состоит из бедра (бедренная кость), голени (большая и малая берцовые кости) и стопы (кости предплюсны, плюсны и фаланг пальцев). У млекопитающих локтевой сустав, соединяющий кости плеча и предплечья, направлен назад, а коленный сустав, соединяющий кости бедра и голени, – вперед (этот сустав укрепляет самая крупная сесамовидная кость – надколенник).

Несмотря на сходную общую схему строения свободных конечностей, разные виды имеют немало особенностей. Пальцы кисти летучей мыши сильно удлинены, что связано с полетом. У водных млекопитающих дистальные отделы конечности также удлинены (кости пясти, плюсны и фаланги пальцев) при укороченных проксимальных отделах (плечо и предплечье, бедро и голень). Однако у наземных млекопитающих все наоборот – проксимальные отделы длиннее. При этом строение конечности зависит от образа жизни, например, у роющих видов конечность становится мощной и короткой. Млекопитающие, которые бегают относительно медленно, при ходьбе опираются на всю стопу, например, медведи, обезьяны и др. Более быстроногие звери опираются на пальцы, например, собака, волк, лисица, шакал, кошачьи. Наконец, самые быстрые бегуны опираются на фаланги пальцев, при этом количество пальцев у них уменьшается до двух – III и IV пальцы (у парнокопытных) или до одного – III палец (у непарнокопытных). Конечности млекопитающих располагаются под туловищем, а не по бокам его, как у пресмыкающихся, что позволяет поддерживать тело над поверхностью земли и делает перемещение более эффективным.

Мышечная система млекопитающих очень сложна, поскольку включает в себя большое количество четко дифференцированных мышц. Как и у птиц, наиболее мощные мышцы дистального отдела свободной конечности вынесены на более крупные кости предплечья или голени, тогда как к фалангам пальцев направляются лишь сухожилия. Мышцы пояса передней конечности прикрепляются к костям плечевого пояса и грудной клетки, мышцы пояса задней конечности прикрепляются, главным образом, к костям таза, а не хвостовых позвонков, как у пресмыкающихся. Важной особенностью скелетной мускулатуры млекопитающих является наличие у них куполообразной *диафрагмальной мышцы*, которая разделяет грудную и брюшную полости. Интересно, что эта мышца происходит от мышц шеи, но в период эмбрионального развития перемещается далеко назад, увлекая за собой кровеносные сосуды и нервы, обеспечивающие ее жизнедеятельность.

У млекопитающих хорошо развита подкожная мускулатура, иногда она образует под кожей сплошной слой (остатком такой мускулатуры являются прекрасно развитые мимические мышцы головы и малофункциональная подкожная мышца шеи человека). Подкожная мускулатура смещает участки кожи, поднимает шерсть (ощетинивание), иглы (у ежей и дикобразов), осуществляет движение вибрисс. Основа губ и щек образована подкожными мышцами.

Пищеварительная система млекопитающих отличается особой сложностью и многообразием частных особенностей, которыми обладает тот или иной вид. Ротовая полость ограничена спереди подвижными губами (отсутствуют у однопроходных и китообразных), с боков – щеками, сверху – нёбом, снизу – диафрагмой рта, задняя стенка отсутствует и через отверстие зева ротовая полость сообщается с глоткой. Для млекопитающих характерно разделение ротовой полости на преддверие (пространство между губами и зубами) и собственно ротовую полость (все остальное пространство), в которой находится язык. У грызунов, приматов и некоторых других млекопитающих преддверие ротовой полости настолько обширно, что образует защечные мешки. Однако не у всех млекопитающих губы располагаются впереди зубов, у некоторых видов (например, слепыш, слепушонка) все обстоит как раз наоборот – губы находятся позади зубов и предохраняют ротовую полость от попадания в нее комьев земли, когда животное прогрызает зубами свои норы в плотной почве.

В альвеолах верхней и нижней челюстей располагаются зубы, причем для млекопитающих характерна *гетеродонтность*, т. е. имеет место морфологическое разделение зубов на функциональные группы. Различают резцы, имеющие долотообразный режущий верхний край коронки, клыки, с заостренной конической коронкой, предкоренные (малые коренные, ложные коренные, премоляры), с жевательной поверхностью и бугорками на ней, коренные (моляры), у которых жевательная поверхность обширнее и больше бугорков.

Для разных видов млекопитающих характерен определенный набор зубов, графическая запись которого называется *зубной формулой*. Набор зубов всегда зависит от образа жизни животного, при этом виды, сходные по типу питания, обычно имеют похожие зубные формулы и одинаковую форму зубов каждого типа. У млекопитающих смена зубов чаще всего происходит один раз в жизни – ранние (молочные) зубы сменяются постоянными. У грызунов резцы растут всю жизнь, поэтому животное вынуждено даже периодически грызть твердые предметы, чтобы сточить зубы до оптимальной длины.

Малодифференцированные зубы имеют насекомоядные (землеройка, крот, выхухоль и др.) и неполнозубые (броненосцы, муравьеды, ленивцы), причем у последних зубы лишены эмали и корней или могут даже вообще отсутствовать. Зубы отсутствуют также у ящеров. У китообразных отмечается вторичное изменение зубов, при этом у зубатых китов (кашалотов), а также различных дельфинов они многочисленные, но одинаковые, а у усатых китов (синего кита, финвала, сейвала и др.) отсутствуют.

Дифференцированные зубы позволяют не только отрывать куски пищи, но и *пережевывать* их до гомогенной массы, что облегчает пищеварение и ускоряет усвоение питательных веществ.

У млекопитающих хорошо развит язык, посредством которого животные схватывают пищу (бычьи, жирафы, муравьеды и др.), пьют (лакают), перемешивают пищевые массы в ротовой полости, передвигают пищевой комок в глотку и т. д. Длина языка широко варьирует, например, у жирафа он более полуметра, а у гуанако настолько мал, что животное не может даже как следует вылизать своего детеныша.

Слюнные железы у разных видов млекопитающих развиты неодинаково. Наиболее значительны они у жвачных (корова в течение суток выделяет до 56 л слюны), тогда как у китообразных вообще не развиты. Слюна млекопитающих содержит ферменты, расщепляющие углеводы (амилазу и мальтазу), поэтому в ротовой полости происходит не только механическая, но и частично химическая переработка пищи. У летучих мышей-вампиров в слюне растворены антикоагулянты, препятствующие свертыванию в ранке крови, которой они питаются, слюна некоторых землероек токсична.

Глотка дифференцирована на три отдела: носоглотка (проводит только воздух), ротоглотка (проводит воздух и пищу) и гортаноглотка (проводит только пищу). Пищевод у млекопитающих хорошо развит, его длина соотносится с длиной шеи. Желудок всегда четко дифференцирован от соседних отделов пищеварительного тракта. У большинства видов желудок делится на несколько отделов, что связано с характером питания.

Наиболее сложно устроен желудок жвачных, состоящий из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. Пережеванная и пропитанная слюной пища из пищевода сначала попадает в рубец, имеющий на внутренней поверхности стенок твердые выпуклости, где происходит ее брожение под действием живущих там бактерий.

Мышечные сокращения стенок желудка перемещают пищевую массу из рубца в сетку, стенки которой имеют вид ячеек. Из сетки пища отрыгивается обратно в ротовую полость (этому способствует поперечнополосатая мускулатура стенок пищевода), где повторно тщательно пережевывается, орошается слюной, после чего вновь проглатывается. Проглоченная полужидкая пищевая масса из пищевода попадает в книжку (ее стенки имеют продольные складки), а из нее в сычуг. Такое строение желудка позволяет жвачным перерабатывать очень грубые корма, кроме того, бактерии рубца переваривают вместе с растительной пищей, обеспечивая животное полноценным белком, в частности свиньи, которые не являются жвачными, вынуждены искать дополнительные источники белка (для этого они поедают трупы мелких животных, разоряют гнезда птиц и т. п.).

Кишечник подразделяется на тонкую и толстую кишку, в тонкой кишке происходит расщепление полисахаридов (кроме целлюлозы), белков и жиров. В начальный отдел тонкой кишки – двенадцатиперстную кишку – открываются протоки печени (общий желчный проток) и поджелудочной железы (часто она не обособлена анатомической и диффузно располагается в толще брыжейки тонкой кишки), которые обычно предварительно объединяются в общий проток.

В толстой кишке происходит всасывание воды из переработанного химуса, формирование каловых масс и их накопление. У млекопитающих хорошо выражена слепая кишка, причем ее длина зависит от характера пищи, то же самое относится и ко всей толстой кишке в целом. Толстая кишка наиболее развита у растительноядных видов (у грызунов на его долю приходится до 53% от всей длины кишечника, а у хищных – до 22%). Особое значение для переработки целлюлозы имеет слепая кишка, поскольку животные неспособны самостоятельно усваивать этот полисахарид. Однако микроорганизмы, населяющие слепую кишку, способны синтезировать нужные ферменты, следовательно, толстая кишка травоядных представляет собой своеобразное «микробиологическое производство», которое обеспечивает животное доступными соединениями.

Травоядные, у которых сбраживание происходит не в желудке, а в слепой кишке (зайцеобразные и многие грызуны), выделяют экскременты, в которых содержится много полезных веществ, поэтому животное обычно поедает этот помет. Когда помет повторно проходит через пищеварительный тракт, из помета всасываются нужные вещества, а неиспользованные шлаки удаляются во время дефекации. Коала выделяют в период кормления помет, богатый питательными веществами, которым кормят детеныша. Поедание экскрементов называется *копрофагией*.

Толстая кишка заканчивается прямой кишкой, которая у млекопитающих хорошо выражена, она открывается наружу анальным отверстием. У однопроходных (утконоса, ехидны) кишечник открывается в клоаку. Общая длина кишечника у млекопитающих

всегда больше длины тела, например, у хищника ласки в 2,5 раза, а у травоядной овцы в 29 раз.

Дыхательная система представлена дыхательными путями и респираторным отделом. Дыхательные (воздухоносные) пути проводят воздух, очищают его от пылевых частиц и микроорганизмов, согревают и увлажняют, в респираторном отделе происходит газообмен между кровью и легочным воздухом. Верхние дыхательные пути включают в себя носовую полость и часть глотки (носоглотку и ротоглотку), нижние – гортань, трахею и систему бронхов разного калибра. В носовой полости, которая у млекопитающих отделена от ротовой твердым нёбом, имеется система носовых ходов, благодаря которым поверхность полости значительно увеличивается. Именно там, главным образом, воздух нагревается, очищается и увлажняется, кроме того, в носовой полости имеется обонятельный отдел, выстланный сенсорным эпителием.

Гортань млекопитающих имеет более сложное строение, чем у других классов позвоночных, она выполняет две функции – проведение воздуха и голосообразующую. Стенки гортани укреплены не только перстневидным и черпаловидными хрящами, но и характерным для млекопитающих крупным щитовидным хрящом, кроме того, у млекопитающих имеется эластический хрящ – надгортанник, прикрывающий вход в гортань во время глотания пищевого комка.

Морфофункциональной единицей легкого млекопитающих является легочный ацинус, который образуется в результате ветвления терминальной бронхиолы. При этом последовательно образуются респираторные бронхиолы I, II и III порядков, последние заканчиваются альвеолярными ходами, от которых отходят боковые выросты в виде мешочков с очень тонкими стенками – альвеолы. Пространство между ацинусами заполнено соединительной тканью – интерстицием. Газообмен в легких млекопитающих происходит в альвеолярных ходах и альвеолах, стенки которых густо оплетены кровеносными сосудами. Процесс газообмена подробно рассмотрен в разделе «Дыхательная система» человека. Количество альвеол в легких млекопитающих очень велико, например, в легких ленивцев, которые отличаются своей малоподвижностью, имеется около 6 млн., а у подвижных хищных – около 300 – 500 млн.

Кроме газообмена, дыхательная система выполняет и другие функции, в частности через легкие выделяются некоторые продукты обмена. Дыхательные пути участвуют в терморегуляции, например, собак, кожа которых крайне бедна потовыми железами, при повышении температуры воздуха они начинают более глубоко дышать, при этом через широко раскрытую пасть активно испаряется слюна, охлаждая животное.

Дыхательные движения у млекопитающих осуществляются двумя способами: за счет изменения объема грудной клетки (реберное дыхание) и за счет деятельности диафрагмальной мышцы (диафрагмальное дыхание). Частота дыхания у разных видов неодинакова,

зависит от многого: размера и состояния животного, физической нагрузки, образа жизни, внешней температуры и др. Водные млекопитающие (ластоногие, китообразные) способны длительное время находиться под водой, например, кашалот – свыше часа.

Кровеносная система млекопитающих, как и птиц, характеризуется полным разделением артериальной и венозной крови, поэтому все органы (кроме печени) снабжаются чистой артериальной кровью. Четырехкамерное сердце состоит из двух предсердий и двух желудочков, при этом межжелудочковая перегородка млекопитающих не гомологична частичной перегородке, которая имеется в желудочке пресмыкающихся, а развивается совершенно другим путем. *Правая половина сердца, содержащая только венозную кровь, полностью изолирована от левой половины, в которой находится артериальная кровь.* Венозный синус (пазуха) и артериальный конус в сердце млекопитающих отсутствуют. У млекопитающих два круга кровообращения: большой и малый. От левого желудочка отходит единственная системная дуга аорты – левая дуга (у птиц, наоборот, сохраняется только правая системная дуга аорты). У некоторых видов обе передние полые вены самостоятельно впадают в правое предсердие, однако у большинства млекопитающих левая сливается с правой полой веной, которая и впадает в сердце. При этом левый кювьеров проток видоизменяется в коронарный синус, в который впадают собственные вены сердца, этот синус открывается непосредственно в правое предсердие. Воротная система почек у млекопитающих не образуется, зато у них присутствуют непарная и полунепарная вены, которые являются рудиментами задних кардинальных вен. Непарная вена самостоятельно впадает в переднюю полую вену, а полунепарная (левая непарная) обычно впадает в непарную (правую) вену. Воротную систему печени образует только одна очень мощная воротная вена печени, которая образуется при слиянии венозных сосудов, несущих кровь от кишечника, поджелудочной железы и селезенки. Малый круг не имеет существенных особенностей.

Кровеносная система млекопитающих отличается высоким сердечным индексом, относительно большой частотой сердечных сокращений, быстрым кровотоком, большим объемом циркулирующей крови, высоким давлением крови в сосудах (у слона 120/90 мм рт. ст., у собаки – 112/56). Существенной особенностью крови млекопитающих является отсутствие ядер в зрелых эритроцитах, что весьма выгодно, поскольку позволяет заполнить объем клетки, который заполняло ядро, дополнительным количеством гемоглобина. В результате в 100 $см^3$ крови млекопитающих содержится 10 – 15 г гемоглобина, тогда как у рыб и амфибий – всего 5 – 10 г. Все это, наряду с высокоэффективной системой газообмена в альвеолах легких, делает уровень обменных процессов очень высоким (у млекопитающих и птиц скорость метаболизма примерно в 20 раз выше, чем у современных рептилий). Поскольку

окислительно-восстановительные реакции, осуществляющиеся в клетках, являются экзотермическими, они сопровождаются выделением большого количества тепла. Поэтому млекопитающие, наряду с птицами, являются гомойотермными животными.

Лимфатическая система развита хорошо, она состоит из лимфатических капилляров и сосудов, которые проходят через лимфатические узлы. Основная масса лимфы впадает в кровеносное сосудистое русло в области яремных вен.

Выделительная система млекопитающих представлена двумя компактными тазовыми почками, расположенными в брюшной полости. Поверхность почки обычно гладкая, но у некоторых видов (например, китообразных) почки дольчатые. Вещество почки ясно делится на корковое и мозговое, имеющие разную окраску. На переднем конце почки располагается надпочечник, который является железой внутренней секреции. *Морфофункциональной единицей почки млекопитающих является нефрон маммального типа*, т. е. между проксимальным и дистальным извитыми канальцами имеется петля Генле, которая участвует в концентрировании мочи. Более подробно о строении и функциях нефрона человека, а также механизме образования первичной мочи говорится в разделе «Мочевые органы». Для почек млекопитающих характерно очень большое количество нефронов, например, в обеих почках мыши насчитывается около 10 000 нефронов, а у кролика – 285 000.

Продуктом азотистого обмена у млекопитающих в основном (на 68 – 91%) является мочевина, которая более токсична, чем мочевая кислота, но так как моча имеет относительно большой объем (по сравнению с рептилиями или птицами), то негативных последствий это не несет. Обычно выделяется не какой-либо один тип продуктов обмена, а несколько, но один из них является основным, например, млекопитающие также выделяют мочевую кислоту, но ее количество незначительно (0,1 – 8%).

Вторичная моча собирается в почечной лохани, от которой начинается мочеточник, впадающий в мочевой пузырь. Он расположен в малом тазу и служит накоплению мочи. Моча выводится через мочеиспускательный канал, строение которого у самцов и самок неодинаково. У самцов мочеиспускательный канал объединен с дистальным отделом половых путей и проходит через губчатое тело полового члена. У самок мочеиспускательный канал представляет собой самостоятельную короткую трубку, открывающуюся наружным отверстием мочеиспускательного канала в дистальный отдел влагалища – мочеполовой канал (видоизмененный мочеполовой синус). У однопроходных мочеточники впадают в мочеполовой синус, оттуда моча попадает в клоаку.

Кроме почек, выделительную функцию у млекопитающих выполняют легкие, кожа (потовые железы выделяют соли и мочевину) и толстая кишка. Однако таким образом выводится всего около 3% продуктов азотистого обмена.

Половая система. Мужская половая система состоит из парных семенников овальной формы, половых протоков, семенных пузырьков, предстательной железы и полового члена. Семенники у всех млекопитающих закладываются в брюшной полости, но только у однопроходных, отдельных неполнозубых и насекомоядных, слонов и китообразных они остаются там и у взрослых особей. У самцов других групп они через паховый канал выходят из брюшной полости, предварительно все слои брюшной стенки вытягиваются, образуя особый мешочек – *мошонку*, которая имеется только у млекопитающих. В мошонке находятся не только семенники, но также их придатки (как и у других амниот, они образуются из канальцев переднего отдела мезонефроса), начальная часть семяпровода, сосуды и нервы.

Семяпроводы, которые происходят из вольфовых протоков, имеют значительную длину, поскольку возвращаются в брюшную полость и в области таза впадают в мочеиспускательный канал, предварительно образовав боковые ответвления – семенные пузырьки, секрет которых входит в состав спермы.

Мочеиспускательный канал самцов млекопитающих проходит через губчатое тело полового члена, у основания которого располагается предстательная железа – железисто-мышечный орган, продуцирующий компоненты спермы и множество биологически активных веществ. В момент наивысшего полового возбуждения в ходе полового акта сокращение гладких мышечных клеток проталкивает сперму, благодаря чему она с силой выбрасывается из полового члена во влагалище самки.

Половой член млекопитающих организован значительно сложнее, чем копулятивный орган крокодилов и черепах. Он образован двумя пещеристыми телами, которые продольно срастаются друг с другом и с губчатым телом, заканчивающимся головкой, окруженной кожной складкой – крайней плотью. У многих млекопитающих (хищных, ластоногих и др.) в соединительной ткани между пещеристыми телами располагается еще особая длинная кость *бакулюм*, которая упрочняет половой член и в значительной мере увеличивает надежность эрекции. Мочеиспускательный канал проходит через губчатое тело и открывается наружным мочеиспускательным отверстием. В отличие от рептилий, совокупительный орган которых лежит внутри клоаки, значительная часть пениса млекопитающих представляет собой наружный орган. Строение полового члена однопроходных во многом напоминает совокупительный орган самцов крокодилов и черепах.

Женская половая система представлена парными яичниками и половыми путями. Яичники всегда находятся в брюшной полости, где фиксированы на задней (спинной) стенке брыжейкой. Яйцеводы, возникшие из мюллеровых протоков, непосредственно не связаны с яичниками (как и у всех других позвоночных), они

открываются в брюшную полость отверстиями воронок, расположенными вблизи яичников.

Яйцеводы млекопитающих лучше других позвоночных дифференцированы на отделы. Первый отдел, заканчивающийся воронкой, носит названия маточной (фаллопиевой) трубы. Далее следует более широкий отдел – матка, которая с каждой стороны тела впадает в непарное влагалище, проксимальный отдел которого образуется из мюллерова протока, а дистальный – мочеполовой канал – из мочеполового синуса (пазухи). В дистальный отдел также открывается наружное отверстие женского мочеиспускательного канала. Там же находится гомолог пениса – клитор, который устроен проще: он состоит из двух пещеристых тел и головки, губчатого тела нет.

У разных систематических групп млекопитающих строение женских половых органов может существенно различаться. У самых примитивных млекопитающих – однопроходных (утконос, ехидна, проехидна) влагалища нет, яйцеводы, раздельные на всем протяжении, дифференцируются на маточные трубы и матки, которые самостоятельно открываются в мочеполовой синус. У сумчатых влагалище имеется, но оно часто бывает парным, представляя собой пару трубок, сросшихся своими проксимальными и дистальными (т. е. передними и задними) отделами.

Влагалище плацентарных млекопитающих всегда непарное, но проксимальные отделы в той или иной степени сохраняют парность. У многих неполнозубых, грызунов и летучих мышей матка *двойная*, при этом правая и левая матка полностью обособлены одна от другой и открываются во влагалище самостоятельными отверстиями. Если матки соединяются друг с другом своими дистальными отделами, то матка называется *двураздельной*, она имеется у некоторых хищных, грызунов и летучих мышей. Матки могут срастаться своими проксимальными отделами, при этом с маточными трубами связаны лишь самые проксимальные части (в виде рогов) – это *двурогая* матка, она имеется у некоторых хищных, копытных и китообразных. У высших млекопитающих (приматов) и некоторых летучих мышей матка целиком непарная и по бокам соединена с маточными трубами (которые все равно остаются парными!), такая матка называется *простой*.

Развитие. Оплодотворение, как и у всех амниот, внутреннее. Оплодотворение яйцеклетки и начальные этапы развития проходят в маточных трубах. Однако дальнейшее развитие млекопитающих, принадлежащих к разным систематическим группам, идет неодинаково. Яйца млекопитающих содержат мало желтка (изолецитальные яйца), дробление асинхронное, т. е. бластомеры делятся не одновременно, поэтому увеличение числа бластомеров зародыша происходит не в геометрической прогрессии, а постепенно, в результате количество бластомеров в зародыше может быть нечетным. Кроме того, для раннего развития зародыша млекопитающих

характерна *компактизация*, в ходе которой бластомеры внезапно сближаются и в большей степени контактируют друг с другом.

Наиболее примитивные – о д н о п р о х о д н ы е – откладывают яйца, покрытые скорлупой, однако, в отличие от рептилий и птиц, яйцо содержит не зиготу и питательные вещества, а зародыш, находящийся на средней стадии своего развития. Первую половину своего развития зародыш прошел в половых путях матери. Достигнув определенного состояния, зародыш разрушает изнутри скорлупу яйца и выходит из него, при этом у ехидн он оказывается в сумке, куда самка помещает яйцо, а у утконосов – в гнезде (у них нет сумки). Как и все млекопитающие, однопроходные выкармливают детенышей молоком, которое у них стекает прямо по шерсти, поскольку протоки млечных желез не образуют соска.

У с у м ч а т ы х развивающийся зародыш контактирует в области желточного мешка с гипертрофированной стенкой матки и диффузно осуществляет с ней обмен веществ. Однако полного развития в половых путях у сумчатых не происходит, поэтому рождается еще, по сути, эмбрион очень маленького размера (у гигантского рыжего кенгуру, рост которого превышает 2 м, рождается эмбрион длиной всего около 3 см, который немедленно ползет в сумку, причем самостоятельно!), обхватывает сосок и держит его очень прочно (по этой причине некоторое время даже считали, что кенгуру размножаются почкованием). Питаясь молоком матери, детеныш быстро заканчивает свое развитие, но еще довольно долго остается в сумке.

Развитие высших млекопитающих – п л а ц е н т а р н ы х – целиком проходит в женских половых путях. Оплодотворенная в маточной трубе яйцеклетка (зигота) там же приступает к дроблению, одновременно перемещаясь в полость матки. Там наружный слой зародыша – трофобласт, на поверхности которого образуются ворсинки хориона, – срастается со стенкой матки, слизистая оболочка которой к тому моменту сильно утолщена. Со временем между развивающимся зародышем и стенкой матки образуется общая связующая структура – плацента, через которую происходит обмен веществ между матерью и зародышем. По завершении внутриматочного развития плацентарные млекопитающие рождают хорошо развитого детеныша и некоторое время вскармливают его молоком.

Подобно птенцам птиц, которых делят на выводковые и гнездовые, детеныши млекопитающих могут рождаться зрячими, подвижными и покрытыми шерстью, например, жвачные, или слепыми, голыми и совершенно беззащитными, например, хищные. Отличия могут быть даже среди близких видов, например, зайчата рождаются зрячими и вскоре после рождения могут бегать, тогда как крольчата слепые, голые и беспомощные.

Млекопитающие проявляют хорошо выраженную заботу о потомстве, при этом детеныши выкармливаются сначала молоком, потом пищей взрослых, причем хищные специально для этого приносят часть пойманной добычи. Родители охраняют детенышей

и вместе с другими взрослыми особями обучают. Однако через определенное время молодые самцы чаще всего изгоняются, чтобы предотвратить кровосмешение.

Нервная система. Центральная нервная система млекопитающих является наиболее сложной среди всех позвоночных. Головной мозг очень крупный и по массе значительно превосходит спинной мозг. Так, например, у хищных головной мозг соотносится со спинным в пропорции 4 : 1, у приматов – 8 : 1, у человекообразных обезьян – 20 – 25 : 1, а у человека – 45 : 1. Особенно крупным является конечный мозг, по данным Никитенко, масса полушарий конечного мозга у ежей составляет 48% от массы всего головного мозга, у белок – 53%, у волков – 70%, у дельфинов – 75%. При этом увеличение достигается путем масштабного разрастания свода, а не полосатых тел, как это происходит у птиц. Свод у млекопитающих вторичный (неопаллиум), поскольку вся его поверхность покрыта корой, образованной серым веществом. Кора полушарий конечного мозга (большого мозга) млекопитающих подразделяется на *древнюю кору*, которая имеет наиболее примитивное однослойное строение, похожее на участки коры полушарий рептилий и птиц, *старую кору*, которая также однослойная, но отделена от нижележащей подкорки корковой пластинкой, и *новую кору*, которая имеет наиболее сложное строение и состоит из нескольких слоев (у человека до шести в разных участках). Соотношение перечисленных участков у разных видов млекопитающих неодинаково и зависит прежде всего от уровня сложности поведения. Наиболее развита новая кора у хищных, приматов и особенно у человека, у которого на долю новой коры приходится около 96% всей коры, при этом новая кора отделена от старой и древней коры зонами средней (промежуточной) коры (перипалиокортикальной и периархикортикальной соответственно).

В коре полушарий большого мозга располагаются центры высшей нервной деятельности, они обеспечивают наиболее сложные поведенческие реакции, которые не заложены изначально, а развиваются в течение жизни, максимально эффективно приспосабливая животное к быстро меняющимся условиям внешней среды. Напомним, что безусловные поведенческие рефлексы (инстинкты), в том числе самые сложные, представляют собой определенную программу действий, за пределы которой животное не может выйти, даже если это необходимо. Кроме того, в коре располагаются высшие центры анализаторов. Таким образом, у млекопитающих кора конечного мозга становится ведущим отделом головного мозга, который интегрирует деятельность ЦНС. Мозг такого типа называют *маммальным*.

Усложнение поведения и развитие многочисленных условных рефлексов требует весьма значительной площади коры, прежде всего новой. У наименее подвижных млекопитающих (например, ленивцев) поверхность полушарий почти гладкая, но у большинства видов разросшаяся кора образует более или менее выраженные складки (извилины), разделенные бороздами, наиболее крупные борозды

отделяют доли полушарий, причем положение складок и борозд является характерным признаком для того или иного вида. В самом простом варианте имеется одна латеральная (сильвиева) борозда, которая отделяет височную долю, в более сложном головном мозге также центральная (роландова) борозда, отделяющая сзади лобную долю. У высших млекопитающих количество извилин и борозд может быть значительным, что существенно увеличивает общую поверхность коры. Особенно велика новая кора в области лобных долей, которые хорошо развиты у хищных и в еще большей степени у приматов. Именно там локализуются молодые ассоциативные центры, управляющие сложным поведением (высшая нервная деятельность).

В коре полушарий большого мозга выделяют проекционные поля, которые получают информацию от периферических (рецепторных) отделов анализаторов, между ними находятся ассоциативные поля, которые не связаны непосредственно с органами чувств, но образуют связи между проекционными полями, что делает аналитико-синтетическую обработку сигналов более качественной. Для коры характерно наличие сложнейших связей, которые функционально подразделяются на три группы: *проекционные* – связывают головной мозг с другими отделами ЦНС, при этом они могут быть восходящими (идут от нижележащих отделов к коре) или нисходящими (идут к нижележащим отделам); *комиссуральные* – связывают участки серого вещества правого и левого полушарий (правое и левое полушария связывает мощная перемычка из нервных волокон – мозолистое тело); *ассоциативные* – соединяют между собой нервные центры, расположенные в одном полушарии.

Базальные ядра (ядра полосатого тела и некоторые другие), которые у рептилий и птиц интегрируют деятельность всего головного мозга, у млекопитающих подчинены коре и выполняют роль подкорковых центров, контролирующих движения и мышечный тонус. Обонятельные луковицы млекопитающих развиты хорошо, особенно у тех видов, для которых обоняние является ведущим органом чувств. Промежуточный мозг сверху не виден, потому что прикрыт огромными полушариями конечного мозга.

В крыше среднего мозга обособляется характерная для млекопитающих пластинка четверохолмия, состоящая из двух бугорков, из которых верхняя пара связана со зрительным, а нижняя – со слуховым анализаторами. У всех прочих классов позвоночных крыша среднего мозга разделена продольной бороздой на два бугра (двухолмие). Проводящие пути локализованы в ножках среднего мозга. Размеры этого отдела головного мозга у млекопитающих невелики, что связано с его подчиненностью высшим центрам, прежде всего коре. От среднего мозга отходят III и IV пары черепных нервов. Полость среднего мозга представлена узким сильвиевым водопроводом, соединяющим между собой третий и четвертый желудочки.

Ромбовидный мозг млекопитающих разделен на задний и продолговатый. Задний мозг представлен не только мозжечком, но и хорошо выраженным мостом, что связано с более высокой организацией проводящих путей у млекопитающих, значительная их часть проходит через мост.

Мозжечок развит очень хорошо, состоит из средней части – непарного червя и боковых отделов – полушарий, также имеются клочок и узелок. Таким образом, наряду с древними (клочок, узелок) и старыми (передняя часть червя) структурами, у млекопитающих имеются более молодые (полушария и задняя часть червя). При этом более старые структуры получают чувствительную информацию от органа равновесия и спинного мозга (вестибуло- и спинно-мозжечковые пути), тогда как молодые – от коры полушарий конечного мозга (корково-мостомозжечковые пути). Наряду с полушариями большого мозга, мозжечок снаружи покрыт корой (правда, более простого строения, чем полушария большого мозга) серого вещества, именно в ней локализуются наиболее молодые центры, управляющие координацией сложных движений. На поверхности полушарий мозжечка, так же как и на поверхности полушарий конечного мозга, образуются складки – листики мозжечка, которые увеличивают поверхность коры. Более простыми функциями управляют ядра, расположенные в мозжечке медиально.

Спинной мозг имеет характерное сегментарное строение, в переднем и заднем отделах образует утолщения (шейное и поясничнo-крестцовое, соответственно). У взрослых особей длина спинного мозга меньше длины позвоночного столба.

Периферическая нервная система. От головного мозга отходят 12 пар черепных нервов. При этом у млекопитающих XI пара (добавочный нерв) полностью дифференцирована. Спинномозговые нервы (передние ветви) образуют нервные сплетения.

Вегетативная нервная система млекопитающих развита очень хорошо. Центры парасимпатического отдела находятся в вегетативных ядрах соответствующих черепных нервов (они содержат только парасимпатические волокна), а также в крестцовом отделе спинного мозга. Периферический отдел включает в себя вегетативные волокна черепных нервов вместе с промежуточными ганглиями, где белые соединительные волокна переключаются на серые. Центры симпатического отдела находятся в боковых рогах серого вещества некоторых сегментов спинного мозга. Периферический отдел – это симпатические стволы, симпатические ганглии и сплетения.

Органы чувств у большинства млекопитающих развиты очень хорошо, частичная или полная редукция того или иного анализатора обычно носит вторичный характер и связана с особенностями образа жизни.

Орган зрения имеется у большинства млекопитающих. Строение глаза типично для наземных позвоночных (выпуклая роговица и двояковыпуклый хрусталик), аккомодация менее совершенна, чем у птиц, осуществляется только путем изменения кривизны хрусталика под воздействием ресничной мышцы. У мелких грызунов (например, мыши) аккомодация вообще отсутствует. Различать цвета могут далеко не все млекопитающие, например, лесной хорек и многие другие животные лишены цветового зрения, другие виды различают лишь отдельные цвета спектра, и только очень немногие млекопитающие (высшие приматы восточного полушария) имеют полноценное цветовое зрение. Большинство видов способно различать только движущиеся предметы, оставляя неподвижные без внимания. Это связано с тем, что у млекопитающих преимущественно развиты другие органы чувств, а зрение для ориентации играет значительно меньшую роль, чем у птиц. Более острое зрение имеют обитатели степей, саванн, прерий и других обширных открытых территорий, а также ночные животные. Напротив, лесные млекопитающие видят хуже. У некоторых видов, преимущественно подземных (слепыша, некоторых кротов), зрение вообще атрофировалось, а редуцированные глаза полностью закрыты перепонкой.

Орган слуха у млекопитающих развит очень хорошо, а его строение гораздо более сложно, чем у других классов. Только у млекопитающих имеется наружное ухо, представляющее собой воронку из эластического хряща, покрытую кожей. Благодаря наличию хорошо развитых ушных мышц (они относятся к мимическим) большинство зверей способны поворачивать ушные раковины по направлению к источнику звука, четко определяя его местонахождение. Это позволяет безошибочно ориентироваться даже без участия зрения. В барабанной полости среднего уха находятся не одна, как у всех других наземных позвоночных, а три слуховые косточки – молоточек, наковальня и стремечко, подвижно связанные между собой суставами, поэтому звукопередающий аппарат у млекопитающих совершеннее. Во внутреннем ухе имеется полностью сформированная улитка, в которой хорошо развит звуковоспринимающий кортиев орган. Особенно хорошо орган слуха развит у ночных видов и хищных, часто при этом слух является основным органом чувств (например, у кошачьих).

Часть млекопитающих способна ориентироваться с помощью эхолокации. В наибольшей степени это свойственно летучим мышам, землеройкам, ластоногим и дельфинам. При этом острота эхолокации очень высока, например, летучие мыши активно летают в темное время суток и в неосвещенных пещерах, при этом уклоняясь от столкновений с предметами и разыскивая пищу, а дельфины, испуская звуки частотой 120 – 200 кГц, с высокой точностью определяют местонахождение косяков рыб на расстоянии до 3 км.

Орган обоняния развит исключительно хорошо, поскольку для большинства млекопитающих является основным в процессе ориентации. Обонятельная капсула имеет крупные размеры, область обонятельного эпителия весьма обширна. У ряда млекопитающих (сумчатых, грызунов, копытных) в обонятельной капсуле обособляется отдел, открывающийся в нёбно-носовой канал, это якобсонов орган (см. раздел «Пресмыкающиеся»). Обоняние вторично редуцировано у китов, однако у других морских млекопитающих (тюленей) обоняние развито очень хорошо. Острое обоняние помогает млекопитающим свободно ориентироваться по запахам, оставленным другими животными, поэтому запаховая сигнализация чрезвычайно широко распространена в природе. Чуткость обоняния может быть удивительно высокой, например, свиньи и собаки легко отыскивают предметы даже под землей, поэтому их часто используют для поиска трюфелей.

Поведение млекопитающих наиболее сложное среди всех животных, оно основывается не на врожденных (безусловных) рефлексах, определяющих инстинктивную деятельность, а на приобретенных в течение жизни условных рефлексах. Для многих видов свойственно обучение молодняка, в ходе которого молодые особи получают сведения, которые накапливались в популяции в течение многих поколений. Например, слоны, ведомые вожаком – самой опытной слонихой, узнают место расположения всех жизненно важных мест, которые могут быть удалены друг от друга на большие расстояния, и в последующем находят дорогу самостоятельно.

Высокое развитие высшей нервной деятельности, основанной на условных рефлексах, формируемых в коре больших полушарий конечного мозга, позволяет млекопитающим проявлять великолепную экологическую пластичность. Поэтому млекопитающие сумели занять самые разнообразные экологические ниши и в настоящее время являются доминирующим классом среди позвоночных.

Анатомические критерии для определения степени психического развития организма не являются абсолютно надежными. В частности, абсолютная и относительная масса головного мозга не всегда существенна. Так, например, масса головного мозга макака составляет 62 г, гиббона – 100, шимпанзе и орангутана – 400 – 420, гориллы – 500, кошки – 30, дельфина – 1800, кита – 7000, слона – 5000 г и т. д.

Современные млекопитающие подразделяются на три подкласса: яйцекладущие, низшие звери и настоящие звери.

Подкласс *яйцекладущие*, или *первозвери*, включает в себя наиболее примитивных млекопитающих, которые сочетают в себе признаки разных классов позвоночных. Терморегуляция несовершенна, поэтому температура тела непостоянна (от +22 до +37°С). Выкармливают своих детенышей молоком, однако сосков у них нет и

выводные отверстия молочных желез, имеющих строение обычных трубчатых желез (во время беременности они становятся гроздевидными, т. е. сложными альвеолярными), собраны на особых железистых полях. Выделяемое молоко выступает на кожу брюшной поверхности тела и детеныши попросту слизывают его с шерсти. У первозверей млечные железы функционируют у обоих родителей.

Ряд признаков сближает первозверей с рептилиями и птицами. У них также имеется крупный самостоятельный коракоид в скелете плечевого пояса, кроме того, имеется и прокоракоид. Как и у сумчатых млекопитающих, в тазовом поясе имеются сумчатые кости, которые сочленяются с передними отделами лобковых костей (у утконоса нет сумки). Кости черепа, срастаясь, не образуют швов. У взрослых особей отсутствуют зубы, хотя у молодых утконосов имеются многобугорчатые зубы. Челюсти покрыты роговым клювом, который у утконоса широкий, наподобие утиного, а у ехидн длинный и тонкий. Характерные для млекопитающих мясистые мягкие губы у них отсутствуют. Первозвери являются единственными млекопитающими, обладающими клоакой, в которую открываются выводные отверстия пищеварительной системы и мочеполового аппарата. Головной мозг развит хуже, чем у большинства других млекопитающих, отсутствует мозолистое тело, соединяющее полушария большого мозга. Первозвери размножаются не путем живорождения, как это происходит у всех остальных млекопитающих, а откладыванием яиц. Однако такое размножение только внешне роднит их с птицами или рептилиями, поскольку у последних яйца содержат лишь зиготу с обильным запасом питательных веществ и яйцевые оболочки, а непосредственное развитие эмбриона происходит вне организма матери в ходе высиживания яиц. Между тем отложенное яйцо первозверей заключает в себе вполне оформленный эмбрион, который однако еще не завершил окончательно своего развития. Поэтому правильнее считать такое размножение незавершенным живорождением, при котором более половины эмбрионального развития проходит в половых путях матери (между моментом оплодотворения и откладкой яйца обычно проходит около 15 суток у утконоса и более 16 суток у ехидн), а оставшееся – вне организма матери, внутри отложенного яйца (на это уходит обычно не более 9 – 11 суток). Ехидны размещают отложенное яйцо внутри сумки, которая образуется к тому моменту у самки. Утконосы не имеют сумки, поэтому они откладывают яйца (обычно два) в норе, где они сооружают гнездо, и, по-видимому, насиживают их. Откладывание крупных (около 14 мм в поперечнике) яиц, богатых желтком, приводит к функциональной редукции у самок правой половины половых путей, что конвергентно сближает их с птицами, у которых также наблюдается наличие только левой половины полового аппарата. Размножение первозверей изучено очень слабо.

Все современные первозвери входят в один отряд – *однопроходные*, который подразделяется на семейство ехидн с двумя видами настоящих ехидн и тремя видами проехидн, и семейство утконосов с единственным видом – утконосом. Эти крайне своеобразные животные заселяют исключительно территории Австралии, Тасмании и Новой Гвинеи.

Подкласс *низшие звери* характеризуется более высокой организацией, чем первозвери. Имеются зубы, однако в течение жизни сменяется только один предкоренной зуб, тогда как остальные остаются постоянными. Для большинства видов характерны мягкие губы. Мочеполовой аппарат и пищеварительный тракт открываются наружу самостоятельными выводными отверстиями, поэтому клоака отсутствует. Как и у первозверей, в головном мозге нет мозолистого тела, что указывает на его примитивность. Температура тела выше, чем у первозверей, но ниже, чем у плацентарных, и непостоянная.

Размножение происходит путем настоящего живорождения, однако эмбрион не завершает своего полного развития в половых путях матери (поскольку плацента отсутствует или развита очень слабо). Поэтому беременность длится недолго (у гигантского кенгуру 30 суток), а детеныши рождаются очень маленькими. Поскольку питание детеныша осуществляется пассивно (молоко впрыскивается из соска в ротовую полость), его гортань сильно приподнята и прижата к хоанам, что предотвращает попадание молока в дыхательные пути в момент кормления. Молочные железы у самцов нефункциональны.

Кожистая сумка имеется у большинства видов, но не у всех. Чаще всего она находится на брюхе, но у вомбатов располагается на спине. Сумка отсутствует у видов, у которых соски расположены по всему брюху или на груди (например, у южноамериканских опоссумов). Вне зависимости от наличия сумки имеются две сумчатые кости, которые прикрепляются к лобковому сочленению тазовых костей. При этом следует помнить, что сумчатые кости укрепляют стенку брюшной полости, а отнюдь не саму сумку. Половые пути самки парные, причем это относится не только к маточным трубам, но и к самой матке и даже влагалищу. Соответственно этому у самцов многих видов также раздвоен половой член.

К низшим зверям относится лишь один современный отряд – сумчатые, включающий в себя около 240 видов из 9 семейств (некоторые систематики выделяют 12 семейств), которые занимают самые разнообразные экологические ниши, некоторые виды были уничтожены человеком. Подавляющее большинство сумчатых обитает в Австралии и на прилегающих к ней островах, некоторые виды заселяют Южную и Центральную Америку и только один вид живет в Северной Америке.

Подкласс *высшие звери*, или *плацентарные*, наиболее обширен, он объединяет наиболее высокоорганизованных млекопитающих. Все они живородящие, при этом родившийся детеныш достаточно развит, чтобы самостоятельно сосать материнское молоко. Детеныши разных видов развиты неодинаково. Это, главным образом, зависит от продолжительности беременности у относительно близких видов. Как правило, беспомощные детеныши (например, у хищных) рождаются в хорошо защищенных убежищах (обычно в норах), а подвижные детеныши (например, у парнокопытных и непарнокопытных) рождаются на открытой поверхности земли. Столь значительное развитие эмбриона невозможно без образования надежной двусторонней связи между зародышем и матерью, которой у этой группы млекопитающих является *плацента*. У всех плацентарных отсутствует сумка и сумчатые кости. Влагалище всегда непарное. Почти у всех видов молочные зубы сменяются постоянными, лишь некоторые зубы не имеют молочных предшественников.

Большие полушария головного мозга покрыты корой, образованной серым веществом, которая у большинства видов образует складки – извилины (особенно у хищных и приматов). Кроме того, полушария у плацентарных связаны между собой с помощью хорошо развитого мозолистого тела.

Подобно сумчатым, плацентарные имеют сложные альвеолярные молочные железы, выводные протоки которых открываются на поверхности соска. Обычно количество сосков (их бывает от одной пары до шести пар и даже более) примерно соответствует числу детенышей в одном помете. Расположение сосков у разных видов неодинаково, например, у многих копытных они находятся на брюхе, а у высших приматов – на груди. У видов с большим количеством детенышей в одном помете (многие хищные, свиньи и др.) обычно имеется много сосков, располагающихся в два длинных ряда на нижней стороне тела. Функционируют молочные железы лишь у самок и только в период кормления потомства. Активизация функции молочных желез происходит непосредственно перед родами, причем этот процесс находится под контролем эндокринного аппарата.

У плацентарных отсутствует клоака и роговой клюв. У большинства видов (кроме китообразных и некоторых других) имеются мягкие губы. Температура тела постоянная и она всегда выше температуры окружающей среды (воздушной или водной).

Все эти прогрессивные адаптации позволили плацентарным млекопитающим активно заселить самые разнообразные экологические ниши, включая водную среду и воздушное пространство. В настоящее время это наиболее процветающая группа позвоночных, представители которой имеют самый разный внешний вид.

ГЕНЕТИКА

Генетика изучает наследственность и изменчивость. *Наследственность* – это свойственная всем организмам способность передавать свои признаки потомству, что приводит к биологическому сходству между родителями и их потомством, а также обеспечивать возможность индивидуального развития сообразно с постоянно меняющимися условиями среды. *Изменчивость* же, напротив, представляет собой способность организмов приобретать различного рода изменения.

Согласно эволюционному учению, все имеющиеся признаки у любого организма не присутствовали изначально, а появились путем мутационного преобразования других признаков, имевшихся ранее у предковых форм. Следовательно, наследственность зависит от изменчивости. Точно так же имеет место и обратная зависимость, поскольку изменчивость представляет собой объективно существующее свойство организма, которое (как и все другие свойства организма) передается по наследству.

Универсальным материальным субстратом наследственности и изменчивости является нуклеиновая кислота. Для клеточных организмов это всегда ДНК, для вирусов, наряду с ДНК, эту роль может выполнять и РНК. Реализация же информации осуществляется молекулами-посредниками, роль которых выполняет РНК. Каждая из этих молекул представляет собой комплементарную копию определенного участка молекулы ДНК, который принято называть геном.

В современной трактовке *ген* – это основная единица наследственного материала, занимающая в хромосоме строго определенное место. *Ген – это определенная последовательность ДНК или РНК, которая отвечает за образование единичной полипептидной цепи. Иными словами, ген несет информацию. Т*ермин *цистрон* является *функциональным эквивалентом гена*. *Признак* представляет собой любую дискретную характеристику организма – морфологическую, физиологическую, биохимическую, этологическую и т. д. Например, признаками являются цвет волос и глаз, группа крови и резус-фактор, личностные качества: темперамент, характер, способности и др. Для возникновения любого из них необходима совместная и строго согласованная деятельность не одного, а **многих** генов. Признак может иметь альтернативное (неодинаковое, противоположное) проявление. В генетике каждый тип реализации одного и того же признака называется *аллелем*, а гены, которые определяют развитие признаков, имеющих альтернативное проявление, называются *аллельными* или *аллеломорфными*. Такое разнообразие в проявлении одних и тех же признаков возникло из-за мутаций (качественных изменений) генов. Каждый из аллелей (аллеломорфов), согласно хромосомной теории наследственности, располагается в хромосоме, занимая определенный ее участок – *локус*. Несмотря

на то что у многих генов может быть большое количество аллелей, их присутствие в генетическом аппарате всегда строго определено. Каждый набор хромосом содержит один полный «комплект» генов, отвечающих за развитие всех признаков организма. При этом в гаплоидном состоянии всегда имеется лишь один аллель гена каждого признака, в диплоидном – два, также и в полиплоидном состоянии количество аллелей соответствует числу наборов хромосом. Аллели в диплоидном или полиплоидном ядре могут быть одинаковыми или разными. Если они одинаковые, то такое состояние называется *гомозиготным*, если разные – *гетерозиготным*.

Диплоидные наборы хромосом свойственны соматическим клеткам большинства эукариот. Появление диплоидности связано с половым размножением, общий смысл которого состоит в том, что новый организм получает одинаковое количество генетического материала от каждого из родителей. При этом происходит комбинация генов и появляющиеся каждый раз новые сочетания признаков делают популяции значительно более гетерогенными, чем при бесполом размножении, что, в свою очередь, в значительной степени ускоряет эволюционный процесс (с точки зрения теории эволюции).

В процессе полового размножения образуются особые клетки – гаметы (у животных в результате мейоза, а у растений в результате митоза), содержащие по одному набору хромосом. В результате оплодотворения происходит восстановление диплоидного набора. При этом хромосомы, имеющие одинаковую форму и размеры, а также идентичную локализацию в них генов, контролирующие одни и те же признаки, можно условно разделить на пары, в каждой из которых одна хромосома получена от матери, а вторая от отца. Хромосомы каждой пары называются *гомологичными*. Число этих пар соответствует числу хромосом в гаплоидном наборе.

Если гены в хромосоме определяют развитие половых признаков, то их называют *половыми* хромосомами, все остальные хромосомы называются *аутосомами*. Набор хромосом клетки, который характеризуется их числом, размерами, формой и особенностями строения, называется *кариотипом*. Представление набора хромосом на диаграмме также называется кариотипом. Кариотип определяют путем микроскопического изучения клетки во время ее митотического деления в метафазе. Кариотипы разных организмов различаются между собой, что может быть важным при определении видов-двойников.

Совокупность всех генов, содержащихся в гаплоидном наборе хромосом, называется *геномом*. Если же наборов хромосом два и больше, то тогда совокупность всех генов называют *генотипом*. Часто под генотипом подразумевают аллельную пару рассматриваемого гена. При этом обычно проявляется действие только одного аллеля. Тот аллель, который проявляется в фенотипе как при гомозиготном, так и при гетерозиготном генотипе, называется

доминантным. Напротив, *рецессивный* аллель проявляется в фенотипе только в том случае, если генотип гомозиготный (табл. 39).

Совокупность всех проявленных признаков организма, которые сформировались в процессе его индивидуального развития, называется *фенотипом*. Элементарная единица фенотипа называется *феном*. Каждый из фенов контролируется аллелями одного гена. Фенотип возникает в результате взаимодействия между генотипом и окружающей средой. В зависимости от условий окружающей среды возможна некоторая вариабельность в проявлении одного и того же признака, что связано с адаптацией к этим условиям.

Таблица 39

Некоторые доминантные и рецессивные признаки у человека

Доминантные	Рецессивные
Нормальные	
Карие глаза	Голубые глаза
Темные волосы	Светлые волосы
«Монголоидный» разрез глаз	Европеидный разрез глаз
Нос с горбинкой	Прямой нос
Широкая щель между резцами	Узкая щель между резцами или отсутствие ее
Крупные, выступающие вперед зубы	Обычная форма и положение зубов
«Ямочки» на щеках	Отсутствие «ямочек»
Белый локон волос	Равномерная пигментация волос
Наличие веснушек	Отсутствие веснушек
Свободная мочка уха	Приросшая мочка уха
Полные губы	Тонкие губы
Лучшее владение правой рукой	Лучшее владение левой рукой
Положительный резус-фактор	Отрицательный резус-фактор
Ощущение вкуса фенилтиокарбомида (ФТК)	Неспособность ощутить вкус ФТК
Патологические	
Карликовая хондродистрофия	Нормальное развитие скелета
Полидактилия (шестипалость)	Нормальное строение конечностей
Брахидактилия (короткопалость)	Нормальное строение конечностей
Нормальная свертываемость крови	Гемофилия (пониженная свертываемость крови)
Полипоз толстой кишки	Отсутствие полипоза
Нормальное цветоощущение	Дальтонизм (нарушение цветовосприятия)
Наличие пигмента	Альбинизм (отсутствие пигмента)
Нормальное усвоение фенилаланина	Фенилкетонурия
Нормальное усвоение лактозы	Галактоземия
Нормальное усвоение фруктозы	Фруктозурия
Нормальное строение молекулы гемоглобина	Серповидно-клеточная анемия

В зависимости от интенсивности действия фактора генотип будет обеспечивать строго определенное развитие фенотипа. Все возможное разнообразие сформировавшихся при этом фенотипов – это есть *норма реакции*, которая индивидуальна для каждого организма и зависит от генотипа. Генетический контроль обусловливает границы нормы реакции. Таким образом, *норма реакции – это потенциальная реактивность живой системы, которая осуществляется при ее взаимоотношении с различными факторами внешней и внутренней среды.*

Совокупность генов и их аллелей группы организмов называется *генофондом*. В зависимости от иерархического положения группы выделяют генофонды популяции, вида, экосистемы и, наконец, биосферы.

Методы общей генетики. ***Гибридологический анализ.*** Представляет собой основной метод исследования наследственности и изменчивости. Он позволяет анализировать наследование отдельных признаков при половом размножении. Этот метод был разработан Г.Менделем, который использовал его в своих опытах. Основные положения этого метода состоят в следующем. 1. Производится скрещивание гомозиготных родительских организмов, принадлежащих к одному виду. 2. Скрещиваемые родительские особи должны различаться по исследуемым признакам, наследование которых изучается отдельно от других признаков родителей и их потомства. 3. Проведение реципрокного скрещивания, при котором различающиеся между собой родительские организмы меняются местами по изучаемым аллелям. 4. Тщательное проведение статистического анализа всех классов расщепления (т. е. проявления в потомстве гибридов особей с различными генотипами и фенотипами) у гибридов первого и последующих поколений.

В настоящее время наряду с классическим гибридологическим методом, предложенным Менделем, используются также и другие. Например, *метод отдаленной гибридизации*. В этом случае родительские формы принадлежат не одному, а разным видам или даже родам. Таким образом, можно получить доказательства происхождения систематических групп и определить их близость. Широко применяются методы гибридизации отдельных соматических клеток растений и животных, что позволяет получить клетки с новыми свойствами. Также производят *гибридизацию молекул ДНК* и *РНК*, *гибридизацию клеток и вирусов* (*трансдукция*), *гибридизацию клеток и отдельных молекул ДНК* (*трансформация*).

Мутационный метод. С помощью этого метода изучают наследование изменений, вызванных мутациями. Используя различные виды мутагенов, можно искусственно индуцировать мутации и затем изучить их с помощью гибридологического метода. Вместе с гибридологическим методом мутационный метод объединяют в **метод генетического анализа**.

Цитологический метод. Используется для исследования клеточных структур, определяющих наследственность.

Математический метод. Является крайне важным для генетики. Его использовал еще Мендель в своих исследованиях. Незаменим при изучении гибридов, а также при исследовании наследования количественных признаков и изменчивости. С помощью математического метода можно рассчитать возможные результаты эксперимента.

Методы генетики человека. Применение самых распространенных методов общей генетики, таких, как гибридологический или экспериментально-мутационный, невозможно для изучения закономерностей наследственности и изменчивости человека. Методические трудности при изучении наследственности человека: 1) невозможность произвольного скрещивания в эксперименте; 2) позднее наступление половой зрелости; 3) малое число потомков в каждой семье; 4) невозможность уравнивать условия жизни для потомства; 5) отсутствие точной регистрации проявления наследственных признаков в семьях и отсутствие гомозиготных линий; 6) большое число хромосом. Наиболее значимыми методами являются следующие.

Генеалогический метод (метод родословных). Сущность метода заключается в анализе наследования и проявления изучаемого признака в ряду поколений, при этом информативность метода возрастает по мере увеличения представленных поколений. Для этого составляют *родословные*, которые представляют собой последовательную графически изложенную совокупность сведений о предках того или иного человека, характеризующих его происхождение. Анализ полученной при составлении родословной информации позволяет определить тип наследования интересующего признака или болезни. Метод позволяет выяснить: сколько генов вызывают проявление признака или болезни (*моногенность* – один ген или *полигенность* – несколько генов изучаемого признака), а также в каких хромосомах локализованы эти гены – в аутосомах или половых хромосомах.

Близнецовый метод. С его помощью можно сопоставить значимость генотипа и внешних факторов в проявлении признака. Метод основан на изучении генетических закономерностей у разных групп близнецов.

Цитогенетический метод. Метод основан на изучении кариотипа человека в норме и при патологии. При этом используют методы дифференциальной окраски хромосом, гибридизации соматических клеток, культуры тканей in vitro (т. е. выращивание тканей вне организма на питательной среде). Цитогенетический метод позволяет диагностировать генетические заболевания, связанные с нарушением строения и числа хромосом, а также помогает определить локализацию генов в хромосомах.

Популяционный метод. Позволяет проследить распространенность генов, отдельных аллелей и мутаций в различных более или

менее изолированных популяциях. Чаще всего при этом основываются на законе Харди–Вайнберга, согласно ему, частоты генотипов в поколениях остаются неизменными, если на их сочетание не воздействуют посторонние факторы (мутации, отбор, дрейф генов и др.).

Онтогенетический метод. Поскольку определенные генетические заболевания развиваются только в определенном возрасте, возникает необходимость изучить фенотипические проявления в течение индивидуального развития человека. С помощью этого метода определяется присутствие рецессивных аллелей у гетерозигот.

Метод моделирования. Общий смысл этого метода выражает закон гомологических рядов наследственной изменчивости, сформулированный великим отечественным генетиком **Н.И. Вавиловым**. Согласно этому закону, виды и роды генетически близких организмов в одинаковых условиях демонстрируют изменение признаков в сходном направлении. Зная ряды измененных признаков у одного вида, можно предвидеть такие же изменения у другого вида.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ АЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Различные состояния гена, при которых признак выражается по-разному, называются аллелями. Важно помнить, что общее количество возможных аллелей далеко не всегда ограничивается одной парой, нередко имеет место *множественный аллелизм*. При этом **в диплоидной клетке одновременно могут присутствовать только два аллеля гена**, один из которых получен от отца, а другой от матери. Если аллели одинаковые, то генотип считается гомозиготным, если разные – то гетерозиготным (понятия «гомозиготность» и «гетерозиготность» были предложены **В. Бэтсоном** в 1902 г.). Гаметы содержат гаплоидный набор хромосом, соответственно они несут только по одному аллелю каждого гена (*правило чистоты гамет*, также сформулированное В. Бэтсоном). В зависимости от количества признаков в гетерозиготном состоянии число различных типов образующихся гамет выражается формулой 2^n, где n – число признаков у гетерозиготной особи.

Взаимодействие аллелей одного гена осуществляется по *принципу доминирования* (т. е. преобладания действия определенного аллеля в аллеломорфной паре), который может выражаться тремя способами: полное доминирование, неполное доминирование и кодоминирование.

При *полном доминировании* в фенотипе гетерозигот проявляется только один аллель из аллеломорфной пары. Такой аллель называют *доминантным* и обозначают заглавной буквой, например **А**. Другой аллель может проявиться в фенотипе лишь при гомозиготном генотипе. Этот аллель называется *рецессивным*

и обозначается строчной буквой, например **а** (понятия «доминантный» и «рецессивный» были предложены Менделем). Соответственно, гомозиготный генотип обозначается **АА** или **аа**, а гетерозиготный – **Аа**. В качестве примера можно привести наследование окраски семян гороха. При этом желтая окраска является доминантной, и при наличии такого аллеля семена оказываются желтыми как у гомозигот, так и у гетерозигот. Тогда как зеленая окраска возможна лишь у гомозигот.

При *неполном доминировании* самостоятельное выражение аллеля возможно только у гомозигот. В этом случае выделить доминантные и рецессивные аллели сложнее, поскольку у гетерозигот проявляются оба аллеля. В результате признак приобретает промежуточное состояние между двумя аллелями. Например, если в гомозиготном состоянии один аллель определяет красную окраску цветка, а другой белую, то в гетерозиготном состоянии у гибрида проявится розовая окраска. Это пример *промежуточного наследования*.

При *кодоминировании* возможно объединение у гетерозигот двух аллелей, которые отдельно друг от друга являются доминантными. Оказавшись вместе, оба аллеля совместно участвуют в выражении признака, который при этом приобретает не промежуточное значение (как в случае неполного доминирования), а совершенно самостоятельное. Кодоминирование имеет место при наследовании группы крови и выражается в следующем. В зависимости от наличия в мембранах эритроцитов крови агглютиногенов и агглютининов в плазме выделяют четыре группы крови системы АВО: О, А, В и АВ. Этот признак определяют три аллеля одного гена: i, I^A и I^B. При этом аллель i является рецессивным и проявляется в фенотипе только в состоянии ii (группа крови О). Аллели I^A и I^B в генотипах I^Ai и I^Bi являются доминантными по отношению к аллелю i (при этом генотипы I^AI^A и I^ai определяют группу А; генотипы I^BI^B и I^Bi определяют группу В), но в генотипе I^AI^B они кодоминантны и проявляются совместно, образуя отдельную группу крови – АВ.

Наследование при полном доминировании. ***Моногибридное скрещивание.*** Моногибридным называют скрещивание, при котором родительские организмы различаются по одной паре аллелей. Первым эксперименты по моногибридному скрещиванию провел Мендель. Собственно, с этих классических опытов и началась генетика. Остановимся на них подробнее.

Для своих экспериментов Мендель избрал горох. Основными мотивами для этого стало разнообразие сортов гороха, каждый из которых отличался от других четко различимыми признаками; самоопыление гороха, из-за чего генеративные органы в его цветке надежно скрыты околоцветником. По этой причине можно было не опасаться случайного перекрестного опыления неучтенной пыльцой, зато легко можно проводить искусственное опыление согласно замыслу эксперимента. Кроме того, горох легко выращивать.

Из многих чистых линий (потомство чистых линий однотипно и не дает расщепления) Мендель выбрал 22 с хорошо выраженными контрастными различиями. На них он поэтапно изучал характер наследования семи признаков: окраска (желтая и зеленая) и форма (гладкая и морщинистая) семян, окраска плодов (зеленые и желтые) и их форма (плоские и выпуклые с перетяжками), расположение цветков (пазушные и верхушечные) и их окраска (красные и белые), высота побега (высокие и карликовые). В своей работе Мендель использовал созданный им гибридологический метод (его основные положения мы привели выше). Полученное ранее математическое образование позволило ему грамотно провести статистический анализ полученного цифрового материала.

Удачей Менделя явилось то, что у гороха в диплоидном наборе всего семь пар хромосом и в каждой из них находятся гены, кодирующие один из изучаемых им признаков. Но сам Мендель об этом не знал, так как нахождение носителя наследственной информации тогда было неизвестно.

Для того чтобы исключить несанкционированное самоопыление, Мендель своевременно удалял тычинки, после чего переносил пыльцу с другого растения. Так он искусственно подбирал родительские пары и искусственно их скрещивал. В дальнейшем естественным образом происходило оплодотворение семязачатков исследуемых растений гороха, после чего развивались плоды с семенами полученных гибридов. Их исследование показало, что у всех гибридов присутствовал признак только одного из родителей. Позднее (1902) Бэтсон и **Сондерс** предложили обозначать гибриды первого поколения – F_1, родители обозначаются P. На основании этих данных было сформулировано *правило доминирования* и первый закон Менделя – *закон единообразия гибридов первого поколения*. Согласно этому закону гибриды первого поколения имеют одинаковое проявление изучаемого признака, причем проявляется вариант признака только одного родителя – доминантный.

Продолжая свои эксперименты, Мендель допустил самоопыление у гибридов первого поколения и в результате этого получил гибриды второго поколения – F_2. Внимательно их изучая, Мендель обнаружил, что бóльшая часть из них несет тот же признак одного из родителей, который безальтернативно присутствовал у гибридов первого поколения. Однако наряду с этим у значительно меньшей части гибридов проявился «исчезнувший» признак другого родителя, который отсутствовал у всех гибридов F_1 (рис. 383). Проведя статистический анализ гибридов второго поколения, Мендель обнаружил, что варианты альтернативного проявления исследуемых признаков у них встречаются в соотношении 3 : 1.

Но, может быть, на выражение признака оказывает воздействие пол родителей? Для большей достоверности Мендель также производил *реципрокные скрещивания*. Их смысл состоит в том,

что производится два скрещивания родителей, несущих изучаемый признак – допустим, окраску цветка. В первом скрещивании пыльца с красных цветков искусственно переносилась на рыльца белых цветков. Во втором производили рокировку родителей – пыльца с белых цветков переносилась на красные цветки. Проделав это, ученый убедился, что результаты статистически не изменились.

Мендель пришел к выводу, что каждое растение содержит по два внутреннего наследственного фактора (которые позднее были названы генами), определяющего проявление признака. У чистых линий эти факторы одинаковые, а у гибридов разные, причем от каждого из родителей растения получили по одному фактору через гаметы. Соответственно, гаметы содержат по одному фактору признака. Оказавшись у гибридов вместе, наследственные факторы не сливаются, а существуют отдельно, однако проявляется только один фактор – доминантный, а другой – рецессивный – остается неактивным. Дальнейшее размножение гибридов приводит к повторному появлению признака, отсутствующего у гибридов первого поколения, в соотношении 3 : 1. Это происходит в результате того, что в гаметы попадает только по одному внутреннему фактору и дальнейшее случайное слияние гамет, несущих эти факторы, приводит к образованию организмов либо с двумя одинаковыми факторами, либо с двумя разными. При этом рецессивный признак проявляется только у тех растений, у которых таких факторов два. Если в организме содержится по два доминантных фактора или один доминантный и один рецессивный, в любом случае проявляется доминантный фактор. Позднее **В. Иогансен (1909)** предложил называть наследственные факторы генами, а их альтернативные варианты – аллелями (для облегчения восприятия мы также будем здесь употреблять эти и другие термины современной генетики, обозначая по возможности время их появления в научной литературе). Логичным итогом этих выводов стал второй закон Менделя: *закон расщепления*, по которому в потомстве гибридов первого поколения происходит расщепление в проявлении изучаемого признака – у части потомства проявляется доминантный вариант признака, а у другой части – рецессивный.

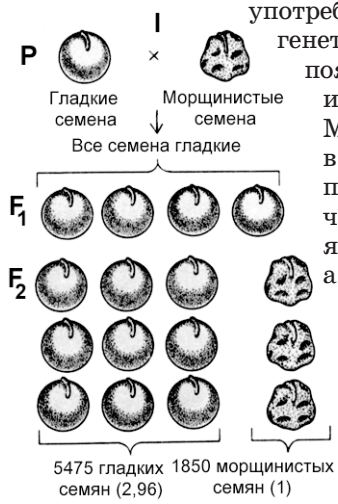
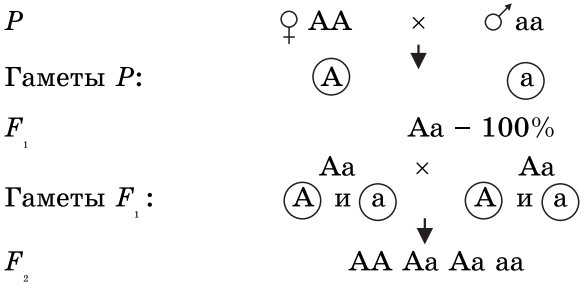


Рис. 383. *Гибриды второго поколения (F_2) от скрещивания гороха с гладкими и морщинистыми семенами:*
I – при самоопылении растений F_1 с гладкими семенами или при перекрестном опылении между такими растениями в поколении F_2 примерно три четверти растений имеют гладкие семена, а одна четверть – морщинистые

Эти законы Менделя легко проиллюстрировать графически:



Как видно из приведенной схемы, в результате скрещивания гомозигот (чистых линий, при размножении в себе не дающих расщепления) все 100% гибридов первого поколения (F_1) имеют гетерозиготный генотип и одинаковый фенотип. При моногибридном скрещивании гетерозиготы дают два типа гамет: **(А)** и **(а)**. Случайная встреча гамет при оплодотворении дает три типа генотипа: **АА** (25%), **Аа** (50%) и **аа** (25%), которые дают два типа фенотипа: генотипы **АА** и **Аа** проявляют доминантный фенотип, а генотип **аа** – рецессивный. Легко подсчитать, что доминантный фенотип будут иметь 75% гибридов F_2, а рецессивный только 25%, что в итоге и дает менделевское расщепление 3 : 1.

Для облегчения записи возможных генотипов английский генетик **Р.К. Пеннет** предложил использовать таблицу, которая получила название *решетка Пеннета*. Ее смысл состоит в том, что по вертикали в крайнем левом столбце в отдельных ячейках записываются аллели, содержащиеся во всех возможных типах женских гамет, а в ячейках верхней строки – мужских. Сообразно этому в ячейки, расположенные на пересечении, вносят аллели соответствующего генотипа. Например, если скрещиваются особи с генотипами **Аа** × **Аа**, то каждая из них продуцирует гаметы двух типов: **А** и **а**. Графически это будет выглядеть следующим образом:

♀ Гаметы \ ♂ Гаметы	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	a a

Как видно, генотип организма с рецессивным выражением признака определить несложно – он всегда гомозиготен. Но как быть в случае, если в фенотипе проявился доминантный аллель? Каков его генотип, ведь доминантный аллель проявляется не только у гомозигот, но и у гетерозигот. Используя *анализирующее скрещивание*, можно точно и надежно определить генотип интересующей особи с доминантным фенотипом (рис. 384). Его сущность заключается в скрещивании такой особи с родительской особью, гомозиготной

по рецессивному аллелю. Если генотип был **АА**, то, скрещиваясь с **аа**, все потомство будет гетерозиготами **Аа** и все будут иметь доминантный фенотип. Если исследуемая особь была гетерозиготной и имела генотип **Аа**, то половина потомства будет иметь генотип **Аа** с доминантным фенотипом, а половина – генотип **аа** с рецессивным фенотипом.

Дигибридное и полигибридное скрещивание. Проведя первую серию опытов и исследовав характер наследования отдельных признаков, Мендель стал изучать механизмы их совместного наследования. Для этого он также использовал уже знакомый нам гибридологический метод. Скрещивание родительских пар, различающихся между собой не по одному, а сразу по многим признакам, называется *полигибридным скрещиванием*. Вначале Мендель изучил наследование одновременно двух альтернативных признаков, такое скрещивание называется *дигибридным*. Рассмотрим один из опытов Менделя, в котором он скрещивал гомозиготные растения, имеющие желтые и гладкие семена **(ААВВ)**, с также гомозиготными растениями, но с зелеными и морщинистыми семенами **(аabb)**. Ранее Мендель уже установил, что желтый цвет и гладкая поверхность семян доминируют над зеленой окраской и морщинистой поверхностью. Как и в случае с моногибридным скрещиванием, в F_1 проявились лишь доминантные аллели. Однако в F_2 фенотипов оказалось гораздо больше, чем ожидаемых родительских. При этом, наряду с имеющимися у родителей признаками (желтой окраской гладких семян и зеленой морщинистых), у гибридов второго поколения появились новые сочетания признаков: часть семян имела желтую окраску наряду с морщинистой поверхностью, а еще одна часть – зеленую окраску в сочетании с гладкой поверхностью. Стараясь объяснить полученные результаты, Мендель отдельно просчитал частоту проявления каждого признака: желтая окраска, зеленая окраска, гладкая поверхность, морщинистая поверхность. Анализ показал, что независимо от формы семян на каждые три семени желтой окраски в среднем приходится по одному семени зеленой окраски. Точно так же и для другой пары признаков – на каждые три семени с гладкой поверхностью независимо от окраски

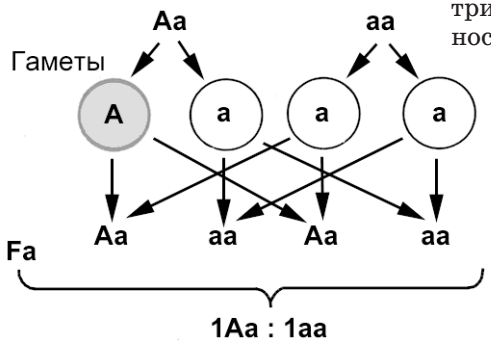


Рис. 384. *Анализирующее скрещивание (по окраске цветков гороха).*
Показано скрещивание гетерозиготной особи с доминантным фенотипом с рецессивной особью, если бы с рецессивной особью скрещивалась гомозиготная по доминантным аллелям особь, все потомство F_a оказалось бы однообразным и имело доминантный фенотип и гетерозиготный генотиип

семян приходится по одному морщинистому семени. В результате он пришел к выводу, что каждый признак проявляется самостоятельно и его наследование не зависит от другого.

Таким образом, Мендель сделал свое главное открытие в основанной им науке о наследственности – **он доказал дискретность (т. е. индивидуальную независимость) наследственных факторов**. Этот вывод нашел свое отражение в третьем законе Менделя: *законе независимого наследования признаков* (*независимого комбинирования генов*), согласно которому каждый признак наследуется независимо от наследования других признаков. Графически расщепление при дигибридном скрещивании будет выглядеть следующим образом:

P ♀ AABB × ♂ aabb

Гаметы P: (AB) (ab)

F_1 AaBb (желтые и гладкие) – 100%

Гаметы F_1: (AB) (Ab) (aB) (ab)

F_2 A-B- (9 – желтые гладкие),
A-bb (3 – желтые морщинистые),
aaB- (3 – зеленые гладкие),
aabb (1 – зеленые морщинистые)

Гораздо нагляднее возможные при дигибридном скрещивании генотипы и фенотипы смотрятся на решетке Пеннета (рис. 385).

Цитологическое объяснение результатов, которые получаются при дигибридном скрещивании, легко проиллюстрировать схемой поведения хромосом (рис. 386).

Таким образом, при скрещивании двойных гетерозигот (*дигетерозигот*) образуется 16 возможных генотипов,

Гаметы ♂ / Гаметы ♀	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBb	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

Рис. 385. *Определение расщепления по генотипу в F_2 дигибридного скрещивания при помощи решетки Пеннета.*
Если для дигибридного скрещивания гороха обозначить: A – круглые семена, a – морщинистые семена, B – желтые семена, b – зеленые семена, то легко вывести соотношение фенотипических классов

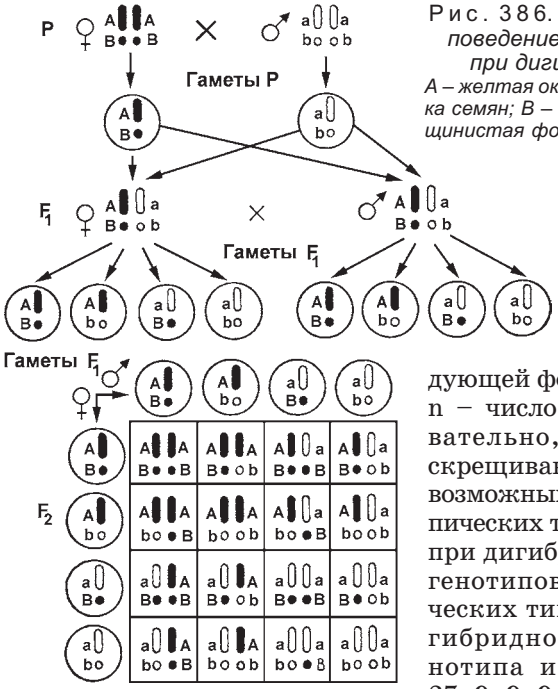


Рис. 386. *Схема, иллюстрирующая поведение гомологичных хромосом при дигибридном скрещивании:*
А – желтая окраска семян; а – зеленая окраска семян; В – круглая форма семян; b – морщинистая форма семян (по Лобашеву, с изменениями)

дающих проявление в четырех типах фенотипов.

Математически расщепление в F_2 можно выразить следующей формулой: $x = (3+1)^n$, где n – число пар признаков. Следовательно, при моногибридном скрещивании будет $x = (3+1)^1 = 4$ возможных генотипа и два фенотипических типа в соотношении 3 : 1; при дигибридном: $x = (3+1)^2 = 16$ генотипов и четыре фенотипических типа – 9 : 3 : 3 : 1; при тригибридном: $x = (3+1)^3 = 64$ генотипа и восемь фенотипов – 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1 и т. д. (важно учесть, что здесь во всех случаях мы имеем в виду количество фенотипов при полном доминировании). Для вычисления количества фенотипических типов в F_2 употребляют формулу: $x = 2^n$, где n – число пар признаков в гетерозиготном состоянии (это число равно количеству гамет, которые образует эта особь в соответствии с генами, определяющими проявление исследуемых признаков).

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

До сих пор мы рассматривали механизм наследования признаков, которые контролируются взаимодействием аллелей одного гена, расположенных в одинаковых локусах гомологичных хромосом. При этом фенотип гибрида зависит от наличия конкретных аллелей, их сочетания, а также типа доминирования. Однако наряду с этим имеет место взаимодействие нескольких генов, расположенных не в гомологичных хромосомах, причем совместно они определяют выражение только одного признака. Соответственно численности участвующих генов образуется число генотипических классов. При обозначении этих классов в решетке Пеннета мы не найдем никаких отличий от записи возможных сочетаний при ди- или полигибридном скрещивании.

Однако при *неаллельном взаимодействии* при таком же количестве генотипов рассматривается проявление только одного признака, по которому различались родительские пары, а не нескольких, как при полигибридном скрещивании. Расщепление по фенотипу также происходит иначе – если при дигибридном скрещивании имеет место расщепление 9 : 3 : 3 : 1, то взаимодействие аллелей разных генов приводит к новым сочетаниям: 9 : 3 : 4, 9 : 6 : 1, 9 : 7, 12 : 3 : 1, 13 : 3, 15 : 1. Следует отметить, что никакого нарушения открытых Менделем законов здесь нет, просто **форма выражения признака зависит не от двух имеющихся аллелей одного гена, а от комбинации имеющихся аллелей сразу нескольких (двух и более) генов**.

Несмотря на название, такой тип наследования также определяется аллелями. Только при *аллельном взаимодействии* учитываются аллели **одного** гена, а при *неаллельном взаимодействии* – аллели **нескольких разных** генов. Известно несколько типов взаимодействия разных генов: *комплементарность*, *эпистаз* и *полимерия*. Рассмотрим каждый из них подробнее.

Комплементарность. Такой тип взаимодействия имеет место, когда доминантные аллели разных генов, объединившись в генотипе гибридов, дают новое фенотипическое проявление, отсутствующее у родительских форм. Например, таким образом наследуется окраска цветков у душистого горошка (рис. 387). У этого растения цветки, в зависимости от сочетания доминантных аллелей двух комплементарных генов, могут иметь пурпурную или белую окраску. Пурпурные цветки имеют особи, обладающие одновременно обоими доминантными аллелями – **A** и **B** (их взаимодействие обусловливает образование пигмента). Если отсутствует хотя бы один из них, то независимо от сочетания аллелей в генотипе пигмент не образуется и цветки остаются белыми. Соответственно, если скрещивать родителей с генотипами **AAbb** и **aaBB** (понятно, что они будут иметь белую окраску цветков, поскольку обладают доминантными аллелями лишь одного гена и, следовательно, пигмент у них образовываться не будет), то гибриды первого поколения будут дигетерозиготами (**AaBb**) и унаследуют от каждого родителя по доминантному аллелю каждого гена. Такое сочетание комплементарных (взаимодополняющих друг друга) генов приводит к появлению новой формы признака, отсутствующей у обоих родителей, – пигментации цветка. У гибридов второго поколения произойдет расщепление, в результате чего 9 из 16 будут обладать

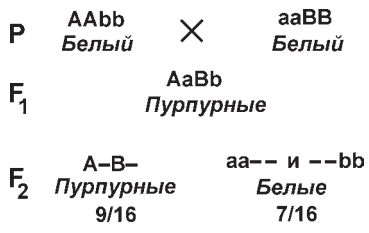


Рис. 387. *Наследование окраски цветков у душистого горошка при взаимодействии двух пар генов (комплементарность) (по Лобашеву)*

обоими доминантными аллелями генов – **А** и **В** – и, соответственно, иметь окрашенные цветки. У оставшихся шести будет присутствовать лишь один из доминантных аллелей, а у одной особи будут только рецессивные аллели обоих генов. Следовательно, у всех семи пигмент образоваться не сможет и цветки останутся неокрашенными. Проиллюстрируем сказанное схемой скрещивания:

P ♀ AAbb × ♂ aaBB

(белые цветки) ↓ (белые цветки)

Гаметы P (Ab) (aB)

F_1 AaBb – 100%

(пурпурные цветки)

Гаметы F_1: (AB) (Ab) (aB) (ab)

↓

F_2 9 – A-B- : 7 – A-bb, aaB-, aabb

пурпурные цветки белые цветки

или:

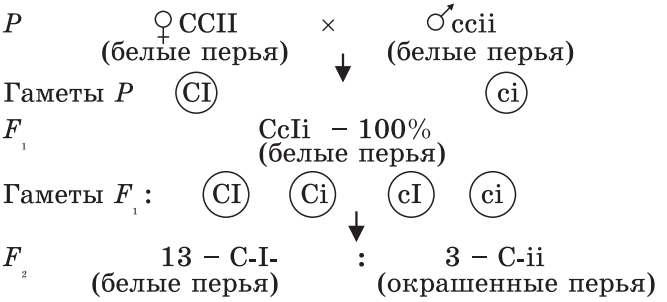
Женские гаметы / Мужские гаметы	**AB**	**Ab**	**aB**	**ab**
AB	**AABB (пур.)**	**AABb (пур.)**	**AaBB (пур.)**	**AaBb (пур.)**
Ab	**AABb (пур.)**	*AAbb (бел.)*	**AaBb (пур.)**	*Aabb (бел.)*
aB	**AaBB (пур.)**	**AaBb (пур.)**	*aaBB (бел.)*	*aaBb (бел.)*
ab	**AaBb (пур.)**	*Aabb (бел.)*	*aaBb (бел.)*	*aabb (бел.)*

Другим примером, иллюстрирующим взаимодействие комплементарных генов, является наследование формы гребня у кур, точнее у петухов. Этот признак контролируется двумя генами, локусы которых находятся в разных хромосомах. Если в генотипе имеется один или два доминантных аллеля одного гена **(А-)** и два рецессивных другого **(bb)**, то развивается гороховидный гребень; если присутствует один или два доминантных аллеля гена **В-** и два рецессивных аллеля гена **аа**, сформируется розовидный гребень. Одновременное присутствие в генотипе доминантных аллелей обоих генов **(А-В-)** приводит к развитию у петуха ореховидного гребня. Наконец, если в генотипе имеются только рецессивные аллели обоих генов **(aabb)**, гребень приобретает листовидную форму.

Эпистаз. При таком взаимодействии аллель одного гена подавляет действие аллеля другого гена. Различают *доминантный* эпистаз (в случае если **А** > **В**) и *рецессивный* (если **аа** > **В** или **аа** > **bb**).

Рассмотрим проявление доминантного эпистаза на примере окраски перьев у кур. У большинства кур наличие пигмента перьев определяется доминантным аллелем гена **С**, тогда как его рецессивный аллель **с** детерминирует отсутствие пигмента

и, как следствие, белое оперение. Вместе с тем имеется эпистатический ген, доминантный аллель которого **I** блокирует ген **C** и, соответственно, делает невозможным синтез пигмента. Следовательно, наличие аллеля **I** при любом сочетании других аллелей обусловливает белое оперение. Рецессивный аллель **ii** не влияет на синтез пигмента. Рассмотрим схему скрещивания:



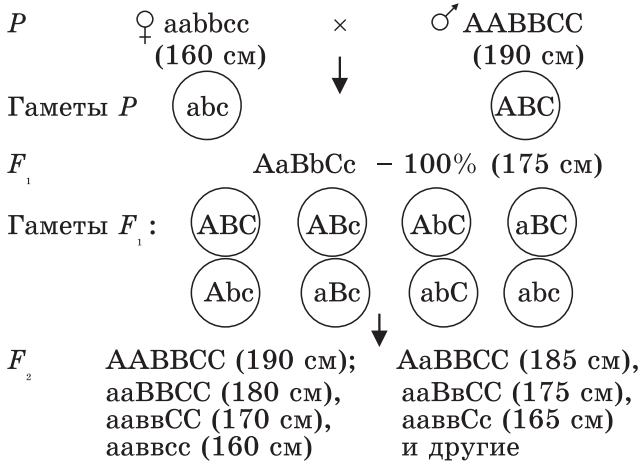
или

Мужские гаметы / Женские гаметы	**CI**	**Ci**	**cI**	**ci**
CI	CCIl (бел.)	CCIi (бел.)	Ccll (бел.)	Ccli (бел.)
Ci	CCIi (бел.)	**Ccii (окр.)**	Ccli (бел.)	**Ccii (окр.)**
cI	Ccll (бел.)	Ccli (бел.)	*ccll (бел.)*	*ccli (бел.)*
ci	Ccli (бел.)	**Ccii (окр.)**	*ccli (бел.)*	*ccii (бел.)*

Полимерия. При полимерии доминантные аллели разных генов одинаково действуют на проявление одного признака. Выделяют два типа полимерии. При *кумулятивной* полимерии доминантные аллели разных генов совместно усиливают степень проявления одного признака. Такое взаимодействие генов имеет место, главным образом, при детерминации количественных признаков (например, цвета кожи или роста человека). В случае *некумулятивной* полимерии степень проявления признака аллелями не определяется, тогда как выражение самого признака зависит не от количества доминантных аллелей (как в случае кумулятивной полимерии), а от наличия доминантных аллелей вообще. Иными словами, если доминантные аллели имеются (неважно, в каком количестве, пусть даже один), доминантный фенотип проявляется в полной мере, а если генотип полностью гомозиготен по рецессивным аллелям всех взаимодействующих генов (т. е. доминантные аллели отсутствуют вообще), то проявляется рецессивный фенотип. Таким образом, некумулятивная полимерия определяет наследование качественных признаков. Рассмотрим некоторые примеры.

Ярким примером кумулятивной полимерии будет генетическая детерминация роста. Этот признак у человека определяется взаимодействием нескольких пар генов: **Aa**, **Bb**, **Cc**. Индивидуумы,

обладающие наибольшим количеством доминантных аллелей, достигают в примерно схожих условиях наибольшего роста. При этом каждый доминантный аллель взаимодействующих генов действует равноценно и усиливает воздействие доминантных аллелей других генов. Напротив, если в генотипе преобладают рецессивные аллели, рост оказывается небольшим. Из сказанного становится понятно, что самыми высокими будут лица с генотипом **AABBCC**, а самыми низкорослыми – с генотипом **aabbcc**. Условимся, что первые будут иметь рост 190 см, а вторые 160 см, тогда каждый доминантный аллель независимо от взаимодействующего гена будет прибавлять по 5 см роста. Проиллюстрируем сказанное:



Чтобы избежать излишне громоздких записей, мы не стали указывать подробно все генотипы, возможные у гибридов второго поколения, а лишь привели необходимые примеры. Поэтому напоминаем, что при кумулятивной полимерии действие всех аллелей равноценно и степень выражения признака зависит от числа доминантных аллелей, а не от их принадлежности. Следовательно, если указано, что 180 см имеют обладатели генотипа **aaBBCC**, то такой же рост будет также и при **AAbbCC**, **AaBbCC**, **AABBcc** и т. д. Подробно все генотипы удобно приводить по решетке Пеннета.

Чаще всего встречаются носители среднего значения признака (т. е. люди среднего роста), тогда как крайние выражения (люди маленького или высокого роста) этого признака проявляются значительно реже.

Еще одним примером кумулятивной полимерии является наследование цвета кожи. У человека степень содержания черного пигмента (меланина) в коже определяется двумя парами независимо расщепляющихся генов: **BBCC** – черная кожа (высокое содержание пигмента) и **bbcc** – белая кожа. Любые три аллеля черной кожи

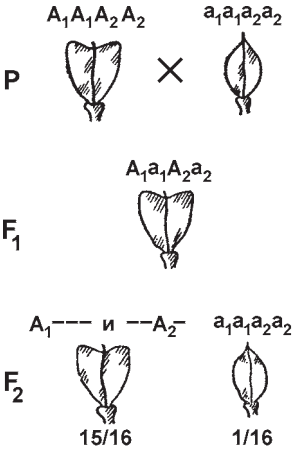


Рис. 388. *Наследование формы стручка у Capsella bursa pastoris при взаимодействии двух пар генов (полимерия): А – треугольная форма; а – округлая форма (по Лобашеву)*

определяют темную кожу, любые два – смуглую, один – светлую. Как мы уже говорили, гораздо чаще встречаются особи со средним сочетанием доминантных и рецессивных аллелей в генотипе, т. е. смуглые люди, нежели максимально черные или белые.

Некумулятивную полимерию легко проиллюстрировать на примере наследования формы плода у пастушьей сумки. Плоды этого растения могут иметь треугольную или яйцевидную форму. Признак контролируется аллелями двух пар полимерных генов: **А-а** и **В-в**, расположенных в разных парах хромосом. При этом наличие в генотипе хотя бы одного доминантного аллеля этих генов – **А-** или **В-** приводит к образованию треугольных плодов. И только у двойных гомозигот **аавв** плоды яйцевидной формы (рис. 388).

Выразим это в схеме скрещивания:

P ♀ AAbb (треугольная форма) × ♂ aaBB (треугольная форма)

Гаметы P (Ab) (aB)

F_1 AaBa (треугольная форма) – 100%

Гаметы F_1: (AB) (Ab) (aB) (ab)

F_2 15 : 1

(треугольная форма – 9 A-B-, 3 A-bb, 3 aaB-) (яйцевидная форма – aabb)

или в решетке Пеннета:

Мужские гаметы / Женские гаметы	**AB**	**Ab**	**aB**	**ab**
AB	AABB (треуг.)	AABb (треуг.)	AaBB (треуг.)	AaBb (треуг.)
Ab	AABb (треуг.)	AAbb (треуг.)	AaBb (треуг.)	Aabb (треуг.)
aB	AaBB (треуг.)	AaBb (треуг.)	aaBB (треуг.)	aaBb (треуг.)
ab	AaBb (треуг.)	Aabb (треуг.)	aaBb (треуг.)	*aabb (яйцевид.)*

ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Менделя интересовали закономерности наследования вообще, а отнюдь не материальная природа носителей наследственности. По этой причине он метафорично обозначал их как «наследственные факторы» или «зачатки». Мендель обнаружил, что наследование отдельных признаков может происходить независимо друг от друга, следовательно, носители этих признаков ведут себя самостоятельно. Великий ученый не был понят и признан при жизни. Его открытия оказались незамеченными. В 1900 г. выявленные им закономерности наследования открыли повторно, причем одновременно и независимо друг от друга, три исследователя – **Г. де Фриз**, **К. Корренс** и **Э. Чермак**. На смену гипотетическому «наследственному зачатку» Менделя **В. Иогансен** ввел понятие «ген». Однако местонахождение этого гена так и оставалось неясным.

Вскоре после переоткрытия законов Менделя (1902) сразу два исследователя – **В. Саттон** и **Т. Бовери** независимо друг от друга пришли к выводу, что именно в хромосомах и находятся гены. К сожалению, они не смогли предложить этому убедительных доказательств, поэтому их предположение так и осталось *хромосомной гипотезой*. Превратить эту гипотезу в стройную теорию позволили замечательные опыты, произведенные американским генетиком и будущим лауреатом Нобелевской премии **Т.Х. Морганом** (1910) и его сотрудниками **К. Бриджесом, А.Г. Стертевантом** и др. В отличие от Менделя, который экспериментировал над горохом, Морган для своих исследований избрал плодовую мушку дрозофилу. Выбор объекта оказался очень удачным, поскольку мушка легко и быстро разводится в лабораторных условиях, к тому же она обладает множеством отчетливых альтернативных признаков, которые легко изучать методом гибридологического анализа. Однако уже в самом начале своей работы Морган обнаружил, что наследование некоторых признаков у дрозофил противоречит обнаруженным Менделем закономерностям, поскольку наследовались они не самостоятельно, а совместно. Таким образом, было открыто *сцепленное наследование,* а также явление *кроссинговер*.

Сцепленное наследование и кроссинговер. Морган скрещивал мух, различавшихся по цвету тела и длине крыльев. Обычно дрозофилы имеют серую окраску и нормальные крылья. Вместе с тем имеются мутантные особи с черным телом и недоразвитыми крыльями. Оба эти признака контролируются рецессивными аллелями. Как и ожидалось, скрещивание серых мух с нормальными крыльями и черных с зачаточными дало единообразие гибридов первого поколения по доминантным аллелям, т. е. все потомство имело серую окраску и нормальные крылья. Далее Морган предпринял

анализирующие скрещивания, причем реципрокные. Их результаты оказались совсем неожиданными (рис. 389).

В первом скрещивании он брал самцов из F_1 и скрещивал их с гомозиготными по обоим генам самками. В F_a (потомстве от анализирующего скрещивания) он получил не ожидаемые четыре фенотипических класса (что следовало из логики открытых Менделем законов наследования), а только два: половина мух независимо от пола имела серое тело и нормальные крылья, а другая – черное тело и зачаточные крылья. На основании этого Морган сделал вывод, что самец F_1 продуцировал не четыре типа гамет, как при обычном дигибридном скрещивании, а только два. Причем каждая из таких гамет содержала лишь изначальные родительские сочетания аллелей (разумеется, имеются в виду генотипы родителей самца F_1, участвующего в этом анализирующем скрещивании).

Во втором анализирующем скрещивании Морган получил F_a от самок из F_1 и гомозиготных по исследуемым генам самцов. Результаты оказались совсем иными, чем в предыдущем скрещивании. В этом случае в потомстве были все четыре фенотипических класса: серые с нормальными крыльями, серые с зачаточными крыльями, черные с нормальными крыльями и черные с зачаточными крыльями. Таким образом, проявились не только родительские сочетания признаков, но и другие возможные их сочетания, как в случае с расщеплением при дигибридном скрещивании. Однако частотные характеристики встречаемости признаков здесь были иными. Ожидаемое менделевское расщепление для дигибридного скрещивания должно быть 1:1:1:1 для каждого упомянутого фенотипического класса, но Морган получил 41,5% серых мух с нормальными крыльями, 41,5% черных с зачаточными крыльями, 8,5% серых с зачаточными крыльями и 8,5% черных с нормальными крыльями.

Следовательно, самцы и самки от F_1 продуцируют неодинаковое количество различных типов гамет. Самцы производят только два типа гамет в одинаковых пропорциях, причем аллели исследуемых генов в них сцеплены и всегда наследуются совместно. У самок образуется четыре типа гамет, однако в разных соотношениях: в 83% (41,5% + 41,5% = 83%) случаев аллели исследуемых генов наследуются также сцепленно, а в 17% (8,5% + 8,5% = 17%) – образуются их *рекомбинантные сочетания*.

Чтобы проверить полученные данные, Морган осуществил еще серию скрещиваний. На этот раз он скрестил рекомбинантные формы, после чего вновь провел анализирующие скрещивания с полученными гибридами первого поколения. Как и прежде, он скрещивал их с гомозиготными по рецессивным аллелям партнерами. В первом скрещивании участвовали самцы F_1, а во втором – самки F_1. Полученные результаты не отличались от результатов предыдущих опытов. Вновь самцы F_1 давали два типа гамет, а в потомстве проявлялись только родительские фенотипические признаки.

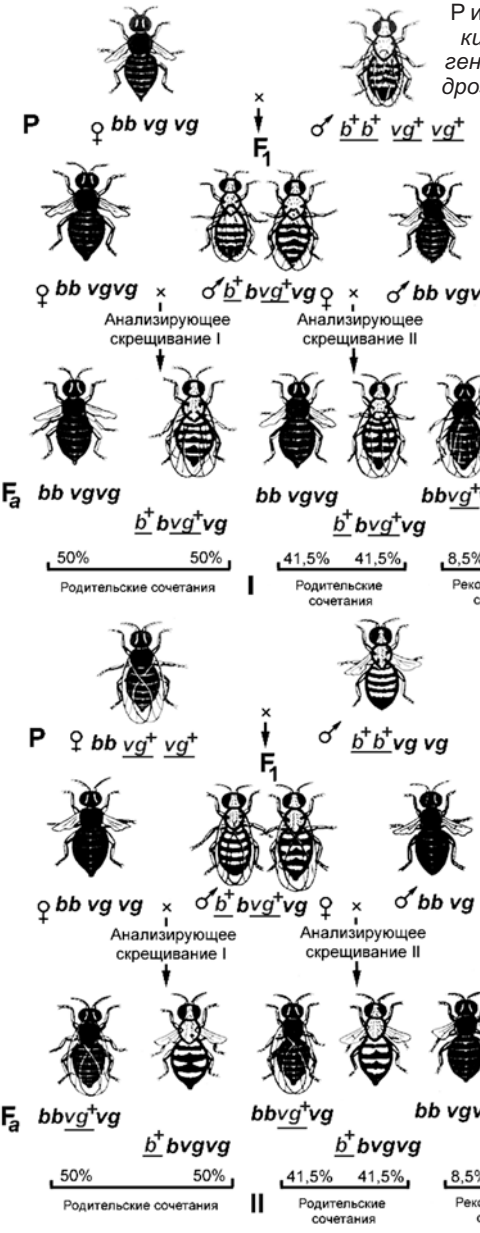


Рис. 389. *Появление родительских и рекомбинантных сочетаний генов (и признаков) при скрещивании дрозофил, различающихся по окраске тела и развитию крыльев:*
I – доминантные аллели обоих генов у одного родителя; II – каждый из родителей имеет доминантные аллели одного и рецессивные аллели другого гена (по Инге-Вечтомову)

Тогда, как у самок F_1, в потомстве (F_a) проявлялись как родительские, так и рекомбинантные сочетания, причем в выявленных ранее соотношениях (83% : 17% соответственно).

Анализируя полученные результаты, Морган пришел к выводу, **что наследственные факторы – гены – располагаются в хромосомах, причем гены, определяющие у дрозофил цвет тела и развитие крыльев, находятся в одной хромосоме.** У гомозигот в гомологичных хромосомах присутствуют одинаковые аллели, а у гетерозигот – разные. Гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются сцепленно. У самцов это сцепление абсолютное, а у самок – частичное, поэтому в процессе мейоза у самок возможен частичный обмен одинаковыми участками у гомологичных (несущих одинаковые гены) хромосом, что приводит к образованию рекомбинантных сочетаний аллелей. Цитологическим основанием для этого послужило наблюдение **Янссенсом** (1909) за образованием

перекреста (хиазм) в процессе профазы первого деления мейоза. Такой обмен между гомологичными хромосомами получил название *кроссинговер* (англ. crossingover – перекрест). В дальнейшем сотрудник Моргана А. Г. Стертевант логично предположил, что чем ближе гены расположены в хромосоме, тем меньше вероятность кроссинговера между ними и больше вероятность того, что они будут наследоваться сцепленно. С другой стороны, просчитав частоту кроссинговера, можно судить о расстоянии между исследуемыми генами в хромосоме и даже определить их расположение и удаленность друг от друга. В результате у генетиков появилась реальная возможность составления генетических карт исследуемых организмов.

Таким образом, гены, расположенные в одной хромосоме, образуют *группу сцепления*. Если не произошел кроссинговер, они попадают в одну гамету и наследуются вместе. Количество групп сцепления соответствует количеству хромосом в гаплоидном состоянии ядра. **Из этого следует, что открытые Менделем закономерности наследования раскрывают индивидуальное поведение не отдельных генов, а отдельных хромосом**. Причиной тому послужило удивительное совпадение, неведомое Менделю, – гены, определяющие выражение изучаемых Менделем признаков, находились в разных хромосомах и в соответствии с хромосомной теорией Моргана распределялись в гаметах независимо друг от друга.

Как известно, Мендель не занимался поиском материального носителя наследственных факторов, и, сопоставив результаты своих опытов, он посчитал, что независимое наследование характерно для всех признаков. Однако у каждого организма этих признаков очень много, и, если следовать логике основателя генетики, гаметы должны продуцироваться в циклопическом количестве вариантов. В результате оказывается невозможным проследить одновременно за всеми признаками. Установление Морганом факта, что все гены линейно локализуются в хромосомах, число которых строго фиксировано для каждого вида, устраняет это противоречие и позволяет наблюдать наследование не отдельных генов, а целых групп, сцепленных в отдельных хромосомах.

Напомним, что в зиготене профазы первого деления мейоза происходит объединение гомологичных хромосом в биваленты в результате конъюгации. После этого у некоторых хромосом может произойти перекрест – кроссинговер, в результате чего гомологичные хромосомы обмениваются участками. Перекрест хромосом может произойти в одном месте или в двух, трех и более, т. е. кроссинговер бывает одинарным и множественным. Таким образом происходит рекомбинация аллелей генов. Гаметы, в которые затем попадают хромосомы, претерпевшие кроссинговер, называются *кроссоверными*, гаметы с неизмененными хромосомами называются *некроссоверными*.

Наследование, сцепленное с полом. Явление, при котором признаки по-разному наследуются в зависимости от пола, также

было открыто и изучено Т. Х. Морганом. Основанием для этого послужили результаты следующих опытов. Скрещивая мух, отличающихся по цвету глаз, и проводя затем реципрокные скрещивания, он обнаружил, что, во-первых, наследование этих признаков противоречит менделевским закономерностям и, во-вторых, поразному проявляется у самцов и самок.

У дрозофил красная окраска глаз доминирует над белой. Скрещивание красноглазой самки и белоглазого самца дало в F_1 ожидаемое единообразие – все мухи были красноглазыми. Гибриды F_2 также дали привычное для менделевской генетики расщепление – 3 : 1. Однако при более подробном рассмотрении все оказалось вовсе не так обычно. Дело в том, что в F_2 все самки были красноглазыми, а среди самцов половина была красноглазых и половина белоглазых.

Реципрокное скрещивание дало совершенно иные результаты, однако также противоречащие менделевскому расщеплению. При скрещивании гомозиготных белоглазых самок и красноглазых самцов в F_1 вообще не было ожидаемого единообразия потомства – все самки оказались красноглазыми, а все самцы – белоглазыми. Иными словами, сыновья наследовали признак матери, а дочери – признак отца (такое наследование генетики называют *крисс-кросс* – крест-накрест). В F_2 же независимо от пола соотношение красноглазых и белоглазых мух было одинаковым.

Морган сумел дать объяснение полученному феномену, сопоставив результаты скрещиваний с особенностями кариотипа дрозофил. В диплоидном ядре этих мух содержится четыре пары хромосом, причем три пары у самцов и самок между собой не отличаются по содержащимся в них локусах генов, а четвертая пара одинаковая только у самок – у нее имеются две Х-хромосомы (генотип самок – ХХ), у самцов же Х-хромосома только одна, а другая – не похожая на нее Y-хромосома (генотип самцов – XY, генетики обозначают половые хромосомы такими значками: Х – ; Y – ⇀). Хромосомы, отличающиеся у самцов и самок, получили название *половые хромосомы*. Исходя из этого, Морган предположил, что ген, определяющий окраску глаз, у дрозофил расположен именно в Х-хромосоме. Поскольку у самцов такая хромосома лишь одна, у них не происходит взаимодействия аллелей, а реализуется любой аллель, имеющийся в доставшейся единственной Х-хромосоме. У самок таких хромосом две, соответственно они получают не один (как самцы), а два аллеля, поэтому реализация заложенных в них генов осуществляется согласно известному принципу доминирования. Такая интерпретация совсем по-другому представляет результаты описанных выше морга новских скрещиваний и делает их последовательно логичными. Схемы скрещиваний приведены на рис. 390.

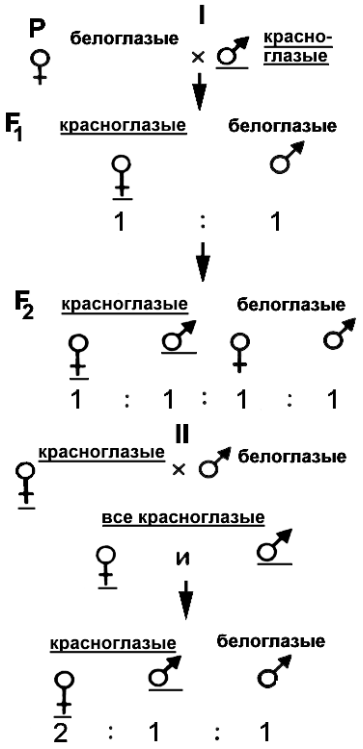


Рис. 390. *Наследование, сцепленное с полом у дрозофилы при скрещивании белоглазых самок с красноглазыми самцами (I) и красноглазых самок с белоглазыми самцами (II)*

I: ♀ *a* × ♂ *A*. II: ♀ *A* × ♂ *a*

Таким образом, ген, контролирующий у дрозофил цвет глаз, находится в Х-хромосоме, т. е. он сцеплен с полом. Поэтому у гетерозиготных самок оказывается красная окраска (поскольку она доминирует). Самцы же всегда имеют только один аллель в своей единственной Х-хромосоме. Поскольку другая половая хромосома – Y-хромосома – не содержит такого гена, самцы всегда оказываются как бы в «гомозиготном» состоянии. Однако употреблять здесь понятие «гомозиготность» нельзя, поскольку оно относится к диплоидной стадии и изначально обозначает парное состояние. Поэтому явление, при котором диплоидный организм обладает только одним аллелем какого-либо признака, получило более точное обозначение – *гемизиготное состояние*.

Наследование признаков, ограниченных полом и зависимых от пола. Как мы уже говорили, развитие многих признаков связано с половой принадлежностью. Если локусы генов расположены в половых хромосомах, то их наследование будет сцеплено с полом (например, окраска глаз у дрозофил, гены дальтонизма и гемофилии у человека и др.). Но, кроме этого, существует немало признаков, гены которых находятся не в половых хромосомах, а в аутосомах, развитие которых у представителей разного пола неодинаково. Если такие признаки проявляются только у представителей одного пола, то они будут называться *ограниченными полом*. В качестве примера можно привести гены молочной продуктивности, которыми обладают быки и передают по наследству своим дочерям, однако у самих быков эти гены не проявляются.

В других случаях признаки проявляются у обоих полов, однако у одного из них они выражены интенсивнее. Например, и бараны, и овцы обладают рогами, однако у баранов они развиты значительно лучше, поскольку соответствующий ген у овец проявляется только в случае гомозиготного состояния по доминантному аллелю (**АА**), а в гетерозиготном состоянии аллель **А** у овец не доминирует

над аллелем **а** и рога не развиваются (отсутствие рогов называется *комолостью*). Напротив, бараны бывают безрогими только при гомозиготном рецессивном генотипе (**аа**), а в гетерозиготном состоянии развиваются нормальные рога, поскольку у них доминантный аллель проявляется.

Известно, что женщины (безусловно, к счастью не только для них самих, но и для мужчин!) значительно реже становятся лысыми, нежели мужчины (разумеется, если отсутствие волос не связано с каким-либо ненаследственным заболеванием). Причина такой «дискриминации» кроется в том, что у женщин ген, определяющий плешивость, не доминирует, поэтому у них в гетерозиготном состоянии волосы сохраняются. Тогда как у мужчин ген плешивости является доминантным, и сохранить шевелюру к старости могут только гомозиготы, у которых аллели плешивости отсутствуют. Признаки, которые по-разному проявляются у представителей мужского и женского пола, называются *зависимыми от пола*.

Определение пола. Почти всем эукариотическим организмам свойственно половое размножение. Посредством полового процесса постоянно осуществляется комбинация генетического материала, в результате чего появляются формы с новыми сочетаниями признаков, что значительно ускоряет адаптациогенез (процесс приобретения приспособлений – адаптаций). Именно благодаря половому размножению изменившиеся гены могут накапливаться в генофонде популяции и вида в целом.

В наиболее простых случаях половой процесс представляет собой копуляцию (слияние) клеток, не различающихся между собой, – *изогамия* (именно так происходит половое размножение примитивных одноклеточных, например, неколониальных жгутиконосцев). Несколько более сложной является *анизогамия*, при которой сливаются клетки, различающиеся между собой либо размерами, либо подвижностью (такой способ характерен для некоторых колониальных жгутиконосцев). Наконец, *оогамия* представляет собой наиболее совершенный тип полового размножения, в этом случае крупная и неподвижная женская половая клетка (яйцеклетка) сливается с мелкой, но высокоподвижной мужской (сперматозоидом).

Если у самых простых организмов любая клетка способна стать половой, то у более сложных половые клетки стали образовываться лишь в особых структурах – половых железах, или гонадах. У *гермафродитов* одновременно присутствуют мужские и женские гонады. Такие организмы не нуждаются в половых партнерах и размножаются самостоятельно, например большинство плоских червей. Однако при этом потомство получает генетический материал лишь одного родителя, и такой половой процесс мало чем отличается по значимости от бесполого размножения. В известной мере это противоречие разрешено у

малощетинковых кольчатых червей, которые, будучи гермафродитами, осуществляют перекрестное размножение, в процессе которого половые партнеры обмениваются спермой. Гораздо более прогрессивным является полное разделение полов, при котором одни организмы – самки – специализируются на производстве яйцеклеток, а другие – самцы – на производстве сперматозоидов. Половая принадлежность организма может определяться на разных этапах его развития, в связи с чем выделяют три типа: *прогамное*, *сингамное* и *эпигамное*.

Прогамное определение пола осуществляется до оплодотворения в процессе оогенеза. Так происходит, в частности, у коловраток. При этом образуются яйцеклетки разных размеров – крупные и мелкие. После оплодотворения из крупных яиц развиваются самки, а из мелких – самцы.

Сингамное определение пола, происходящее при оплодотворении, определяется половыми хромосомами. Этот тип является наиболее распространенным. Существует несколько вариантов хромосомного определения пола (рис. 391). Напомним, что в кариотипе хромосомы подразделяются на аутосомы и половые хромосомы. Как следует из названия, первые содержат гены, которые выражают биологические особенности строения и функционирования организма, а последние, кроме того, определяют половую принадлежность. Как уже говорилось, большинство хромосом кариотипа являются аутосомами, причем каждая из них в диплоидном ядре всегда имеет зеркальную пару – гомологичную хромосому, полученную от другого родителя. Напоминаем, что гомологичные хромосомы

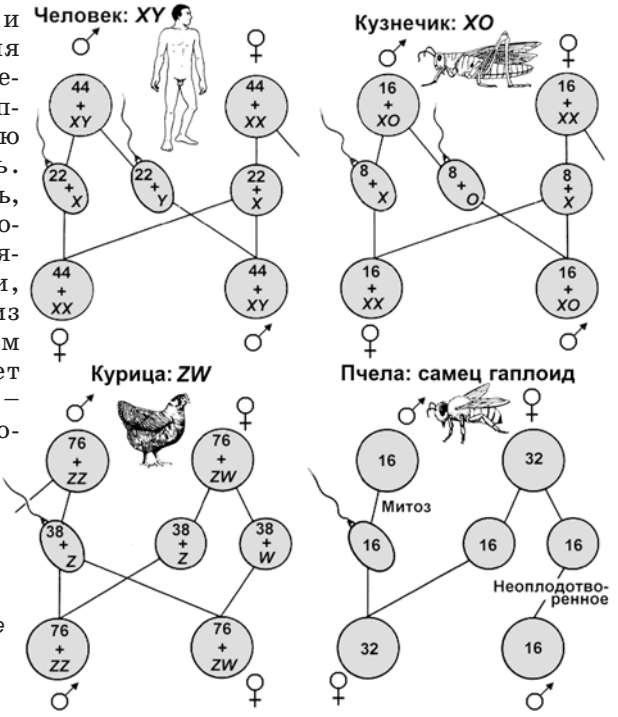


Рис. 391. *Четыре типа определения пола (по Айала)*

имеют одинаковые размеры и форму (если ни одна из них не повреждена), в них располагаются одинаковые гены, которые при этом могут быть в разных аллельных состояниях. Все аутосомы обязательно присутствуют как у особей мужского, так и женского пола.

Совсем по-другому дело обстоит с половыми хромосомами. Как правило, они имеют неодинаковое строение и, за редчайшим исключением, несут в себе разные гены. Среди генов, одинаковых для обеих половых хромосом, можно привести в качестве примера ген, определяющий строение щетинок у дрозофил. В отличие от аутосом, количество половых хромосом ограничено одной-двумя или даже они могут отсутствовать вовсе. У разных организмов можно обнаружить немало вариантов соотношения половых хромосом в кариотипах самцов и самок. Как было сказано выше, у человека и уже знакомой нам мушки дрозофилы имеются две половые хромосомы – X и Y. Напоминаем, что у женских особей имеется две X-хромосомы, а у мужских – одна X-хромосома и одна Y-хромосома. X-хромосома имеет большие размеры и содержит много генов, необходимых для нормального развития организма, поэтому развитие организма без этой хромосомы обычно невозможно. Y-хромосома, напротив, невелика и содержит немного генов общего назначения. Главной задачей этой хромосомы (точнее, содержащихся в ней генов) является морфологическое и физиологическое развитие мужского организма. Если гены Y-хромосомы по каким-то причинам не проявляют активности, организм развивается по женскому типу (поэтому организмы без Y-хромосомы жизнеспособны). При мейозе мужские особи продуцируют гаметы двух типов: половина из них будет содержать X-хромосому, другая – Y-хромосому. Тогда как все гаметы женских особей будут одного типа – каждая из них содержит только X-хромосому. По этой причине у человека (и других организмов с подобным разделением половых хромосом) мужской пол является *гетерогаметным*, а женский – *гомогаметным*.

Как уже говорилось выше, кроме генов, определяющих половую принадлежность, половые хромосомы содержат также гены, контролирующие общее развитие организма и его нормальное функционирование. Особенно много таких генов в значительно более крупной X-хромосоме. Наследование таких генов у самцов и самок неодинаково. Самки располагают двумя такими хромосомами, следовательно, каждый ген у них имеет аллельную пару и выражение признака будет определяться принципом доминирования. В мужском кариотипе все иначе: поскольку самцы обладают лишь одной X-хромосомой, любой находящийся в ней аллель получит свое выражение в фенотипе, так как не имеет пары (т. е. каждая из половых хромосом находится в гаплоидном состоянии).

Знание этого механизма чрезвычайно важно в силу того, что в X-хромосоме часто содержатся рецессивные аллели, вызывающие тяжелые заболевания. Одним из них является гемофилия,

которая связана с дефектом свертывающей системы крови, вызванным отсутствием одного из двух факторов крови: фактора VIII или IX. При этом после любого ранения возникают длительные кровотечения. Известно, что из трех типов гемофилии два обусловлены генами, локализованными в X-хромосоме, и один (очень редкий) геном, чей локус находится в одной из аутосом. Эти заболевания чрезвычайно редко развиваются у женщин потому, что для этого необходимо гомозиготное состояние по данному гену. Мужчины же болеют значительно чаще потому, что, получив рецессивный аллель вместе с X-хромосомой от здоровой гетерозиготной матери, они не могут подобно женщинам противопоставить «здоровый» доминантный аллель – другой такой хромосомы попросту нет, а Y-хромосома такого гена не несет. В итоге неизбежно развивается болезнь. Таким образом, женщины-гетерозиготы являются носителями некоторых болезней (большинство заболеваний вызываются рецессивными аллелями) и передают их сыновьям, однако сами не болеют.

Мужчины эксклюзивно обладают некоторыми признаками, которых гарантированно лишены женщины. Речь идет о признаках, контролируемых генами, расположенными именно в Y-хромосоме. Учитывая небольшие размеры этой хромосомы, а также то обстоятельство, что значительная ее часть постоянно находится в состоянии гетерохроматина, таких признаков немного. Однако они все же есть, например, наличие жестких волос на ушных раковинах и более крупные зубы. Такой тип наследования, при котором признаки непосредственно через Y-хромосому передаются от отца только к сыновьям, называется *голандрическим*. Напомним, что для описания генов (или контролируемых ими признаков), расположенных в половых хромосомах, используется термин «сцепленный с полом». И конечно, главным является ген SRY, описанный в разделе, посвященном биологической и психосоциальной сущности пола, ответственный за формирование мужского организма.

Существует немало примеров, когда гетерогаметным оказывается не мужской, а женский пол. Именно так дело обстоит у птиц и бабочек. Для того чтобы выделить женскую гетерогаметность, половые хромосомы в этом случае обозначают другими буквами – Z и W. Соответственно самцы будут иметь генотип ZZ, а самки – ZW.

Различие между половыми хромосомами далеко не всегда служит причиной хромосомного определения пола. Половую принадлежность может детерминировать наличие или отсутствие одной хромосомы. Именно так наследуется пол у некоторых беспозвоночных (представителей жесткокрылых, полужесткокрылых и прямокрылых насекомых, пауков, многоножек и круглых червей). Впервые это было обнаружено у клопа протенор. Соматические клетки самок этого насекомого содержат четное количество хромосом – 14, из которых 12 являются аутосомами,

а 2 названы Х-хромосомами. У самцов также присутствуют 12 аутосом, но Х-хромосома всего одна, поэтому общее количество хромосом становится нечетным – 13. Соответственно во всех яйцеклетках будет находиться по 7 хромосом (одна из которых Х-хромосома), тогда как одна половина сперматозоидов также будет содержать 7 хромосом (с Х-хромосомой), а другая – только 6 хромосом (только аутосомы без Х-хромосомы). Детерминация женского пола происходит при слиянии гамет, имеющих по 7 хромосом, две из которых Х-хромосомы, что соответствует генотипу самки. Мужские особи развиваются при слиянии с яйцеклеткой «облегченного» сперматозоида, не имеющего Х-хромосомы.

Пол также может определять плоидность (число хромосом в наборе) не только половых хромосом, но и всех хромосом вообще. Такой способ известен для перепончатокрылых насекомых. Например, матка медоносной пчелы по своему усмотрению (оценив размеры сотовой ячейки) откладывает оплодотворенные и неоплодотворенные яйца. Из оплодотворенных яиц в дальнейшем развиваются матки или рабочие пчелы (в зависимости от ухода и кормления личинок), имеющие диплоидный набор хромосом во всех клетках. Из неоплодотворенных, а потому гаплоидных, яиц развиваются самцы – трутни. Такой механизм делает ненужным присутствие в кариотипе специфических половых хромосом. Развитие организма из оплодотворенной яйцеклетки называется *партеногенезом*.

Эпигамное* (*метагамное*) *определение пола зависит не от присутствия, соотношения или плоидности хромосом, а от интенсивности действия факторов окружающей среды, что может расцениваться как модификационная изменчивость. Примером тому является детерминация пола у крокодилов. Из отложенных самкой яиц в зависимости от температуры окружающей среды могут вылупляться или юные самцы, или самки. Весьма оригинально определяется пол у морского червя бонеллии из типа кольчатые черви. Если его личинка развивается в одиночестве, то из нее вырастает подвижная самка, ведущая самостоятельный образ жизни. Однако если личинка оказывается поблизости от взрослой самки, то она оседает на ее хоботок и под влиянием выделяемого самкой гормона развивается в микроскопического самца. Затем этот самец проникает в половые пути самки и живет там как паразит, в связи с чем его строение сильно упрощено.

У некоторых животных в течение жизни возможно изменение пола. Так происходит у коралловых рыб лаброидов. Обычно они живут небольшими группами, состоящими из самца и гарема самок. В случае гибели самца одна из самок начинает проявлять поведенческую активность самца и через некоторое время трансформируется в него морфологически.

У ряда видов половое размножение осуществляется путем партеногенеза, а рождаются исключительно самки. Так размножаются тли, а из позвоночных – скальная ящерица.

Определение пола у растений осуществляется под контролем половых хромосом или аутосом. Как правило, гетерогаметным является мужской пол, имеющий генотип XY, тогда как генотип женских особей XX. Однако, например, у земляники и некоторых других цветковых гетерогаметен женский пол. Кроме генетических детерминант, на определение пола у многих растений активно влияют факторы внешней среды. Например, низкие температуры, высокое содержание в почве доступных соединений азота, высокая влажность почвы и атмосферного воздуха, освещение растений коротковолновым светом, обработка растений этиленом или окисью углерода (CO), а также фитогормоном ауксином усиливают женскую сексуализацию многих растений (прежде всего двудомных). Напротив, высокие температуры, подкормка калийными удобрениями, обработка фитогормоном гиббереллином, освещение длинноволновым светом стимулируют маскулинизацию растений.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

На Земле нет двух совершенно одинаковых жизненных форм – между ними всегда имеются определенные качественные или количественные различия. Наибольшее сходство между собой проявляют особи одного вида, однако и в пределах одного вида все организмы имеют выраженные индивидуальные особенности (варианты нормы). Даже особи с одинаковыми генотипами, появившиеся в результате вегетативного размножения, различаются между собой. И клонирование не дает абсолютного сходства, поскольку на образовавшиеся организмы по-разному действуют факторы окружающей среды, вызывая формирование индивидуального фенотипа особи в соответствии с нормой реакции.

Изменчивость является обязательным и необходимым условием индивидуального развития особи. Действительно, в течение онтогенеза любого многоклеточного организма непрерывно происходит изменение его внутреннего и внешнего строения. Особенно серьезные преобразования происходят в эмбриональном периоде. Однако и в постэмбриональном периоде организм постоянно изменяется, вплоть до наступления смерти. Изменения происходят даже в течение небольшого периода жизни. Например, обильная пища или голодание приводит к изменению массы тела. Различные биологические ритмы вызывают неодинаковое состояние организма в зависимости от времени года или суток.

Каковы же материальные основы изменчивости? Их целесообразно разделить на несколько уровней. Ранее мы рассматривали и обосновывали закономерности наследования признаков, при этом постоянно указывая на гетерогенность самих признаков. Действительно, подавляющее большинство признаков имеет многочисленные альтернативные проявления, которые определяются количеством

аллелей и способами взаимодействия между генами. Кроме того, в случае *плейотропии* один ген может оказывать воздействие на проявление нескольких признаков.

В зависимости от проявления различают несколько типов изменчивости. Если признаки изменились у одной особи, изменчивость называют *индивидуальной*, если сразу у группы – *групповой*. Появление изменений под воздействием действующих на определенной территории внешних факторов называется *географической* изменчивостью. При этом изменение признака у популяций, расположенных поблизости, обычно менее резкое, нежели у популяций, значительно удаленных друг от друга географически. Такое постепенное изменение выражения признака называется *клинальной* изменчивостью. Радикальное преобразование какого-либо признака называется *качественной* изменчивостью, а пропорциональное (признак изменяется лишь в определенной степени) – *количественной*. Если имеет место воздействие определенных специфических факторов внешней среды на генетический материал, инициирующее изменение признаков, то изменчивость называется *направленной*. Соответственно, спонтанные изменения представляют *ненаправленную* изменчивость. *Онтогенетическая* изменчивость представляет собой преобразования организма в процессе индивидуального развития. Однако, несмотря на столь разнообразные формы проявления, не все измененные признаки передаются по наследству. В соответствии с особенностями наследования изменений принято выделять два типа изменчивости: *ненаследственную* и *наследственную*. Ненаследственные изменения еще называют *модификациями*.

НЕНАСЛЕДСТВЕННАЯ (ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ, ИЛИ МОДИФИКАЦИОННАЯ) ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Известно, что в зависимости от условий обитания на организм действуют различные факторы. Кроме того, интенсивность действия одних и тех же факторов может быть различной (температура, влажность, освещенность, количество и качество пищи и др.). Конечно, каждый вид занимает определенную экологическую нишу в соответствии с особенностями своей организации и по возможности не покидает ее, однако совершенно очевидно, что невозможно создать абсолютно одинаковые условия даже для двух отдельных организмов. Имеющийся в наличии любого организма генетический материал, несмотря на свою уникальность, не возник внезапно – он формировался в течение многих лет у предыдущих предковых форм в процессе постоянной борьбы за существование и отбора (выживания) носителей наиболее адаптивных сочетаний генов. Поэтому на уровне генома у каждого организма

изначально заложена возможность изменяться в течение жизни, приспосабливаясь к конкретным условиям обитания. Эти изменения не обязательно проявятся у потомства, если условия будут несколько иными. Поэтому их называют ненаследственными, или модификациями. Ч. Дарвин назвал такую изменчивость *определенной*, ввиду предсказуемости многих преобразований, или *групповой*, из-за сходного направления изменения рассматриваемого признака у всей исследуемой группы. Например, можно с уверенностью предположить появление загара у впервые появившихся на тропическом пляже курортников, если до этого их кожа долгое время не подвергалась воздействию прямых лучей солнца. И также смело можно ожидать появления у них же ожогов в случае слишком продолжительного воздействия этих лучей в первый день отдыха. Однако, наряду с групповым характером проявления, модификации также могут быть индивидуальны. В предыдущем примере мы отметили тот факт, что загар, хоть и появляется у всех, все же неодинаков – это определяется внутренними свойствами организма. Также тщетно отыскать два яблока абсолютно одинаковой формы, размера и веса в целом магазине, несмотря на то, что все плоды будут иметь характерные для данного сорта особенности.

Убедительные доказательства того, что полученные в течение жизни признаки не передаются по наследству, представил немецкий зоолог и дарвинист **А. Вейсман** (1913). Он просто отрезал хвосты у белых мышей, после чего скрещивал бесхвостых животных. Если следовать логике наследования приобретенных признаков, то удаление хвоста у родителей до размножения неминуемо должно отразиться на длине хвостов потомства. Однако А. Вейсман, обследовав 1592 особи на протяжении 22 поколений и проведя тщательный статистический анализ, пришел к выводу, что длина хвоста у потомства от прижизненного удаления его у родителей (причем до размножения) не уменьшается. Ученый объяснил это тем, что прижизненные изменения являются *соматогенными*, т. е. они затрагивают лишь соматические органы, не имеющие отношения к размножению. Тогда как передающиеся по наследству *бластогенные* изменения меняют свойства клеток генеративных органов.

Наряду с опытами А. Вейсмана с мышами можно найти немало аналогичных примеров из жизни людей, когда они сами словно ставят на себе генетические эксперименты. Известно, что многие жители экзотических стран имеют свое представление о красоте, часто не понимаемое другими. Для этого они всячески изменяют свою внешность. Например, девочкам обувают ногу в деревянную колодку, дабы она оставалась маленькой, или с детства надевают на шею кольца, чтобы постепенно удлинить ее, подпиливают зубы или отрезают клитор – вариантов очень много! Не остаются в стороне и мужчины – они могут удлинять губы,

вставляя в преддверие ротовой полости деревянную пластинку, или протыкать носы. Во многих странах молодым людям наносят шрамы в виде ритуального узора. Однако дети у таких людей неизменно рождаются обычными – с нормальными ступнями, губами, носами и нетронутой кожей. Следовательно, ни одно из таких приобретенных в ходе жизни «украшений» невозможно передать по наследству дочери или сыну, и каждому из них для этого приходится прибегать к механическим вмешательствам извне. Также ясно, что сын известного культуриста с гипертрофированной мускулатурой без соответствующих тренировок не сможет обладать физическими качествами отца.

Норма реакции. Для нормального существования организм нуждается в определенном спектре факторов окружающей среды, совокупность которых составляет специфическую для каждого вида *экологическую нишу*. Однако действующие на организм внешние факторы постоянно изменяют свою интенсивность. Меняются как абиотические (освещенность, температура, влажность и др.), так и биотические (состав и количество пищи, различные типы взаимоотношений и др.) факторы. Совершенно ясно, что, если бы организм получал жестко очерченную установку на неизменность всех своих признаков, он был бы не способен приспосабливаться и, соответственно, выживать. Но, к счастью, на самом деле наследуется способность пластично формировать признак сообразно действующим условиям. Например, при изменении температуры окружающей среды изменяется активность биохимических реакций, листья поворачиваются вслед за движением солнца по небосводу, добиваясь тем самым оптимального освещения, и т. д. Известно, например, что масса тела человека может широко варьировать и составлять от нескольких десятков до нескольких сотен килограммов, также человек может жить при разной температуре воздуха. Однако способность изменяться не абсолютна и для каждого фактора имеет место максимальная и минимальная интенсивность действия, за пределами которых происходят необратимые изменения в организме, влекущие за собой смерть от истощения или ожирения в первом случае и от переохлаждения или перегрева – во втором. Диапазон возможных фенотипических изменений признака (модификаций) называется *нормой реакции*. Причем для разных признаков ее размах может быть не только широким (как в приведенных выше примерах), но и узким, например, цвет радужной оболочки глаза или определение пола у крокодилов в зависимости от температуры – пол может быть или мужским, или женским, но никаким другим.

Для каждого организма границы нормы реакции очерчены генотипом, преодолеть которые нельзя. Учитывая это, легко понять, почему люди обладают разными возможностями или почему спортсмены при одинаковых тренировках и сходном питании демонстрируют столь непохожие результаты. Однако непосредственное

проявление признака зависит от среды. Те же спортсмены физически не смогут постоянно показывать наивысшие результаты. Пика формы они достигают только к соревнованиям, к которым они себя целенаправленно готовят, строго соблюдая режим, тем самым добиваясь нужных изменений состояния организма.

Окраска шерсти у гималайского кролика зависит от температуры воздуха. Так, при 30°С крольчата вырастают полностью белыми, а если температуру снизить до 20°С, у кроликов появляются пятна вокруг носа, а также чернеют лапы, уши и хвост. Добиться роста черной шерсти в нужном месте можно искусственно, если выбрить ее на интересующем участке кожи и охлаждать эту область, например, льдом.

Также в зависимости от температуры изменяется окраска лепестков на цветках примулы – с белой при 30 – 35°С на красную при 15 – 20°С. У водного растения стрелолиста в воде, на ее поверхности и в воздухе образуются листья различной формы. Поэтому механизм проявления признака можно рассматривать как взаимодействие генотипа с окружающей средой.

Известно, что один и тот же признак у разных особей проявляется неодинаково интенсивно. Например, ультрафиолетовые лучи вызывают потемнение кожи, однако степень пигментации может широко варьировать от едва заметной до почти черной. Поэтому для оценки степени выраженности изучаемого признака генетики используют понятие *экспрессивность*. Этот показатель зависит от генотипа (выявлено, что пигментация кожи интенсивнее проявляется у обладателей большего числа доминантных аллелей, контролирующих этот признак). Наряду с генотипом, на экспрессивность также влияет среда – тот же загар напрямую зависит от полученного количества ультрафиолетовых лучей. Поэтому фенотипическое проявление признака определяется взаимодействием генотипа со средой.

Однако обладание изучаемым геном далеко не всегда означает, что он проявится в фенотипе. В ряде случаев этого может и не произойти. Так, у дрозофил мутировавший ген Lobe (L) вызывает уменьшение размера глаз, причем с варьирующей экспрессивностью (от почти нормальных глаз до полного их отсутствия). Но проявляется этот ген не у всех носителей его, а только у 75%. Следовательно, у 25% мух этот ген не проявится вовсе. Относительная доля особей, у которых проявился исследуемый признак, называется *пенетрантностью*. В разных случаях пенетрантность имеет неодинаковое значение, например, у врожденного вывиха бедра она составляет лишь 20%, у сахарного диабета – 65%, а у аллелей гена, определяющего группу крови пенетрантность полная. Оба термина – «экспрессивность» и «пенетрантность» – ввел в науку выдающийся отечественный генетик **Н. В. Тимофеев-Ресовский** в 1927 г.

Типы модификаций. Большинство из полученных в течение жизни преобразований являются *адаптивными*. Это вполне понятно, потому что, изменяясь, организм подстраивается под окружающую среду. В частности, животные, линяя, оптимально изменяют густоту шерсти и ее окраску. Физические нагрузки усиливают кровоснабжение функционирующих мышц, тем самым стимулируют их рост и адаптируют организм. Пигментация кожи защищает ее от ультрафиолетовых лучей. У растущих в тени растений более длинные междоузлия, что способствует увеличению общей длины побега и помогает ему достичь более освещенного верхнего яруса. Одуванчики, произрастающие в долине, обычно имеют высокий цветонос, поскольку температура ночью уменьшается несильно. По мере увеличения высоты над уровнем моря цветонос становится короче и у горных форм его длина минимальна. Это также является адаптацией, поскольку в горах ночью холодно и плотно окруженный листьями цветок на коротком цветоносе значительно лучше защищен.

Вместе с тем возможно также появление неадаптивных модификаций. Обычно они возникают, если организм оказался в необычных для его вида условиях. Так, у растения водяной гречихи развитие во влажном воздухе приводит к появлению листьев, плавающих на воде. Неадаптивные модификации называются *морфозами*. Нередко они фенотипически похожи на известные для этого вида мутации и называются *фенокопиями* (*греч*. phaino – являю, *лат*. copia – множество, запас) таких мутаций. Известно немало фенокопий у дрозофил, например, воздействие на мух соединениями бора приводит к отсутствию глаз, серебра – появлению желтой окраски тела, а ртути – появлению тонких щетинок. Интересно, что возможен и обратный процесс, когда внешнее воздействие приводит к проявлению нормального фенотипа у носителей мутировавшего гена. В качестве примера можно привести увеличение длины крыльев у дрозофил с мутацией зачаточных крыльев при воздействии на них высокой температурой.

Однако все эти изменения проявляются только при воздействии определенного фактора (физического, химического или биологического), если это воздействие прекращается, то фенотип возвращается к своему нормальному состоянию. Фенокопии сохраняются в течение всей жизни только тогда, когда преобразующий внешний фактор действует в период эмбрионального развития изменяемого органа. Но и в таком случае измененный признак не передается по наследству.

Известны примеры, когда особенности, приобретенные в ходе онтогенеза под воздействием внешней среды, проявляются у потомства. Это явление обнаружил **В. Иолос**. Он воздействовал на инфузорий ядами слабой концентрации, что приводило к повышению устойчивости микроорганизмов к таким веществам. Это свойство сохранялось и у дочерних клеток, образовавшихся

в результате бесполого размножения. Однако признак исчезал после первого же полового процесса у инфузорий. Известны такие случаи и у многоклеточных. В частности, воздействие на куколок самок колорадского жука высокой или, наоборот, низкой температурой приводит к изменению окраски взрослых насекомых. Этот признак не исчезает у потомства и проявляется в течение нескольких поколений, после чего возвращается к своему обычному фенотипу. Модификационные изменения, передающиеся по наследству в течение нескольких поколений, называются *длительными модификациями*.

Модификационная изменчивость имеет большое значение и для хозяйственной деятельности человека. Зная особенности реагирования домашних животных и культурных растений на внешние факторы, можно направленно изменять условия содержания или возделывания, чтобы получить максимально высокий экономический эффект.

НАСЛЕДСТВЕННАЯ (ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ) ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Сюда относят те изменения признаков, которые передаются по наследству и впоследствии проявляются у потомства. Ч. Дарвин назвал такой тип изменчивости *неопределенной,* или *индивидуальной*, поскольку изначально невозможно определить, какие появятся изменения, кроме того, они всегда индивидуальны. Различают два типа наследственной изменчивости: *комбинативную* и *мутационную*.

Комбинативная изменчивость

Этот тип изменчивости возникает при сочетании имеющихся генов и их аллелей в процессе осуществления различных этапов полового размножения. Важно помнить, что при этом **не происходит никаких химических преобразований непосредственного носителя наследственной информации – молекул ДНК**. Следовательно, **комбинативная изменчивость не приводит к появлению новых генов или их аллелей** – у потомков проявляются признаки родителей и их предков, но в разных сочетаниях. Элементарной (наименьшей) единицей рекомбинаций генетического материала, вызывающей появление новых сочетаний, является *рекон*, который соответствует паре нуклеотидов двухцепочечной молекулы ДНК или одному нуклеотиду в одноцепочечных молекулах нуклеиновых кислот вирусов. Рекон нельзя разделить в процессе кроссинговера, и он всегда передается целиком. Комбинация наследственного материала у эукариот достигается тремя способами:

1. Рекомбинацией генов в процессе кроссинговера во время профазы первого деления мейоза, когда гомологичные хромосомы обмениваются участками, в результате появляются хромосомы с новыми сочетаниями аллелей (следует отметить, что кроссинговер приводит к новому сочетанию признаков лишь в том случае, если в гомологичных хромосомах содержатся различные аллели гена – например, зеленая или желтая окраска семян, если же аллели одинаковые, то, несмотря на обмен участками, выражение признака не изменится). 2. Независимым расхождением хромосом в анафазе первого деления мейоза, когда материнские и отцовские хромосомы расходятся в дочерние клетки в случайном порядке, что приводит к самым разнообразным комбинациям этих хромосом, и в результате все образовавшиеся при мейозе гаметы имеют между собой генетические различия. 3. Случайным характером встреч гамет при оплодотворении.

У прокариот отсутствует половое размножение в привычном понимании этого процесса. Однако при определенных условиях и у них также имеет место рекомбинация наследственной информации, причем как ДНК нуклеоида, так и цитоплазматической ДНК – плазмид (более подробно о плазмидах рассказано в разделе, посвященном генетическому аппарату прокариот).

Таким образом, различные механизмы комбинативной изменчивости приводят к тому, что каждая зигота имеет уникальный набор наследственной информации. Именно этим можно объяснить имеющиеся различия между потомками одних родителей. Рекомбинация генетического материала имеет чрезвычайно важное значение в эволюционном процессе, поскольку она создает неисчерпаемое разнообразие генотипов, что делает популяцию гетерогенной. Появление неодинаковых, а следовательно, неравноценных организмов одного вида открывает широкие возможности для естественного отбора оставлять лишь наиболее удачные сочетания наследственных признаков. Поскольку новые организмы со временем также включаются в половое размножение, процесс совершенствования генетического состава идет непрерывно.

Мутационная изменчивость

В отличие от комбинативной изменчивости, обязательным условием *мутационной изменчивости* является качественное изменение наследственного субстрата. В результате происходит образование новых аллелей или, напротив, утрата уже имеющихся. Это приводит к появлению у потомков принципиально новых признаков, отсутствующих у родителей.

Основные положения теории мутаций изложил **Г. де Фриз** (1901 – 1903). Именно он ввел термин *мутация* для обозначения

скачкообразного, прерывного изменения наследственного признака. Основные положения его теории во многом сохранили свое значение. Тезисно они выглядят следующим образом: 1. Мутации возникают внезапно, без промежуточных стадий, как скачкообразное изменение признака. 2. Появившиеся новые формы проявляют устойчивость и передаются по наследству. 3. Мутации отличаются от ненаследственных изменений тем, что не образуют непрерывных рядов и не группируются вокруг определенного «среднего типа»; мутации – это качественные изменения. 4. Мутации очень разнообразны, среди них есть как полезные для организма и вида, так и вредные. 5. Возможность обнаружения мутаций зависит от числа проанализированных особей. 6. Одинаковые мутации могут возникать неоднократно.

Фактический материал для теории мутаций Г. де Фриз получил в серии опытов с растением ослинник, или энотера.

В дальнейшем В. Иогансен получил неопровержимые доказательства появления мутаций в опытах на чистых (гомозиготных) линиях фасоли и ячменя (1908 – 1913). Все последующие годы мутации активно исследовались многими выдающимися учеными, в результате это привело к широкому практическому использованию полученных данных в медицине и хозяйственной деятельности человека. Выявлено, что мутационной изменчивости подвержены все формы клеточных организмов, а также вирусы. В настоящее время термином «мутация» принято обозначать **любые изменения наследственного материала, передаваемые по наследству.** Признак, который имелся до изменения, называется *диким*, и измененный – *мутантным*.

Классификация мутаций. Единой классификации мутаций не существует, и разделение наследственных изменений на группы осуществляется по многим показателям.

По характеру изменения наследственного материала мутации подразделяются на *генные*, *хромосомные* и *геномные*. В зависимости от направления мутации бывают *прямыми* (из дикого типа возникает мутантный) и *обратными* (реверсии), когда мутация приводит к ранее существовавшему дикому типу. При этом важно помнить, что строго дикого типа в природе вообще не бывает, поскольку любой ныне дикий аллель когда-то также появился в результате мутации аллеля более раннего дикого типа, который, в свою очередь, возник сходным образом. По проявлению в гетерозиготном состоянии генотипа мутации могут быть *доминантными* (если мутантный аллель всегда проявляется) и *рецессивными* (если мутантный аллель проявляется только в гомозиготном состоянии; большинство мутаций, сохранившихся в ходе естественного отбора, являются именно рецессивными). В зависимости от участия человека различают *спонтанные* мутации, которые

возникают в природных условиях без влияния со стороны человека, и *индуцированные* (*лат.* inductio – наведение, побуждение) мутации, возникшие на фоне направленного воздействия каких-либо факторов на генетический материал по замыслу экспериментатора. По степени влияния на жизнедеятельность организма мутации делят на *полезные*, *нейтральные* и *вредные* (крайним выражением такого рода мутаций являются *летальные* мутации). Такие характеристики мутаций являются универсальными, т. е. они применимы ко всем организмам.

Для отдельных форм также применимы более конкретные классификации. В зависимости от локализации в клетке мутации могут быть *ядерными* и *цитоплазматическими* (изменения ДНК митохондрий и пластид у эукариот, а у прокариот – плазмид). В зависимости от типа клеток: мутации, происходящие в соматических клетках, называются *соматическими* (следует отметить, что этот тип мутаций не передается потомству при половом размножении), происходящие в половых клетках – *генеративными*. По фенотипическому проявлению мутации подразделяются на *морфологические*, *физиологические*, *биохимические*, *поведенческие* и др. Кроме перечисленных выше, существует немало более частных классификаций мутаций, основанных на каком-либо узком показателе, однако мы их оставим без внимания, так как это предмет специальной литературы. Ниже мы более подробно рассмотрим наиболее важные мутации.

Генные (точечные) мутации, или трансгенации представляют собой неопределяемые цитологическими методами химические изменения нуклеиновой кислоты в пределах отдельных генов. Эти изменения могут выражаться в нарушении пар нуклеотидов и сдвиге рамки считывания. В результате при транскрипции появляется измененная мРНК и, соответственно, полипептид с иной последовательностью аминокислот при трансляции. Напоминаем, что именно определенная последовательность аминокислот определяет особую структурную укладку молекулы полипептида, что обеспечивает специфические свойства белка. Изменение последовательности нуклеотидов при генной мутации, таким образом, приводит к появлению иного белка с другими функциями. Генные мутации часто являются причиной наследственных болезней, связанных с изменением обмена веществ.

Наименьшая часть молекулы нуклеиновой кислоты, изменение которой приводит к появлению нового признака (или преобразованию уже существующего), называется *мутоном*. Установлено, что мутон соответствует паре нуклеотидов в двухцепочечной молекуле ДНК или одному нуклеотиду в одноцепочечной молекуле нуклеиновой кислоты у вирусов. Соответственно этому генные мутации, охватывающие один сайт генного локуса, называются

односайтовыми, несколько – *многосайтовыми*. В результате генных мутаций происходит изменение аллелей генов и их количество в генофонде популяции (и вида в целом) возрастает. Это приводит к *множественному аллелизму*. Напоминаем, что это понятие относится исключительно к генофонду, поскольку отдельная особь не может одновременно содержать более двух разных аллелей отдельного гена в гетерозиготном состоянии, а в гомозиготном состоянии оба аллеля одного гена одинаковы. Примером тому служит серия аллелей, определяющих окраску глаз у дрозофилы – красная (дикий тип), белая, вишневая, абрикосовая, эозиновая, цвета слоновой кости и т. д. (всего более десяти).

Генные мутации являются самыми распространенными – до 10% половых клеток у растений и животных имеют их. Однако вероятность мутации отдельного гена очень мала – в среднем $10^{-5} - 10^{-7}$, поэтому высокую относительную долю гамет, несущих измененный генетический материал, следует отнести к огромному количеству генов в геноме.

Как мы уже отмечали выше, генные мутации выражаются двумя способами: при изменении пар нуклеотидов и при сдвиге рамки считывания. Изменение нуклеотидной последовательности может быть в виде транзиции или трансверсии. В случае *транзиции* одно пуриновое основание в паре нуклеотидов заменяется на другое пуриновое, а пиримидиновое, соответственно, на другое пиримидиновое. Например:

A (пурин) *T (пиримидин)* → **G (пурин)** *C (пиримидин)*, GC → AT, TA → CG и CG → AT.

При *трансверсии*, напротив, пуриновое основание замещается пиримидиновым, а пиримидиновое, соответственно, пуриновым:

A (пурин) *T (пиримидин)* → *C (пиримидин)* **G (пурин)**, AT → TA, GC → CG, CG → AT.

Мутации, сопровождаемые изменением или заменой оснований в нуклеиновой кислоте, составляют примерно 20% общего числа генных мутаций. Значительно чаще происходят мутации, обусловленные *сдвигом рамки считывания*. Их механизм состоит в *выпадении имеющихся* (делеция) или *вставки лишних пар нуклеотидов*.

Хромосомные мутации (перестройки, или аберрации) представляют собой внутрихромосомные изменения или межхромосомные обмены. Хромосомные перестройки встречаются только у эукариот, поскольку лишь они обладают дискретными линейными хромосомами. У прокариот и тем более вирусов генетический материал имеет иную структурную организацию (см. разделы,

посвященные прокариотической клетке и вирусам). Они могут возникать как спонтанно, так и под инициирующим воздействием мутагенов. В ходе любых хромосомных перестроек сначала происходит разрыв хромосомы, а затем осуществляется соединение фрагментов. Причем выделенные фрагменты либо удаляются и утрачиваются, либо встраиваются в ту же или в другую хромосому.

Внутрихромосомные перестройки представляют собой различного типа структурные изменения в пределах одной хромосомы (рис. 392). Потеря участка хромосомы называется *делецией* (или нехваткой) – ABC**D**EFGH → ABCEFGH (выделен утраченный ген). Впервые делецию одной из хромосом у дрозофилы обнаружил **К. Бриджес** (1917), причем это было первым открытием явления хромосомных мутаций вообще. В результате этой делеции у мух появляются вырезки края крыла. Нехватка концевого участка хромосомы называется *дефишенси* – ABCDEFG**H** → ABCDEFG (выделен утраченный ген). Нехватки хромосом могут быть большими и малыми. Большие обычно летальны в гомозиготном состоянии (или гемизиготном состоянии, если отсутствует участок единственной Х-хромосомы у мужчин). Причина этого, по-видимому, состоит в том, что при делеции утрачивается слишком большое количество генов, определяющих развитие органов и реализацию жизненно важных функций организма. Жизнеспособность гетерозигот объясняется тем, что имеется возможность проявления генов, локализованных в неповрежденной гомологичной хромосоме.

У человека делеция в коротком плече пятой хромосомы в гетерозиготном состоянии служит причиной болезни «кошачьего крика». Это заболевание сопровождается характерным «мяукающим» криком младенцев, а также малым размером головы (микроцефалия) и умственной отсталостью. Больные дети очень редко доживают до 10 – 12 лет. Известны также и другие тяжелые заболевания, которые развиваются у человека при делеции хромосом (также в гетерозиготном состоянии).

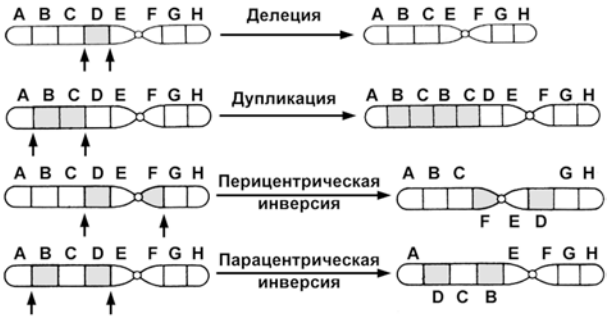


Рис. 392. *Различные типы внутрихромосомных перестроек*

Возникновение делеций связано с разрывами в хромосоме. Если это происходит не на конце, а в средней части хромосомы, то разорванные участки соединяются и хромосома укорачивается. Выпадение одновременно

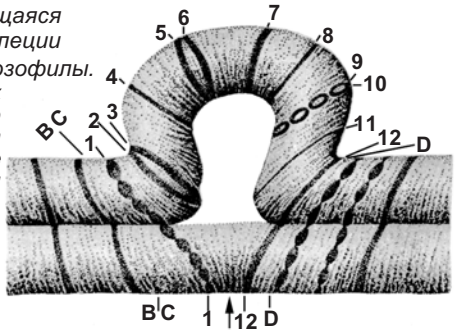


Рис. 393. *Петля, образующаяся при гетерозиготности по делеции в хромосомах слюнных желез дрозофилы. Изображен лишь участок конъюгирующих Х-хромосом личинки, гетерозиготной по Notch. В нижней хромосоме отсутствует участок между 3С2 и 3С11, в результате чего участки 3С1 и 3С12оказались рядом (по Айала и соавт.)*

обоих концевых участков приводит к образованию кольцевой молекулы (напоминаем, что на каждом конце хромосом располагаются теломеры, которые, кроме других функций, также препятствуют «слипанию» концов хромосомы, как это имеет место у прокариот). Если из хромосомы выделяется крупный участок, то он, в свою очередь, может замкнуться в кольцо. Утраченные фрагменты хромосом неизбежно разрушаются при делении клетки, поскольку они не обладают центромерами. Напоминаем, что центромеры являются местом инициации роста кинетохорных микротрубочек и, не имея их, участки хромосом любых размеров неспособны встраиваться в метафазную пластинку и, соответственно, распределяться по дочерним клеткам при анафазе.

Делеции можно обнаружить цитологическими методами – обычно по наличию петли, которая образуется при конъюгации гомологичных хромосом в зиготене профазы первого деления мейоза (рис. 393).

Дупликации (или повторы) представляют собой повторение какого-либо участка хромосомы. Повторяющиеся участки образуют *тандемы*, которые могут быть прямыми, если последовательность генов в них идет в одном направлении – **ABCBC**DEFGH, или обращенными (инвертированные), если последовательность генов в повторяющихся участках противоположна – **ABCCB**DEFGH (рис. 394). Дупликация, расположенная на конце хромосомы, называется *концевой* – **ABAB**CDEFGH. Многократные повторы (более двух раз) называются *мультипликациями* (или *амплификациями*) – AB**CDCDCD**EFGH (во всех примерах выделены повторяющиеся участки).

Примером фенотипического проявления дупликации может служить уменьшение размеров глаз у дрозофилы (в связи с уменьшением числа омматидиев в сложных фасеточных



Рис. 394. *Основные типы дупликаций*

глазах насекомого). В наибольшей степени уменьшение глаз проявляется у гомозиготных самок и самцов, поскольку мутация происходит в Х-хромосоме. Однако и у гетерозиготных самок глаза меньше дикого типа, поскольку наследование этого признака идет по принципу неполного доминирования.

Основной причиной появления дупликаций (и делеций тоже!) является разрыв хромосом. К этому могут привести самые разные факторы: ионизирующая радиация, химические мутагены, вирусы и др. Однако основной причиной разрывов и последующих мутаций генетики считают *неравный кроссинговер*. Он возникает при неправильной конъюгации гомологичных хромосом в фазе зиготены профазы первого деления мейоза.

Дупликации значительно менее опасны для жизнедеятельности организма, нежели делеции, поскольку здесь не происходит утраты генетической информации. Более того, повторы генов могут даже быть полезны. Например, парные гены определяют синтез полипептидов гемоглобина человека. Эти мутации весьма часты – примерно 10% генома мыши представляют собой повторяющиеся участки (значительная их часть остается в нетранскрибируемом гетерохромтатине).

Инверсии представляют собой внутрихромосомные перестройки, в процессе которых происходит поворот участка хромосомы на 180° – ABC**DEF**GH → ABC**FED**GH (выделен инвертированный участок – см. рис. 392). В зависимости от того, захватывается ли область центромеры, инверсии подразделяются на *парацентрические* (если центромера не включается в оборачиваемый участок хромосомы) и *перицентрические* (если центромера также разворачивается). Такие перестройки, как правило, происходят в средней части хромосом и не захватывают область теломеры. Видимо, это связано с тем, что теломера препятствует слипанию хромосом, а срединные участки, разорвавшись, демонстрируют высокую способность слипаться концами.

Часто инверсии приводят к летальному исходу в рецессивном состоянии. Кроме того, эти мутации подавляют кроссинговер у гетерозигот (точнее образовавшиеся в результате кроссинговера гетерозигот рекомбинации делают организм нежизнеспособным), что может указывать на наличие инверсий. *У гомозигот инверсии не препятствуют кроссинговеру.*

Цитологически инверсии обнаруживаются по наличию у гетерозигот характерных петель, которые возникают между гомологичными хромосомами (нормальной и измененной), в процессе конъюгации. В хромосоме может быть не одна, а две инверсии, перекрывающиеся полностью, частично или не перекрывающиеся вовсе. В случае одиночного кроссинговера при парацентрической инверсии образуется одна хроматида с двумя центромерами и одна без центромеры. Обе структуры утратятся в ходе анафазы, поэтому в результате мейоза образуются не четыре гаметы, а две гаметы.

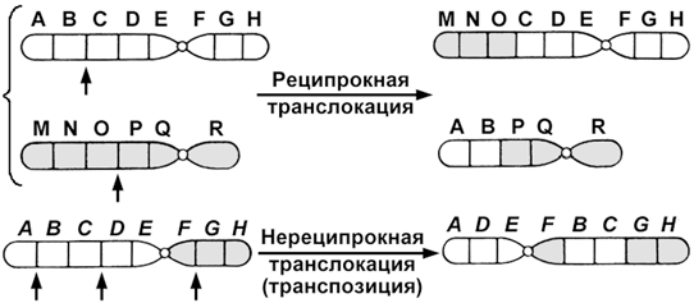


Рис. 395. *Различные типы транслокаций (по Айала и соавт., с изменениями)*

При перицентрической инверсии (также у гетерозигот) перенос центромер не происходит и расхождение хромосом в анафазе не нарушается. Однако у части хромосом происходят делеции, что также уменьшает количество гамет с полным набором генов.

Межхромосомные перестройки представляют собой одно- или двустороннее перемещение участков с одной хромосомы на другую, а также взаимодействие негомологичных хромосом. Взаимный (или реципрокный) обмен фрагментами между негомологичными хромосомами называется *транслокациями* (рис. 395). Это явление впервые было обнаружено **Дж. Беллингом** (1915) в опытах на бархатных бобах. Позднее **К. Штерн** (1926) выявил перенос фрагмента Y-хромосомы на X-хромосому у дрозофил.

Схематично обмен генов при транслокации выглядит следующим образом: если одна хромосома имеет последовательность генов ABCDEFGH, а другая MNOPQR, то после реципрокного обмена последовательность генов в хромосомах будет **MNO**CDEFGH и **AB**PQR (выделены перемещенные гены). Приведенный случай демонстрирует обмен фрагментами одинаковой длины, однако также может происходить перенос неравных по длине участков (один меньше, а другой больше). При некоторых транслокациях возможен перенос фрагмента, содержащий центромеру, тогда появляется хромосома с двумя центромерами, а также фрагменты без центромер, которые впоследствии утратятся в процессе деления клетки.

Следствием транслокаций является изменение групп сцепления генов, т. е. гены, ранее находившиеся в разных хромосомах и, соответственно, в разных группах сцепления, при транслокациях оказываются сцепленными. Это приводит к тому, что гены негомологичных хромосом наследуются сцепленно. При этом жизнеспособными оказываются лишь те гаметы животных и споры растений, которые несут родительские сочетания хромосом. Нарушение групп сцепления делает возможным обнаружение этих мутаций генетическими методами.

Напоминаем, что в стадии зигонемы профазы первого деления мейоза гомологичные хромосомы (каждая из которых состоит из двух сестринских хроматид) притягиваются друг к другу и,

конъюгируя, образуют бивалент посредством синаптонемального комплекса (подробно об этом рассказывается в разделе, посвященном мейозу). При этом важно помнить, что участки гомологичных хромосом, несущие аллели одинаковых генов, в биваленте располагаются один напротив другого, именно они и притягиваются друг к другу. Если произошла транслокация, то конъюгация хромосом происходит иначе. Все дело в том, что в результате взаимного обмена участками между негомологичными хромосомами у гетерозигот по транслокации притягиваются не только две гомологичные хромосомы, но также две другие, с одной из которых произошел обмен. Это происходит из-за того, что гомологичные участки в изменившихся группах сцепления оказываются во всех четырех хромосомах и они, как им и положено, взаимно притягиваются. Таким образом, по гомологичным участкам у гетерозигот по транслокациям конъюгируют не две, а четыре хромосомы. В результате этого образуются не биваленты (состоящие из двух d-хромосом), а квадриленты (состоящие из четырех d-хромосом). При этом конъюгирующие хромосомы образуют характерную фигуру в виде креста, которую можно визуально наблюдать в световом микроскопе. Транслокации подавляют кроссинговер.

В отличие от кроссинговера, когда обмениваются гомологичными участками гомологичные хромосомы, транслокации приводят к образованию хромосом с нарушенными (измененными) последовательностями не аллелей, а отдельных генов. В результате расхождения таких хромосом из шести возможных сочетаний четыре гаметы оказываются с нарушенными хромосомами (делециями или дупликациями) и лишь две из них с полноценными. Этим объясняется тот факт, что гетерозиготы по транслокациям часто бывают стерильными – большинство продуцируемых ими гамет дефектны.

Транспозиции представляют собой перемещение участка в пределах одной хромосомы, что приводит к изменению последовательности генов в группе сцепления, либо односторонний перенос этого участка в другую хромосому. Такие переносы осуществляются с участием подвижных генетических элементов, которые имеются как у прокариот, так и у эукариот. Открытие подвижных генетических элементов принадлежит **Б. Мак-Клинтоку** (1947), который изучал хромосомные разрывы у кукурузы.

Робертсоновские перестройки представляют собой слияние двух негомологичных хромосом, в результате чего образуется одна более крупная хромосома. Эти преобразования названы по имени **У. В. Робертсона**, объяснившего уменьшение числа хромосом возможным их слиянием. Полагают, что противоположный процесс – разделение хромосомы на две – встречается значительно реже.

Геномные мутации характеризуются изменением числа хромосом, которые могут быть некратными или кратными.

Некратное изменение числа хромосом в диплоидном наборе называется *гетероплоидией*, или *анэуплоидией*. Это может сопровождаться отсутствием одной из хромосом – *моносомия* по данной паре хромосом или всей пары гомологичных хромосом – *нуллисомия*. Наличие одной или нескольких лишних хромосом называется *полисомией*, которую, в свою очередь, подразделяют на *трисомию*, если одна хромосома лишняя, *тетрасомию* – при наличии двух лишних хромосом и т. д. Название в данном случае определяется количеством гомологичных хромосом, например, если к двум имеющимся добавляется одна лишняя, то это трисомия, если лишних две, то всего таких гомологичных хромосом четыре и нарушение называется тетрасомией и т. д. Все эти изменения отражаются и на фенотипе, так как сопровождаются либо недостатком, либо, соответственно, избытком генов. Причиной возникновения *гетероплоидии* является нарушение расхождения хромосом в процессе мейоза. Если гомологичные хромосомы или хроматиды не разошлись, то в одну из гамет попадут сразу две хромосомы, а в другую ни одной. Соответственно, при участии таких гамет в оплодотворении образуется зигота с измененным числом хромосом. Явление гетероплоидии впервые было обнаружено **К. Бриджесом** в опытах по изучению наследования сцепленных с полом признаков у дрозофилы.

Гетероплоидия возможна как у аутосом, так и у половых хромосом. Очень часто она сопровождается серьезными заболеваниями и даже может служить причиной летального исхода. В частности, моносомия (отсутствие одной из гомологичных хромосом) у спорофитов растений обычно летальна. У дрозофил моносомия по четвертой хромосоме приводит к появлению более мелких и менее фертильных мух. Однако моносомия по второй или третьей хромосомам у тех же мух вызывает летальный исход, что указывает на неравноценность расположенных в этих хромосомах генов. Воздействие полисомии на споры растений неодинаково. Так, в микроспорах гаметофит не развивается, а в мегаспорах лишняя хромосома не оказывает влияния на развитие женского гаметофита.

Неправильное расхождение хромосом возможно не только в процессе мейоза, но также и митоза (рис. 396). Дальнейшее деление таких клеток приводит к увеличению их числа. Результатом этого будет многоклеточный организм, часть клеток которого будет иметь измененное число хромосом и проявлять различные свойства. Нахождение в организме клеток одного типа с различными свойствами называется *мозаицизмом*. Относительная доля измененных клеток зависит от того, на какой стадии дробления произошло неправильное расхождение хромосом – чем это произошло раньше, тем больше будет измененных клеток в развивающемся организме. Тогда, как в случаях нарушения расхождения хромосом при мейозе, образуются гаметы, последующее участие которых

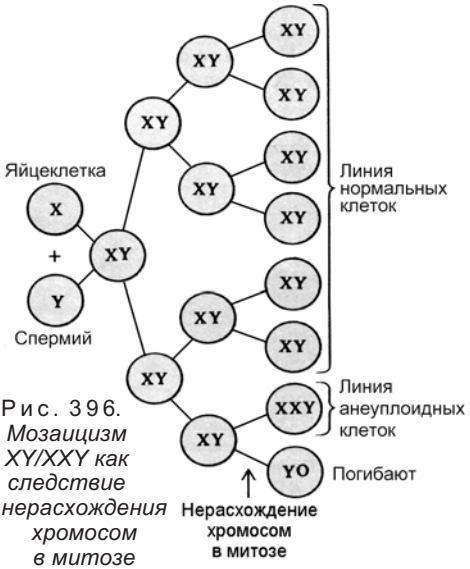


Рис. 396. *Мозаицизм XY/XXY как следствие нерасхождения хромосом в митозе (по Айала и соавт.)*

в оплодотворении приведет к образованию организма, все клетки которого будут изменены.

Кратные изменения числа наборов хромосом выражаются в *гаплоидии* и *полиплоидии*. При **гаплоидии** все хромосомы в кариотипе представлены в единственном числе. Напомним, что у диплоидных организмов каждая хромосома имеет гомологичную пару с теми же генами, но, возможно, с другими аллелями этих генов. Следует указать, что изменение числа наборов хромосом далеко не всегда говорит о мутации. Многие исследователи вообще не считают мутациями хромосомные изменения. Например, у высших растений в обязательном порядке происходит закономерное чередование гаплоидного поколения (гаметофит) и диплоидного (спорофит, подробнее об этом говорится в разделе, посвященном высшим растениям). Известны гаплоидные формы у грибов и водорослей. У многих простейших (жгутиконосцы, споровики) первое деление зиготы представляет собой мейоз, в результате которого образуются гаплоидные клетки. Даже среди высокоорганизованных многоклеточных организмов могут иметься особи с гаплоидным набором хромосом (самцы перепончатокрылых – пчел, муравьев и др.). Наконец гаплоидные клетки (гаметы) образуются у всех организмов, размножающихся половым путем.

Индуцированное получение гаплоидных организмов имеет прикладное значение, поскольку в гаплоидных клетках легче дифференцировать полезные и вредные мутации. А дальнейший перевод гаплоидов в диплоиды позволяет получать растения с нужными качествами. Для получения индуцированных гаплоидных организмов используют различные методы: искусственное опыление пыльцой с ядрами, предварительно убитыми проникающей радиацией или пыльцой другого вида; задержкой опыления (для стимуляции деления неоплодотворенной яйцеклетки). Изредка в семенах растений развивается два зародыша (по аналогии с животными их называют близнецами), один из которых является нормальным диплоидным, а второй – гаплоидным.

Полиплоидия приводит к кратному увеличению числа наборов хромосом. Полиплоидными считаются организмы, имеющие более двух наборов хромосом. При этом различают *сбалансированные полиплоиды*, содержащие четное количество наборов – 4n, 6n, 8n,10n и т. д., и *несбалансированные* с нечетным количеством наборов – 3n, 5n, 7n, 9n и т. д. При этом у несбалансированных полиплоидных организмов часто имеют место дефекты в процессе мейоза из-за невозможности правильной коньюгации нечетного количества хромосом и нарушений при их расхождении.

Как и гаплоидия, полиплоидия значительно более распространена у растений, особенно цветковых, где их доля составляет почти половину (большинство культурных растений полиплоидны). Для голосеменных растений полиплоидия нехарактерна.

Макронуклеусы гетероядерных простейших (инфузорий) высокополиплоидны. У многоклеточных животных полиплоидия всего организма встречается лишь у некоторых гермафродитов (например, у земляных червей) и у форм, размножающихся партеногенетически (некоторые чешуекрылые, жесткокрылые, полужесткокрылые, ракообразные, рыбы и земноводные). Кроме того, у многих животных имеет место полиплоидия клеток отдельных органов (например, печени млекопитающих, слюнных желез и мальпигиевых сосудов некоторых насекомых), что получило название *эндополиплоидии*.

Установлено, что климат влияет на степень распространенности полиплоидных организмов – их становится больше по мере приближения к арктическим и антарктическим широтам, а также в условиях высокогорья.

Увеличение числа одинаковых геномов называется *автополиплоидией*. Примером тому является многократное увеличение наборов хромосом в макронуклеусе инфузорий (более тысячи раз). Автополиплоидия может возникать спонтанно и искусственно. Спонтанная может происходить в случаях нарушений расхождения хромосом в процессе мейоза при спорогенезе. Образовавшиеся в результате этого не гаплоидные, а диплоидные споры впоследствии продуцируют также диплоидные гаметы. Если плоидность увеличивается в соматических клетках, то это приводит к появлению *мозаицизма*, когда в организме одновременно присутствуют и диплоидные и полиплоидные клетки. Причиной этому может быть репликация хромосом, которая не сопровождается последующим разделением клеток.

Индуцированное увеличение плоидности вызывает живой интерес селекционеров, поскольку позволяет получить высокопродуктивные растения. В отличие от гаплоидных (которые имеют меньшие размеры, нежели диплоиды), полиплоидные формы высших

растений имеют большие размеры. Однако увеличение плоидности приводит к росту продуктивности лишь до определенных пределов, превышение которых может привести к обратному результату – появлению более слабых растений. Обычно для этого используют вещества, препятствующие расхождению d-хромосом, например, колхицин, который способен связываться с тубулином и блокировать тем самым полимеризацию необходимых для образования веретена деления микротрубочек. Экспериментально можно добиться появления триплоидности у тритонов, если воздействовать на яйца аномально высокой или, наоборот, низкой температурой.

Наличие нескольких наборов хромосом вносит определенные изменения в процессе мейоза. Напомним, что обязательным этапом этого процесса является конъюгация гомологичных хромосом с образованием бивалентов (см. раздел, посвященный мейозу). Однако у полиплоидных организмов гомологичных хромосом не две, а больше (пропорционально кратности генома). В результате этого возникают не биваленты, а, например, квадриленты (если геном тетраплоиден). У несбалансированных полиплоидных форм гораздо чаще проявляются нарушения мейоза, из-за чего они почти всегда оказываются стерильными. Это обстоятельство, безусловно, вредное для растения, может оказаться весьма полезным для потребительских нужд человека. В качестве примеров можно привести триплоидные бананы с плодами без семян или искусственно полученные триплоидные арбузы (также лишенные косточек).

В отличие от автополиплоидных организмов, у *аллополиплоидных* умножается геном не одного вида, а разных. Они возникают в результате гибридизации различных видов и родов – *отдаленной гибридизацией*. Полученные при этом гибриды с разными наборами хромосом называются *отдаленными гибридами*, а их полиплоидные формы, соответственно, являются аллополиплоидами. Полиплоидные отдаленные гибриды также могут быть бесплодными, но это случается реже, чем у автополиплоидных. В начале 20-х годов XX в. отечественный цитогенетик **Г.Д. Карпеченко** впервые получил плодовитый межродовой гибрид, скрещивая редьку с капустой. Оба скрещиваемых растения имеют в диплоидном наборе по 18 хромосом (в гаплоидном, соответственно, по 9). Спорофитное поколение гибрида, названного рафанобрассикой, имело в соматических клетках 36 хромосом, половина из которых редечные и половина капустные. Фенотип рафанобрассики совмещал признаки обоих родителей, но, к сожалению, в неприемлемом для сельского хозяйства сочетании, поскольку побег был близок к редьке, а корень – к капусте. Поэтому, несмотря на грандиозный научный успех, этот гибрид не имел потребительской ценности и не получил хозяйственного распространения.

Хромосомные болезни человека. У человека известно большое количество наследственных заболеваний. Многие из них вызваны изменением численности хромосом (как половых, так и аутосом). К сожалению, у новорожденных они встречаются очень часто. В частности, из каждых 1000 новорожденных (имеются в виду живые!) 3 – 4 имеют хромосомные нарушения. Причиной 35 – 40% случаев врожденных пороков развития «виноваты» именно такие мутации. К счастью, далеко не все эмбрионы с хромосомными нарушениями благополучно рождаются – в среднем из-за них происходит 40% спонтанных абортов, а также 6% всех мертворожденных. Вызывает тревогу, что в последнее время, несмотря на достижения науки, доля детей с хромосомными аномалиями не только не уменьшается, а, наоборот, прогрессивно возрастает. Это связано с воздействием химических веществ, проникающей радиации, курением, алкоголизмом родителей и многими другими факторами. Обычно проявившийся синдром называют по имени исследователя, который первым его описал. Наиболее распространенные заболевания представлены в табл. 40.

Мутагенез. В зависимости от природы происхождения все мутации делят на спонтанные и индуцированные. *Спонтанные мутации* возникают в естественных условиях обитания организма. Считается, что на их появление не оказывается никакого воздействия извне, они всегда неожиданны и непредсказуемы и действительные причины таких мутаций во многом остаются неизвестными. Характерной особенностью спонтанных мутаций является то, что они крайне редки, причем известную сложность представляет определение их частоты. Обычно для этого сравнивают частоту появления в популяции, обработанной каким-либо мутагеном, с контрольной популяцией, на которую не оказывалось внешнее воздействие. Оказалось, что у разных генов частота спонтанных мутаций неодинакова. Кроме того, обнаружены гены, способные оказывать воздействие на появление мутаций в других генах, их назвали *мутаторными*.

Индуцированные мутации возникают под воздействием внешних факторов. Такие факторы называются *мутагенными*, или *мутагенами*. В зависимости от природы их делят на физические, химические и биологические.

Физические мутагены составляют высокоэнергетичные частицы крайне малой величины, из-за чего они обладают высокой способностью глубоко проникать в ткани и вызывать молекулярные нарушения. Следствием этого является появление в тканях заряженных частиц – ионов, обладающих высокой реакционной активностью и способных вызывать вторичные изменения генетического материала.

Таблица 40

Хромосомные болезни человека

Название синдрома	Причина	Частота	Проявление
Аномалии аутосом			
Синдром Дауна	Трисомия по 21-й хромосоме	1 : 500 – 700 новорожденных; носителей в четыре раза больше, но они гибнут во внутриутробном периоде	Умственная отсталость, изменение строения лица (монголоидность), у 40% имеют место различные пороки сердца; больные редко живут более 20 лет и крайне редко имеют детей
Синдром Патау	Трисомия по 13-й хромосоме	1 : 5000 – 7000 новорожденных	Расщепление губы («заячья губа»), расщепление нёба («волчья пасть»), пороки развития головного мозга, глазных яблок и внутренних органов (особенно сердца, почек и половых органов), полидактилия (многопалость): около 90% детей погибают в течение первого года жизни
Синдром Эдвардса	Трисомия по 18-й хромосоме	1 : 7000 – 10 000 новорожденных	Нарушения в развития всех систем органов; около 90% детей погибают в течение первого года жизни
Синдром «кошачий крик»	Частичная моносомия по 5-й хромосоме	1 : 40 000 – 50 000 новорожденных	Плач очень высокого тона
Аномалии половых хромосом			
Синдром Шерешевского - Тернера	Комплекс половых хромосом X0 (моносомия)	1 : 2500 новорожденных; носителей гораздо больше, но они гибнут во внутриутробном периоде	Женский фенотип. Разнообразные нарушения физического и (иногда) умственного развития. Диагноз ставится, если одновременно имеется гипогонадизм и недоразвитие половых признаков (как первичных, так и вторичных), врожденные соматические пороки развития, низкий рост
Синдром Клайнфельтера	Комплекс половых хромосом XXY	1 : 500 мужчин	Мужской фенотип. Нарушения проявления первичных (недоразвитые уменьшенные яички с дегенерированным сперматогенным эпителием) и вторичных половых признаков, умственная отсталость (иногда), олигоспермия (поэтому обычно бесплодны)

Трисомия X	Комплекс половых хромосом XXX	1 : 700 женщин	Аномалии развития половых органов и скелета, умственная отсталость, однако симптомы выражены не всегда, пониженная репродуктивная способность
Трисомия XY	Комплекс половых хромосом XXXY	Очень редко	То же, что и у XXY, но более выражено
Тетрасомия X	Комплекс половых хромосом XXXX	Очень редко	То же, что и у XXX, но более выражено
Тетрасомия XY	Комплекс половых хромосом XXXXY	Описано более 100 случаев	То же, что и у XXXY, но более выражено
Пентасомия XX	Комплекс половых хромосом XXXXX	Единичные случаи	То же, что и у XXXX, но более выражено
Пентасомия XY	Комплекс половых хромосом XXXXXY	Единичные случаи	То же, что и у XXXXY, но более выражено
Дисомия XY	Комплекс половых хромосом XYY	1 :1000	Более высокий рост, слабые мышцы и импульсивное поведение (среди заключенных доля мужчин с таким генотипом составляет около 2%); все фенотипические отклонения обычно выражены слабо
Трисомия XY	Комплекс половых хромосом XYYY	Очень редко	Выраженные половые и соматические нарушения
Синдром тестикулярной феминизации	Нарушение развития половых признаков		Женский фенотип наружных половых органов, но развиваются нормальные яички; большая физическая сила, сопоставимая с мужской (из-за высокого содержания тестостерона, обладающего анаболическими свойствами); детей иметь не могут
Андрогенитальный синдром	Тоже		Мужской фенотип наружных половых органов, но развиваются нормальные яичники и другие внутренние женские половые органы; детей иметь не могут

Особенно опасными являются свободные радикалы OH^- и HO_2^{3-}, образующиеся из воды внутренней среды клетки. Наиболее известными физическими мутагенами являются ионизирующая радиация (α-, β-, γ-лучи, Х-лучи – рентгеновские лучи, а также потоки протонов и нейтронов) и коротковолновые световые лучи с длиной волны менее 400 нм (ультрафиолетовые лучи). Наиболее активно действует ионизирующая радиация, обладающая гораздо более высокой проникающей способностью. В результате возникают генные и различные типы хромосомных мутаций. Похожее воздействие на генетический материал оказывает также облучение потоками нейтронов и протонов. Ультрафиолетовые лучи обладают меньшей энергией, поэтому они оказывают воздействие лишь на поверхностные ткани. При этом образуются димеры тимидина, которые впоследствии станут причиной нарушения нуклеотидной последовательности в процессе репликации ДНК.

Первые индуцированные мутации были получены в 1925 г. отечественными микробиологами **Г. А. Надсоном** и **Г. С. Филипповым** в результате экспериментального облучения дрожжей «лучами радия» (ионизирующей радиацией). Это привело к заметному увеличению наследственных форм микроорганизма. В 1927 г. американский генетик **Г. Меллер** вызвал разнообразные мутации у дрозофил, воздействуя на них рентгеновскими лучами, при этом частота мутаций возрастала в сотни раз. Установлено, что у человека удваивается частота мутаций при получении ионизирующей радиации в дозе 0,5 – 1,5 Гр (50 – 150 рад.).

К сожалению, техногенные катастрофы последних лет, а также нарушения правил техники безопасности при использовании радиоактивных веществ и ядерных отходов в значительной степени увеличили риск радиационного облучения. В связи с этим вызывают интерес вещества, обладающие антимутагенной активностью, которые способны в значительной степени снижать вредное воздействие ионизирующей радиации. К таким веществам относятся *радиопротекторы*, главным образом содержащие серу аминокислоты – метионин, цистин, цистеин, а также ряд пуриновых и пиримидиновых производных (метилурацил, калия оротат, инозин, рибоксин). Физические мутагены широко используются селекционерами для индуцирования мутаций при выведении новых сортов растений. В качестве источника γ-лучей в лабораторных условиях обычно используют радиоактивный кобальт (^{60}Co).

Химические мутагены должны обладать следующими свойствами: 1 – высокой проникающей способностью; 2 – свойством изменять коллоидное состояние хромосом и 3 – определенным действием на изменение гена или хромосомы. В зависимости от действия

их подразделяют на две группы: мутагены, действующие только на реплицирующуюся ДНК (акридиновые красители и аналоги азотистых оснований), и мутагены, действующие как на реплицирующуюся, так и на покоящуюся ДНК (алкилирующие соединения – нитрозогуанидин, метилметансульфонат и этилметансульфонат).

Химические вещества, индуцирующие мутации, были обнаружены в 30-х годах XX в. в экспериментах с дрозофилой. Ими оказались йод, аммиак, этиленамин, формалин, азотистый иприт и др.

В последующие годы было обнаружено большое количество других химических мутагенов, а также вещества *антимутагены*, которые нейтрализуют или ослабляют воздействие мутагенов. Обычно антимутагены специфично действуют в отношении конкретного мутагена. Из наиболее известных можно назвать ненасыщенные жирные кислоты (особенно полиненасыщенные), тониновую кислоту, витамины, обладающие антиоксидантной активностью (витамины С, А, Е), катехин (содержащийся в чае, особенно зеленом, и кофе) и др.

Биологические мутагены – это, главным образом, вирусы, вызывающие наследственные изменения генетического материала у прокариот и эукариот. Кроме вирусов, мутации могут вызывать транспозируемые генетические элементы, а также микроорганизмы, выделяющие токсины (прежде всего плесневые грибы). Правда, в последнем случае имеет место не прямое воздействие биологического мутагена на генетический материал, а опосредованное – через выделяемые химические вещества.

Установлено, что эффект индивидуального действия отдельных мутагенов можно усилить, сочетая их с одновременным воздействием других факторов. Так, **К. В. Ватти** и **М. М. Тихомирова** дополнительно подвергали облученных рентгеновскими лучами дрозофил воздействию высокой температуры (+ 37° С) и обнаружили более высокую частоту мутаций по сравнению с вызываемыми только облучением. При этом сама по себе высокая температура не индуцирует мутации.

Значение мутаций. Мутации, так же как и рекомбинации, дают новые состояния генотипов. Однако, в отличие от последних, мутации приводят к образованию новых аллелей и даже генов. Следовательно, они являются причиной любого качественного изменения генофонда, что, согласно теории эволюции, определяет микро- и макроэволюционные процессы. Для хозяйственной деятельности человека мутации (особенно индуцированные) важны в качестве метода, позволяющего получить разнообразие племенного материала с последующим отбором наиболее ценных форм.

СЕЛЕКЦИЯ

Селекция – это процесс выведения новых и улучшения уже существующих форм растений, животных или микроорганизмов. *Селекция не создает новых видов, она лишь изменяет уже существующие (дикие) формы организмов, в соответствии с хозяйственными или иными потребностями человека.*

История селекции очень длительная. Человек давно начал одомашнивать животных и окультуривать растения, чтобы сделать свою жизнь более надежной и комфортной. По данным археологических раскопок, растениеводство и животноводство имело место уже в эпоху неолита (новый каменный век). Вначале были одомашнены собаки (их предковые формы до сих пор вызывают споры), которые помогали на охоте и охраняли жилище. Самыми первыми домашними сельскохозяйственными животными стали овцы, козы, коровы, свиньи, ослы. Их предков человек одомашнил около 10 000 лет назад. Позднее (за 2 – 3 тыс. лет до н.э.) одомашнили лошадь, буйвола, верблюда, северного оленя, кур. Вначале животноводство было ограничено лишь районами с теплым тропическим климатом, но со временем распространилось повсеместно. В Европе домашние животные появились в III тысячелетии до н.э. В Южной Америке до прихода европейцев индейцы одомашнили лам, в Северной Америке была одомашнена лишь индейка, а скотоводства не было вовсе.

Уже на заре своей сельскохозяйственной деятельности человек бессознательно проводил селекцию одомашненных растений и животных. Она выражалась, главным образом, в отборе самых продуктивных особей для размножения. Уже 2 тыс. лет назад в древнем Риме были написаны трактаты поэта Вергилия, писателя и агронома Колумеллы, ученого Варрона, где имелись указания, как следует вести отбор растений. Постепенно вырабатывались приемы разведения, которые позволяли увеличить производительность, которые передавались из поколения в поколение. В результате этого уже к началу XIX в. удалось вывести множество сортов растений и пород животных, которых не было раньше. К настоящему времени одомашнены десятки видов растений, около 40 видов животных, среди которых различные млекопитающие, птицы (куры, индейки, цесарки, голуби и др.), рыбы (карп, аквариумные рыбки) и даже насекомые (пчелы, тутовый шелкопряд) и микроорганизмы. Продуктивность культурных форм многократно выше, чем у их диких предков. Например, предки крупного рогатого скота – дикие туры – кормили телят не более 3 – 4 месяцев, тогда как у коров современных молочных пород лактация длится до 10 месяцев в году с регулярными высокими удоями. Настриг шерсти от одного барана асканийской породы составляет 30,6 кг за год!

Методы селекции. Для выведения новых форм и улучшения существующих селекционеры используют различные методы, основанные на генетических закономерностях. Бурное развитие селекции в последние десятилетия непрерывно обогащает ее методическую базу. Основными методами являются искусственный отбор и гибридизация, искусственный мутагенез, полиплоидия, гетерозис. Кроме того, работа с каждой группой организмов часто требует своих особых методов, например, в селекции микроорганизмов широко используют приемы генной инженерии.

Искусственный отбор является наиболее старым методом, однако его до сих широко используют в практике. Дарвин различал две формы искусственного отбора: бессознательный и естественный (о них говорится в разделе, посвященном эволюции). В каждой группе есть лучшие и худшие по хозяйственному признаку особи. Человек давно понял, что каждый организм способен в той или иной мере передавать потомству и полезные и вредные признаки. Суть бессознательного отбора состоит в сохранении для размножения наиболее продуктивных особей и уничтожении (разумеется, с пользой, например, для пищи) худших. В результате такого отбора формируются породы и сорта с усредненными характеристиками (например, довольно высокая удойность и крупные размеры одновременно). Особенностью методического отбора является то, что селекционер заранее представил цель и систематически отбирает на племя особей с нужными ему качествами (например, наиболее удойных коров для получения новой молочной породы или наиболее крупных особей для получения мясной породы). При этом образуются высокоспециализированные породы и сорта.

Отбор может быть массовым и индивидуальным. При м а с с о в о м о т б о р е сохраняют группу особей с желательными признаками, после чего от них получают потомство. Ясно, что потомство в таком случае будет неоднородным и периодически отбор придется повторять, чтобы выбраковывать менее продуктивные экземпляры. Такой отбор наиболее часто применяют в селекции растений. Однако массовый отбор может быть эффективен лишь для признаков, которые контролируются одним или немногими генами.

При и н д и в и д у а л ь н о м о т б о р е селекционер ориентируется на генотип и выделяет отдельных особей, чтобы получить от них потомство. Такой отбор позволяет получить генетически однородную популяцию, которая состоит из гомозиготных по нужному признаку особей – *чистую линию*.

Отбор не всегда дает нужные результаты. Часто имеет место не генетически закрепленное изменение признака, а всего лишь модификация, которая представляет собой проявление признака в пределах нормы реакции (подробно об этом рассказано в разделе, посвященном генетике). В таких случаях нужные признаки теряются у потомков. Кроме того, необходимо учитывать коэффициент наследуемости, который показывает долю генотипической изменчивости

в потомстве. Например, отбор для племенного стада лучших несушек без учета признаков их родителей малопродуктивен, поскольку коэффициент наследуемости этого признака при массовом отборе составляет всего около 0,25. На яйценоскость сильно влияет среда, поэтому куры, полученные от лучших и худших по этому признаку матерей несли примерно одинаковое количество яиц. При этом коэффициент наследуемости признака размера яиц гораздо выше (0,75), и большинство дочерей кур, несших крупные яйца, также несли крупные яйца; дочери матерей, несших мелкие яйца, проявляли тот же признак.

Гибридизация представляет собой скрещивание разнородных в генетическом отношении родительских форм. С ее помощью можно добиться внесения в геном ценных генов и получить нужную комбинацию признаков (например, если сорт обладает высокой продуктивностью, но подвержен заболеваниям, то скрещивание с устойчивыми формами делает потомство более выносливым). Потомство таких родителей называется *гибридным,* а особи – *гибридами*. Гибридизация обязательно сочетается с последующим отбором наиболее удачных фенотипов среди потомства для разведения.

В зависимости от степени генетической близости родителей различают внутривидовую и отдаленную гибридизацию. Внутривидовая гибридизация – это направленное скрещивание между собой особей различных внутривидовых форм (подвидов, сортов, пород, чистых линий), обладающих интересными для селекционера признаками. Отдаленная гибридизация – это скрещивание особей разных видов, позволяющее совместить в гибриде ценные качества неродственных групп. Таким путем были получены ценные гибриды пшеницы и пырея, пшеницы и ржи (тритикале), черешни и вишни и др. Иногда оказываются необходимы возвратные скрещивания с одной из родительской форм. Этот метод часто сопровождается трудностями, связанными с генетической несовместимостью родителей. Полученные гибриды могут быть стерильными (например, гибрид лошади и осла, гибридные самцы от яка и крупного рогатого скота). Одним из положительных для селекционеров последствий гибридизации является гетерозис.

Гетерозис (гибридная мощность) представляет собой повышенную продуктивность и жизнеспособность гибридов первого поколения. По этим показателям гибриды значительно превосходят родительские формы. Гетерозис очень эффективен, например, межлинейные гибриды сорго на 40 – 80% урожайнее исходных сортов и обычных межсортовых гибридов, лука – на 30 – 45%, кукурузы – на 25 – 30%. В настоящее время простые межлинейные гибриды кукурузы не используются из-за высоких затрат на получение семян. Селекционерам удалось вывести особые линии двойных гибридов, обладающие цитоплазматической мужской стерильностью. У растений таких линий пыльца не образуется, но при опылении пыльцой нормальной родительской линии на них обычным образом развиваются

семена. Следовательно, на растениях с цитоплазматической мужской стерильностью образуются только гибридные семена.

Явление гетерозиса свойственно не только растениям, но и животным. Гибриды одно- и двугорбого верблюдов превосходят родителей размерами и силой, чрезвычайно сильны и выносливы мулы – гибриды кобылы с ослом, продуктивность гибридов яка и крупного рогатого скота значительно выше, чем у родителей.

Между тем гетерозис проявляется не во всех признаках. Он зависит от направления скрещивания, условий выращивания гибридов. Лучшие результаты дают скрещивания определенных линий, проверенных на способность образовывать высокопродуктивные гибриды.

А. Густафсон предложил классификацию различных типов гетерозиса у растений:

1) репродуктивный гетерозис – выражается в лучшем развитии генеративных органов, что приводит к повышению урожайности семян и плодов;

2) соматический гетерозис – обеспечивает мощное развитие вегетативной массы;

3) приспособительный, или адаптивный, гетерозис – проявляется в повышении общей жизнеспособности, что подтверждает адаптивную направленность этого явления.

Во всех случаях гетерозис носит временный характер, поэтому у гибридов последующих (после F_1) поколений продуктивность возвращается к состоянию исходных форм (у гетерозисных гибридов кукурузы в F_2 урожайность зерна снижается на 35%, а в F_3 – на 50% по сравнению с F_1). В настоящее время гетерозис широко используется в селекции растений и животных, однако сам механизм гибридной мощности гибридов до сих пор не раскрыт.

Искусственный мутагенез стимулирует образование мутаций посредством искусственного воздействия мутагенными факторами. Эти процессы подробно освещены в соответствующем разделе генетики. Высокий уровень мутаций стимулирует генетическую гетерогенность имеющейся группы и тем самым предоставляет селекционеру более обширный материал для отбора. Этот метод чаще используют для выведения новых сортов растений.

Полиплоидия является чрезвычайно полезным для селекционера источником наследственной изменчивости. Не зная генетических механизмов этого явления, селекционеры прошлого использовали его при выведении культурных сортов пшеницы, овса, хлопчатника, картофеля и особенно в цветоводстве. Сейчас это можно делать направленно. Воздействие на клетки раствором колхицина разрушает микротрубочки веретена деления и не позволяет хромосомам разойтись. В результате появляются клетки с удвоенным (по сравнению с обычным состоянием) набором хромосом. Если воздействовать колхицином на определенные клетки семян, проростков растений, а также гаметы и эмбрионы животных, можно

получить половые и соматические клетки с нужным набором хромосом. Полиплоидия может выражаться нарушениями мейоза, слиянием соматических клеток, удвоением хромосом в неделящихся клетках. Кроме того, полиплоиды могут образовываться в результате объединения генетического материала организмов разных видов. Известным примером является гибрид капусты и редьки, полученный Г.Д. Карпеченко. Более подробно о полиплоидии рассказано в соответствующем разделе генетики.

Разработаны методы *трансформации* растений и животных путем использования клонированных генов. При этом можно получить организм с генами других видов, например, мышь с геном соматотропного гормона человека или крысы. Таким путем можно переносить гены полезных белков растениям.

СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

Селекционеры растений выводят новые сорта культурных форм и улучшают уже имеющиеся сорта. *Сорт* – это созданная человеком в процессе селекции группа растений одного вида, устойчиво проявляющаяся в определенных условиях возделывания некоторыми морфофизиологическими признаками, полезными для человека. Однако при изменении благоприятных условий сорт теряет культурные свойства и признак возвращается к дикому типу.

Основными методами селекции растений являются разные способы искусственного отбора и гибридизации. Широко используется явление гетерозиса, для его инициации и управления составляют определенную схему скрещиваний. Например, принудительное самоопыление растений, которые в обычных условиях опыляются перекрестно (кукуруза), приводит к ослаблению потомства, но последующая гибридизация этих линий дает высокоурожайное потомство. Высокоэффективным методом является отдаленная гибридизация, ее широко использовал И. В. Мичурин, сумевший вывести более 300 новых сортов. Для достижения скрещиваемости он применял несколько методов, например: предварительное вегетативное сближение (привитой черенок выдерживался несколько лет на подвое, после чего его цветы опыляли пыльцой нужного растения, т. е. проводили собственно гибридизацию); использование посредника (скрещивал сначала миндаль с полукультурным персиком, а полученный гибрид с культурным персиком); опыление смесью пыльцевых зерен, что облегчало восприятие плодолистиком пыльцы чужеродного вида.

Хорошие результаты в селекции растений дают экспериментальная полиплоидия, искусственный мутагенез, методы культуры клеток и культуры тканей, клеточная и генная инженерия. Внимание многих селекционеров сосредоточено на малоизученном явлении *сомаклональной изменчивости*, которое состоит в увеличении уровня наследственной изменчивости при размножении растений посредством регенерации в культуре соматических клеток.

Таблица 41

Центры происхождения культурных растений
(по Вавилову)

Наименование центра	Географическое положение центра	Примеры окультуренных растений
Южно-азиатский тропический	Тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай, острова Юго-Восточной Азии	Около 50% культурных растений, среди них многие плодовые и овощные культуры, цитрусовые, баклажан, черный перец, огурец, рис и др.
Восточно-азиатский	Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Около 20% культурных растений, среди них слива, вишня, соя, гречиха, просо и др.
Юго-Западно-азиатский	Малая Азия, Средняя Азия, Иран, Афганистан, Юго-Западная Индия	14% культурных растений, среди них некоторые формы зерновых (пшеницы, ржи), бобовые, чеснок, виноград, лен, конопля, многие плодовые (абрикос, груша) и др.
Средиземно-морский	Страны побережья Средиземного моря	11% культурных растений, среди них многие овощные (капуста), маслины, сахарная свекла, многие кормовые (клевер, чечевица) и др.
Абиссинский	Абиссинское нагорье Африки (территория Эфиопии)	Твердая пшеница, ячмень, зерновое сорго, одного вида банана и др.
Центрально-американский	Южная Мексика	Кукуруза, некоторые тыквенные, фасоль, какао, табак, длинноволокнистый хлопчатник и др.
Южно-американский (Андийский)	Часть района Андского горного хребта вдоль западного побережья Южной Америки	Ананас, картофель, некоторые лекарственные (хинное дерево, кокаиновый куст) и др.

В последние десятилетия в отдельных центрах селекции был создан ряд генетически модифицированных сортов культурных растений (соя, кукуруза, картофель и др.). Они содержат в геноме чужеродные гены, благодаря которым значительно увеличивается продуктивность, устойчивость к заболеваниям, паразитам и неблагоприятным условиям. Такие сорта используются при изготовлении продуктов питания, но существуют опасения в их безвредности (поэтому информация о содержании модифицированных ингредиентов должна присутствовать на упаковке продукта).

Для успеха селекционной работы большое значение имеет генетическое разнообразие диких предковых форм окультуренного растения. Согласно учению **Н.И. Вавилова** о центрах происхождения культурных растений, исторической родиной культурных форм является та географическая область, где произрастает наибольшее количество предковых форм. Разные культуры имеют неодинаковые области происхождения, при этом они обычно совпадают с древними очагами зарождения земледелия. Из них окультуренные растения широко распространились и стали

исходным материалом для селекции новых сортов. Открытые Вавиловым центры перечислены в табл. 41.

Учение Вавилова развивалось и после внесения ряда уточнений. В настоящее время насчитывают не 7, а 12 первичных центров происхождения культурных растений.

СЕЛЕКЦИЯ ЖИВОТНЫХ

Задача селекции животных – создание новых и улучшение существующих пород домашних животных. *Порода* – это созданная различными методами селекции группа животных одного вида, которая отличается генетически устойчивыми морфофизиологическими качествами, полезными человеку. Подобно культурным растениям, породные качества домашних животных проявляются только в определенных условиях содержания, но при изменении этих условий порода их теряет, и признак возвращается к дикому типу. Исключением являются собаки, которые, оставшись без внимания человека, не восстанавливают фенотип предков, а превращаются в полиморфную группу (их объединяют под общим термином «дворовые собаки» или просто «дворняги»).

Особенностью селекции животных является то, что для них свойственно только половое размножение. Поэтому многие методы селекции растений для них неприменимы. Кроме того, необходимо учитывать поведенческие реакции животных. Основными методами также являются различные формы отбора и гибридизации, но при подборе родительских пар важно учитывать хозяйственные признаки, которые у самцов не проявляются в фенотипе, но влияют на продуктивность породы (например, яйценоскость, жирность молока, продолжительность лактации и т. д.). При этом оценка производителей производится по внешним признакам (экстерьер), родословным и по качеству потомства. Очень важно рациональное использование генеративного материала. Широкое применение метода искусственного осеменения позволяет использовать половые клетки особо выдающихся по своим качествам самцов-производителей даже спустя много лет после их смерти (глубокозамороженную сперму хранят в особых хранилищах). Для получения максимального приплода от наиболее ценных самок разработаны методы стимуляции одновременного созревания нескольких яйцеклеток путем введения определенных гормонов. После оплодотворения эти яйцеклетки (ранние эмбрионы) пересаживают менее продуктивным самкам, которые и вынашивают генетически ценный плод.

Первым этапом селекции является приручение выбранного животного. Это называют *одомашниванием*. Географические области, где произошло одомашнивание того или иного вида, называются *центрами доместикации*. Обычно они территориально совпадают

с основными центрами древних цивилизаций (напомним, что там же находятся и центры происхождения культурных растений).

На культурные формы стабилизирующая форма естественного отбора действует в значительно меньшей степени, поэтому признаки, которые в дикой природе являются для вида вредными, не элиминируются, если они оказываются полезными человеку. Это создает дополнительные условия для генетического разнообразия.

Типы скрещивания. Эффективность отбора усиливается правильно проведенными скрещиваниями. Используя различные системы скрещивания, можно добиться сочетания в потомстве нужных свойств или избавиться от ненужных. Все разнообразие скрещиваний делят на два типа: близкородственное и неродственное.

Близкородственное скрещивание, или *инбридинг*, приводит к гомозиготности популяции и позволяет при необходимости разложить популяцию на гомозиготные линии. Родственными называются родительские пары, находящиеся между собой в родстве: брат – сестра; отец – дочь; мать – сын; двоюродные братья и сестры и т. д. При этом скорость гомозиготизации тем выше, чем более близкими родственниками оказываются подобранные родительские пары. В тех случаях, когда признак контролируется несколькими генами, гомозиготизация идет медленнее. В большинстве случаев рецессивные аллели, которые в обычных условиях находятся в популяции в гетерозиготном состоянии, отрицательно воздействуют на организм. Поэтому инбридинг постепенно приводит к снижению устойчивости к факторам среды и вырождению – *инбредной депрессии*. Начинают проявляться многие генные заболевания. Одновременно происходит выравнивание линий по большинству признаков. Однако инбридинг не позволяет получить абсолютно гомозиготные линии, потому что всегда будут гетерозиготы по половым хромосомам (XX) и (XY), кроме того, всегда есть вероятность возникновения мутации. Отбор на первых этапах инбридинга дает более значительный эффект в нужную сторону, отбор на последующих близкородственных скрещиваниях менее эффективен, но при этом возрастает гарантия закрепления нужных свойств в генотипе потомства.

Инбридинг одинаково широко используется как в селекции растений, так и животных. Инбредная депрессия часто используется для получения эффекта гетерозиса. При этом следует помнить, что для многих видов (пшеница, фасоль, горох и др.) автогамное размножение – обычное явление и не ведет к депрессии и вырождению. Для них самоопыление и самооплодотворение представляет собой адаптацию, повышающую вероятность размножения.

Неродственное скрещивание, или *аутбридинг*, приводит к противоположному эффекту, т. е. повышению гетерозиготности группы.

Чаще всего при этом скрещивают особи разных популяций, не имеющих общих предков в 4 – 6 поколениях. Такое скрещивание очень распространено в практике сельского хозяйства, поскольку потомство первого поколения наиболее жизнеспособно и продуктивно, проявляя гетерозис. Однако если в гибридном организме объединяют несколько нужных наследственных свойств или стараются закрепить определенное одно, то следует учитывать, что гибриды первого поколения проявляют фенотипическое однообразие, а в последующих поколениях происходит расщепление. Поэтому необходимо тщательно продумывать систему дальнейших скрещиваний и отбора. Разновидностью аутбридинга является межпородное скрещивание, или кроссбридинг. В селекции животных также широко применяют отдаленную гибридизацию (подробнее об этом рассказано выше).

Выбор типа скрещивания зависит от поставленной задачи. Для племенного (заводского) разведения сельскохозяйственных животных и растений, а также собственно селекционной работы (выведения новых пород и улучшения существующих) применяют как инбридинг, так и аутбридинг. Если же ставится задача увеличения продуктивности имеющихся пород и сортов, используют их промышленное скрещивание. При этом не ведется работа по улучшению культурных свойств этой группы, а лишь достигаются сиюминутные результаты.

БИОТЕХНОЛОГИЯ

Микроорганизмы играют важную роль в жизни человека. Ряд из них представляют собой угрозу, поскольку являются возбудителями заболеваний (в том числи и тяжелых). Однако многие микробы человек научился использовать в различных целях – производстве сырья для медикаментов (различные антибиотики, гормоны, интерферон, витамины B_2, B_{12} и др., незаменимые аминокислоты, например, лизин, ферменты и т. д.), пищевых (заменители сахара – сорбит, ксилит) и кормовых добавок (аминокислоты и кормовой белок – кормовые дрожжи содержат до 60% белка), очистке промышленных отходов, в различных пищевых производствах (хлебопечение, кисломолочные продукты, виноделие, пивоварение) и др. Микробы используются и в непищевой промышленности. Например, они помогают выделять из бедных руд металлы, переводя их в растворы. Полученная таким способом медь в два – три раза дешевле, чем при использовании традиционных способов, кроме того, это экологично, поскольку снимается проблема выброса ядовитых газов, образования отвалов пустой породы и т. п.

Искусственное культивирование микроорганизмов для получения необходимых человеку веществ называется *биотехнологией*.

Преимуществами микробиологического синтеза являются: естественный способ получения продукта – все вещества синтезируются клетками; дешевизна – микробы культивируются на отходах производства (пищевого или нефтехимического); высокая производительность; быстрое размножение; высокая скорость синтеза; отсутствие прямого контакта работников предприятия с микробами-продуцентами; относительная простота селекции и др.

Селекция микроорганизмов. Наиболее продуктивные штаммы микроорганизмов получают путем отбора. Поскольку многие из них являются прокариотами, уровень мутабильности у них значительно выше, чем у эукариот. Для того чтобы добиться еще большей генетической гетерогенности, широко применяют методы искусственного (индуцированного) мутагенеза, воздействуя различными мутагенами (физическими, химическими и биологическими, подробнее о мутагенах рассказано в соответствующем разделе генетики). После этого производят отбор наиболее продуктивных клеток и клонируют их, выращивая на питательной среде. Высокоэффективные продуценты антибиотиков получены в нашей стране под руководством С. И. Алихиняна. Для этого актиномицеты комбинированно обрабатывали физическими и химическими мутагенами и получили микроорганизмы, синтезирующие в десятки раз больше антибиотиков, чем исходные формы.

Генная инженерия. С помощью методов генной инженерии можно производить манипуляции отдельными генами и переносить их из одного организма в другой для получения нужных свойств. Получившая новый ген клетка начинает продуцировать закодированный в этом гене белок, который затем можно выделить и использовать. Таким способом удалось перенести в геном бактерии кишечной палочки ген человеческого инсулина. Ранее получение этого гормона сопровождалось большими трудностями, из-за чего страдали многочисленные больные инсулинзависимым диабетом. Использование инсулина свиньи и других животных малоэффективно, поскольку белковые гормоны обычно видоспецифичны. Полученный биотехнологический инсулин ничем не отличается от человеческого. Также в бактериальную клетку пересажен ген интерферона – вещества, которое выделяется при вирусной инфекции.

Клеточная инженерия – это метод получения клеток с нужными качествами путем гибридизации. Например, опухолевая клетка может размножаться, а лимфоцит выделять специфические иммуноглобулины – антитела. Путем гибридизации можно соединить в одной клетке их способности. Полученная таким образом клетка будет размножаться и синтезировать моноклональные антитела к тому или иному антигену. В настоящее время рынок моноклональных антител ненасыщен, поэтому капиталовложения в эту высокотехнологичную область могут принести значительный доход.

ЭВОЛЮЦИЯ

Эволюция – это историческое развитие живой природы с момента возникновения жизни и до настоящего времени. Сюда включают все адаптивные изменения, которые возникли в результате мутаций генетического материала и явились причиной существующих различий между организмами. Этот термин был предложен швейцарским натуралистом **Шарлем Боннэ** (1762), но первоначально им обозначали эмбриональное развитие организма в яйце (точнее, постепенное увеличение в размерах маленького организма, который, согласно бытовавшему тогда мнению, был уже полностью сформирован).

Основными характеристиками эволюции являются: необратимость, адаптивность и преемственность. *Необратимость* эволюции проявляется в том, что однажды исчезнувший признак не может повториться в прежнем виде. Например, китообразные, предки которых вели наземный образ жизни, вторично освоили водный образ жизни. В их строении выделяются рыбообразные признаки: обтекаемая форма тела, передние конечности в форме плавника и редукция задних конечностей, гомодентность (зубы не дифференцированы на резцы, клыки и коренные). Однако эти животные сохраняют принципиальные черты организации млекопитающих: теплокровность, внутриутробное развитие и вскармливание детенышей молоком, высокоразвитая нервная система. У них повторно не возникли жабры и газообмен осуществляется в легких, нет воздушного пузыря и чешуи на коже. Аналогичный пример можно привести и у растений, которые в процессе повторного освоения водной среды сохранили расчленение тела на вегетативные органы. У них есть дифференцированные ткани, многоклеточные органы размножения и другие признаки высших растений, но талломная организация и ризоиды, присущие водорослям, не смогли появиться повторно.

Адаптивное направление эволюции станет понятным позже, когда мы будем рассматривать ее основные механизмы – борьбу за существование и естественный отбор. Здесь ограничимся напоминанием некоторых положений мутационной изменчивости (подробно о ней рассказывается в соответствующем разделе генетики). Преобразование генетического материала носит случайный характер, поэтому измененный в результате мутации признак может быть либо полезным, либо вредным, либо нейтральным. Легко понять, что преимущество организму даст лишь полезная мутация, тогда как вредная будет мешать (разумеется, не сама мутация, а измененный ею белок, контролирующий признак!). Поэтому, согласно эволюционной теории, накапливаются только полезные для особи, а следовательно и для всего вида в целом, признаки.

Преемственность эволюционных преобразований выражается в том, что новые признаки не возникают из ничего, а образуются путем преобразования уже имеющейся структуры. Например, разделение позвоночного столба на отделы (шейный, туловищный, крестцовый, хвостовой) у земноводных было бы невозможно, если бы они не имели позвоночника. Усложнение отделов головного мозга у млекопитающих не произошло бы, не имей их предки мозга. Следовательно, в обоих случаях (и во всех остальных тоже!) произошло изменение уже имеющейся структуры – малодифференцированного позвоночного столба и слаборазвитого мозга. При этом важно помнить, что преобразования у одних организмов влекут за собой в той или иной мере изменения у других. Например, появление фотосинтеза с участием фотосистемы II дало предпосылку аэробного дыхания, поскольку при фотолизе воды выделяется молекулярный кислород. Менее масштабным примером будет соотношение в скорости хищника и жертвы – чем быстрее бегает жертва, тем быстрее вынужден бежать хищник, чтобы ее догнать.

Таким образом, эволюцию живых организмов можно представить как исторический необратимый процесс адаптивных изменений, происходящий на всех уровнях организации живой природы, который характеризуется общей прогрессивной направленностью.

В эволюционном учении выделяются три основных момента: возникновение жизни на Земле, последовательные преобразования отдельных групп организмов и возникновение человека с его социальным укладом. Следует отметить, что сторонники той или иной теории эволюции (так же как и ее противники) при обосновании отстаиваемой точки зрения во многом основываются на гипотезах и догадках (а часто даже внутреннем убеждении), которые невозможно достоверно проверить. Действительно, кто может строго засвидетельствовать обстоятельства возникновения первого организма, человека, нового вида?! Читатель волен соглашаться или не соглашаться с прочитанным. Однако требования вступительного экзамена по биологии вполне конкретны, и мы приводим необходимую для конкурсного испытания информацию в строгом соответствии с программой по биологии для поступающих в российские вузы.

Додарвиновский период. Вопросы о происхождении и возможной изменяемости мира, по-видимому, интересовали человека с момента его появления. Указания на естественное происхождение живых организмов и развитие материи имеются в работах древнеиндийских и древнекитайских философов. Например, китайский философ Конфуций настаивал на возникновении жизни от единого источника, после чего она постепенно развертывалась и разветвлялась. Однако наиболее широко такие мысли были распространены в культуре древней Греции среди основателей диалектической натурфилософии. Первоначально философов

волновали материальные истоки мира. Так, представители ионийской школы считали, что мир возник естественным путем. В более позднем периоде были популярны взгляды механистического материализма. В поисках возможных причин происхождения жизни были заложены элементарные начала биологических наук (ботаники, зоологии) и медицины. Наибольший вклад внес величайший древнегреческий мыслитель Аристотель (384 – 322 гг. до н. э.), которого справедливо считают основоположником биологии. Он первым составил классификацию животных, провел сравнительный анализ их анатомии и эмбриологии. Подобно многим его предшественникам, Аристотель не возражал против самозарождения организмов, например, клопов из соков тела животных, вшей из сырого мяса или дождевых червей из ила прудов. Самозарождение жизни после Аристотеля подкреплялась «свидетельствами» многих знаменитых философов: Цицерона, Вергилия, Овидия, Сенеки, Плиния, Апулея, Плутарха и др. Идеи Аристотеля наложили отпечаток на мировоззрение многих последующих поколений греческих и римских мыслителей и при этом оказались на редкость живучими. Его авторитет был столь велик, что в течение последующих полутора тысяч лет (вплоть до XVI в.) редко кто отваживался возражать его положениям. В средние века эволюционные взгляды не были распространены. В Европе господствовали положения креационизма, основанные на Библии. Согласно им все живое признавалось созданным Богом и изменяться не могло. И лишь с наступлением эпохи Возрождения возрос интерес к идеям античных мыслителей, отличных от Аристотеля, и с этим связывают начало формирования эволюционных идей в Европе.

Становление эволюционных идей. На раннем этапе (до конца XVIII в.) преобладали умозрительные построения, основанные, прежде всего, на данных ботаники и зоологии, которые в то время интенсивно развивались. Для упорядочения полученных сведений необходима была единая систематизация материала. Выдающийся шведский натуралист **Карл Линней** (1707 – 1778) первым увидел, что вид может быть универсальной структурной единицей живой природы. Он ввел в научную практику *бинарную номенклатуру*, согласно которой каждый вид получал двойное название – родовое и видовое, т. е. обозначался двумя словами, из которых первым было имя прилагательное, обозначавшее род, а вторым шло имя существительное, которым назывался этот вид. Линней установил иерархию единиц систематики – таксонов. Например, после вида шел более крупный таксон – род, при этом ученый полагал, что роды были созданы по отдельности, а виды представляют собой лишь их варианты (отсюда и смысл бинарной номенклатуры). При всем этом Линней не высказывал эволюционных идей. Он был уверен в том, что видов насчитывается ровно

столько, сколько их было создано изначально. Его систематика во многом была искусственной, поскольку, объединяя виды, он часто руководствовался не родством, а произвольными внешними признаками. Например, растения он разделил на 24 класса, причем в первых 23 из них он распределил цветковые растения, руководствуясь при этом количеством тычинок (в первом были однотычинковые, во втором – двутычинковые), их размерами, сростностью и т. п. К последнему (тайнобрачные) он отнес все растения, у которых нет цветка – водоросли, мхи, папоротники, хвощи, плауны и даже грибы с лишайниками. Но, несмотря на недостатки, такой систематикой было очень удобно пользоваться – достаточно было посмотреть на цветок и пересчитать тычинки, чтобы установить положение растения.

По мере накопления биологических знаний умозрительные построения сменялись более или менее убедительными теориями. При этом часть ученых склонялись к выводу о возможности изменяемости, трансформации организмов. Поэтому их представления получили название *трансформизма*. Одним из первых трансформистов был **Жорж Луи Бюффон** (1707 – 1788), считавший, что разные животные возникли не одновременно и имеют различное происхождение. Среди причин, вызывающих изменения, он выделял воздействие внешней среды, прежде всего климата и пищи, а также гибридизацию. Особое значение Бюффон придавал воздействию человека, который одомашнил многие животные и растения. Он считал, что под воздействием климата и пищи постепенно создаются самые разнообразные варианты изменений, которые могут усовершенствоваться или же подвергаться дегенерации. Таким образом, Бюффон предвосхитил учение о главных направлениях эволюции: усложнении и упрощении организации. Идеи трансформизма разделяли многие выдающиеся мыслители второй половины XVII – начала XIX вв. Среди них были Р. Гук, Д. Дидро, И. В. Гете, Эразм Дарвин и др. Немало сторонников идей трансформизма было в России, наиболее активно эти принципы отстаивал М. В. Ломоносов. Однако сторонники трансформизма не смогли правильно объяснить причины изменяемости видов.

Эволюционная теория Ламарка. Создателем первой относительно целостной эволюционной теории является французский ученый **Жан Батист Ламарк** (1744 – 1829). Свои взгляды он изложил в книге «Философия зоологии», которая вышла в свет в 1809 г. Теория Ламарка основывалась на обширных ботанических и зоологических фактах. По мнению ученого, жизнь возникла из неживой материи под стимулирующим воздействием света, тепла и электрических разрядов. Но первопричиной материи Ламарк считал Творца, который однажды запустил процесс движения всего мироздания, однако дальнейшее развитие происходило по естественным

причинам. Иными словами, создание мира – это первичный закон развития, который находится в сфере религии. Тогда как ход частных процессов определяют вторичные законы развития, которые и составляют предмет естествознания. При этом на первых порах существовали только простые формы жизни, которые постепенно и очень медленно изменялись во все более и более высокоорганизованные растения и животные, дошедшие до наших дней. Ламарк утверждал, что все организмы происходят от не похожих на них более примитивных предковых форм. Постепенно ученый пришел к выводу о плавной эволюции организмов, исключая таким образом само понятие вида – есть только особи, которые постоянно и очень медленно изменяются, поэтому каждое последующее поколение пусть незначительно, но отличается от родителей. Невозможность одномоментной фиксации процесса Ламарк объяснял слишком малой скоростью процесса. Таким образом, взгляды Ламарка на вид радикально отличались от линнеевских. Если последний постулировал реальный, но неизменный вид, то Ламарк утверждал противоположное – настоящее состояние организма это всегда переходная стадия к более совершенному. Подобно многим ученым своего времени, Ламарк был виталистом, т. е. верил, что всем организмам присуще внутреннее стремление к совершенству, которое позволяет преодолевать возникающие трудности.

В соответствии со своими представлениями Ламарк разделил весь животный мир на 14 классов, различающихся по своей сложности, поставив на вершину человека. Отрицая реальность существования вида, он считал, что каждый из классов находится в постоянном движении в направлении усложнения, чтобы перейти на более высокую ступень организации. Таким образом, живая природа никогда не бывает статичной, поскольку все организмы постоянно находятся на пути вверх, стремясь приблизиться к высшему уровню – человеку. Причем этот процесс (процесс градации) был запущен при возникновении жизни и никогда не прерывался.

Ученый объяснял причины постоянной изменяемости внутренним стремлением живого организма к совершенствованию и дополнительными моментами, которые изложил в своих трех законах. Первый из них – *закон прямого приспособления* имел отношение к растениям и низшим животным, которые не имеют центральной нервной системы и не перемещаются. Такие организмы всецело зависят от внешних факторов – питания, врагов, температуры, влаги, освещения и т. д. Попав в неблагоприятную обстановку, они не могут перейти в лучшее место, а потому вынуждены приспосабливаться к тому, что есть. Например, известно, что растение, которое растет на хорошей достаточно увлажненной почве и хорошо освещено, сильно отличается от такого же растения, попавшего на пересохший каменистый грунт, да еще и в тени.

В каждом случае растение должно приобрести ту организацию, которая позволит жить максимально хорошо. Влияние среды четко видно на примере растения стрелолист, у которого погруженные в воду листья имеют лентовидную форму, плавающие на поверхности – округлую, а находящиеся в воздухе – стреловидную.

Второй закон – *закон упражнения и неупражнения органов* относится к подвижным животным, имеющим центральную нервную систему. На них среда оказывает гораздо меньшее воздействие, поскольку они могут активно влиять на ситуацию. При изменении условий у таких животных изменяются привычки, подстраиваясь под ситуацию. А это влечет за собой более частое употребление того или иного органа, которое его упражняет. Например, те птицы, что бродят вдоль берега в поисках пищи, должны постоянно вытягивать ноги из ила, чтобы не увязнуть в нем. В результате таких упражнений у них вытягиваются ноги. Этим Ламарк объяснял причину длинных ног береговых птиц. Подобным же образом можно объяснить и длинную шею жирафа – ему постоянно приходится тянуться к листве деревьев, которой он питается, поэтому шея находится в постоянном упражнении и удлиняется. Открытие окапи еще более усилило подобную аргументацию.

Ученый даже находил анатомо-физиологическое подтверждение своим мыслям. Так, он считал, что по нервам движутся тонкие жидкости (флюиды), направляясь к функционирующему, а потому упражняемому органу. Силой воли животное направляет эту жидкость к нужному органу, который при этом усиленно питается и совершенствуется. Поэтому длинные рога у самцов оленей отрастают в результате дополнительного притекания к голове нужных веществ. Соответственно при неупражнении органа происходит отток от него флюидов, отчего тот атрофируется и даже исчезает. Этим Ламарк объяснял отсутствие крыльев у части насекомых или конечностей у змей.

Однако оба эти закона показывают изменения, которые происходят у отдельных особей, но ничего не говорят о потомстве. Для этого Ламарк предложил свой третий закон – *закон наследования приобретенных признаков*. По этому «закону» все полезные для организма качества, возникшие в результате прямого приспособления или упражнения (или же неупражнения) органа, в том же виде передаются по наследству. Соответственно потомок, унаследовавший от родителя изменения признака, тренируя орган, в еще большей степени развивает его. Следовательно, потомство всегда отличается от родителей, а потому стабильного вида просто не может существовать.

Теория Ламарка была по-настоящему эволюционистской, поскольку ступени его лестницы связаны между собой историческим родством. Он обосновывал развитие организации от простой

к сложной, что приводит к постоянному совершенствованию и является причиной образования множества разновидностей организмов (напомним, что существование вида ученый отрицал). Другой его заслугой было то, что он выделял адаптивную направленность развития, обусловленную выработкой приспособлений к внешней среде.

Вместе с тем Ламарк не смог разобраться в причинах возникающих изменений. Оправданием тому служит отсутствие в то время знаний механизмов и закономерностей наследования, ведь науки генетики тогда еще не существовало и до опытов Менделя еще должно было пройти полвека. Признаки, которые приобретаются в течение жизни без изменения генетического материала – то, что мы сейчас называем модификациями, не могут наследоваться. Например, дети великого певца не обязательно унаследуют вокальные данные и мастерство отца. Однако, по Ламарку, такое было бы возможно. Стремление к совершенствованию означало признание существования в организмах некой таинственной силы, определявшей развитие органа в ответ на внешний фактор. Иными словами, образование приспособления он объяснял стремлением и способностью к этому приспособлению, что вносило идеалистическое составляющее в его внешне целиком материалистическую теорию.

Последним этапом додарвиновского периода была первая половина XIX в., когда бурно развивалась биология, возникли сравнительная морфология и анатомия, эмбриология, палеонтология и была создана клеточная теория. Одним из основателей сравнительной морфологии является великий немецкий поэт и ученый В. Гёте, разработавший учение о морфологическом типе. Большой вклад в формирование сравнительной анатомии внес французский ученый **Этьен Жоффруа Сент-Илер** (1772 – 1844). Ему принадлежит концепция единого типа строения, в соответствии с которой разные животные имеют подобные органы. Например, сходное строение имеют человеческая рука, передняя конечность лошади и крыло птицы. Другой французский исследователь **Жорж Кювье** (1769 – 1832) обосновал принцип корреляций (соотносительности), по которому ни одна из частей организма не может измениться без того, чтобы не изменились другие. Например, если зубы травоядного животного приспособлены к перетиранию грубой пищи, то они должны быть крупными и располагаться на тяжелой массивной челюсти. Соответственно этому укрупнение головы влечет усиление мускулатуры шеи и т. д. Органы не только согласованы между собой, но и зависят от образа жизни. Так, у травоядных наряду с крупными коренными зубами имеется многокамерный желудок, объемистая брюшная полость, чтобы вместить протяженный кишечник. Кювье был и основоположником палеонтологии как науки. Начав исследование ископаемых остатков в конце XVIII в., он в дальнейшем открыл и описал около

40 видов вымерших животных. Палеонтологические находки неопровержимо свидетельствовали о историческом изменении видового состава фауны Земли, что требовало оценки и объяснения. Для этого Кювье предложил *теорию катастроф*, согласно которой на Земле периодически происходят мощные геологические процессы, которые приводят к вымиранию некоторых видов организмов, после чего создаются новые виды и заселяют освободившееся пространство. Причины возникновения этих видов ученый не объяснял. Общность внутренней организации живых организмов доказывала клеточная теория, появившаяся в середине XIX в. Она показала, что все существа независимо от систематического положения имеют клеточное строение, причем все клетки имеют принципиально сходное строение и образуются путем деления. Простейшие организмы состоят из одной самостоятельной клетки, тогда как более сложные образованы множеством клеток.

Важной предпосылкой эволюционной теории явилось развитие эмбриологии. Детальное изучение онтогенеза показало, что все организмы возникают из зиготы, которая затем делится и дает начало многим популяциям дифференцированных клеток. Было обнаружено глубокое сходство зародышей на ранних этапах развития, причем высшие животные в эмбриогенезе последовательно повторяли строение зародышей (но не взрослых особей) предковых форм. Это нашло отражение в теории параллелизма. Значительный вклад в становление эмбриологии внес отечественный ученый **К. Бэр** (1792 – 1876). Именно он заметил, что эмбрион высокоорганизованного животного похож не на взрослую форму более примитивного животного, а на его эмбрион. Ему также принадлежит наблюдение, что вначале в эмбриогенезе формируются общие признаки типа и лишь затем признаки вида. Другой отечественный исследователь – **Х. Пандер** открыл зародышевые листки, из которых на ранних этапах онтогенеза развиваются зачатки всех органов эмбриона. Выявленная им же общность закладки зародышевых листков у разных многоклеточных животных послужила еще одним доказательством единства происхождения организмов.

Эволюционная теория Ч. Дарвина. Английский ученый **Чарлз Роберт Дарвин** (1809 – 1882) не только предложил тщательно выверенную концепцию эволюционного преобразования организмов, но и попытался убедительно обосновать причины их возникновения. Эволюционная теория закрепилась во время путешествия на корабле «Бигль». За пять лет парусное экспедиционное судно «Бигль» проделало длинный извилистый путь вдоль берегов Чили, через Галапагосские острова, Таити, Новую Зеландию, Тасманию и Южную Африку и в октябре 1836 г. возвратилось в порт Фалмут. Во время путешествия Дарвин внимательно наблюдал и документировал особенности фауны и флоры посещаемых земель. Собранные им в путешествии фактические данные

заставили усомниться в неизменяемости видов. Палеонтологические находки указывали на историческую связь между вымершими животными и современными. Найденный им в отложениях Южной Америки скелет вымершего ленивца анатомически был очень похож на скелеты ныне живущих ленивцев, но отличался от них крупными размерами. У некоторых ископаемых остатков Дарвин обнаружил сходные признаки сразу нескольких современных отрядов, что свидетельствовало о родственной близости и возможном происхождении от общих предков.

Кроме того, Дарвин обнаружил большие различия в видовом составе Южной и Северной Америки. Например, в Северной Америке нет страусов, броненосцев, тапиров, ленивцев, обитающих в Южной Америке. Можно привести множество и обратных примеров. У Дарвина возникло предположение, что причиной этому может быть географическое разделение ранее единого органического мира непреодолимыми препятствиями, вроде Мексиканского плоскогорья. Поэтому животные растения по обе стороны преграды стали развиваться по-разному, что и предопределило возникшие видовые различия.

Однако наиболее сильное впечатление на Дарвина произвело посещение Галапагосских островов, где были обнаружены животных, которые существенно отличаются от материковых форм. Дарвин усомнился в том, что для каждого острова вулканического происхождения было создана специальная разновидность, скорее всего, они сами изменились в ту или иную сторону под воздействием каких-то факторов, которые еще надлежало установить. Особенно были заметны различия между вьюрками, которые на каждом острове имели особенности в строении клюва, но при этом наблюдались переходные формы (рис. 397).

По возвращении домой Дарвин не сомневался в том, что виды изменяются, но об этом догадывались и многие другие, в том числе Ламарк и его дед – знаменитый Эразм Дарвин.

Искусственный отбор, происхождение культурных форм растений и животных. Двадцать лет Дарвин собирал факты, которые затем обобщил в виде теории в своем самом значимом труде «Происхождение видов». Но для того чтобы лучше обосновать эволюционное учение, он предвосхитил публикации глобальных выводов учением о *доместикации* (происхождении культурных форм растений и животных). Уже в то время мало кто сомневался, что домашние растения и животные произошли от диких

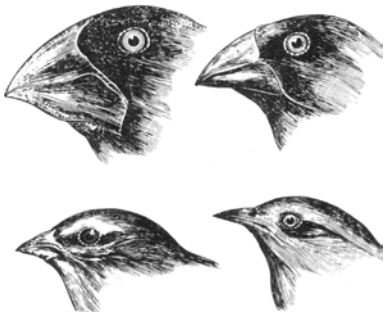


Рис. 397. *Разные виды галапагосских вьюрков*

предков, о чем свидетельствовало их внешнее сходство. Окультуривание растений и приручение животных происходило на разных этапах человеческой истории и к нашему времени насчитывается уже множество сортов домашних растений и пород животных.

Стараясь объяснить причины этого, Дарвин обратил внимание на то, что в каждой группе домашних растений или животных имеется несколько, а иногда даже множество форм. Например, известно сотни пород собак, которые отличаются друг от друга гораздо сильнее, нежели от своего предка – волка. Если организация диких форм всегда в максимальной степени соответствует тем условиям, в которых живет организм, то домашние формы нередко обладают вредными для самостоятельного выживания качествами. Например, домашние свиньи имеют столь значительный запас жира, что с трудом передвигаются (рис. 398) и в естественной среде они неминуемо погибли бы. Поскольку вся история домашних животных связана с человеком, то роль последнего в становлении возникших особенностей выглядела несомненной. Но в чем она выражалась? Как мог человек изменить природные формы растений и животных?

Существовавшие в то время гипотезы объясняли это гибридизацией и «внезапным порождением» (то, что мы сейчас называем мутациями). Однако Дарвин, в ходе анализа фактического материала, пришел к выводу, что это лишь факторы, но не причина. На самом деле гибридизация не может создать те породы, которые возникли от одного-единственного предкового вида. Например, все домашние голуби берут начало от дикого скалистого голубя, а куры – от дикой индийской курицы. А так как дикий вид один, то и гибридизации не может быть в принципе – кого с кем скрещивать?!

Не убеждало Дарвина и «внезапное порождение», которое периодически случалось у культурных форм. Например, в стаде мериносов американского фермера овца родила необычного ягненка с укороченными ногами и удлиненным телом. Неожиданно возникший признак успешно передавался по наследству и со временем появилась новая порода домашних овец. Таким же образом были получены породы такс и бульдогов у собак, неопушенный персик (нектарин) и многие другие культурные формы.

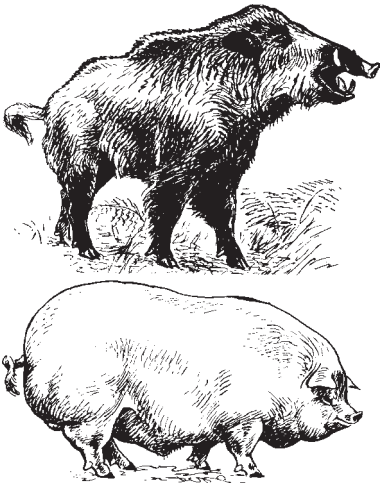


Рис. 398. *Дикий кабан и боров английской породы свиней*

Однако внезапное возникновение нового признака является лишь предпосылкой возникновения новой породы, но не ее причиной. Ведь в дикой природе также возникают подобные изменения, но мы не увидим диких баранов с короткими ногами, волков с короткими и кривыми ногами, как у таксы. Такие животные просто бы погибли вскоре после рождения, потому что новый признак существенно снижал мобильность. Между тем для человека такие признаки вызывают интерес, поэтому измененные животные не только погибли, но и положили начало новым породам.

Дарвин считал предпосылками эволюции культурных растений и животных наследственность, в которой он выделял несколько форм: неопределенную (индивидуальную), определенную (групповую), коррелятивную и комбинативную. *Неопределенная наследственность* имеет место лишь у отдельных особей, у которых возникает внезапно, как в описанных выше случаях с овцами и собаками. По существу, каждый организм в чем то индивидуален – незначительно все отличаются по размерам, окраске, форме и т. д. Нам это знакомо по мутационной изменчивости, о которой рассказывается в разделе «Генетика». *Определенная наследственность* всегда групповая. Можно всегда предположить, что если отощавшее стадо перевести на хорошее пастбище, все особи скоро наберут вес. Точно так же при голодании они все похудеют. В генетике такая наследственность называется модификационной. *Коррелятивная*, или *соотносительная*, *изменчивость*, по Дарвину, представляет собой комплексное изменение признаков. Например, домашняя утка летает меньше дикой, но больше ходит, поэтому у нее кости ног увеличиваются, а кости крыла – уменьшаются. *Комбинативная изменчивость* возникает при скрещивании разных сортов растений или пород животных. При этом у потомства возникает некоторая комбинация признаков, присущая родителям. Но во многих случаях гибриды оказываются стерильными и не могут передавать свои признаки по наследству.

Каким бы ни было важным значение той или иной формы наследственности, ни одна из них не может самостоятельно привести к образованию новых форм, потому что при бессистемном размножении возникший признак постепенно бы затух. По мнению Дарвина, основной причиной эволюции культурных форм был *искусственный отбор*, который совершался человеком. При этом человек руководствовался не полезностью закрепляемого признака для самого организма, а исключительно своими потребностями – хозяйственными или эстетическими. Поэтому признаки, часто ненужные или даже вредные для организма (например, коротконогость, излишняя масса тела, голая кожа, махровость цветка и т. д.), оказываются востребованными человеком. Осмысленно отбирая для скрещивания только тех особей, которые обладали нужными свойствами, человек постепенно добивался стойкого закрепления

признака в потомстве, которое уже в дальнейшем разводилось в чистоте. В результате появились многочисленные культурные формы, которые в силу возникших изменений не смогли бы самостоятельно существовать, но, находясь на полном попечении человека, длительно сохраняются в измененном виде. Таким образом, *искусственный отбор представляет собой процесс создания новых культурных форм, путем последовательного и систематического размножения особей с наибольшей выраженностью полезных для человека признаков и строгой изоляции всех остальных особей*.

Дарвин различал сознательный и бессознательный искусственный отбор. *Сознательный*, или *методический отбор*, происходит, если человек, производящий отбор – *селекционер*, четко представляет себе цель и планомерно отбирает для размножения нужные особи. Тогда новая форма появляется относительно быстро, например, куры с перьями на голове в виде бороды были выведены за шесть лет. Основным условием сознательного отбора является большое количество исходных особей, среди которых отбираются производители. Чем меньше особей, тем дольше формируется новый сорт или порода. При *бессознательном отборе* человек изначально не ставит особых целей, но при этом постоянно выбраковываются худшие особи. Например, отбирая животное для пищи, забиваются в первую очередь менее ценные. На семена обычно оставляют лучшие плоды от самых мощных растений.

Основные положения эволюционного учения. Толчок к формулировке теории эволюции Дарвину дала книга священника **Мальтуса** «Трактат о народонаселении», которая вышла в свет еще в 1778 г. В ней автор убедительно и красочно описал мрачные перспективы перенаселения человеческого общества, которое может случиться, если рождаемость ничем не сдерживать (по этой причине труд Мальтуса был в СССР объявлен реакционным и лженаучным). Перенеся рассуждения Мальтуса на все остальные организмы, Дарвин счел их универсальными и подкрепил их собственным фактическим материалом. Для примера он взял слонов, которые отличаются низкой репродукцией – одна слониха рождает за всю жизнь (несколько десятилетий) обычно не более шести детенышей, часть из которых гибнет. Однако если все детеныши выживут и такая же судьба постигнет всех их потомков, то уже через 750 лет будут одновременно жить 19 млн. особей! Что же говорить тогда о наиболее плодовитых организмах. Например, рыба-луна мечет около 300 млн. икринок за один сезон размножения. Еще более впечатляющую репродуктивную способность демонстрирует зеленый краб ($4{,}0 \times 10^6$). Циклопическими по своей величине цифрами исчисляются споры, которые продуцируют многие растения и грибы (например, дождевик образует $7{,}0 \times 10^{11}$ спор). Не говоря уже о бактериях, которые в благоприятной обстановке размножаются в геометрической прогрессии.

В реальной жизни ничего похожего не бывает, потому что значительная часть потомства гибнет на ранних этапах. После каждого сезона размножения происходит снижение численности любого вида, что объясняется негативными факторами живой природы (недоедание, хищники, болезни и др.) и неживой (наводнение, переохлаждение или пожары и др.). Но тем не менее численность вида обычно поддерживается на достаточно высоком уровне. Например, буревестник, который несет за сезон всего одно яйцо, несмотря на все негативные факторы, остается весьма многочисленной птицей.

Обнаружив, что реально всегда рождается больше потомства, чем оно может выжить, Дарвин понял, что после рождения любой организм вступает в борьбу за жизнь с неблагоприятными факторами природы. Ученый назвал такие взаимоотношения *борьбой за существование*. Реальность этой борьбы он подтвердил экспериментально. Посеяв семена на ухоженную почву, он позже пересчитал проростки – их оказалось 357. Но до созревания дожили всего 62 растения, тогда как остальные были уничтожены другими организмами. После ночного заморозка из 390 молодых растений фасоли выжило 12, девять из которых были уничтожены повторным заморозком, случившимся через четыре дня. Следовательно, способность организмов к неограниченному размножению сдерживается недостатком для всех организмов средств жизни, поэтому выживают лишь наиболее подготовленные.

Дарвин отмечал, что наиболее активная борьба идет между особями одного вида, поскольку они обладают сходными потребностями и близкими возможностями, или между близкими видами, тогда более сильный вытесняет слабого. Например, серая крыса повсеместно вытесняет менее крупную и неагрессивную черную крысу, азиатский таракан благодаря своей активности вытесняет более крупного черного таракана. Отметим, что сам Дарвин понимал борьбу за существование не буквально в виде обычной драки, а метафорично, подразумевая под этим всю присущую организму активность, направленную на выживание.

Выживание наиболее сильных и активных особей в борьбе за существование Дарвин назвал *естественным отбором*. После гибели менее подготовленных сородичей сильным остаются все пищевые ресурсы, но более важно то, что именно они участвуют в половом размножении и оставляют потомству свои признаки. Выжившие особи несут наиболее удачное сочетание признаков, что дает возможность виду изменяться при изменении окружающих факторов. Согласно Дарвину, в этом состоит основное творческое значение естественного отбора. Таким образом, основная мысль эволюционной теории Дарвина выражается концепцией *выживания наиболее приспособленных особей, передающих «удачные» изменения потомству*. Особенности искусственного и естественного отбора приведены в табл. 42.

Таблица 42

Сравнение искусственного и естественного отбора
(по Георгиевскому с изменениями и дополнениями)

Показатель для сравнения	Эволюция культурных форм (искусственный отбор)	Эволюция природных видов (естественный отбор)
Материал для отбора	Индивидуальная наследственность (в том числе резкие уклонения)	Индивидуальная наследственная изменчивость (в основном незначительные уклонения)
Фактор отбора	Человек	Борьба за существование на фоне факторов живой и неживой природы
Характер действия отбора	Накопление изменений в последовательном ряде поколений	
Скорость действия отбора	Действует быстро (методический отбор)	Действует медленно, эволюция идет постепенно
Формы отбора	Сознательный; бессознательный	Движущий; стабилизирующий
Результаты отбора	Создание форм, полезных человеку; образование сортов и пород	Образование приспособлений к окружающей среде; образование видов и более крупных таксонов

Свою эволюционную теорию в окончательном виде Дарвин изложил в книге «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Кроме «Происхождения видов», Дарвин опубликовал еще два капитальных труда: «Изменения домашних животных и культурных растений» (1868), положения которой позже составили теоретическую основу научной селекции, и «Происхождение человека и половой отбор» (1871), где автор изложил свои взгляды естественного происхождения человека.

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

В 1927 г. отечественный генетик **Ю.А. Филипченко** предложил разделить дарвиновское эволюционное учение на два процесса: микроэволюцию и макроэволюцию. *Микроэволюция* представляет собой совокупность необратимых процессов, которые происходят внутри вида в пределах популяций. Они ведут к дивергенции внутри вида и возникновению нового вида. Учение о микроэволюции составляет основу современного дарвинизма. *Макроэволюция* представляет собой процессы дивергенции на уровне таксонов выше вида, которые ведут к образованию новых родов, семейств, отрядов и т. д.

Объектом эволюции является особь. Именно на уровне отдельной особи имеют место различные типы наследственной

изменчивости. При половом размножении каждая гамета содержит уникальную комбинацию аллелей, а при случайном характере оплодотворения появляется огромное количество генетических вариантов. При этом все они различаются между собой по способности выживать. Неравноценность особей является основным условием осуществления естественного отбора и, соответственно, эволюции. Иными словами, значение любой особи для эволюции выражается в том, что она должна дожить до половозрелого возраста и оставить потомство. Если эти условия соблюдены, то особь доказала свою состоятельность и передала свои качества потомству. Неразмножающаяся особь для эволюционного процесса не имеет никакого значения, поскольку ее признаки исчезнут вместе с ее гибелью.

Элементарной единицей эволюции является популяция – совокупность особей одного вида, которая: обитает на территории, входит в ареал вида; находится в относительной изоляции от других популяций своего вида; обладает выраженной устойчивостью; проявляет способность к эволюции, поскольку является гетерогенной системой и состоит из особей с неодинаковой приспособленностью к среде обитания.

Элементарным эволюционным материалом служит мутация. Возникшие изменения только тогда имеют эволюционный смысл, если они передаются по наследству, а для этого должен измениться субстрат наследственности – ДНК. Изучавший роль мутаций в эволюционном процессе **И.И. Шмальгаузен** обнаружил, что любые мутации ведут к нарушению сбалансированности функций организма. Поэтому в доминантном состоянии они оказываются вредными и не поддерживаются сразу естественным отбором. Однако рецессивные мутации сохраняются у гетерозигот и передаются по наследству. При последующем размножении на протяжении ряда поколений генотип перестраивается и включение в фенотип нового аллеля уже не вызовет нарушений. Все неудачные варианты фенотипа будут немедленно удалены отбором.

Ареной эволюционного процесса является биогеоценоз. Ни одна особь, популяция или отдельный вид неспособны к самостоятельному существованию без многочисленных связей с организмами других видов.

ПРЕДПОСЫЛКИ (ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ) ЭВОЛЮЦИИ

Дарвин считал основными предпосылками эволюции наследственную изменчивость и безудержное стремление организмов к размножению. Позднее к ним добавили еще несколько факторов: ненаследственную (модификационную) наследственность, изоляцию, миграцию и динамику численности популяций. О наследственной и ненаследственной изменчивости подробно рассказано

в соответствующих разделах генетики, поэтому здесь мы рассмотрим только последние три.

Изоляция. Для осуществления микроэволюции необходимо, чтобы вид был гетерогенен, т. е. состоял из популяций, в которых могли бы накапливаться мутировавшие аллели. Для этого популяция должна быть отделена какими-нибудь барьерами, препятствующими скрещиванию с особями других популяций этого вида. Тогда и появляются предпосылки для возникновения генетически отличной группы. Сама по себе изоляция не может создать новых форм, но она обеспечивает условия для дивергенции. Особи разных видов в природе обычно не скрещиваются, если же это случается, потомство чаще всего остается бесплодным. Различают два основных способа изоляции: географический и биологический.

Географический способ изоляции обеспечивает территориальное разделение популяций. Она обеспечивается различными преградами природного ландшафта (например, реки и другие непреодолимые водные преграды, горные хребты, пустыни, лесные массивы и т. д.), которые делят ареал вида на изолированные фрагменты. Такого рода изоляция может также возникнуть, если на промежуточных территориях внутри ареала гибнут популяции, но сохраняются по его периферии. Таким способом появились, в частности, европейский и дальневосточный виды ландыша.

Биологический способ изоляции создает условия, которые не допускают скрещивания, а если оно происходит, исключают развитие нормального потомства. Выделяют несколько типов биологической изоляции: экологическую, этологическую, морфофункциональную и генетическую. За исключением этологической, все остальные типы биологической изоляции имеют сходное значение у растений и у животных.

Экологическая изоляция обеспечивается различными условиями или сроками размножения, поэтому ее делят на биотопическую и сезонную.

Биотопическая форма экологической изоляции достигается различным местообитанием близких видов. Например, одни лягушки размножаются в ручьях, а другие – в прудах и болотах.

Сезонная форма экологической изоляции возникает при разделении по сезонам полового размножения. При этом даже небольшой временной сдвиг исключает встречу потенциальных половых партнеров и их скрещивание. Так, прудовая и озерная лягушки, которые часто обитают вместе, размножаются при разной температуре воды, поэтому не могут скрещиваться. У севанской форели известно пять рас, каждая из которых мечет икру в разные месяцы года.

Этологическая изоляция встречается при несоответствии полового поведения у особей разных видов. Например, у журавлей неодинаковые брачные танцы, движения которых понятны лишь партнеру своего вида. Этот вид изоляции имеется только у животных.

Морфофизиологическая изоляция связана с особенностями организации и функционирования органов репродуктивной системы, в связи с этим выделяют морфологический и физиологический типы.

Морфологическая изоляция происходит, если строение половых органов или размеры и форма тела делают невозможным скрещивание. Физиологическая изоляция препятствует осуществлению оплодотворения, если половой акт все же произошел, или же нарушает развитие нормального зародыша. В частности, спермии могут погибнуть в половых путях самки другого вида или не смогут проникнуть в ее яйцеклетку. У растений при попадании на рыльце плодолистика пыльцы разных видов чужеродная погибает сразу же или вскоре после прорастания пыльцевой трубки.

Генетическая изоляция обеспечивается различиями в форме и численности хромосом. Несоответствие генетического материала самца и самки проявляется на разных этапах развития и может выражаться в невозможности оплодотворения, гибели эмбрионов, нежизнеспособности потомства или его стерильности (из-за нарушения мейоза гаметогенез гибридного потомства неосуществим). Механизмами генетической изоляции являются: хромосомные перестройки, несовместимость экспрессии отдельных генов после их мутации, полиплоидия.

Все типы изоляции увеличивают вероятность межродственного скрещивания, повышая этим степень инбридинга в популяции. Изоляция стимулирует процессы специализации и ведет к освоению новых экологических ниш.

Миграция представляет собой процесс противоположный изоляции. Его сущность состоит в перемещении организмов или генеративного материала (например, спор, семян, плодов и т. д.). Эволюционное значение миграции заключается в распространении новых аллелей и обновлении генофонда популяций, а также расширении ареала и создании новых популяций. Миграции также способствуют поддержанию устойчивости вида, потому что межпопуляционные скрещивания обеспечивают выравнивание генофонда. Например, водяные ужи, обитающие на островах североамериканского озера Эри, существуют в двух формах окраски – полосатой и не полосатой. Не полосатые ужи оказались более жизнеспособными, к тому же они малозаметны в условиях местного ландшафта, реже уничтожаются хищниками. Однако исчезновения полосатых ужей при этом не происходит, поскольку по мере гибели с материка постоянно прибывают новые полосатые особи и полиморфизм популяции сохраняется в прежнем соотношении форм.

Известны два способа миграции: поток генов и интрогрессия генов. *Поток генов* происходит при скрещивании особей разных

популяций. При этом мигрирующие особи могут включаться в состав популяции (так происходит у многих млекопитающих, например, человекообразных обезьян) или только спариваться, после чего продолжать одиночную жизнь (например, самцы слонов при встрече со стадом самок с детенышами). Поток генов обеспечивает распространение аллелей и обогащает генофонд.

Интрогрессия генов представляет собой обмен генов в результате межвидового скрещивания. Такой тип миграции редко встречается у животных, потому что в большинстве случаев особи разных видов не могут скрещиваться из-за описанных выше форм изоляции, к тому же межвидовые гибриды обычно бесплодны. Однако у растений межвидовое скрещивание происходит чаще, поэтому у них интрогрессия распространена более широко.

Динамика численности популяций (популяционные волны). Ни одна популяция не может поддерживать свою численность на неизменном уровне. Время от времени число особей увеличивается или снижается из-за действия различных факторов. Причем масштаб изменения численности может быть разным – от нескольких особей до кратного исчисления (в десятки и даже сотни раз от исходного). Такие колебания **С.С. Четвериков** назвал «волнами жизни».

Основной причиной изменения численности популяций является кормовая база. При достаточном количестве пищи или ее избытке численность популяции всегда возрастает, при дефиците пищи – снижается за счет гибели менее сильных, больных и малоактивных особей в результате отбора. Существует прямая зависимость между динамикой численности хищников и их жертв, при этом показатели численности хищников запаздывают по сравнению с показателями жертв на один год. Например, в благоприятный для зайцев год их численность стремительно возрастает, что влечет за собой увеличение количества хищников, которые ими питаются (лисицы, волка, рыси), но их становится больше только через год в результате обогащения кормовой базы. Если после этого наступит засуха и зайцам станет нечего есть, их численность адекватно снизится, что вызовет голодание хищников и повлечет гибель наиболее слабых. Снижение численности хищников тоже произойдет несколько позже, чем зайцев.

Популяционные волны служат причиной изменения границ ареала. При увеличении численности ареал обычно расширяется, увеличивается плотность заселения. Когда численность падает, границы ареала могут сужаться или он становится дробным, что приводит к географической изоляции территориально удаленных популяций.

Эволюционное значение популяционных волн состоит в том, что они способствуют гетерогенности популяций. При увеличении

численности популяции в ней пропорционально возрастает концентрация мутаций (например, если особей стало больше в 10 раз, то и мутаций станет в 10 раз больше). Последующее снижение численности будет сопровождаться гибелью особей с вредными мутациями и выживание носителей полезных. Повторный всплеск численности повлечет распространение полезных аллелей, что благоприятно для вида.

Движущие силы эволюции. Причинами, или движущими силами эволюционного процесса являются открытые Дарвиным борьба за существование и естественный отбор. Они ведут к выживанию наиболее приспособленных особей вида, которые участвуют в размножении и передают свои признаки потомству, тем самым увеличивая количество носителей наиболее удачных генетических комбинаций.

БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ

Борьба за существование представляет собой совокупность процессов, в которые вступает организм с целью выживания и оставления потомства. Этот термин не следует понимать как непосредственную схватку с конкретным врагом (хотя и это возможно), потому что обычно ситуация намного сложнее и не всегда имеет место физический конфликт. По мнению Дарвина, борьбу за существование вызывают противоречия между потребностью организмов к неограниченному размножению при ограниченных средствах к существованию. Однако это не всегда бывает справедливо. Случается, что конфликты возникают при достаточном количестве пищи. Например, львы будут по возможности изгонять гиен, даже если пищи хватает всем, руководствуясь заложенным в них инстинктам.

Борьба за существование начинается не с момента рождения, а гораздо раньше – в момент оплодотворения и даже до него. Она затрагивает гаметогенез, конкуренцию спермиев, условия оплодотворения и т. д. Этот процесс происходит практически на всех этапах онтогенеза. Развитие зародыша зависит от того, насколько правильно и последовательно включаются механизмы эмбриогенеза: дробления, гистогенеза, органогенеза. При многоплодной беременности эмбрионы конкурируют за необходимые для развития вещества и здесь никогда не бывает абсолютного равенства (детеныши рождаются неодинаковыми). Борьба за существование позволяет разрешить противоречие между количеством родившихся и количеством выживших особей, что обеспечивает наиболее оптимальную внутреннюю структуру популяции и вида в целом. Борьба может быть внутривидовой и межвидовой. При этом внутривидовая борьба носит наиболее острый характер, потому что в нее вступают особи с одинаковыми потребностями и близкими возможностями.

Различают две основные формы борьбы за существование: конкуренцию и прямую борьбу. Однако между ними не всегда удается провести четкую грань, поэтому зачастую такое деление оказывается условным.

Конкуренция представляет собой любые антагонистические отношения, в которые вступают организмы для достижения цели, без нанесения друг другу серьезных повреждений. Это наиболее распространенный способ борьбы за существование, поскольку в ней проявляются главные противоречия между организмами. Конкуренцию обусловливают сходные потребности и одинаковые возможности их реализации. Поэтому в нее вступают организмы, которым есть что делить. Например, волк и лисица могут конкурировать за пищу. Но этого незачем делать воробью и кабану. На фоне одинаковых возможностей большое значение имеет активность конкурирующих организмов в процессе совместного использования какого-то фактора. В зависимости от цели различают трофическую, топическую и репродуктивную конкуренцию. Каждая из них может быть внутривидовой и межвидовой, а также групповой и индивидуальной.

Трофическая конкуренция основана на потребности организмов в одинаковых веществах. Внутривидовая конкуренция у животных обычно возникает при высокой плотности популяции, а также в условиях сталкивания пищевых интересов у видов с территориальным укладом жизни. Примером одиночной внутривидовой конкуренции будет конкуренция за пищу между тиграми, охотничьи участки которых перекрываются. Групповой вариант такой конкуренции будет между семьями волков, живущих на соседних участках.

Межвидовая трофическая конкуренция происходит, например, между тигром и леопардом, которые могут охотиться на одинаковую добычу, но в разное время суток. Групповой вариант – прайд львов и стая гиен, оказавшиеся поблизости.

Трофическая конкуренция есть и у растений. Она выражается в конкуренции за минеральные вещества, свет и влагу, которые необходимы для фотосинтеза и жизнедеятельности. В лесу конкуренция выражается в стремлении деревьев быстрее вырасти, чтобы не оказаться в тени более высокорослого дерева. Обычно вблизи наиболее крупных деревьев тропического леса нельзя встретить другие особи подобного размера, потому что они не могут получить нужного количество солнечного света. Но если дерево окажется поваленным сильной бурей, то за освободившееся пространство будут конкурировать несколько деревьев меньшего размера. Эту борьбу выиграет тот экземпляр, который быстрее вырастет и затенит своих конкурентов. Получая достаточно света, это дерево сумеет наилучшим образом подготовить генеративный материал, что может оказаться не по силам менее развитым особям.

Конкуренция не только позволяет выявить возможности организмов, но и обусловливает совершенствование морфофизиологической организации.

Топическая конкуренция происходит, когда совместно обитающие организмы подвергаются воздействию одинаковых факторов неживой природы (температура, форма и окраска ландшафта, недостаточное или избыточное увлажнение, засоленность и т. д.). При этом организмы конкурируют не с этими факторами, а между собой. Иными словами, им нужно продемонстрировать свои лучшие качества, чтобы избежать опасности. Например, чтобы замаскироваться зимой, нужно иметь светлую окраску меха или перьев. При этом животное становится малозаметным. Но это делается только для того, чтобы стать незаметным для хищника (или для жертвы, в зависимости от вида), а не для борьбы со снегом, холодом или другим абиотическим фактором. Если не будет врага, то животное выживет на снегу независимо от окраски. Более того, в соответствии с законами физики темный мех был бы предпочтительнее, потому что он способствует сохранению тепла.

Конкуренция на фоне абиотических факторов чрезвычайно важна. Ее не сможет выдержать организм, который оказался не подготовленным. Например, если животное вовремя не перелиняло, то оно станет заметным на снегу и, соответственно, возрастет вероятность быть съеденным хищником.

Репродуктивная конкуренция охватывает отношения между организмами в борьбе за осуществление размножения. Ее формы могут быть весьма разнообразными, у животных они основываются обычно на брачном поведении. У многих видов распространена конкуренция за полового партнера (чаще всего самку), выражающаяся в турнирных боях (олени), токовании (глухари, тетерева) и др. Самец австралийского шалашника сооружает из веток и ярких предметов шалаш, который не имеет никакого отношения к гнезду, но внимательно оценивается самкой. У морских котиков и сивучей самцы стремятся занять на лежбище лучшие участки, которые затем заселяют самки. Репродуктивная конкуренция часто носит групповой характер. Самец и самка обычно вместе защищают потомство. Нередко птицы сбиваются в стаю и гнездятся поблизости, чтобы в случае опасности объединить усилия.

У растений репродуктивная конкуренция выражается в борьбе за опылителя. Для этого у многих имеются крупные яркие цветки или соцветия. Опылителя также можно привлечь пыльцой и нектаром. Образование большого количество спор или семян увеличивает шансы на попадание в благоприятные условия и способствует расселению. Такие растения успешнее конкурируют при освоении новых территорий. Конкуренция выражается в способах распространения генеративного материала. Легкие споры рассеиваются

ветром, плоды и семена могут иметь крыловидные выросты, позволяющие отлетать от родительского растения. Многие имеют на поверхности крючочки, которыми цепляются за шерсть животных и расселяются. Те растения, у которых эти и другие признаки выражены лучше, имеют больше шансов на выживание потомства.

Репродуктивная конкуренция стимулирует постоянное совершенствование тех адаптаций, которые связаны с размножением.

Прямая борьба подразумевает не опосредованные, а непосредственные отношения с факторами живой и неживой природы. В отличие от конкуренции, прямая борьба может привести к физическому ущербу или даже гибели организма.

Прямая борьба с биотическими факторами выражается в борьбе с другими организмами (как своего вида, так и другого) за пищу и возможность размножаться. Прямая трофическая борьба происходит при непосредственном контакте хищника и жертвы, между хищниками за пищу, между паразитом и хозяином. Подобно конкуренции, она может быть групповой и индивидуальной. Примером групповой борьбы будет столкновение за добычу между двумя стаями волков, индивидуальной – схватка между двумя леопардами за добычу. Крайней формой трофической борьбы является каннибализм.

Прямая репродуктивная борьба происходит при конфликте за полового партнера, место размножения, пищу для потомства. Самцы секачи морских котиков постоянно охраняют свою территорию с самками, при этом постоянно вступая в схватку с другими самцами. Самцы слонов в брачный период ведут кровопролитные сражения за самку, которые нередко заканчиваются гибелью одного из них. У микроорганизмов широко распространена борьба между штаммами посредством выделяемых антибиотиков. Прямая борьба с другими организмами с выделением биологически активных веществ называется *аллелопатией*.

Не всегда можно отличить конкуренцию от прямой борьбы. Нередко участник драки гибнет не сразу, а спустя некоторое время от болезни или истощения. В таких случаях четко определить способ борьбы трудно.

Прямая борьба с абиотическими факторами связана с защитой от вредных воздействий факторов неживой природы. В отличие от топической конкуренции, этот вид прямой борьбы связан с непосредственным действием фактора, а не с его фоном. Так, если белая зимняя окраска обеспечивает незаметность на снегу (топическая конкуренция), то зимний мех должен быть, прежде всего, густым и теплым, чтобы защитить от холода (прямая борьба). Цвет меха не имеет особого значения для защиты от холода, поэтому животное в принципе может быть окрашено по-разному. Лиственница, в отличие от других хвойных деревьев, сбрасывает к зиме

листву. Тем самым она в максимальной степени оказывается подготовленной к зимовке и способна выдерживать сверхнизкую температуру воздуха, гибельную для других растений. Прямая борьба с абиотическими факторами позволяет выжить в неблагоприятных условиях внешней среды наиболее приспособленным особям.

Борьба за существование является необходимой предпосылкой для осуществления естественного отбора. Она демонстрирует неравноценность особей, выявляя слабых и наиболее подготовленных, а также определяет характер и направление действия отбора. В итоге это обеспечивает сохранение и доминирование наиболее жизнеспособных популяций в пределах вида в случае внутривидовой борьбы или же более конкурентноспособного вида над менее жизнеспособным, который занимает ту же экологическую нишу, если борьба носит межвидовой характер.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

Все организмы различаются между собой по тем или иным анатомо-физиологическим критериям (физическим возможностям, активности, обучаемости и т. д.). Это обстоятельство очень важно для эволюционного процесса, поскольку делает вид и популяции гетерогенными. Посредством различных способов борьбы за выживание проявляется реальный уровень приспособленности организма. Задачей естественного отбора – второй движущей силы эволюции – является удаление слабых и выживание самых сильных особей.

Отбор осуществляется на всех этапах индивидуального развития и даже до образования зиготы, потому что в размножении участвуют только особи, доказавшие свою жизнеспособность. Менее подготовленные особи либо погибают на ранних этапах, а если выживают, то не выдерживают конкуренции за полового партнера с более сильными представителями вида. Это не относится лишь к человеку. Отбор на ранних стадиях развития проявляется в избирательной смертности эмбрионов с отклонениями развития. При этом отбраковываются наименее удачные генотипы. То же самое происходит на всем протяжении дорепродуктивного периода особи. В итоге отбор обеспечивает избирательное размножение особей, обладающих наиболее ценными генотипами.

В природных условиях естественный отбор осуществляется не по генотипу, а только по фенотипу. Напомним, что в гетерозиготном состоянии генотип содержит два разных аллеля, один из которых (доминантный) выражается в фенотипе. Поэтому полезное изменение, находясь в рецессивном состоянии, не может воздействовать на отбор. Но возможен вторичный отбор генотипов, который происходит через отбор фенотипов, поскольку гетерозиготная особь продуцирует гаметы двух типов, один из которых будет содержать

изменившийся аллель. Если значение измененного аллеля для повышения адаптивности организма велико, то число его носителей с каждым сезоном размножения будет расти. Таким образом, отбор наиболее эффективно действует по отношению к доминантным аллелям. Естественный отбор, который направлен на сохранение определенных фенотипов, называется *положительным*. Отбор, удаляющий из популяции фенотипы, называется *отрицательным*.

Естественный отбор характеризуется четырьмя основными особенностями: вероятностью, накапливающим и интегрирующим действием, адаптивной направленностью.

Вероятностный характер отбора определяет степень возможности его осуществления. Вероятностность выражается в статистичности и стохастичности. *Статистичность* характеризует предполагаемую встречаемость события, происходящего в группе организмов – популяции. Понятно, что выживать должны наиболее сильные и активные особи, поэтому статистически можно ожидать, что зиму переживут именно такие экземпляры. *Стохастичность* показывает насколько реально предполагаемое событие может осуществиться в условиях действия случайного фактора. Например, сильное и здоровое животное, которое выгодно отличается своими физическими данными, неожиданно погибает в лесном пожаре или становится жертвой инфекционного заболевания. В таком случае ожидаемого события (т. е. выживания сильного) не произойдет.

Накапливающее действие отбора состоит в постепенном суммировании тех или иных полезных признаков, что ведет к усилению органа и его функции. Такая особенность отбора была замечена **В. О. Ковалевским**, который отмечал постепенное увеличение тела и изменение зубов у предковых форм лошадиных.

Интегрирующее действие отбора заключается в постепенном объединении возникших мелких изменений в целостную систему. Поскольку любое изменение неизбежно оказывает воздействие на другие признаки, оно в той или иной мере изменяет весь организм. Так, с точки зрения теории эволюции, легочное дыхание влечет за собой изменение строения сердца и наличие второго круга кровообращения, редукцию жаберного аппарата, появление среднего уха и др.

Адаптивная направленность отбора определяется стремлением организма приспособиться к действующим условиям внешней среды. Поэтому отбираются только те особи, которые обладают наиболее выраженными адаптациями. Это в полной мере отражает основной смысл эволюционных преобразований.

Способы осуществления естественного отбора. Сущность естественного отбора состоит в недопущении к размножению менее приспособленных, а значит, менее ценных особей. Это достигается либо гибелью более слабых, либо конкуренцией с более сильными.

Во втором случае слабые не гибнут, но они не выдерживают конкуренции за полового партнера и поэтому не оставляют потомства. Однако, если более сильная особь неожиданно погибнет вследствие болезни, несчастного случая, стихийного бедствия и т. п., они размножаются и их потомство, несмотря на то что получает менее удачный генотип, позволяет популяции поддержать численность.

Отбор через гибель (элиминацию) особей может осуществляться избирательно и неизбирательно. При *избирательной элиминации* на первый план выступает уровень приспособленности к внешним факторам и выживают наиболее приспособленные особи. Ее условием будут индивидуальные и групповые различия по уровню приспособленности. Это наиболее ценная для эволюции форма отбора. Она может быть прямой и косвенной. Прямая избирательная элиминация выражается в гибели особи в результате непосредственного действия фактора (биотического или абиотического). Например, хищнику легче догнать зайца, который бегает медленнее, поэтому такие особи элиминируются, а выживают более быстроногие зайцы. Примером действия абиотического фактора прямой избирательной элиминации является гибель медведей, которые не смогли достаточно хорошо подготовиться к спячке и не накопили достаточного количества жира. Такие особи выходят из спячки раньше обычного, во время зимы (их называют шатунами). Поскольку корма для них в это время еще нет, они обычно погибают. Особи в популяции различаются по способности находить пищу, выдерживать голодание, жажду и т. д. Такой вид элиминации способствует сохранению особей с наиболее выраженными защитными способностями.

При косвенной избирательной элиминации гибель особи происходит не от первоначально действующего фактора, а от его последствий. Примером косвенной элиминации будет гибель зайца, который сумел избежать зубов хищника, но получил некоторые ранения. Впоследствии инфицированные раны могут послужить действительной причиной смерти животного, но эта причина опосредована ранее нанесенными повреждениями.

Неизбирательная элиминация приводит к гибели особей независимо от уровня их адаптивности, потому что зависит от случайных причин или форс-мажорных обстоятельств. Например, гибель в результате стихийного бедствия, отстрела охотниками, и т.п. Однако и в этом случае эволюционное значение адаптаций велико, поскольку более приспособленная особь перед случайной смертью имеет больше шансов оставить потомство и, следовательно, передать ему свои признаки.

Таким образом, естественный отбор осуществляется главным образом путем выживания и размножения одних особей за счет гибели других.

Формы естественного отбора. Введенное Дарвиным понятие естественного отбора впоследствии было развито многими учеными, в том числе отечественными (И. И. Шмальгаузеном, С. С. Четвериковым и др.). Выделяют две основные формы естественного отбора: движущий и стабилизирующий. Учение о них было разработано И. И. Шмальгаузеном.

Движущий (ведущий) отбор. Эта форма естественного отбора обусловливает последовательное изменение фенотипа и генотипа в определенном направлении, которое зависит от изменения среды. Иными словами, движущий отбор сохраняет только те особи, адаптации которых соответствуют изменившимся условиям. Например, при общем похолодании выживают особи с более густым и теплым шерстным покровом. Следовательно, при движущем отборе сохраняются все отклонения от средней нормы, которые оказываются адаптивными по отношению к изменившемуся фактору, тогда как особи с фенотипами прежней нормы элиминируются. Таким образом, движущий отбор сохраняет мутации, смещающие норму реакции генотипа в нужном (т. е. полезном) направлении. Известны три способа проявления движущего отбора: направленный, дизруптивный и транзитивный.

Направленный отбор происходит в условиях однонаправленного изменения одного или нескольких внешних факторов. Он приводит к выживанию особей с адаптивными в данных условиях уклонениями от средней нормы. Например, при использовании антибиотиков гибнет большинство микроорганизмов, но наиболее устойчивые к этим антибиотикам выживают и, размножившись, восстанавливают численность популяции. Для борьбы с ними приходится увеличивать концентрацию антибиотика, но это так же не уничтожит все микроорганизмы. Таким образом, происходит отбор, направленный на выживание микроорганизмов с мутационными отклонениями в сторону устойчивости к данному антибиотику. Так появились штаммы, устойчивые к пенициллину, тетрациклину и многим другим антибиотикам. Часто результат направленного отбора становится заметным очень скоро. Например, популяция комнатной мухи всего за два поколения повышает устойчивость к дусту ДДТ в 4000 раз! Направленный отбор, осуществляемый человеком, составляет основу искусственного отбора, поэтому он также дает быстрые результаты.

Дизруптивный отбор, или *разрывающий отбор*, направлен на сохранение носителей крайних адаптивных уклонений за счет гибели особей с фенотипами средней нормы реакции. Такой отбор происходит при длительном воздействии разнонаправленных внешних факторов. Например, безобидная бабочка африканский парусник существует в разных фенотипических вариантах. Самцы обладают классическим фенотипом вида, а самки

похожи на несъедобных бабочек из семейства данаид (подражательное сходство называется мимикрией), причем трех различных видов. В результате целостный вид подвергается дивергенции – экологическому расхождению близкородственных групп, распадаясь на несколько дочерних популяций. Глубокие расхождения в таком направлении могут со временем привести к возникновению нового вида. Примером дизруптивного отбора является появление рас у вида человек разумный, каждая из которых отражает оптимальную приспособленность к определенным экологическим факторам.

Транзитивный, или *переходный, отбор* имеет место в случае интенсивного размножения ранее малочисленной фенотипической группы особей, адаптации которых более соответствуют резко изменившимся условиям среды. В основе транзитивного отбора лежит «транзитивный полиморфизм» – существование внутри вида различных фенотипических форм. Такая ситуация была рассмотрена выше на примере африканского парусника, но в том случае равноценно отбирались все мимикрирующие формы этой бабочки. При транзитивном отборе преимущество отдается носителям лишь одного фенотипа. Например, во время промышленной революции в странах Западной Европы произошло резкое ухудшение экологической обстановки в крупных индустриальных городах, связанное, главным образом, с обильным задымлением. При сжигании угля выделяется много двуокиси серы, которая уничтожает лишайники, покрывающие стволы. В результате обнажилась темная кора, к тому же на ней осаждалась сажа. Поэтому стволы деревьев, произрастающих поблизости с заводом, заметно потемнели. Отдыхающие на стволах бабочки березовые пяденицы в подавляющем большинстве (примерно 98%) имеют светлую окраску и на светлых стволах березы малозаметны. Но когда кора деревьев потемнела от заводских выбросов, светлые бабочки стали четко выделяться, и почти все были съедены птицами. Однако вид не погиб, поскольку благополучно выжили темноокрашенные особи, которые ранее были немногочисленными, поскольку склевывались птицами. На темных стволах их окраска оказалась адаптивной и они численно стали преобладать в популяции. Это явление получило название *индустриального меланизма*. Статистически это выглядело следующим образом. Первые темноокрашенные особи были обнаружены в Манчестере в 1848 г., а к 1895 г. их в популяции было уже 98%, т. е. в обратной пропорции, что до начала промышленной революции.

Транзитивный отбор, в отличие от дизруптивного, не расчленяет популяция на отдельные независимые формы. Он также не накапливает полезные изменения, как это происходит при направленной форме движущего отбора. Кроме того, транзитивный

отбор обратим – при смене обстановки все возвращается на прежние позиции. Например, когда в 1956 г. был принят «Акт о чистоте воздушного бассейна», экологическая обстановка в Европе улучшилась, и в популяциях березовой пяденицы со временем вновь возросла доля светлоокрашенных бабочек.

Стабилизирующий, или центростремительный, отбор. Стабилизирующий отбор обеспечивает выживание особей со средней выраженностью признака за счет элиминации особей с любыми отклонениями от этого. Таким образом, этот вид отбора удерживает норму реакции в определенных рамках и не позволяет ей расшириться или сместиться в ту или иную сторону. Поэтому механизмы и результаты действия стабилизирующего отбора оказываются противоположными движущему отбору. Выделяют три основные формы стабилизирующего отбора: канализирующий, нормализующий и балансированный.

Канализирующий отбор позволяет закрепить все модификации, которые наиболее адаптивны в действующих условиях обитания. Он обеспечивает выживание особей с наиболее устойчивым онтогенезом, способных противостоять случайным изменениям среды. Это сопровождается сужением нормы реакции. Примером такого отбора является устойчивость растений к осенней оттепели. Если потепление спровоцирует цветение, то последующие холода неминуемо погубят генеративный материал. Растения при этом не смогут оставить потомство и даже могут погибнуть. Поэтому у них выработались онтогенетические адаптации, позволяющие сделать индивидуальное развитие независимым от случайных колебаний внешних факторов. Это называется *автономизацией онтогенеза*.

Сужение нормы реакции наблюдается при длительном обитании в определенных условиях. Например, одуванчик, растущий в долине, может образовывать длинный или короткий цветонос в зависимости от температуры воздуха. В горах длинный цветонос невозможен, поскольку по ночам температура значительно снижается. В этих условиях растения с длинными цветоносами погибнут и не оставят семян. Со временем у горных одуванчиков произошло сужение нормы реакции, поэтому у них даже в тепле развивается короткий цветонос.

Нормализующий (*поддерживающий*) *отбор* на первый взгляд во многом схож с канализирующим отбором. Он также ведет к сохранению средних значений нормы, отсекая крайние варианты. Однако при этом не происходит сужения нормы реакции, т. е. не затрагивается генотип. В качестве примера представим гнездование птиц, у которых выведено разное количество птенцов: 3, 5 и 7. Если пищи много, то во всех гнездах птенцы будут развиваться одинаково хорошо и выживут. Следовательно, в этой ситуации преимущество у «многодетных» родителей – ведь они

оставляют больше потомства. При недостаточной кормовой базе большой выводок обеспечить пищей сложно и повышается вероятность гибели всех птенцов. Таким образом, в изменившихся условиях получают преимущество уже те пары, в гнезде которых птенцов мало. Однако птицы не всегда могут предугадать количество пищи, поэтому они будут откладывать различное количество яиц, в зависимости от индивидуальных генетических особенностей родительских пар. Следует отметить, что широкие вариации численности потомства встречаются относительно редко. Обычно количество детенышей соответствует возможностям их выкормить, но это уже пример канализирующего отбора, ограничивающего размах нормы реакции.

Балансированный (*уравновешивающий*) *отбор* происходит, когда имеются несколько внутривидовых форм, различающихся между собой по приспособленности к тем или иным условиям. Его смысл становится понятным на примере наземной улитки цепеи. Различные особи этого моллюска имеют разнообразную окраску раковины – от светло-желтой и розовой до темно-коричневой и красной. Такой внутривидовой полиморфизм оказывается полезным для вида. В зависимости от сезона преимущество получают улитки с той окраской раковины, которая максимально сливается с окружающим фоном. Осенью и весной это будут бурые и розовые особи, незаметные на опавшей листве, летом – зеленые. В каждом случае адаптивная окраска позволяет выжить той или иной части популяции, тогда как выпадающие из фона улитки уничтожаются хищниками (в данном случае певчим дроздом, который отыскивает себе пищу с помощью зрения). В результате в любых условиях вид поддерживает свою численность.

Несмотря на то что движущий и стабилизирующий отборы противоположны по своему результату, оба они тесно взаимосвязаны. Например, при резком изменении условий обитания преимущественно осуществляется движущий отбор, который позволяет выжить особям с адаптивными отклонениями. Но когда условия станут относительно стабильными, в дело вступает стабилизирующий отбор, поддерживающий оптимальную для этой ситуации норму реакции генотипа.

Существование естественного отбора сейчас мало кем подвергается сомнению. Имеется немало экспериментальных доказательств. Например, в одной из бухт Англии в течение нескольких лет измеряли ширину головогрудного щита (карапакса) у обитавших там крабов. Это совпало с постройкой мола, которая уменьшила циркуляцию воды и вызвало ее помутнение. В таких условиях преимущественно выживали особи с узким щитом, а крабы с широким карапаксом погибали, потому что у них жабры сильнее засорялись меловой взвесью. Другим доказательством служит пример с березовой пяденицей, который был рассмотрен выше.

АДАПТАЦИИ (ПРИСПОСОБЛЕНИЯ) И АДАПТАЦИОГЕНЕЗ

Адаптацией считается любая особенность особи, популяции, вида или сообщества организмов, которая способствует успеху в конкуренции и обеспечивает устойчивость к абиотическим факторам. Это позволяет организмам существовать в данных условиях среды и оставлять потомство. Критериями адаптации являются: жизнеспособность, конкурентоспособность и фертильность.

Жизнеспособность – это способность организма жить и нормально развиваться в условиях среды. *Конкурентоспособность* – это способность организма добиваться успеха в борьбе за средства жизни. *Фертильность* – это способность организмов нормально размножаться.

Виды адаптаций. Все адаптации делят на аккомодации и эволюционные адаптации. *Аккомодации* представляют собой обратимый процесс. Они возникают при резком изменении условий среды. Например, при переселении животные попадают в новую для них обстановку, но постепенно привыкают к ней. Например, человек, переселившийся из средней полосы в тропики или на Крайний Север, некоторое время испытывает дискомфорт, но со временем привыкает к новым условиям. *Эволюционная адаптация* необратима и возникшие изменения генетически закрепляются. Сюда относят все приспособления, на которые действует естественный отбор. Например, покровительственная окраска или быстрый бег.

Приспособления также делят на **организменные** и **видовые**. Организменные адаптации в свою очередь подразделяются на морфологические, физиологические, биохимические и этологические.

Морфологические адаптации проявляются в покровительственной окраске, позволяющей быть незаметным среди окружающего фона; предостерегающей окраске, которая предупреждает потенциального врага о наличии защитных механизмов; мимикрии – внешнем сходстве беззащитных видов с видом, обеспеченным защитой; маскировке – особенности строения тела, позволяющей быть похожим на окружающие предметы; преимуществах строения – оптимальные пропорции тела, расположение и густота волосяного или перьевого покрова и т. п.

Физиологические адаптации обеспечивают функциональные преимущества организма. Их условно разделяют на *статические* (постоянные физиологические параметры – температура, водно-солевой баланс, концентрация сахара и т. п.) и *динамические* (адаптации к колебаниям действия фактора – изменение температуры, влажности, освещенности, магнитного поля и т. п.).

Биохимические адаптации обеспечивают оптимальное течение биохимических реакций в клетке, например, упорядочение ферментативного катализа, специфическое связывание газов дыхательными пигментами, синтез нужных веществ в определенных условиях и т. п.

Этологические адаптации представляют собой все поведенческие реакции, направленные на выживание отдельных особей и, следовательно, вида в целом. Такими реакциями являются: поведение при поиске пищи и полового партнера, спаривание, выкармливание потомства, избегание опасности и защита жизни в случае угрозы, агрессия и угрожающие позы, незлобивость и многие другие. Некоторые поведенческие реакции наследуются (инстинкты), другие приобретаются в течение жизни (условные рефлексы). У различных организмов соотношение инстинктивного и условнорефлекторного поведения неодинаково. Например, у беспозвоночных и низших хордовых преобладает инстинктивное поведение, а у высших млекопитающих (приматов, хищных) – условнорефлекторное. Высший уровень поведенческой адаптивности, основанный на механизмах высшей нервной деятельности, имеется у человека.

Видовые адаптации обнаруживаются при анализе группы особей одного вида, по своему проявлению они весьма разнообразны. Основными из них являются различные конгруэнции, уровень мутабильности, внутривидовой полиморфизм, уровень численности и оптимальная плотность населения.

Конгруэнции представляют собой все морфофизиологические и поведенческие особенности, которые способствуют существованию вида как целостной системы. Репродуктивные конгруэнции обеспечивают размножение. Некоторые из них непосредственно связаны с репродукцией (соответствие половых органов, приспособления к вскармливанию и др.), тогда как другие лишь опосредованно (различные сигнальные признаки: зрительные – брачный наряд, ритуальное поведение; звуковые – пение птиц, рев самца оленя во время гона и др; химическими – различные аттрактанты, например, феромоны насекомых, выделения у парнокопытных, кошачьих, собачьиих и др.).

К конгруэнциям относят все формы внутривидовой *кооперации* – конституциональной, трофической и репродуктивной. Конституциональная кооперация выражается в согласованных действиях организмов в неблагоприятных условиях, которые повышают шансы на выживание. Зимой пчелы собираются в шар, и выделяемое ими тепло расходуется на совместное согревание. При этом самая высокая температура будет в центре шара, и особи с периферии (где холоднее) будут постоянно стремиться туда. Таким образом происходит постоянное перемещение насекомых и

они совместными усилиями благополучно перезимуют. Также сбиваются в тесную группу пингвины во время насиживания, овцы в холодное время и др.

Трофическая кооперация состоит в объединении организмов с целью добывания пищи. Совместная деятельность в этом направлении делает процесс более продуктивным. Например, стая волков гораздо эффективнее охотится, нежели отдельная особь. При этом у многих видов имеет место разделение обязанностей – одни особи отделяют выбранную жертву от основного стада и гонят ее в засаду, где затаились их сородичи и т. д. У растений подобная кооперация выражается в совместном затенении почвы, что способствует удержанию в ней влаги.

Репродуктивная кооперация повышает успешность размножения и способствует выживанию потомства. У многих птиц особи собираются на токовищах и в таких условиях облегчается поиск потенциального партнера. То же самое происходит на нерестилищах, лежбищах ластоногих и др. Вероятность опыления у растений повышается, когда они растут группами и расстояние между отдельными особями невелико.

Мутабильность – представляет собой частоту возникновения мутаций в единицу времени (количество поколений) и на один ген. Для каждого вида характерна своя частота, которая определяется уровнем стабильности генетического материала и устойчивостью к мутагенам. Мутации делают популяции гетероморфными и дают материал для осуществления отбора. Для вида опасна как чрезмерно высокая, так и недостаточная мутабильность. В первом случае возникает угроза целостности вида, а во втором – невозможно осуществляться отбору.

Внутривидовой полиморфизм обусловливает уникальность сочетания аллелей у разных особей. Причиной полиморфизма служат половое размножение, которое обеспечивает комбинативную изменчивость, и мутации, изменяющие субстрат наследственности. Поддержание внутривидового полиморфизма обеспечивает устойчивость вида и гарантирует его существование в различных условиях среды.

Уровень численности определяет крайние значения количества особей вида. Снижение численности ниже порогового уровня ведет к гибели вида. Это связано с невозможностью встречи партнеров, нарушением внутривидовых адаптаций и др. Чрезмерное увеличение численности также губительно, поскольку подрывает кормовую базу, способствует накоплению в популяции больных и ослабленных особей, у некоторых это приводит к развитию стресса.

Оптимальная плотность населения показывает специфические для каждого вида особенности сосуществования особей. Многие организмы предпочитают одиночный образ жизни и встречаются

лишь для спаривания. Так ведут себя, например, тигры, леопарды, самцы слонов и др. У других сильно выражен инстинкт коллективности, поэтому они нуждаются в высокой численности. Например, самые многочисленные группы среди позвоночных образовывали американские странствующие голуби, стаи которых насчитывали миллиарды (!) особей. После того как человеком была подорвана их численность, странствующие голуби перестали размножаться и вид исчез.

Относительная целесообразность адаптаций

Ни одна адаптация не является абсолютно идеальной. Некоторые из них достигают своего предела, например, глаз человека способен воспринимать отдельные фотоны (при соблюдении всех условий можно видеть пламя свечи на расстоянии двух км!), но в обычной жизни эта возможность не может быть достигнута, поскольку мешает атмосферная пыль, другие источники света, да и потребности такой у человека нет. Следовательно, такие адаптации (они называются абсолютными) не используются в полной мере. Однако большинство адаптаций не достигает своего предельного значения (относительные адаптации).

Адаптации не бывают универсальными – каждая из них облегчает выполнение лишь определенной функции. Например, длинные крылья стрижа, позволяющие ему быстро летать, затрудняют взлет с ровной поверхности. Есть птицы, которые поедают ос и пчел, а также мух, мимикрирующих под них. Постоянный рост резцов у грызунов дает возможность грызть очень твердые предметы, однако если их не стачивать, отрастают так, что животное не может закрыть рот. Поэтому любой адаптивный признак оказывается целесообразным лишь в определенной среде. При резком изменении условий обитания чрезмерно развитые признаки могут оказаться нецелесообразными и принести вред организму. Поэтому после глобальных экологических катастроф преимущественно погибают высокоспециализированные виды (например, динозавры в меловом периоде палеозойской эры). То же самое происходит при отрицательном действии биотических факторов, например, гигантский торфяной олень был полностью уничтожен хищниками из-за своих огромных рогов, сделавших его малоподвижным.

Адаптациогенез. Происхождение адаптаций связано с мутационной изменчивостью, которая ведет к появлению новых признаков или изменению старых, и действием отбора. Однако признак должен не только появиться, но и быть наследственно закреплен, а также распространен в популяции. В процессе образования адаптации выделяют три фазы: инадаптивную, преадаптивную и постадаптивную.

Инадаптивная фаза имеет место при резких изменениях условий среды обитания. При этом может погибнуть значительная часть популяции, но часть особей, фенотип которых наиболее соответствует сложившимся условиям, выживает и дает потомство, в генотипе которого будут закреплены предпосылки нужных качеств.

Преадаптивная фаза наступает после элиминации особей с неподготовленным фенотипом. Она определяется генетическими факторами (мутационной и комбинативной изменчивостью) совместно с действием естественного отбора. В эту фазу предпосылки преобразуются в реальную адаптацию, которая отвечает возникшим условиям среды. Важно отметить, что при этом отбор обязательно меняет свое направление (например, стабилизирующий сменяется движущим).

Постадаптивная фаза представляет собой постепенное совершенствование появившейся адаптации. При этом признаки, которые были раньше полезны, могут оказаться ненужными. В таком случае происходит их постепенная редукция и ранее полезные структуры преобразуются в нефункционирующие рудименты.

КРИТЕРИИ И ПРИЗНАКИ ВИДА

Понятие вида является одним из главных в биологии. Однако невозможно дать определение вида лишь по одной его особенности. Для этого необходимо рассмотреть основные его критерии, главными из которых являются: морфологический, физиолого-биохимический, эколого-географический и генетико-репродуктивный.

Морфологический критерий характеризует вид по внешнему и внутреннему строению его особей. Однако этот критерий не абсолютен, потому что существуют морфологически сходные виды-двойники. Например, в Европе живут шесть самостоятельных видов комаров из рода Anopheles, хотя раньше считали, что малярийный комар это один вид.

Физиолого-биохимический критерий демонстрирует особенности физиологических процессов, которые присущи разным видам. Но и этот критерий не всегда точен, поскольку многие процессы в природе универсальны. Это относится к генетическому коду и биосинтезу белка.

Эколого-географический критерий характеризует вид в соответствии с территорией его обитания (географическая зона) и занимаемой им экологической нишей. Оба эти аспекта включаются в понятие *адаптивной ниши* (не путать с экологической нишей!). Между тем существуют виды-космополиты, которые широко распространены на всех континентах, кроме Антарктиды. К ним относятся земляные черви, комары, мыши; среди растений – береза, ель и др. Поэтому этот критерий, как и все предыдущие, не может считаться абсолютным.

Генетико-репродуктивный критерий основан на механизмах генетической изоляции, препятствующей скрещиванию между особями разных видов. Однако уже упоминалась возможность преодоления этого барьера и межвидовые гибриды все-таки могут быть. Вдобавок этот критерий неприменим к организмам с бесполым размножением.

Таким образом, ни один из перечисленных критериев не может быть признан единственным и всеобъемлющим. Вид можно охарактеризовать лишь по совокупности всех критериев. Основными признаками вида, отражающими особенности этого уровня организации жизни, являются: дискретность, целостность, устойчивость, численность и историчность.

Дискретность показывает факт существования обособленности рассматриваемого вида от других видов в соответствии с перечисленными выше критериями.

Целостность демонстрирует сложную внутреннюю структуру вида, представляющую собой хорошо организованную систему, в которой внутривидовые формы (популяции, расы, подвиды) объединены различного типа внутривидовыми адаптациями.

Численность демонстрирует, что вид состоит не из одной особи, а из множества.

Устойчивость показывает способность вида существовать длительное время. Причиной этому служит смена поколений, при этом продолжительность жизни особи всегда ограничена, но после нее остается потомство, которое также участвует в размножении.

Историчность показывает относительность устойчивости вида. На Земле существовало огромное количество видов растений, животных и других организмов, которые не сохранились до наших дней. Также непостоянны и ныне живущие виды. Продолжительность существования видов неодинакова. Например, гаттерия, хитоны и некоторые другие виды известны еще по отложениям мезозоя, однако они живут и поныне, между тем саблезубые кошки, стеллеровы коровы, дронты и многие другие гораздо более молодые виды по разным причинам вымерли. Именно устойчивость и историчность вида вызывают наибольший интерес среди эволюционистов.

ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Образование нового вида представляет собой конечный результат микроэволюционного процесса. В зависимости от того, как возникает вид, различают два основных способа видообразования: аллопатрический и симпатрический.

Аллопатрическое (*географическое*) *видообразование* происходит в случае глубокого преобразования внутривидовых форм,

изолированных территориально. Изолирующими факторами могут быть различные природные барьеры: реки, моря, леса, горы и т. п. Этот способ видообразования, называемый также *сегрегациогенезом*, основан на дивергенции и приводит к адаптивной радиации (т. е. расхождению форм, приспосабливающимся к разным экологическим нишам). Примером такого видообразования служит разделение ландыша на пять обособленных рас, которые систематики выделили в самостоятельные виды. При этом исходный вид сформировался в третичном периоде, но распался в четвертичном в результате разрыва единого ареала на несколько изолированных. В тех местах, куда оледенение не дошло, сохранились широколиственные леса, в которых произрастал ландыш. В ходе последующего потепления ландыш вновь широко распространился, но в изолированных областях растения отличались между собой. В частности, европейский ландыш мельче закавказского, у дальневосточного – более широкий венчик, толстый восковой налет на листьях и красные черешки. Адаптация к различным факторам среды привела к появлению разных видов медведей. Наиболее известным примером дивиргентного видообразования являются галапагосские вьюрки, описанные Дарвином.

Симпатрическое видообразование происходит на одном ареале с материнской популяцией без территориальной изоляции. Причиной возникновения нового вида в этом случае служит межвидовая гибридизация, когда в потомстве объединяются два разных генотипа. Если гибридная форма оказывается фертильной и конкурентоспособной, действие естественного отбора приведет к появлению самостоятельного вида. Этот способ видообразования называется *синтезогенезом*, или *сетчатой эволюцией*. Таким образом возникла культурная слива – при гибридизации терна ($2n = 16$) и алычи ($2n = 8$) при последующей полиплоидизации (у сливы $2n = 48$).

Другим путем симпатрического видообразования являются появление хромосомных перестроек и полиплоидия. Например, у хризантем все виды имеют кратное число хромосом: 9, 18, 27, 36, 45...

Иногда рассматривают *экологическое видообразование*, которое осуществляется через формирование в пределах популяции экотипов, которые затем преобразуются в самостоятельные виды. Основными факторами такого видообразования служат различные формы экологической изоляции.

Микроэволюция повышает уровень относительной приспособленности организмов к условиям внешней среды и создает многобразие видов.

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Макроэволюция представляет собой совокупность процессов, которые ведут к образованию надвидовых таксонов: рода, отряда, класса, типа и др. Четкой границы между микро- и макроэволюцией не существует, поскольку процесс дивергенции, стимулирующий появление новых видов, продолжается без перерыва и в возникших формах. Следовательно, макроэволюция не имеет своих собственных механизмов и осуществляется через процессы микроэволюции. Поэтому их рассматривают как две стороны единого эволюционного процесса.

Формы макроэволюции. Различают несколько форм макроэволюции: филитическая, дивергентная, конвергентная, параллелизм и сетчатая эволюция.

Филитическая эволюция происходит в случае последовательного преобразования единого ствола или отдельной ветви филогенетического древа. Примером этого может служить эволюция современных непарнокопытных от древнейших предковых форм. Необходимо различать понятия монофилии и полифилии. Монофилия означает развитие таксона от одной предковой формы, а полифилия – от двух и более. Большинство специалистов склоняются к монофилическому развитию организмов от общей предковой формы, основываясь на универсальных механизмах наследственности и изменчивости, клеточной организации, общности основных физиологических процессов. Однако таксоны могут возникать и путем полифилии. Сам Дарвин допускал такую возможность, но только в отношении образования наиболее крупных таксонов – царств. В частности, он считал, что растения и животные произошли от четырех-пяти родоначальных форм.

Дивергенция, представляющая собой основной путь эволюции, – это независимое образование различных признаков у родственных групп. В ее основе лежит экологическая дифференциация, которая была рассмотрена выше при обсуждении аллопатрического видообразования. Однако и надвидовые таксоны могут дивергировать. Это хорошо видно при анализе общих признаков, которые имеются у представителей разных отрядов. Например, у всех рыб газообмен осуществляется через жабры, позвоночный столб дифференцирован лишь на туловищный и хвостовой отделы, соматическая мускулатура сегментирована и т. д. У птиц тело покрыто перьями, имеется роговой клюв и особое строение скелета. Однако частная адаптация к определенным условиям приводит к появлению существенных особенностей. При этом часто образуются гомологичные органы, которые имеют одинаковое происхождение, но выполняют различные функции (рис. 399).

Конвергенция (схождение признаков) противоположно дивергенции. Она представляет собой независимое формирование сходных признаков у неродственных организмов, которые обитают

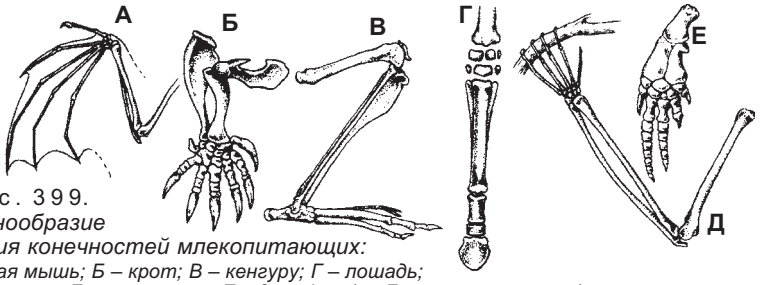


Рис. 399. *Разнообразие строения конечностей млекопитающих: А – летучая мышь; Б – крот; В – кенгуру; Г – лошадь; Д – орангутан; Е – дельфин (по Левушкину и соавт.)*

в одинаковой среде. Например, все животные, живущие в лесу, имеют сходную защитную окраску, которая сезонно меняется. Животные разных классов, обитающие в воде, имеют сходство во внешнем строении. При конвергентной эволюции у неродственных организмов образуются аналогичные органы, которые имеют разное происхождение, но выполняют одинаковую функцию. К таким органам относятся колючки у растений (рис. 400), имеющие листовое (барбарис), прилистниковое (белая акация), побеговое (боярышник) происхождение или образуются из кончиков проводящих жилок (осот). Такие примеры можно наблюдать и у животных, например, плавники рыб и китообразных, роющие конечности у насекомого медведки и млекопитающего крота, крылья у насекомых, птиц и летучих мышей и др.

Параллелизм (параллельное развитие) проявляется в сходном развитии двух или нескольких родственных организмов, которые первоначально дивергировали, но обитают в одинаковых условиях. Примером является появление саблезубости у разных подсемейств кошачьих или сходные черты внешнего строения у разных семейств отряда современных ластоногих: тюленя, моржа и морского котика. Генетическое обоснование параллельной эволюции дал Н. И. Вавилов в законе гомологических рядов наследственной изменчивости. Согласно этому закону, «виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными

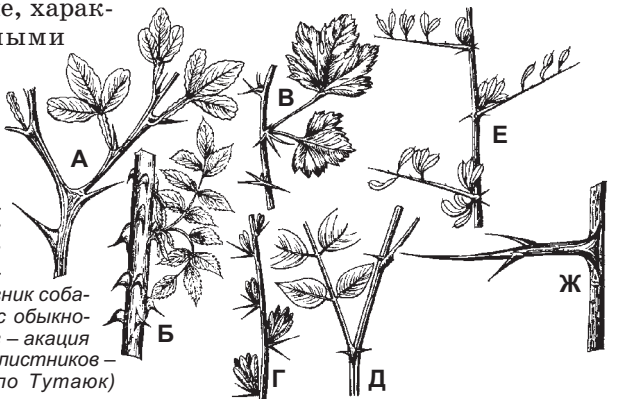


Рис. 400. *Превращение различных органов в колючки (аналогичные органы): А, В, Ж – побегов (А – лимон трехлисточковый; В – боярышник восточный; Ж – гледичия обыкновенная); Б – волосков – шиповник собачий; Г – листа – барбарис обыкновенный; Д – прилистников – акация белая; Е – оси листа и прилистников – чингиль серебристый (по Тутаюк)*

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 линнеоны (совокупность морфологически сходных и близкородственных групп растений не обязательно равноценных, но объединяемых в общий вид), тем полнее сходство в рядах изменчивости».

Сетчатая эволюция основана на механизмах синтезогенеза, которые были описаны выше при обсуждении симпатрического видообразования. Макроэволюционные преобразования такого типа могут осуществляться посредством гибридизации, симбиогенеза и трансдукции. Гибридизация представляет собой объединение генетических признаков разных таксонов. Симбиогенез – это функциональное объединение неродственных организмов на основе получения взаимной пользы. При этом образуется новая форма. В качестве характерного примера такого объединения обычно приводят лишайник, объединяющий гриб и водоросль. Однако трактовка такого сообщества, как симбиоз, многими учеными ставится под сомнение, поскольку в лишайнике гриб всецело зависит от водоросли как от продуцента и без нее жить не может. Тогда как водоросль может существовать и отдельно от гриба, а в составе лишайника она подвергается давлению со стороны гриба. Поэтому в данном примере гриб в большей степени действует как паразит, а не симбионт. Трансдукция – это перенос наследственной информации вирусом из одного организма в другой.

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Основными направлениями эволюции являются: ароморфоз, идиоадаптация и катаморфоз (дегенерация).

Ароморфоз, или *морфофизиологический прогресс*, представляет собой крупномасштабные морфофизиологические изменения, которые ведут к общему подъему организации. Такие адаптации оказываются полезными в самых разнообразных условиях среды. Примерами ароморфозов являются изменения, которые произошли у водных животных, перешедших к наземному образу жизни: разделение венозной и артериальной крови, легочное дыхание, дифференциация позвоночного столба и появление конечностей пятипалого типа. У растений ароморфозы привели к образованию дифференцированных тканей и вегетативных органов, пыльцевой трубки и семенному размножению и др. Особенностью ароморфозов является то, что они охватывают все системы организма. Например, появление теплокровности обеспечило интенсификацию деятельности всех клеток.

Идиоадаптация, или *алломорфоз*, представляет собой развитие частных адаптаций, которые приспосабливают организм к конкретным условиям среды. Поэтому идиоадаптивные преобразования

являются более узкими, чем ароморфные. Идиоадаптации возникают на основе исходной ароморфной организации и ведут к освоению новых экологических ниш. Например, комплекс преобразований, возникших у земноводных при выходе на сушу, являются ароморфозами, но в дальнейшем земноводные приспособились жить в различных условиях, вырабатывая для этого частные адаптации: преимущественно водные формы (тритоны, саламандры, шпорцевые лягушки) сильно зависят от кожного дыхания и часто имеют выросты на теле, увеличивающие поверхность газообмена; древесные лягушки имеют на лапках присоски, позволяющие им удерживаться на листьях, и яркую окраску, многие из них очень ядовиты; жабы могут длительное время обходиться без воды (некоторые из них даже живут в пустыне) и т. д. Следует отметить, что при идиоадаптации ароморфные преобразования не утрачивают своего значения, так для всех млекопитающих характерны основные признаки, выработанные ароморфозами: теплокровность, вскармливание детенышей молоком, развитый головной мозг и др.

Катаморфоз (*дегенерация*), или *морфофизиологический регресс*, охватывает все изменения, которые ведут к упрощению организации и образа жизни организма. Нередко такие преобразования оказываются адаптивными, особенно для паразитических и малоактивных форм. Например, утрата ленточными червями пищеварительной полости является адаптацией, поскольку эти животные обитают в тонкой кишке, где ферменты хозяина расщепляют полимеры пищи до усваиваемого уровня. Поэтому вся поверхность тела цестоды действует на манер слизистой оболочки кишки и всасывает нужные вещества. Пищеварительный тракт в таких условиях паразиту попросту не нужен. У сидячих форм редуцируются органы передвижения, у пещерных и роющих – органы зрения и т. д. Дегенерация одних структур при этом сопровождается выработкой частных приспособлений (идиоадаптация). Например, у паразитических червей образуются прикрепительные структуры (присоски, крючья), у сидячих полихет parapodии передних сегментов разрастаются и участвуют в захвате пищи. Морфофизиологический регресс всегда вторичен – он направлен на упрощение уже существующей организации, если условия среды упрощаются (например, ленточные черви получают вещества уже расщепленные до мономеров). При этом в природе такие изменения очень распространены. В частности, паразитические виды имеются в 2500 родах покрытосеменных растений, во всех типах и классах простейших, в 13 из 24 классов червей, в 5 из 9 классов членистоногих! Поэтому морфофизиологический регресс следует считать адаптивным процессом, который повышает уровень приспособленности организма в соответствующей нише.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС И БИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕГРЕСС

Учение о биологическом прогрессе разработал **А. Н. Северцов**, который разделил понятия морфофизиологического и биологического прогресса. Рассмотренный выше морфофизиологический прогресс – ароморфоз заключается в усложнении организации. Тогда как биологический прогресс включает в себя все преобразования, которые отвечают трем критериям, выделенным Северцовым: нарастающее увеличение численности особей; расселение особей в новые местообитания, что ведет к расширению ареала; появление внутривидовых форм с последующей их эволюцией. Из этого ясно, что биологический прогресс охватывает не только ароморфоз и идиоадаптацию, но и катаморфоз (все эти термины предложены Северцовым), если возникше изменения полезны для вида и обеспечивают его процветание. Общее направление прогрессивной эволюции живой природы называется *арогенезом*.

Биологический регресс представляет собой процессы, противоположные биологическому прогрессу. Поэтому он характеризуется и противоположно направленными критериями: уменьшением численности особей; сужением ареала; постепенным уменьшением видового многообразия и внутривидовых форм. Как и биологический прогресс, биологический регресс проявляется не только в упрощении организации, но и всеусложнении, если это снижает защищенность группы.

По мнению **И. И. Шмальгаузена**, возможность и вероятность биологического регресса зависят от направления адаптивной специализации группы. В соответствии с этим он выделил два основных направления: теломорфоз и гиперморфоз.

Теломорфоз – это направление эволюции в сторону узкой специализации к условиям обитания. Такие адаптации часто становятся тупиковыми (конечными) и в дальнейшем прогрессировать не могут. Они могут сопровождаться частичной или полной редукцией органов и признаков или крайней формой специализации. Примерами этому служат миноги, глубоководные рыбы, змеи, хамелеоны, кроты, ленивцы и др. Процесс формирования крайних адаптаций называется *телогенезом*. Теломорфоз усиливается в случае ограничения среды обитания (например, у роющих форм – кротов, слепышей и др.). Следует отметить, что узкая специализация еще не означает скорой гибели вида или группы – этого не произойдет, если не случится резкого изменения условий обитания.

Гиперморфоз – это чрезмерное увеличение размеров организма или отдельных органов без корреляции с другими частями организма. Множество фактов гиперморфоза собрано палеонтологами. Среди них гигантские рептилии мезозойской эры, саблезубые кошки с огромными клыками, торфяной олень титанотерий с трехметровыми рогами и др. Современным примером гиперморфоза являются

жирафы, длинная шея которых позволяет легко доставать листья высокорасположенных веток деревьев. Однако жирафы не в состоянии щипать траву и исчезновение деревьев неминуемо приведет к их гибели.

Перечисленные направления эволюции не являются исчерпывающими. Биологический регресс может осуществляться и другими способами. Например, среди вымерших динозавров были не только гигантские формы. Относительно недавно вымер пещерный медведь, который благодаря своим физическим данным не имел врагов. Кроме того, он жил в пещерах и не страдал от холода. Однако такой хорошо адаптированный организм вымер, просуществовав всего 1700 лет. Возможными причинами исчезновения вида генетики считают инбридинг, который привел гомозиготность генофонда к недопустимой черте. Доказательством этому служат кости со следами выраженных патологических изменений. Этот медведь обитал небольшими группами, хорошо изолированными от других популяций (пещеры есть не везде). Поэтому близкородственные скрещивания были неизбежными.

Основные закономерности эволюции

Процесс эволюции отмечается рядом общих закономерностей. Во-первых, эволюция отличается прогрессивной направленностью (арогенез). Усложнение организации происходит значительно чаще, чем упрощение. Усложнение достигло наибольшего выражения у человека. Стремление организмов в своем развитии достичь человека утверждал еще Ламарк. Дж. Гексли назвал общую направленность эволюции к человеку «неограниченным прогрессом». Арогенез проявляется в нарастании ускорения развития жизни. Если на появление аэробных организмов ушло более двух млрд. лет (в соответствии с возрастом самых ранних окаменелых остатков), то на развитие человека пришлось лишь около 2 млн. лет. Арогенез способствует повышению целостности и целесообразности организмов и систематических групп.

Во-вторых, для исторического развития организмов характерна смена направлений эволюции. Крупное качественное изменение организации – ароморфоз, дающий начало новым, более высокоорганизованным группам, закономерно сменяется выработкой частных адаптаций посредством идиоадаптации или адаптивной дегенерации. Причем алломорфоз происходит гораздо чаще, чем ароморфоз. Переход от специализации к ароморфозу возможен через смену и расширение функций, а также через неотению (полагают, что таким образом возникли травянистые растения).

В-третьих, эволюцию отличает необратимость и неравномерность. На необратимость исторического развития указывал Дарвин: «Вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться вновь, если бы даже снова повторились совершенно тождественные условия жизни».

Он считал положение о необратимости одинаково применимой как для видов, так и для более крупных групп. Впоследствии бельгийский ученый Л. Долло развил его, основываясь на конкретных палеонтологических находках, поэтому принцип необратимости получил название «закона Долло». О принципе необратимости подробно говорится в начале раздела «Эволюция». Успехи современных ученых в области клонирования не ставят под сомнение этот принцип, поскольку воссоздание организма по сохранившейся ДНК не имеет ничего общего с эволюцией.

Принцип неравномерности эволюции обосновывает различную скорость адаптивных преобразований тех или иных групп в разные геологические эпохи. Такую неравномерность назвали «мозаичной эволюцией». Американский палеонтолог **Дж. Симпсон** в середине XX в. выделил три формы эволюции в зависимости от скорости преобразований: брадителическую, горотелическую и тахителическую.

Брадителическая эволюция осуществляется наиболее медленно. До нашего времени сохранились многие роды и виды, которые без выраженных изменений существуют сотни миллионов лет (плеченогое лингула, мечехвост, гаттерия и др.). Симпсон предложил считать брадителическими роды, возраст которых превышает 250 млн. лет. Т. Гексли назвал особо низкую скорость исторического развития «персистентной эволюцией».

Горотелическая эволюция осуществляется средними темпами. Следует отметить, что понятие «темп» условно, поскольку у разных групп средняя скорость преобразований неодинакова, поэтому продолжительность жизни родов различна – от 78 млн. лет у двустворчатых моллюсков до 8 млн. лет у хищных млекопитающих. Соответственно, различается и скорость появления новых родов. Эволюция большинства групп характеризуется именно средними темпами.

Тахителическая эволюция отличается высокой скоростью возникновения филогенетических изменений. Она часто ведет к массовому видообразованию, которое случается, если ароморфная группа попадает в новую среду обитания (Симпсон называл ее «адаптивной зоной») и бурно осваивает различные экологические ниши. Основные свойства тахителической эволюции (высокая скорость, большой масштаб и прогрессивность) Симпсон выразил в термине «квантовая эволюция».

По мнению Симпсона, скорость эволюционных преобразований зависит от внутренних факторов группы и действующих на нее внешних факторов. К внутренним факторам относятся: интенсивность мутационного процесса (чем она выше, тем эволюция идет быстрее); возможность гибридизации; продолжительность смены поколений (чем быстрее сменяются поколения, тем быстрее эволюционный процесс), однако это не всегда так, поскольку некоторые организмы с коротким жизненным циклом

преобразуются медленно. Внешними факторами являются факторы внешней среды. Частое изменение условий обитания стимулируют движущий отбор и способствует видообразованию. На самом деле скорость эволюции зависит от сложного взаимодействия всей совокупности факторов. Результатом эволюции является возникновение адаптаций и их совершенствование.

ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ

Эволюционные преобразования во всех случаях незаметны для прямого наблюдения. Однако существование этого процесса доказывается множеством общих признаков, которые имеются у организмов разных систематических групп. Среди доказательств исторического развития организмов и их филогенетической связи главными являются: палеонтологические, сравнительно-эмбриологические, сравнительно-анатомические, клеточные, генетико-биохимические и биогеографические.

Палеонтологические доказательства получены в результате исследования ископаемых остатков вымерших организмов. В настоящее время имеются надежные методы, позволяющие относительно точно определить возраст окаменелости, что показывает историчность видов и надвидовых групп. Установлены основные этапы исторического развития в ходе геологических периодов, темпы и направления. Исследование остатков показало, что эволюция шла по пути постепенного усложнения организации. Палеонтологические находки выявили предковые формы современных организмов, они показали последовательность их появления на Земле и исчезновения. Более подробно основные этапы развития органического мира будут показаны ниже.

Сравнительно-эмбриологические доказательства демонстрируют общность гаметогенеза и ранних стадий онтогенеза у представителей разных систематических групп, а также показывают соотношение филогенеза и онтогенеза. Первым это сходство заметил Аристотель, но детальное изучение было проведено в XIX в. В 1828 г. К. М. Бэр на основе исследований эмбрионального развития позвоночных показал, что эмбрионы разных систематических групп имеют между собой гораздо больше сходства, чем взрослые формы тех же видов. При этом общая закономерность состоит в последовательности появления признаков: сначала появляются общие признаки типа, затем класса, отряда и последними появляются признаки вида. Таким образом, в индивидуальном развитии особи можно наблюдать основные этапы исторического развития всего вида. Наибольшее сходство эмбрионов на ранних этапах и дивергенция на поздних стадиях показывает эволюционную дивергенцию вида. Выявленную К. Бэром взаимосвязь индивидуального (онтогенеза) и исторического (филогенеза) развития Дарвин назвал «законом зародышевого сходства». В 1864 г. Ф. Мюллер предположил, что

филогенетические изменения проявляются в онтогенезе двумя способами. Во-первых, эмбриогенез у различных групп идет одинаково до тех пор, пока у более высокоорганизованного представителя появится новый признак, который отсутствует у предковой формы. Во-вторых, у более высокоорганизованных форм развитие идет дольше, потому что прибавляются новые стадии, отсутствующие у более примитивных форм. На основании выводов Мюллера Э. Геккель сформулировал *биогенетический закон*, который гласил, что онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза. Общие признаки эмбрионов он назвал *ценогенезами* (например, образование желтка в яйце, яйцевых оболочек, аллантоиса и др.), а признаки предковых форм – *палингенезами* (например, формирование жаберных щелей и дуг, хорды, хрящевого черепа, однокамерного сердца и др.). Позднее А. О. Ковалевский, А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен четко показали, что на ранних этапах индивидуального развития повторяются только признаки зародышей предковых форм, но не взрослых особей. Некоторые стадии при этом могут выпадать.

Сравнительно-анатомические доказательства показывают общие признаки строения разных групп. Такая общность проявляется в организации систем органов у различных позвоночных, в развитии гомологичных органов, рудиментарных структурах (например, у человека насчитывается свыше 100 рудиментов) и атавизмах (проявление признаков предковых форм).

Сравнительно-физиологические доказательства основаны на общности основных функций различных организмов: питании, дыхании, кровообращении, рефлекторной деятельности и др.

Клеточные доказательства основываются на положениях клеточной теории.

Генетико-биохимические доказательства демонстрируют удивительное сходство молекулярной организации живых существ. Это относится к материальному субстрату наследственности (нуклеиновые кислоты), основным физиологическим процессам клетки и осуществляемым в ней биохимическим реакциям. Организмы используют в основном одни и те же составляющие для построения биомолекул (например, белки построены из 20 аминокислот). У всех одинаков генетический код. Геномы разных организмов имеют между собой много общего. Например, геном человека примерно на 90% совпадает с геномом мыши и лишь на один процент отличается от генома шимпанзе. Присутствием сохранившихся генов далеко отставленных групп объясняется явление рекапитуляции – проявлением общих признаков на ранних стадиях эмбриогенеза, а также рудиментов и атавизмов. Подробно о молекулярной организации, клеточном строении и генетических механизмах рассказывается в разделах, посвященных клетке и генетике.

Биогеографические доказательства основаны на особенностях развития организмов, длительное время изолированных от других. Наиболее ярким примером тому является эволюция

сумчатых в Австралии, которые за длительное время освоили те же экологические ниши, что и плацентарные млекопитающие на других континентах.

ГИПОТЕЗЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Вопрос о происхождении жизни является наиболее дискуссионным в биологии. Точного ответа на него получить нельзя, но существует множество гипотез, пытающихся с разной степенью убедительности объяснить условия возникновения жизни. Поэтому этот вопрос больше мировоззренческий. Наиболее известными теориями являются: креационизм, самопроизвольное зарождение из неживой материи, непрерывность жизни, гипотеза панспермии, гипотеза биохимической эволюции. Многие из этих гипотез руководствуются одинаковыми фактами, но с разной их интерпретацией.

Гипотеза божественного происхождения жизни (*креационизм*) основывается на образовании жизни и живых существ Создателем. В Библии имеется прямое описание процесса и достаточно подробно указана последовательность событий (Книга Бытия, 1.1 – 26). Практически в каждом религиозном учении есть догма о сверхъестественном происхождении жизни. Эта гипотеза принимает жизнь как данность и не предпринимает попыток объяснения факта возникновения жизни законами естественной природы. Иными словами, ее последователи снимают с себя ответственность за объяснение этих событий и принимают на веру религиозные утверждения.

Гипотеза самопроизвольного зарождения жизни возникла в античные времена в качестве альтернативы креационизму. Сторонниками спонтанного зарождения жизни были выдающиеся философы древнего мира – Фалес, Анаксимандр, Анаксимен, Эмпедокл, Аристотель и др. С распространением христианства эта гипотеза отошла в тень и согласие с ней было чревато судом инквизиции. Однако некоторые ученые (например, Ван Гельмонт) оставались среди ее сторонников.

Гипотеза непрерывности жизни (*гипотеза стационарного состояния*) снимает сам вопрос о ее зарождении. Приверженцы этой гипотезы уверены, что Земля существовала вечно, а вместе с ней существовала жизнь. Не разделяя взглядов эволюционистов, они исключают развитие и преобразование организмов. При этом виды никогда не возникали, а существовали всегда, но они могут в определенных условиях исчезнуть. Нахождение ископаемых остатков в геологических пластах объясняется не историческим периодом существования вида, а простым фактом увеличения численности этих организмов в данной местности.

Гипотеза панспермии подобно предыдущей не пытается объяснить момент и условия возникновения жизни. Но ее сторонники не считают Землю вечной, а наличие на ней жизни объясняют

попаданием из Вселенной, где она была всегда. Доказательствами внеземного происхождения жизни признаются сомнительные свидетельства контактов с инопланетянами, визиты НЛО, нерасшифрованные наскальные изображения объектов, похожие на космические корабли. Периодически публикуются данные изучения метеоритов и комет, в которых обнаружены примитивные формы жизни. Однако научная достоверность таких сообщений невелика. Нынешнее состояние науки не позволяет строго подтвердить или опровергнуть факт существования внеземной жизни.

Гипотеза биохимической эволюции объясняет появление жизни процессами, которые подчиняются законам химии и физики. После того как температура на поверхности Земли опустилась ниже 100°С, вода из парообразного состояния перешла в жидкое, образовав Мировой океан. Отсутствие в атмосфере молекулярного кислорода облегчало естественное появление органических веществ, которые создали нужные предпосылки появлению живой материи. Синтез органических веществ из неорганических в условиях, которые (разумеется, предположительно) соответствовали условиям первобытной Земли, экспериментально доказан, поэтому такая аргументация не вызывает сомнений. В дальнейшем из простых органических соединений должны были возникнуть более сложные вещества, а те, в свою очередь, каким-то образом преобразовались в живую систему. По мнению А. И. Опарина (1924), решающее значение в этом переходном процессе имели белки, которые в силу своей амфотерности притягивают воду и могут создать вокруг себя оболочку. Предполагалось, что такие частично обособленные комплексы в дальнейшем сливались в более крупные – *коацерватные капли*. В результате происходило отделение первичных коллоидов от водного окружения. Опарин считал, что коацерваты способны к примитивному обмену, в результате которого в них избирательно накапливались определенные вещества, а на границе коацервата с окружающей водой выстраивались молекулы сложных углеводородов – липидов. Образовавшаяся при этом пограничная мембрана еще в большей степени стабилизирует систему, в которой могли бы осуществляться некоторые биохимические реакции. Самовоспроизведение коацерватов Опарин объяснил фрагментацией особо крупных капель на более мелкие идентичные капли. Дальнейшее развитие процесса должно было привести к созданию простейших форм гетеротрофных организмов.

Г. Мёллер (1929) считал более важным участие нуклеиновых кислот, а не белков. Экспериментально доказана возможность репликации небольших участков нуклеиновых кислот без участия белков-ферментов. Также подтверждена ферментативная активность некоторых РНК. Это позволяет предположить,

что в ранних живых системах роль ферментов выполняли именно нуклеиновые кислоты, а не белки.

Таким образом, основные положения гипотезы биохимической эволюции состоят в последовательности следующих событий: 1) возникновение органических соединений; 2) образование сложных биополимеров; 3) появление первичных живых организмов.

Несмотря на то что положения рассматриваемой гипотезы разделяют в настоящее время очень многие специалисты (кроме того, ее придерживается программа для поступающих в российские вузы), она не может быть признана объективной. Основная ее аргументация направлена на возможность синтеза и некоторой устойчивости возникшей системы. Но она никак не объясняет появления биохимических реакций, сложной взаимоподчиненной системы «нуклеиновые кислоты – белок», а также не может внятно объяснить самовоспроизводство образовавшихся систем. Исходя из положений теорий Опарина и его сторонников, можно ожидать, что кусок мяса (в котором находятся настоящие клетки, причем организованные куда совершеннее, чем коацерваты, и содержащие все необходимые для жизни вещества, но они мертвые) способен инициировать образование живых организмов (например, других таких же кусков или хотя бы отдельных клеток). А это уже напоминает взгляды Ван Гельмонта, которому для создания мышей было достаточно грязной рубашки, темного шкафа и горсти пшеницы. В настоящее время ученые могут синтезировать в лабораторных условиях основные органические соединения или выделить их из организмов, и никто не мешает сторонникам данной теории на практике доказать состоятельность своих взглядов. Однако еще ни одному человеку не удалось вдохнуть жизнь в химические вещества.

Возможность возникновения такой сложнейшей организации, как живая материя, в результате случайных взаимодействий молекул, по образному высказыванию астронома Фреда Хойла, «столь же нелепа и неправдоподобна, как утверждение, что ураган, пронесшийся над мусорной свалкой, может привести к сборке Боинга-747». В соответствии с теорией вероятности подобные события столь же ожидаемы, как и возможность написания без единой ошибки Библии обезьяной, которую подвели к пишущей машинке.

Развитие органического мира

Возраст Земли ученые оценивают в 4,5 – 5 млрд. лет. Примерно 3,5 млрд. лет назад появились живые организмы. Предполагаемая последовательность эволюционных преобразований изложена в табл. 43, эволюции человека – в табл. 44.

Положение человека в природе

Человек относится к **типу хордовых, подтипу позвоночных, классу млекопитающих, подклассу плацентарных одноутробных, отряду приматов, подотряду человекоподобных приматов, секции узконосых обезьян Нового Света, надсемейству человекообразных приматов, семейству людей, виду «человек разумный», подвиду «современный человек».** В состав надсемейства человекообразных приматов входит **семейство гоминид** (Hominidae), куда относятся *современный человек разумный* и *ископаемые люди* (питекантропы, синантропы, неандертальцы и некоторые австралопитеки).

Человек разумный относится к подтипу позвоночных животных, и это накладывает существенный отпечаток на строение его тела, которое имеет **общие черты с другими позвоночными.** Перечислим основные из них:

1. Наличие внутреннего скелета, основу которого составляет осевой скелет, состоящий из метамерных позвонков.

2. Разделение черепа на два отдела: мозговой, являющийся вместилищем головного мозга, и лицевой, служащий скелетом для органов чувств и начальных отделов пищеварительного и дыхательного путей.

3. Гомологичные пары пятипалых конечностей, скелет которых прикрепляется посредством поясов к осевому скелету.

4. Центральная нервная система состоит из спинного и головного мозга. Последний представлен пятью отделами, содержащими полости – желудочки.

5. Периферическая нервная система состоит из 12 пар черепных нервов (I, II и VIII являются нервами органов чувств, III, IV, VI и XII – двигательными, а V, VII, IX, X, XI – смешанными), а также смешанных спинномозговых нервов. Последние отходят сегментарно от спинного мозга двумя корешками.

6. Дифференцированные органы чувств.

7. Выстланная серозной оболочкой полость тела, разделенная на 3 отдела: перикард, плевру и брюшину.

8. Наружные (кожные) покровы состоят из эпидермиса и дермы.

9. Органы пищеварения начинаются расположенной на головном конце тела полостью рта, снабженной зубами, которая переходит в глотку, затем идут пищевод, расширенный желудок и кишечник, снабженный двумя крупными железами: печенью и поджелудочной.

10. Органы дыхания состоят из воздухоносных путей и легких, в которых происходит газообмен.

11. Замкнутая кровеносная система состоит из артерий, микроциркулярного русла и вен. Наличие центрального органа кровообращения – сердца, разделенного (как у всех наземных позвоночных) на артериальную и венозную половины.

Таблица 43

Основные этапы эволюции живых организмов
(по Захарову и соавт., с изменениями и дополнениями)

Эра (продолжительность, млн. лет)	Период (продолжительность, млн. лет)	Начало (млн. лет назад)	Климат и среда	Развитие органического мира	
				Животные	Растения
1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*
Архейская, 900		3500	Активная вулканическая деятельность. Анаэробные условия жизни в мелководном древнем море. Развитие кислородсодержащей атмосферы	Появление жизни на Земле. Сохранившиеся следы жизни незначительны. Обнаружены остатки бактерий, анаэробных автотрофных предшественников сине-зеленых водорослей, настоящих водорослей. Первые строматолиты. Отдельные находки прокариотических организмов в породах. Появление примитивных эукариот (простейшие)	
Протерозойская (ранней жизни), 2000		2600 ± 100	Поверхность Земли представляла собой голую пустыню. Климат холодный; частые оледенения, особенно обширные в середине протерозоя. В конце эры содержание свободного кислорода в атмосфере до 1%. Активное образование осадочных пород	Широкое распространение простейших. Возникли все типы беспозвоночных животных. Широко распространены простейшие, губки, кишечнополостные, различные черви; предки трилобитов и иглокожих. Предположительно – первые представители хордовых – бесчерепные	Распространены преимущественно зеленые водоросли. Появление красных водорослей
Палеозойская (древней жизни), 340 ± 10	Кембрийский (Кембрий), 80 ± 20	570 ± 20	Раннекембрийское оледенение сменяется вначале умеренно влажным, а затем сухим теплым климатом. Активное наступление моря, сменившееся его отступлением в конце периода	Расцвет морских беспозвоночных, из которых 60% находок – трилобиты. Появление организмов с минерализованным скелетом	Дивергентная эволюция водорослей; возникновение многоклеточных форм

Продолжение табл. 43

1	2	3	4	5	6
	Ордовикский (Ордовик), 55 ± 10	490 ± 100	Равномерно умеренный влажный климат с постепенным повышением средней температуры. В начале периода большая часть суши занята морем, затем в связи с интенсивным горообразованием освобождение от воды значительных территорий	Появление первых позвоночных – бесчелюстных. Остатки первых коралловых полипов. Господство трилобитов, иглокожих; возникновение новых классов и вымирание некоторых групп беспозвоночных	Исключительное разнообразие водорослей, процветание всех отделов
	Силурийский (Силур), 35 ± 10	435 ± 10	Вначале сухой климат, затем влажный с постепенным потеплением. Интенсивное горообразование (Скандинавские горы, Саяны), возникновение первых коралловых рифов	Пышное развитие кораллов и трилобитов. Появление древнейших челюстноротых рыб (большеротые) и первых дышащих атмосферным воздухом наземных животных – скорпионов. Вымирание некоторых групп кораллов	В конце периода – выход растений на сушу – появление псилофитов. Первые споровые сосудистые растения
	Девонский (Девон), 55 ± 10	400 ± 10	Климат характеризуется сменой сухих и дождевых сезонов. Оледенение на территории современных Южной Америки и Южной Африки. Полное освобождение от моря Сибири и Восточной Европы	Появление рыб всех известных систематических групп. Адаптивная радиация рыб. Появление аммонитов. Вымирание значительного количества беспозвоночных и большинства бесчелюстных. Освоение животными суши: пауки, клещи и другие членистоногие. В конце периода – первые наземные позвоночные – стегоцефалы	Развитие, а затем вымирание псилофитов. Возникновение основных групп споровых растений: мохообразных и папоротникообразных (папоротниковидных, плауновидных, хвощевидных), а также примитивных голосеменных (семенные папоротники). Возникновение грибов
	Каменноугольный (Карбон), 65 ± 10	345 ± 10	Всемирное распространение лесных болот. Равномерно теплый влажный климат сменяется в конце периода холодным и	Широкое распространение фораминифер, кораллов, моллюсков, акул, двоякодышащих рыб. Расцвет и адаптивная	На суше «каменноугольные леса» с преобладанием споровых растений, появление первых хвойных.

			сухим. Период завершается обширным оледенением	радиация земноводных. Появление первых рептилий – котилозавров, летающих насекомых, легочных моллюсков. Сокращение численности трилобитов и стегоцефалов	В болотах и прибрежных районах мелких морей накопление большого количества растительных остатков
	Пермский (Пермь), 50 ± 10	280 ± 10	Резкая зональность климата. Завершение горообразовательных процессов карбона. Отступление морей и формирование полузамкнутых водоемов. Рифообразование	В морях доминируют беспозвоночные и акулы. Быстрое развитие и адаптивная радиация рептилий, возникновение зверозубых и травоядных пресмыкающихся. Появление жуков. Вымирание трилобитов, стегоцефалов и сокращение числа отрядов других беспозвоночных и ряда позвоночных	Исчезновение «каменноугольных лесов» за счет вымирания древовидных папоротникообразных. Появление хвойных и распространение их в Северном полушарии
Мезозойская (средней жизни), 165	Триасовый (Триас), 40 ± 5	230 ± 10	Ослабление климатической зональности, сглаживание температурных различий. Начало движения материков	Начало расцвета рептилий – начинается «век динозавров»; адаптивная радиация рептилий, появляются черепахи, крокодилы и др. Возникновение первых млекопитающих (яйцекладущие и сумчатые), настоящих костистых рыб	Распространены папоротниковидные, хвощевидные и плауновидные. Вымирают семенные папоротники. Обилие саговниковых и хвойных
	Юрский (Юра), 60	190 – 195 ± 5	Климат, вначале влажный, сменяется к концу периода засушливым в области экватора. Движение континентов, формирование Атлантического океана	В океане появление новых групп моллюсков, в том числе головоногих, а также иглокожих. В море доминирование головоногих и костистых рыб. Вымирание древних хрящевых рыб. Господство пресмыкающихся на суше, в океане и воздухе. Обилие насекомых. В конце периода появление первоптиц – археоптерикса	Широко распространены папоротники и голосеменные. Появление покрытосеменных растений. Появляется хорошо выраженная ботанико-географическая зональность

Окончание табл. 43

1	2	3	4	5	6
	Меловой (Мел), 136 ± 5	136 ± 5	Во многих районах Земли похолодание климата. Выраженное отступление морей, сменившееся обширным уменьшением площади Мирового океана и новым поднятием суши. Интенсивные горообразовательные процессы (Альпы, Анды, Гималаи)	Появление настоящих птиц и плацентарных млекопитающих. В водоемах преобладание костистых рыб. Расцвет насекомых. Вымирание аммонитов, крупных рептилий и примитивных мезозойских млекопитающих	Резко сокращается численность папоротникообразных и голосеменных. Доминирование покрытосеменных растений
Кайнозойская (новой жизни), 66 ± 3	Палеогеновый (нижнетретичный), 41 ± 2	66 ± 3	Устанавливается теплый равномерный климат. Интенсивное горообразование (Кавказ, Крым, Памир, Гималаи, Анды и др.)	В морях большое количество кораллов и моллюсков. Широко распространяются костистые рыбы, занимающие пресноводные водоемы и моря, вымирают многие формы головоногих моллюсков. На суше среди позвоночных: хвостатые и бесхвостые амфибии; крокодилы, ящерицы, змеи и черепахи. Появляются многие отряды млекопитающих, в том числе приматы. Возникает обособленный центр развития растительности и животных в Южной Америке. Широкая дивергенция птиц. Расцвет насекомых	Господство покрытосеменных растений; сохраняется значительное количество групп, возникших в меловом периоде. Состав флоры близок к современному; в конце периода появляются тайга и тундра
	Неогеновый (верхнетретичный), 23	25 ± 2	Движение континентов; обособляются Каспийское, Средиземное, Черное и Аральское моря		
	Антропогеновый, 1,5 – 2,0	1,5 – 2	Характерны неоднократные смены климата. Крупные оледенения Северного полушария	Появление и развитие человека. Животный мир приобретает современные черты	Растительный мир приобретает современный облик, формируются ныне живущие сообщества

Таблица 44

Основные этапы эволюции человека

Время	Характерные признаки	Стадия антропогенеза	Представители	Объем мозга	Место обитания
25 млн. лет	Древесный образ жизни. Стадность. Способность манипулирования предметами	Общие предки антропоморфных обезьян и гоминид	Дриопитеки	Около 500 $см^3$	Африка, Азия
9 млн. лет	Дальнейшее развитие стадности. Использование предметов в качестве орудий для защиты и добывания пищи	Протоантропы	Древнейшие австралопитеки	Около 500 $см^3$	Африка, Азия
4,5 – 5 млн. лет	Использование различных предметов	Прегоминиды	Австралопитеки	Около 500 $см^3$	Африка, Азия
2 – 2,5 млн. лет	Изготовление первых орудий (галечная культура). Переходная стадия к формированию современного типа человека		Человек умелый	Около 600 $см^3$	Африка
1 – 2 млн. лет	Поддержание огня. Простые формы коллективной деятельности, формирование речи в виде отдельных выкриков	Древнейшие люди (архантропы, или питекантропы)	Человек прямоходящий	800 – 1100 $см^3$	Африка, Центральная и Западная Европа, Восточная Азия, Индонезия
40 – 500 тыс. лет	Сочетание признаков антропоидов и современного человека. Высокая культура изготовления орудий. Добывание огня. Совершенствование племенных отношений – забота о ближних, загонная охота. Речь типа лепета	Древние люди (палеоантропы)	Неандертальцы	До 1500 $см^3$	Африка, Европа, Азия
Менее 40 тыс. лет	Формирование человека современного типа. Развитые социальные отношения. Одомашнивание растений и животных. Настоящая речь. Появление искусства	Современные люди	Кроманьонцы	Около 1400 – 1500 $см^3$	Африка, Европа, Азия, Америка, Австралия

12. Органы выделения, представленные почками и мочевыводящими путями (мочеточники, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал).

13. Парные половые железы, в которых образуются гаметы (половые клетки) и синтезируются половые гормоны.

14. Железы внутренней секреции.

Человек разумный относится к высшему классу позвоночных животных – **млекопитающим,** которые обладают рядом признаков, отличающих их от других позвоночных. Это в первую очередь **наличие молочных желез, волосяного покрова, кожных желез, четырехкамерного сердца с одной левой дугой аорты и постоянной температуры тела.** Наряду с описанными **человек обладает рядом морфологических признаков, общих с другими млекопитающими:**

1. Череп, сочленяющийся с I шейным позвонком двумя мыщелками.

2. Семь шейных позвонков, I и II позвонки отличаются от остальных.

3. Гетеродонтные зубы, сочленяющиеся с челюстями с помощью неподвижных зубоальвеолярных сочленений. Смена молочных зубов постоянными. Наличие резцов, клыков и коренных зубов.

4. Наличие трех слуховых косточек в полости среднего уха и развитого наружного уха.

5. Наличие оформленных губ, в толще которых расположены мышцы, и щек.

6. Наличие слюны, содержащей ферменты, расщепляющие крахмал.

7. Усложненная пищеварительная трубка с расширенным желудком.

8. Наличие диафрагмы, разделяющей грудную и брюшную полости.

9. Легкие, построенные из ацинусов, состоящих из альвеол.

10. Отсутствие ядер в зрелых эритроцитах.

11. Наличие новой коры (неокортекса) у головного мозга.

12. Развитие гортани с голосовыми связками.

13. Окаймленные ресницами веки.

Человек разумный принадлежит к отряду высших млекопитающих – приматов. **С большинством приматов человека сближает ряд общих морфофункциональных особенностей:**

1. Относительно крупный головной мозг с развитым конечным мозгом и корой полушарий большого мозга, увеличение лобной, височной и затылочной долей конечного мозга, ассоциативных зон лобных и теменных долей.

2. Пятипалая хватательная кисть с противопоставляющимся большим пальцем. Очень подвижные верхние конечности с развитыми ключицами и способностью к пронации и супинации.

3. Плоские ногти на пальцах кистей и стоп.

4. Наличие папиллярных линий и узоров на ладонях и подошвах.

5. Увеличенный мозговой отдел черепа.

6. Относительно большая продолжительность жизни.

7. Опорная стопа.

8. Слабое развитие органов обоняния, хорошее – органов слуха и зрения.

9. Высокая степень гомологии ДНК человека и приматов. Так, у человека и шимпанзе около 90% сходных генов.

10. Низкая плодовитость, компенсируемая сильно развитой заботой о потомстве.

11. Строение внутренних органов.

12. Строение мимической мускулатуры.

В то же время человек по своей морфологии существенно отличается от приматов и в том числе от человекообразных обезьян.

Основные отличительные признаки:

1. Очень крупный (абсолютно и относительно) мозг, превосходящий в 3 – 4 раза мозг человекообразных обезьян, развитие и дифференцировка областей, связанных с членораздельной речью и мышлением (лобная и височная доли, нижняя теменная область).

2. Изменение пропорций конечностей – удлинение ног по сравнению с руками.

3. S-образная форма позвоночника с четко выраженными шейным и поясничным лордозами.

4. Особое развитие и расположение некоторых мышц (например, малоберцовые) и связок нижних конечностей в связи с прямохождением.

5. Форма таза.

6. Уплощенная в переднезаднем направлении грудная клетка.

7. Сводчатая стопа с массивным большим пальцем и некоторой редукцией остальных.

8. Полное противопоставление большого пальца кисти остальным.

9. Особенности строения гортани в связи с членораздельной речью (например, голосовая мышца).

10. Относительное увеличение мозгового отдела черепа и уменьшение лицевого в связи с редукцией жевательных мышц и челюстей.

11. Уменьшение волосяного покрова.

12. Сильное развитие папиллярных узоров на коже подушечек пальцев кисти.

13. Увеличение периода детства. У человека соотношение длительности детства и общей продолжительности жизни 1 : 5, у приматов 1 : 6 – 1 : 13.

Все современные люди относятся к одному виду, который широко расселен по Земле. Представители различных рас и популяций дают при смешении плодовитое потомство.

ЭКОЛОГИЯ

Экология – это биологическая дисциплина, изучающая взаимоотношения организма со средой обитания. Этот термин в 1866 г. ввел в науку немецкий зоолог Э. Геккель.

На любой организм воздействуют биотические и абиотические факторы. Совокупность всех биотических факторов (т. е. факторов живой природы), действующих на определенной территории, составляют *биоценоз*, или *сообщество*. Если же учитываются еще абиотические факторы (неживая природа, или *биотоп*), то это будет *биогеоценоз*, или *экосистема* (термин «биогеоценоз» в 1940 г. ввел **В.Н. Сукачев**).

Биоценозы имеют видовую, пространственную и трофическую структуры. *Видовую структуру* биоценоза образуют виды, входящие в него со своей численностью и биомассой. Для каждого биоценоза характерна своя особая видовая структура. В зависимости от видового разнообразия биоценозы могут быть богатыми или бедными видами. Богатые видами сообщества обычно образуются под действием оптимальных для жизни условий (например, влажные тропические леса). Чаще всего молодые сообщества беднее видами, чем уже сложившиеся. Виды с наибольшей численностью популяций называются доминантными, а те из них, участие которых наиболее важно для сообщества, называют эдификаторами. Ими могут быть главные растения сообщества (например, дубы в дубравах, ель и сосна в хвойных лесах и т. д.) или животные, формирующие ландшафт и условия произрастания местных растений. Виды, популяции которых насчитывают небольшое количество особей, называют малочисленными.

Пространственная структура биоценоза формируется главным образом фитоценозом, расчлененным на вертикальные составляющие – ценоэлементы (ярусы) и горизонтальные – микрогруппировки. Вертикальное распределение растительности позволяет наиболее эффективно использовать солнечный свет, необходимый для фотосинтеза. Кроме того, каждый из ярусов создает условия для жизни определенных животных, адаптации которых соответствуют данной среде. Горизонтальная расчлененность фитоценоза (*мозаичность*) выражается в существовании микрогруппировок со своим особым видовым составом, отличным от группировок, расположенных поблизости. Это может произойти из-за вытаптывания животными, пожара, вырубки человеком и т. д.

Трофическую структуру биоценоза создают сложные пищевые связи, которые будут обсуждены ниже.

Среди факторов, действующих на организм, различают абиотические и биотические.

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Многочисленные факторы неживой природы называются абиотическими. В зависимости от природы они подразделяются на климатические, эдафические (почвенные), топографические и другие факторы физической природы (волны, морские течения, огонь и др.).

Климатические факторы включают в себя свет, температуру, влажность, ветер, давление воздуха и его состав. Свет является источником энергии для фотосинтеза, который лежит в основе всех энергетических процессов подавляющего большинства сообществ (за исключением тех, где продуцентами являются хемотрофы). Главным источником света является Солнце. Поступающие световые волны имеют разную длину и неодинаковые свойства. Наиболее короткие (менее 400 нм) волны – ультрафиолетовые, невидимы человеческим глазом, но различимы многими животными (например, насекомыми). Они богаты энергией и обладают мутагенной активностью. Большинство коротких волн отражается озоновым слоем атмосферы, поэтому до поверхности Земли доходит лишь их незначительная часть. Волны видимой человеком части светового спектра имеют длину 400 – 750 нм. Они составляют большую часть солнечного света и создают возможность ориентации в пространстве с помощью зрительного анализатора. Наиболее длинные (свыше 750 нм) волны называются инфракрасными, или тепловыми. Большинство организмов их не различают, но многие фотосинтезирующие бактерии способны использовать такие лучи для фотосинтеза.

Постоянное движение Земли вокруг своей оси обеспечивает периодическую смену светлого и темного времени суток, что лежит в основе образования суточных ритмов. Лишь на экваторе длина дня и ночи постоянна (около 12 часов), тогда как в более низких или высоких широтах существуют сезонные изменения продолжительности дня. Этот фактор чрезвычайно важен для организмов, обычно они синхронизируют свою активность с текущим временем года. Весеннее увеличение светлого времени суток стимулирует деятельность половых желез (например, у многих птиц в это время значительно увеличивается масса семенников). Цветение растений наступает лишь при определенной продолжительности дня, в связи с чем они делятся на короткодневные (цветут при коротком дне) и длиннодневные (цветут при световом дне, превышающем 14 ч). Реакция организмов на продолжительность светового дня (фотопериод) называется фотопериодизмом. Все растения могут существовать лишь при наличии освещения (они могут быть светолюбивыми и теневыносливыми), поэтому большая часть дна Мирового океана не заселена растениями (на глубину свыше 200 метров достаточное для фотосинтеза количество света не проникает). Однако животные, будучи гетеротрофами, менее зависимы от света, поэтому среди них встречаются как дневные, так и ночные животные. Некоторые виды даже живут при полном отсутствии света, например, пещерные, роющие и глубоководные формы.

Температура дает возможность осуществляться биохимическим реакциям в клетке, поэтому она влияет на все жизненные процессы. Температура организма не может упасть ниже нуля, поскольку тогда вода превращается в кристаллики льда, которые повреждают клетки. Также губительна и чрезмерно высокая температура, вызывающая денатурацию структуры белка. Главным источником тепла является солнечная радиация, но его можно также получить из геотермальных источников, кроме того, теплокровные организмы (птицы и млекопитающие) используют тепловую энергию биохимических реакций. В зависимости от способности поддерживать температуру тела различают *пойкилотермных* и *гомойотермных* животных. Жизнедеятельность первых (все беспозвоночные, круглоротые, рыбы, амфибии, рептилии) всецело зависит от внешнего тепла, при понижении температуры внешней среды у них пропорционально снижается активность. У гомойотермных (теплокровных) животных температура тела постоянна за счет тепла, выделяемого при метаболизме, который у них очень высок и относительно постоянен. Способность выдерживать крайние значения температурного фактора у разных организмов неодинакова. Многие организмы выдерживают замораживание, например, некоторые земноводные зимой промерзают, а для других (например, кишечная палочка, тихоходки и др.) даже температура абсолютного нуля (– 273°С) не приводит к гибели. При значительном снижении температуры тела основные процессы в организме снижаются до такой степени, что видимые проявления жизни исчезают. Такое временное состояние называется *анабиозом*.

Влажность воздуха обеспечивается насыщением его водяным паром. Наибольшая влажность имеется вблизи водных источников, а также во влажных тропических лесах, где растения выделяют огромное количество водяного пара в процессе транспирации. Степень насыщенности определяет количество выпадаемых осадков, что определяет характер фитоценоза. Если количество осадков за год не превышает 250 мм, независимо от других факторов развивается пустынный ландшафт, на котором могут произрастать немногие ксерофиты. Такие зоны называются *аридными*. Если осадков около 2000 мм в год, то это *влажные*, или *гумидные*, зоны. В *умеренных* зонах годовое количество осадков составляет 250 – 750 мм в год. Существуют сезонные колебания влажности, причем зимой при сильных морозах количество пара в воздухе снижается. Многие организмы выработали адаптации, способствующие запасанию воды или снижающие ее потерю. Среди них – запасание жира (верблюд, пустынная крыса), самой воды (суккуленты – кактус, алоэ), снижение транспирации, сбрасывание листьев, спячка и т. д. При этом многие пустынные животные вообще не пьют, довольствуясь водой, которая поступает с пищей. Круговорот воды в процессе выпадания осадков и последующего испарения называется *гидрологическим циклом*.

Ветер обеспечивает циркуляцию воздушных масс, а вместе с ними – перераспределение водяного пара и осадков. Таким же образом транспортируются кислород, выделяемый растениями, загрязняющие вещества и др. Ветер играет значительную роль в распространении генеративного материала (спор, семян) и микроорганизмов.

Давление воздуха и его состав оказывает серьезное влияние на видовой состав сообщества. Атмосферное давление снижается по мере увеличения высоты над уровнем моря и уже на высоте 5450 м давление равно 0,5 бар (вдвое меньше, чем на уровне моря). Одновременно происходит снижение количества кислорода (процентное его количество остается прежним, просто воздух разрежается и концентрация составляющих его газов становится меньше). В таких условиях организмы испытывают гипоксию, что приводит к усилению легочной вентиляции, и выделяют через легкие много углекислого газа. Снижение содержания CO_2 приводит к алкалозу – повышению щелочности крови и значению pH. Из-за этого подавляется активность хеморецепторов, которые стимулируют дыхательные акты. При этом частота дыхания снижается и уменьшается вентиляция легких. Все это ведет к недостаточному снабжению тканей кислородом, быстрому утомлению и недомоганию. У растений в таких условиях увеличивается транспирация и они теряют много воды. При длительном воздействии гипоксии организм адаптируется и нормальные функции восстанавливаются.

Газовый состав воздуха довольно постоянен (N_2 – 78,09%, O_2 – 20,95%, CO_2 – 0,03 – 0,04%), некоторое снижение относительного содержания кислорода происходит в полярных районах. Кроме того, воздух содержит примеси. Естественное происхождение имеют газы, выделяемые при вулканической деятельности, гейзерами, а также взвешенные частицы пыли. Техническая революция наряду с несомненной пользой для человека часто приводит к увеличению содержания вредных примесей за счет выбросов предприятий. Наряду с выхлопными газами автомобилей это создает плотный туман, смешанный с дымом, – смог, снижающий видимость в заводских районах до 4 – 5 м.

В отдельных зонах обитания климат может иметь свои особенности. Это называют *микроклиматом*.

Эдафические (*почвенные*) факторы – это значение почвы (слой вещества, расположенный над горными породами земной коры) на организмы. Впервые почву стал рассматривать как динамически изменяющуюся среду **В.В. Докучаев**. Он показал, что в активной зоне почвы постоянно идут разнообразные физические, химические и биологические процессы. Ученый выделил пять основных почвообразующих факторов: климат; геологическая основа, образуемая материнской породой; рельеф местности; живые организмы; время. В состав почвы входят четыре главных компонента: минеральная основа – 50 – 60%; органические вещества (гумус) – до 10%; вода – 25 – 35%; воздух – 15 – 25%.

Топографические факторы определяются рельефом местности. Основным фактором при этом является высота над уровнем моря, с увеличением которой снижается средняя температура (а также увеличивается ее суточный перепад), атмосферное давление и концентрации газов, но увеличивается скорость ветра, количество осадков и солнечная радиация. Это приводит к появлению вертикальной зональности. При этом в характеристику склона входит его крутизна (уклон более 35° делает невозможным образование почвы – она смывается – и жизнь растений), экспозиция (обращенность на ту или иную сторону света).

На организмы оказывают воздействие множество факторов, но лишь некоторые из них оказываются жизненно важными, это *лимитирующие факторы*. У каждого организма есть крайние границы реакции на действие этих факторов, которые определяются нормой реакции генотипа. Наиболее комфортные условия действия фактора называются *оптимумом*. Зоны выражения фактора, отклоняющиеся от оптимума, но не нарушающие жизнедеятельности организма, называются *зонами нормы*. Дальнейшее смещение в сторону недостаточного или избыточного действия фактора приводит к снижению адаптивных возможностей организма и нарушает его жизнедеятельность (например, нарушение размножения, замедление роста, физиологическую активность и др.). Такие зоны называются *зонами пессимума*. Например, для развития яйца аскариды оптимум является t +25°С, крайними значениями +12° и +40°.

Величины крайних значений действия фактора у разных организмов неодинаковы. Те из них, кто способен без ощутимого вреда переносить значительные колебания действия фактора, имеют приставку *эври-* и называются *эвритопными*. Организмы, существующие в узких пределах колебания интенсивности фактора, имеют приставку *стено-* и называются *стенотопными*. Это хорошо иллюстрирует действие температурного фактора. Для большинства организмов оптимальной является температура +15 ... +30°С, но у некоторых животных оцепенение наступает уже при +15°С. Есть микроорганизмы, способные жить в термальных источниках, температура воды в которых близка к +100°С, при этом похолодание для них губительно. Хорошо выдерживают низкую температуру полярные животные, например, для антарктических пингвинов наиболее комфортны –20°С, а при 0° они страдают от жары. Соответственно эвритермными являются те организмы, которые устойчивы к колебаниям температуры (например, многие насекомые, сезонно переживающие значительные перепады температуры). Ксенобионтные организмы, напротив, не могут переносить такие перепады, например, веслоногий рачок копилия удивительная не выдерживает изменения температуры за пределами +23 ... +29°С. Эвриоксибионтные и стеноксибионтные организмы аналогично реагируют на содержание кислорода, эвригалинные (рачки хидорус, ресничный червь макростома и другие, живущие в пресных, солоноватых и морских водах) и

стеногалинные (земноводные и многие пресноводные беспозвоночные) – на колебания соленности воды. Если организм устойчив к изменениям целого комплекса факторов внешней среды, его называют *эврибионтным*, а если неустойчив – *стенобионтным*.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Живые организмы не только подвергаются влиянию абиотических факторов, но и сами оказывают взаимное воздействие друг на друга. При этом большое значение имеют видовое разнообразие биоценоза, численность популяций в нем и биомасса (общее количество органической массы, принадлежащей всей совокупности особей вместе с заключенной в них энергией). Все разнообразие взаимоотношений между организмами (их называют *коакциями*) можно разделить на прямые и косвенные. *Прямые отношения* проявляются в непосредственном воздействии организмов друг на друга, например, отношения хищник – жертва. *Косвенные отношения* влияют на организмы опосредованно, например, фитоценоз влияет на абиотические (главным образом климатические) факторы (температура, влажность, освещение и др.), поэтому абиотические условия леса отличаются от таковых в степи.

Наиболее прочными связями, объединяющими совместно живущие организмы, являются *трофические*, или *пищевые*. Пищевой, или трофический, фактор может различаться по количеству, качеству (составу) и доступности. При этом действует правило, что *каждый организм питается за счет других организмов* (*или другими организмами*), *но при этом и сам является пищей для других*. Например, траву едят травоядные животные, тех, в свою очередь, поедают плотоядные. Но и хищники так же включены в трофические связи, поскольку любой из них или сам станет жертвой более сильного хищника, либо после естественной смерти (в природе такое случается исключительно редко) будет разлагаться под действием сапрофитных организмов (бактерий и грибов), которые обогащают почву соединениями, необходимыми для жизнедеятельности растений.

Любой биоценоз включает в себя три блока: продуценты, консументы и редуценты. *Продуценты* – это зеленые растения, синтезирующие органические вещества из неорганических, используя для этого энергию солнца (подробно об этом рассказано в разделе «Фотосинтез»). Они создают первичную органическую массу, за счет которой живут они сами и все остальные участники биоценоза. В определенных условиях роль продуцентов выполняют бактерии-хемотрофы, которые используют для синтеза органических веществ энергию, выделяющуюся в ходе химических реакций неорганических соединений (подробно об этом рассказано в разделе «Хемосинтез»).

Животные, которые питаются растениями или поедают других животных, составляют блок *консументов*, подразделяющихся на консументы первого (травоядные), второго (хищники, питающиеся

травоядными), третьего и последующего порядков (крупные хищники, которые могут справиться с менее крупными хищниками).

Консументы первого порядка регулируют численность продуцентов, но при этом они потребляют в пищу не более 5 – 10% растительной массы, тогда как все остальное, а также остатки самих консументов подвергаются разложению сапрофитами, которые составляют в биоценозе блок *редуцентов*. Они используют для своей жизнедеятельности органические соединения, содержащиеся в остатках, и переводят продукты деструкции в абиотическую среду, обогащая ее веществами, которые необходимы продуцентам.

Любой организм проявляет выраженную избирательность в отношении состава пищи, поскольку каждому из них необходимы определенные вещества (в том числе и растениям). В зависимости от разнообразия рациона различают виды, способные питаться одним видом растения или животного (монофаги, или стенофаги), и виды, поглощающие широкий ассортимент пищи (полифаги, или эврифаги). Промежуточное положение занимают олигофаги, кормовая база которых более или менее ограничена (соответственно этому, среди них выделяют узкие и широкие олигофаги).

Трофические связи позволяют наиболее полно использовать световую энергию, которая переводится растениями в химические связи органических соединений. При переходе веществ от одного блока к другому значительная часть энергии теряется в виде энтропии, что в полной мере соответствует второму закону термодинамики. Поэтому суммарная биомасса вышестоящего блока всегда меньше нижестоящего. Например, биомасса наземных растений в биоценозе значительно превышает биомассу травоядных животных, но биомасса последних гораздо больше, чем у плотоядных хищников.

Совсем иная ситуация в биоценозах морей. Там биомасса растений значительно уступает биомассе животных. Однако никакого противоречия здесь нет, просто основная часть морских продуцентов приходится на мелкие водоросли, образующие фитопланктон. Количество крупных талломных водорослей относительно невелико, потому что водоросли (как и все остальные растения) могут жить только в условиях достаточной освещенности. Между тем основная часть акватории Мирового океана глубоководная и поэтому не заселена водорослями, которым приходится заселять относительно узкие прибрежные зоны мелководья. Но и фитопланктон имеет относительно небольшую биомассу, потому что его постоянно поедают животные-фильтраторы, образующие зоопланктон. Но фитопланктон размножается настолько быстро, что его просто не успевают съесть.

Организмы в сообществе, объединенные трофическими связями, образуют *цепи питания*. Первым звеном в такой цепи являются продуценты, следующими – консументы того или иного порядка. В качестве примера можно привести такую цепь: растения → → насекомые → птицы → хищные птицы; или: фитопланктон →

→ зоопланктон → мелкие рыбы → более крупные рыбы → рыбоядные ластоногие. Обычно цепь питания включает в себя не более четырех-пяти звеньев, что связано с потерей энергии на каждом уровне. При этом каждый трофический уровень образован несколькими видами. Чаще всего травоядные животные питаются разными видами растений. В свою очередь, на травоядных охотятся несколько видов хищников. Поэтому цепи питания многократно ветвятся, образуя *пищевые сети*. Таким образом, *все организмы, образующие сообщество, являются взаимополезными*, поскольку изъятие из цепи или сети одного вида неизбежно приведет к нарушению цепи питания. Известно немало примеров искусственного нарушения цепей питания. Так, в Китае пытались уничтожить воробьев, результатом чего стало взрывное размножение насекомых-вредителей, которые ранее уничтожались этими птицами.

Закономерное снижение биомассы каждого последующего блока цепи питания получило название *правила экологической пирамиды*. При этом различают *пирамиду массы* (собственно изменение биомассы организмов) и *пирамиду энергии* (изменение количества энергии). При фотосинтезе растения используют 0,1 – 0,5% световой энергии Солнца, падающей на землю. Каждый последующий блок цепи питания использует всего 5 – 15% энергии, полученной от предыдущего звена. Если расположить друг над другом энергетическую продуктивность питания по ходу пищевой цепи, то как раз получится экологическая пирамида энергии. Согласно расчетам, в среднем 1 га леса в течение года воспринимает примерно $2{,}1 \times 10^9$ кДж солнечной энергии. Но если сжечь образовавшуюся за это время растительную биомассу, освободится всего $1{,}1 \times 10^6$ кДж – 0,5% от первоначальных цифр, что и будет отражать реальную продуктивность фототрофов.

Всего на Землю за год попадает огромное количество солнечной энергии – $10{,}5 \times 10^{20}$, из которой 42% отражается обратно в космос. За год растения Земли синтезируют около 100 млрд. т органических веществ, содержащих $1{,}8 \times 10^{18}$ кДж энергии.

Типы взаимоотношений между организмами. В зависимости от реакции выделяют гомотипические и гетеротипические взаимоотношения. *Гомотипические коакции* представляют собой взаимоотношения между особями одного вида. Они выражаются, например, в совместной защите детенышей и кормового участка. Соответственно, *гетеротипическими коакциями* являются взаимоотношения между представителями разных видов. Эти отношения могут проявляться различными способами, основными из которых являются: *антибиоз* (включает *конкуренцию*, *хищничество* и *паразитизм*) и *симбиоз* (включает *кооперацию*, *мутуализм* и *комменсализм*). Различные формы конкуренции и кооперации были рассмотрены выше в разделах, посвященных борьбе за существование, адаптациям. Поэтому здесь мы поговорим об остальных способах.

Хищничество представляет собой наиболее распространенную форму взаимоотношений между животными, при которых особи од-

них видов преследуют, убивают и затем пожирают особей других видов. Типичными примерами является поедание планктона мелкими рыбами, а тех, в свою очередь, пожирают более крупные рыбы, птицы поедают насекомых, плотоядные животные охотятся на травоядных. Хищничество существует в самых разных систематических группах. Кроме позвоночных животных, есть хищные беспозвоночные: простейшие (например, хищные инфузории и сосущие инфузории), черви (планарии), моллюски (головоногие и многие брюхоногие), насекомые, пауки и др. Хищники и жертвы вырабатывают адаптации, которые первым облегчают поиск и ловлю добычи, а вторым позволяют остаться в живых. При этом некоторые хищники могут долго бежать (волки), другие способны развивать большую скорость и на короткой дистанции догоняют жертву (гепарды), или же, затаившись, совершают резкий рывок и убивают жертву (леопарды). Существуют разнообразные способы убивания жертвы, например, львы душат или перебивают позвоночный столб, гиены – попросту разрывают добычу на части (за это их называют потрошителями), ядовитые змеи используют яд, а удавы удушают жертву. Не остаются в бездействии и потенциальные жертвы. Их адаптации могут быть морфологическими (покровительственная окраска, мимикрия, прочные покровы, шипы и др.), физиологическими (выделение ядовитых или отпугивающих веществ) и поведенческими (активная оборона, затаивание, убегание). В каждом случае можно привести множество примеров. Развитие противоположно направленных адаптаций у хищников и их жертв не приводит к безусловному преимуществу ни у одного из них, что жизненно важно для обоих. Если бы хищники, получив возможность во всех случаях добиваться успеха на охоте, уничтожили бы все свои кормовые объекты, то, оставшись без пищи, они погибли бы от голода. Соответственно и потенциальные жертвы, избежав нападения хищников, сильно размножатся и подорвут свою кормовую базу, в результате чего погибнут не только хищники, но и они сами. Поэтому итогом совместного существования является такое состояние системы «хищник – жертва», при котором поддерживается более или менее постоянный уровень изъятия (поедания) хищниками своих жертв, дающий возможность длительного сосуществования этих популяций в составе биоценоза.

Паразитизм – это такая форма межвидовых взаимоотношений, при которой один организм (паразит) живет за счет другого (хозяина) и при этом наносит ему ущерб, но обычно не приводит к гибели. В зависимости от места пребывания на хозяине различают *эктопаразитов* (на поверхности тела, например, блохи, пастбищные клещи и др.) и *эндопаразитов* (внутри тела хозяина, например, гельминты, внутриклеточные паразиты). По времени нахождения паразита на хозяине паразитизм бывает *истинным*, или *постоянным* (вши, живущие на хозяине постоянно), и *периодическим* (личинки оводов и некоторых других насекомых ведут паразитический образ жизни, а взрослые особи живут свободно). Паразитизм чрезвычайно широко

распространен среди растений и животных, а вирусы выражают крайнюю форму паразитизма, поскольку вообще неспособны осуществлять свои физиологические функции вне клетки-хозяина и могут размножаться лишь попав в нее (существует даже предположение, что плазмиды бактериальной клетки являются вирусными ДНК). Длительное сосуществование системы «паразит – хозяин» приводит к выработке адаптаций (главным образом у паразита), которые могут быть очень сложными. К их числу относится сложный цикл развития паразита с неоднократной сменой промежуточного хозяина. Это обеспечивает расселение паразита и гарантирует, что он не будет развиваться в одном хозяине с родительской особью. Паразиты очень редко приводят к гибели хозяина, поскольку не заинтересованы в этом – гибель хозяина лишает пищи и паразита. Но некоторые грибы убивают хозяина и затем растут на нем как сапрофиты, питаясь мертвыми тканями. Организмы, которые не всегда являются паразитами, называют *факультативными*. К их числу относятся и комнатные мухи, поскольку личинка мухи, случайно попав с пищей в кишечник человека, способна там жить некоторое время. *Облигатные* паразиты всегда ведут паразитический образ жизни.

Симбиоз в широком смысле представляет собой разные формы тесного сожительства организмов разных видов, не приносящие вреда никому из них. В более узком понимании используют термин *мутуализм*, которым обозначают сожительство, из которого оба вида извлекают пользу, но лишь один из них может развиваться только в присутствии другого, тогда как другой может жить самостоятельно. Примерами таких взаимоотношений является сожительство актинии и некоторых рыбок, обитающих среди ее щупалец, рака-отшельника и той же актинии. Актиния получает остатки пищи, но защищает своими стрекательными клетками сожителя – рака. При этом актиния может жить и самостоятельно, а сожитель – нет. Взаимную пользу получают бобовые растения и азотфиксирующие бактерии, образующие на их корнях клубеньки. Это пример взаимовыгодного симбиоза, при котором оба сожителя не могут нормально развиваться друг без друга.

Среди других форм взаимоотношений между организмами разных видов можно назвать *комменсализм* – питание одного вида остатками пищи другого вида, например, гиены и другие падальщики, не принося ему вреда; *нейтрализм* – взаимную независимость совместно обитающих видов; *форезию* – использование одними видами других в качестве транспортного средства; *синойкию* – использование чужих гнезд и нор или другого организма в качестве жилища; *протокооперацию* – совместное проживание с целью повышения эффективности адаптации, например, коллективное гнездование нескольких видов птиц, способствующее защите всего поселения от хищников; *аменсализм* – положение, при котором один вид не может нормально питаться и размножаться в присутствии другого; *интерференция* – непреднамеренное подавление

жизнедеятельности одним видом другого, например, птицы, поедающие семена шишек, разрушают их, чем вызывают гибель обитающих в шишках насекомых.

Антропогенный фактор. В настоящее время природа испытывает чрезвычайно большое воздействие человека. Оно может быть негативным и положительным. К сожалению, человеческий фактор чаще всего является причиной отрицательных изменений в сообществах. Это выражается в усилении давления на окружающую среду в процессе различного рода производств (сточные воды, выбросы токсичных газов и задымление), роста городов и увеличении их числа и др. Особое значение имеет постоянно увеличивающееся население Земли, уже превышающее 6 млрд. человек. Ежегодный прирост составляет примерно 2% в год (75 – 85 млн. человек). Все увеличивающиеся потребности людей влекут за собой освоение все новых территорий хозяйственных нужд, прокладку средств коммуникации (подземные и подводные кабели, провода и др.). При этом происходит уменьшение площади ареалов организмов. Все это приводит к вымиранию видов – каждый день с лица Земли исчезает несколько видов растений и животных. Из-за вырубки тропических лесов изменяется климат, при этом длительные засухи сменяются проливными дождями, вызывающими губительные наводнения. Развивающаяся в результате неправильного землепользования эрозия почвы снижает ее плодородие, а образовавшиеся овраги изменяют ландшафт и также приводят к гибели сообществ. Постоянно расширяется площадь пустынь (на 300 км^2 в сутки) и образуются новые.

Некоторые животные сумели выработать адаптации, позволяющие им обитать рядом с человеком. Но при этом они нередко утрачивают способность самостоятельно добывать себе пищу или не хотят этого делать, поскольку находят ее в человеческих поселениях. Многие виды процветают рядом с человеком. Например, численность популяций серых крыс многократно превышает число самих горожан. То же самое относится и к тараканам.

Большой вред приносит непосредственное истребление животных. Это явилось причиной исчезновения многих видов, среди которых: стеллерова корова, дронт, тур, квагга, странствующий голубь и многие другие. В настоящее время виды растений и животных, которым грозит вымирание, занесены в Красную книгу и подлежат охране. В местах их естественного обитания создаются заповедники (запрещена любая хозяйственная деятельность), заказники (влияние человека сильно ограничено) и национальные парки (обширные территории, где охраняемые зоны перемежаются с хозяйственными объектами).

РАЗВИТИЕ ЭКОСТИСТЕМ

Экосистема или биогеоценоз – это устойчивая система живых организмов и окружающей среды. В пределах этой системы осущест-

вляется поток энергии и круговорот веществ. При этом следует помнить, что экосистема – это любое сообщество организмов в абиотическом окружении, тогда как биогеоценоз всегда связан с участком Земли. То есть такие экосистемы, как пробирка с питательной средой, заселенная бактериями, подводная лодка в плавании, аквариум в строгом смысле биогеоценозом не являются. Для него необходима четко ограниченная часть земной поверхности – открытой или под водой. Однако любой биогеоценоз является экосистемой.

Любая экосистема является открытой системой, динамично изменяющейся под воздействием различных внутренних и внешних факторов. Формирование биогеоценоза начинается с заселения первыми организмами ранее безжизненных территорий. Понятно, что такими организмами не могут быть животные (им там нечего есть, поскольку они гетеротрофы) и высшие растения (для их произрастания нужна почва с гумусом). Обычно осваивать новые участки начинают лишайники, которые представляют вполне самодостаточную систему, состоящую из продуцента (водоросли) и консумента (гриба). Эти организмы создают *пионерные сообщества* и постепенно из их остатков и материнской породы накапливается слой почвы, достаточный для поселения высших растений. Чаще всего первыми поселяются споровые (мхи и папоротникообразные), а после того, как почвенные характеристики станут приемлемыми, появляются различные травы, кустарники и деревья. Постепенная смена одних видов другими в процессе формирования экосистемы называется *экологической сукцессией* (*лат.* successio – преемственность). В результате сукцессии формируется устойчивое самовозобновляющееся сообщество, находящееся в равновесии с окружающей средой. Такое сообщество называется *климаксным*. Различают первичную и вторичную сукцессию. *Первичная сукцессия* представляет собой все выше описанные этапы формирования биогеоценоза на ранее безжизненном участке. *Вторичная сукцессия* – это восстановление экосистемы, поврежденной до этого каким либо фактором (например, вырубка человеком, пожар, сильная буря, наводнение, снежная лавина и т. п.). Вторичная сукцессия идет гораздо быстрее, поскольку после повреждения экосистемы может сохраниться генеративный материал (споры, семена, вегетативные органы растений, почвенные животные и др.). Но она часто приводит к смене сообщества в экосистеме, поскольку изменяются условия обитания. При этом также проходят ряд стадий. Например, после пожара или вырубки леса на оголенной территории быстро заселяются травянистые растения. Затем появляются всходы деревьев, чьи семена разносятся ветром (береза, осина, сосна) и постепенно восстанавливается лес. Его видовой состав может быть иным, чем ранее, и часто меняется. Например, если в молодом березняке появляются всходы ели, то березы обречены – теневыносливая ель постепенно вырастет настолько, что затенит светолюбивые деревья (березы) и они погибнут. Теория сукцессии была разработана **Клементсом** (1916).

Постепенные изменения в процессе сукцессии ведут к стабилизации биогеоценоза (табл. 45). Формирующаяся экосистема характеризуется высокой продуктивностью, которая снижается с образованием климаксного сообщества. Поэтому продуктивность старых лесов ниже, чем молодых. Это объясняется тем, что в формирующейся системе еще не все экологические ниши заняты. Процесс их освоения сопровождается увеличением видового разнообразия и усложнением пищевых цепей (они становятся длиннее и разветвленнее). Соответственно увеличивается и количество органического материала (биомасса) сообщества. Освоение экологических ниш усложняет структуру сообщества. Это может выражаться, например, в ярусности, характерной для старого леса, где различные организмы могут найти много специфических мест обитания. Постоянно возрастающая конкуренция ведет к сужению специализации по экологическим нишам. В молодых экосистемах обычно много видов с быстрой скоростью размножения (r-виды), тогда как в климаксных больше видов, которые размножаются медленно (K-виды).

Причиной устойчивости климаксного сообщества является *саморегуляция*. Она выражается в том, что организмы, сосуществующие на одной территории, не уничтожают полностью друг друга, а лишь ограничивают численность на оптимальном в данных условиях уровне. Еще Дарвин отметил неудержимую способность организмов к размножению при ограниченных возможностях средств жизни. Поэтому естественный отбор сохраняет для размножения только наиболее адаптированных особей. Между тем изменение условий обитания приводит к периодическому *колебанию численности*. Причиной этому могут быть различные факторы: кормовая база, болезни, паразиты, вмешательство человека, климатические условия и др. Массовое размножение травоядных животных ведет к последующей вспышке численности

Таблица 45

Основные изменения в экосистеме во время типичной вторичной сукцессии (по Грину и соавт. с изменениями)

Особенности	Стадия развития экосистемы	
	Незрелая (ранняя)	Зрелая (поздняя)
Отношение общей продукции к дыханию	Высокое (>1)	Приближается к 1
Чистая продуктивность сообщества	Высокая	Низкая
Пищевые цепи	Линейные, в основном пастбищные	Трофическая сеть, в основном детритная
Общее количество органического материала (биомасса)	Малое	Большое
Видовое разнообразие	Небольшое	Большое
Структура сообщества	Простая	Сложная (ярусность, много микроместообитаний)
Специализация по нишам	Широкая	Узкая
Размеры организмов	Малые	Крупные
Скорость размножения видов	Быстро размножаются	Медленно размножаются

хищников. Соответственно снижение количества пищи приводит к гибели наиболее слабых и старых особей среди хищных видов. Иногда колебания численности происходят регулярно – это *циклы*. В других случаях закономерности обнаружить нельзя. На численность влияют такие факторы, как внутривидовая и межвидовая конкуренция, рождаемость, смертность, миграция и плотность населения. Для популяции одинаково губительны как недостаток половозрелых особей, так и перенаселенность.

Смена биогеоценоза. Эволюция биогеоценоза со временем ведет к его смене. Причины для этого могут быть внешними и внутренними. Примерами внешних факторов, изменяющих экосистему, могут быть различные природные бедствия или воздействие человека. Внутренние факторы также разнообразны. Например, постройка бобрами плотины ведет к затоплению более или менее обширных территорий. При этом гибнут деревья и изменяется фитоценоз – энергетическая основа сообщества. Другим примером может служить зарастание озера, что приводит к нарушению круговорота веществ. Из-за недостатка кислорода органические остатки не окисляются до конца и скапливаются на дне в виде ила. Это ведет к обмелению водоема и постепенно он превращается в болото с другим видовым составом биоценоза. Дальнейшая эволюция может привести к образованию на месте возникшего болота осокового луга, а затем леса.

Агроценозы. Активное воздействие человека на живую природу часто приводит к возникновению искусственных биогеоценозов. Среди них наиболее распространены *агроценозы* – сельскохозяйственные экосистемы. Это поля, пастбища, сады, искусственные водоемы (пруды), парки и др. В отличие от естественных сообществ, в агроценозах биотические компоненты подбираются в соответствии с хозяйственными или эстетическими потребностями человека. При этом часто практикуются монокультуры, т. е. заселение искусственно обработанной территории каким-то одним видом растения или животного. Ранее существовавшее на этом месте сообщество обычно уничтожается. Главная задача агроценоза – дать наибольшую продукцию, а это, как отмечалось выше, характерно для ранней стадии сукцессии. Для освобождения места для агроценоза используются различные способы: выжигание, корчевание, осушение (мелиорация), затопление и др. Часто при этом происходит эрозия почвы (разрушение плодородного слоя и последующее удаление его водными потоками и ветром), снижение ее плодородности. Соответственно уровню культуры в разных обществах практикуются два основных типа земледелия: экстенсивный и интенсивный. В первом случае потерявший плодородность участок земли бросают и осваивают новый, уничтожая на нем былое сообщество. Это характерно для экономически слаборазвитых стран и не дает стабильно высокого урожая. Интенсивный метод ведения хозяйства основан на получении максимальной отдачи от одного участка без его смены. Это требует гораздо больших затрат (техника, удобрения,

обработка против вредителей и т. п.), но обеспечивает постоянно высокий уровень рентабельности. Такой способ принят в высокоразвитых странах и основан на глубоких научных исследованиях. При этом один человек, задействованный в сельском хозяйстве, обеспечивает пищевыми продуктами десятки и даже сотни горожан. Во всех случаях поддержание гомеостаза (равновесия) в агроценозах происходит искусственным путем под управлением человека.

Кроме агроценозов, человек искусственно создает лесные посадки, что позволяет ускорить восстановление леса или укрепить разрушающиеся почвы (овраги, дюны, оползни и др.). Отдельно следует отметить участие человека в расселении организмов – осознанном или случайном. Различные организмы могут перемещаться с человеком во время путешествий. Таким способом широко расселились крысы, перевозимые с провизией в трюмах кораблей. Специально в Австралию были завезены и выпущены несколько кроликов. Последствия этих и многих других переселений оказались крайне тяжелыми для местных видов, существование которых оказалось под вопросом. Виды-переселенцы активно вытесняют местные виды и занимают неиспользуемые экологические ниши. Например, крысы в Новой Зеландии активно разоряют гнезда нелетающих птиц киви и попугая какапо. Занесенные мореплавателями хищные брюхоногие моллюски рапаны быстро уничтожили почти всех черноморских устриц. Американская норка повсеместно вытесняет более мелкую европейскую норку. Однако не все так грустно – есть и положительные примеры. В частности, переселенный в Каспийское море многощетинковый червь нереис сильно размножился в мелководных илистых участках и обильно пополнил кормовую базу местного стада осетровых. Однако таких примеров очень мало и большинство экспериментов такого рода оканчиваются масштабными изменениями местных биогеоценозов.

Несмотря на то что каждый биогеоценоз имеет свои границы, экосистемы постепенно переходят одна в другую. Например, пустыня незаметно переходит в степь, та – в лесостепь и лес. Поэтому все они объединены в одну общую экосистему, глобальный биогеоценоз *биосферу*.

КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ С УЧАСТИЕМ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ. БИОГЕННАЯ МИГРАЦИЯ АТОМОВ

В природе постоянно происходит перемещение различных веществ. При этом постепенно происходит более или менее замкнутая циркуляция химических элементов и неорганических соединений. Различают два основных круговорота веществ: большой (геологический) и малый (биотический). *Большой круговорот*, который длится очень долго (миллионы лет), заключается в постепенном разрушении горных пород, после чего растворимые вещества сносятся в Мировой океан, где образуют пласты морских отложений. Когда в ходе

геотектонических изменений перемещаются и сталкиваются материки, происходит подъем морского дна, осадочные напластования вновь оказываются на поверхности суши и процесс повторяется вновь. Если в транспорте веществ значительную роль играют живые организмы, имеет место *биогеохимический круговорот*. Он является частью большого круговорота и происходит на уровне биогеоценоза. Суть его в том, что растения аккумулируют в себе минеральные вещества из почвы и воздуха и используют полученные элементы для синтеза органических веществ. Посредством цепей питания элементы мигрируют в организмы консументов и после распада, осуществляемого редуцентами, вновь возвращаются в неорганическую среду (почву, воду, атмосферу). Полный оборот химических веществ из абиотической среды через растительные и животные организмы обратно в неорганическую с использованием световой энергии называется *биогеохимическим циклом*. В соответствии с направлениями миграции веществ различают два типа круговорота: *газовые* с обширными резервуарами неорганических веществ в атмосфере и океанах (круговорот азота, кислорода, углекислого газа и воды) и *осадочные*, которые образуют менее крупные и обычно локальные резервуары в земной коре (круговороты кальция, фосфора, железа).

Живые организмы (живое вещество) в круговоротах выполняют следующие основные функции: газовую, концентрационную, биохимическую, окислительно-восстановительную, энергетическую, деструкционную.

Газовая функция проявляется в выделении организмами некоторых газов и их преобразовании. Растения в процессе фотолиза разлагают воду и выделяют кислород, причем в таком большом количестве, что примерно пятая часть атмосферы состоит из биогенного кислорода. В процессе дыхания организмы выделяют углекислый газ. Многие прокариоты могут восстанавливать газы (например, азот, сероводород).

Концентрационная функция проявляется в избирательном поглощении и накоплении организмами определенных химических элементов (углерода, водорода, кислорода, азота, фосфора, серы и др.). При отмирании организмов эти вещества освобождаются, но остаются на месте, в результате чего постепенно образуются более или менее крупные скопления в различных участках земной коры.

Биохимическая функция выражается в том, что в ходе метаболизма в организмах происходят разнообразные биохимические реакции, которые глубоко изменяют строение реагирующих веществ.

Окислительно-восстановительная функция осуществляется в процессе окисления организмами одних веществ с образованием различных соединений (оксидов, солей и др.), а также восстановления других (азот, серное железо и др.).

Энергетическая функция состоит в усвоении живыми автотрофными организмами внешней энергии (главным образом световой)

и последующей передаче ее по пищевой цепи. В основе этого лежит деятельность фототрофов и хемотрофов.

Деструкционная функция проявляется в разложении организмов после их смерти. При этом органические вещества, входившие в состав тела организма, разрушаются до неорганических соединений, которые через фототрофов возвращаются в биологический круговорот.

Биогенная миграция атомов химических элементов может осуществляться двумя способами: микроорганизмами и многоклеточными организмами. При этом миграция с участием микроорганизмов более значительна. Особое место занимает участие человека в миграции атомов, которое часто рассматривают в качестве третьего способа биогенной миграции.

Круговорот воды. Вода легко переходит из одного агрегатного состояния в другое. Испаряясь с поверхности суши и моря, она входит в состав атмосферы и переносится воздушными массами на значительные расстояния. Когда водяной пар конденсируется, образуется жидкая вода, которая выпадает в виде осадков. Дождевая вода размывает и разрушает горные породы, а также размывает верхний слой почвы, унося растворенные вещества и взвешенные частицы в грунтовые воды и в открытые водоемы. Круговорот воды способствует осуществлению большого круговорота, описанного выше. Кроме того, в круговорот воды включаются ювенильные воды, которые поступают на поверхность земной коры при извержении вулканов и гейзеров. Также выделяют воду живые организмы (транспирация растений, с потом, мочой, фекалиями и т. п.).

Круговорот углерода. Углерод создает основу любого органического соединения благодаря своим химическим свойствам (подробно этот вопрос, а также свойства других элементов рассматривается в курсе химии). Как и у любого другого элемента, круговорот углерода осуществляется по большому и малому циклам. Малый (биотический) круговорот углерода тесно связан с живыми организмами. Основным резервуаром этого элемента является углекислый газ атмосферы ($23{,}5 \times 10^{11}$ т). Углекислого газа много в воде (в шесть раз больше, чем в атмосфере). В таком виде его утилизируют фотосинтезирующие организмы, используя атом углерода для построения органических веществ (атомы водорода получают из воды). Фиксированный в органических соединениях углерод впоследствии потребляется консументами разных трофических уровней, поэтому общая масса углерода в живых организмах очень высока (5×10^{16} т в растительной биомассе и 5×10^{15} т в животной биомассе). В процессе дыхания и деятельности деструкторов (редуцентов) углерод вновь переходит в CO_2 и возвращается в атмосферу. Ежегодно в экосистемы включается около 12% углекислого газа атмосферы (в процесс фотосинтеза вовлекается 46 млрд. т углерода в год, при этом 170×10^{59} углекислого газа прореагирует с 68×10^{59} т воды), поэтому на весь малый (биотический) цикл миграции этого элемента приходится 8 лет.

Некоторая часть углерода направляется по другому пути и накапливается в органических остатках в виде залежей ископаемых (каменный уголь, торф, возможно нефть). Общая масса углерода в каменном угле и нефти составляет примерно $3{,}4 \times 10^{15}$ т, гораздо большее количество этого элемента содержится в кристаллических породах ($1{,}0 \times 10^{16}$ т) и карбонатных отложениях океанского дна ($1{,}3 \times 10^{16}$ т).

Круговорот азота. Азот является самым распространенным газом в составе атмосферного воздуха (около 80%). Значительная часть его находится в форме неорганических (нитриты, нитраты, аммонийные соли) и органических (аминокислоты, белки, азотистые основания нуклеиновых кислот – пуриновые и пиримидиновые производные) соединений. Сущность биотического (малого) круговороты азота состоит в следующем. Несмотря на повсеместную распространенность, свободный (молекулярный) азот не может усваиваться ни одним эукариотическим организмом. Причиной этого являются три чрезвычайно прочные ковалентные связи, соединяющие атомы в молекуле N_2. Однако это под силу некоторым прокариотам, имеющим особый ген (*nif*-ген). Они могут связывать молекулярный азот и включать его в состав нитритов и нитратов, за что получили название нитрифицирующих бактерий. Они могут находиться в свободном состоянии или быть в симбиозе с корнями растений (клубеньковые бактерии). Связанный таким образом азот доступен для растений, он используется ими для построения нужных органических веществ и передается по цепям питания. После отмирания растений органические остатки, содержащие азот, перерабатываются редуцентами (гнилостные бактерии) до аммиака. Затем некоторые хемосинтезирующие бактерии переводят его сначала в состав азотистой, а затем азотной кислот.

Наряду с процессом *нитрификации* (связывания азота) происходит и обратный процесс – *денитрификация*, который представляет собой последовательное восстановление азота из химических соединений в молекулярное состояние, после чего он вновь попадает в атмосферу. Часть азота выводится из биогенной миграции, оседая в составе глубоководных отложений. Однако это не сказывается на общем количестве этого элемента, поскольку азот дополнительно поступает в атмосферу в процессе вулканической деятельности. В процессы жизнедеятельности организмов вовлекается примерно 6×10^{59} т азота в год. Общее время прохождения малого (биотического) цикла миграции азота составляет 110 лет.

Круговорот фосфора. Содержание фосфора в органических соединениях гораздо меньшее, чем углерода и азота, но значение его чрезвычайно высоко. В составе ортофосфорной кислоты он входит в состав фосфолипидов (основа клеточных мембран) и нуклеиновых кислот (в процессе полимеризации полинуклеотидной цепи остаток фосфата участвует в ковалентном связывании нуклеотидов). Особое значение фосфора в том, что остатки неорганического

фосфата связаны между собой макроэргическими связями, которые при разрыве выделяют энергию, используемую для осуществления биохимических реакций в клетке. Поэтому молекулы нуклеозидтрифосфата (главным образом АТР) составляют энергетический потенциал клетки.

Отложения фосфора всецело связаны с жизнедеятельностью живых организмов. Основная его масса сосредоточена в отложениях, образовавшихся в прошлые геологические эпохи. При этом ископаемые остатки неравномерно скапливаются в земной коре. Постепенно вымываясь, соединения фосфора попадают в экосистемы и включаются в трофические цепи. При этом большое значение имеет кислотность воды, поскольку фосфаты натрия и кальция почти не растворимы в щелочной среде, но растворяются в кислой, превращаясь в хорошо растворимую H_3PO_4. Бóльшая часть фосфора вымывается из почвы и уносится в моря, где откладывается в осадочных отложениях. Недостаточное содержание этого элемента в культивируемых почвах компенсируется внесением фосфорных удобрений. Организмы поглощают из внешней среды примерно 2×10^{59} т фосфора в год.

Круговорот серы. Сера входит в состав относительно немногих органических соединений (например, серосодержащие аминокислоты), но ее присутствие необходимо для жизнедеятельности организма. Растения используют серу в виде сульфатов, которые образуются из отложений сульфидов в результате деятельности микроорганизмов. В абиотическую среду сера возвращается после деструкции мертвой органики редуцентами. Хозяйственная деятельность человека сопровождается выбросом большого количества соединений серы, ее избыток угнетает фотосинтез и вызывает гибель растений в промышленных зонах.

БИОСФЕРА

Присутствие и историческое развитие живых организмов привело к заселению ими самых разнообразных мест обитания, которые сообща охватывают часть геологических оболочек Земли. Вся область существования и функционирования современных организмов составляет *биосферу*. Впервые это понятие было предложено Ламарком для обозначения всех ныне живущих организмов. Не получив широкого распространения, оно было повторно использовано австрийским геологом **Э. Зюссом** в 1875 г., изучавшим геологические оболочки Земли, а через несколько десятилетий русский ученый-энциклопедист **В.И. Вернадский** создал учение о биосфере и дал этому термину четкое определение. Основы этого учения были изложены в книге «Биосфера», которая вышла в свет в 1926 г. в Ленинграде. По Вернадскому, биосфера – это оболочка Земли, которая формировалась с участием живых организмов. Биосфера

объединяет все современные биогеоценозы, представляя собой глобальную экосистему (*экосферу*).

Структура биосферы. В своем учении Вернадский объединял живые организмы и среду их обитания. Поэтому в состав биосферы входит косное вещество, живое вещество, биогенное вещество и биокосное вещество.

Косное вещество биосферы формируется без участия живых организмов. Оно включает в себя оболочки Земли или их части, которые являются средой обитания организмов. В составе Земли выделяют центральную часть (ядро), среднюю оболочку (мантию) и наружную (литосферу, или кору). Все водоемы образуют гидросферу, или Мировой океан. Поверхность Земли окружена газовой оболочкой (атмосферой). Организмы заселяют верхнюю часть (3,5 – 7,5 км) литосферы, всю гидросферу и нижнюю часть (до нижней границы озонового слоя – 15 км) атмосферы – тропосферу. Все это составляет границы биосферы.

Живое вещество, по Вернадскому, – это «совокупность всех живых организмов планеты в данный момент существующая, численно выраженная в элементарном химическом составе, весе, энергии». Характерные особенности живого вещества состоят в следующем. Живое вещество содержит много энергии, способной производить работу. Скорость протекания химических реакций в живом веществе значительно выше (в тысячи и миллионы раз), чем в неживой природе, благодаря участию ферментов. Основные химические соединения живого вещества (нуклеиновые кислоты, белки) проявляют устойчивость только в живых организмах. Живому веществу свойственна подвижность, благодаря чему оно может заполнять новые пространства. Вернадский назвал это свойство *давлением жизни*. Живое вещество отличает значительно большее разнообразие строения и химического состава, чем неживой материи. Так, известно всего 2000 неорганических веществ, тогда как в живых организмах можно найти свыше 2 млн. различных органических соединений. Живое вещество составляют дискретные тела – отдельные организмы различных размеров (от чрезвычайно мелких вирусов до крупных растений, более 100 м в высоту). При этом живое вещество не может быть представлено отдельными популяциями одного вида, оно существует только в виде сообществ (биоценозов), в которых между членами имеется множество связей, главными из них являются пищевые. Живое вещество не может образоваться из ничего, оно существует посредством непрерывного чередования поколений. При этом полное сходство между поколениями отсутствует, что обеспечивает характерную для живого вещества способность к эволюционному процессу, позволяющую ему приспосабливаться к изменившимся условиям среды. В отличие от неживой материи, живое вещество постоянно производит

работу, в том числе и геологическую. Поэтому на протяжении миллиардов лет живое вещество перерабатывает большое количество веществ, намного превосходящую ее собственную.

Общая массу живых организмов называется биомассой. На нее приходится около 0,1% всей массы земной коры, что составляет примерно $2{,}43 \times 10^{12}$ т. В различных структурах биосферы живое вещество распределено неодинаково. Различают два основных структурных типа биосферы: океанический и континентальный. На Мировой океан приходится около 70,8% от общей поверхности Земли, т. е. 361 млн. км^2 из 510 млн. км^2. В зависимости от светового режима, различают две горизонтальные зоны: верхняя эфотическая (100 – 200 м), которая в светлое время имеет достаточное для фотосинтеза количество света, и нижняя афотическая, куда солнечный свет не проникает и фототрофы не живут. Поскольку фототрофные организмы заселяют ограниченный объем Мирового океана, на их долю приходится лишь 6,3% всей биомассы, тогда как гетеротрофы (животные и микроорганизмы) составляют оставшиеся 93,7%. Несмотря на колоссальный объем Мирового океана (1300 млн. км^3), его биомасса составляет всего 0,13% ($0{,}03 \times 10^{12}$) от всей биомассы биосферы. На суше биомасса на 92,2% представлена растениями и на 0,8% животными и микроорганизмами. Ежегодно в биосфере образуется примерно 232,5 млрд. т сухого органического вещества (табл. 46).

На растения приходится около 21% видового состава биосферы, но их биомасса составляет 99%. У животных наибольшее видовое разнообразие у беспозвоночных (96% видов), на долю позвоночных приходится лишь 4% видов.

Биогенное вещество создается в процессе жизнедеятельности организмов. На Земле нет более активного вещества, чем живое, вызывающее геологические преобразования. Вернадский показал, что живое вещество, путем преобразования солнечной энергии в энергию химических связей, создает мощную биогеохимическую силу, которая активно влияет на геологические процессы. При участии живых организмов образуется гумус почвы, торф, каменный уголь, нефть, известняк, кислород и углекислый газ атмосферы и гидросферы и др.

Биокосное вещество образуется при участии живых организмов и процессов неживой природы. Так, с участием живого вещества преобразуется вода биосферы, газы атмосферы, почва и т. д.

Таблица 46

Биомасса биосферы (млрд. т сухой массы)
(по Лемеза и соавт., с изменениями)

Сухое вещество	Океаническая часть биосферы			Континентальная часть биосферы			Итого
	Растения	Гетеротрофы	Всего	Растения	Гетеротрофы	Всего	
Тонны 10^9	2400	20,0	2420	0,2	3,0	3,2	2423,2
Проценты	99,2	0,8	100	6,3	93,7	100	

РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ К ПИСЬМЕННОМУ ВСТУПИТЕЛЬНОМУ ЭКЗАМЕНУ ПО БИОЛОГИИ

Порядок приема в государственные высшие учебные заведения (утвержден приказом Минобразования России от 14 января 2003 г. № 50) предусматривает, что «все вступительные экзамены при приеме на первый курс проводятся в письменной форме». Большинство вузов России пока не использует ЕГЭ. Каждый вуз формирует программы вступительных экзаменов. В экзаменационные билеты не могут быть включены вопросы, выходящие за пределы программы для поступающих в вузы, однако при оценивании экзаменационных работ конечно же учитывается, если теоретический уровень абитуриента выходит за пределы материала школьного учебника. Такие работы оцениваются выше. Поэтому во время подготовки к вступительному экзамену необходимо использовать дополнительную литературу.

Типичной ошибкой, которую допускают абитуриенты (часто, кстати, хорошо подготовленные), является чрезмерно объемные ответы на вопросы, при этом наряду с основными положениями в них содержится малозначительная информация и зачастую сведения, не относящиеся к существу вопроса. Это резко снижает ценность работы. Поэтому ответы должны быть максимально конкретными и по возможности краткими. Необходимо четко отделять главное от второстепенного, общее от частного. Другая характерная ошибка. Абитуриент, отвечая на вопрос, ограничивает себя рамками конкретного раздела, забывая, что он сдает весь курс биологии. Полезно, если это к месту, приводить примеры из различных биологических дисциплин. Совершенно бессмысленной окажется попытка механически «зазубрить» материал, а затем постараться изложить его на экзамене. Такая попытка непременно закончится неудачей. Полезно при подготовке пользоваться не одним, а разными пособиями, потому что в них, как правило, неодинаково хорошо освещаются разные разделы общей биологии. К тому же в этом случае достигается более полное понимание вопроса.

Естественно, основа биологического образования – это общая биология. Без глубоких знаний и понимания общебиологических закономерностей невозможно получить высокую оценку. Сложно выделить наиболее трудный раздел общей биологии – все они достаточно сложны и требуют самого глубокого осмысления. Вопросы из общей биологии охватывают комплекс биологических наук: эволюционное учение, экология, молекулярная биология, цитология, эмбриология, генетика, селекция. Эти разделы наиболее сложны для усвоения и самые весомые при определении общей оценки экзаменационной работы. Для того чтобы хорошо написать ответ

на общебиологический вопрос, необходимо иметь серьезные знания, глубоко понимать тему. К сожалению, именно в ответах по общей биологии содержатся ошибки, которые в итоге становятся решающими для абитуриента. Работа, в которой имеются такие ошибки, не имеет шансов быть высоко оцененной, даже при наличии хороших ответов на другие вопросы билета.

Среди вопросов по цитологии и молекулярной биологии следует выделить те из них, которые затрагивают важнейшие органические вещества, их строение и функции. Особого внимания требуют вопросы биосинтеза белка, репликации ДНК, транскрипции РНК различных видов и их функций. Очень сложны вопросы по метаболизму и фотосинтезу, поскольку они требуют серьезных знаний химии. Полезно в ответах приводить химические формулы веществ, участвующих в биохимических процессах (речь, конечно, идет о малых органических молекулах).

Ошибки в ответах на вопросы по цитологии очень часты. Поэтому необходимо хорошо уяснить строение и функции всех компонентов клетки. Не все абитуриенты имеют четкое представление о процессах, которые происходят на разных стадиях митоза и (что еще чаще) мейоза. Абитуриент должен хорошо знать различия в строении клеток эукариот и прокариот.

Раздел генетики также весьма сложен. Для того чтобы его понять, следует разобраться с основными положениями генетики. Непонимание возможно при определении генома, генотипа, фенотипа, аллельных генов. Затруднения могут вызвать цитологические основы наследственности, закономерности сцепленного наследования и генетики пола. Без хорошего усвоения закономерностей наследования механизмов изменчивости невозможно понимание таких разделов общей биологии, как селекция и теория эволюции.

Главным недостатком в ответах на вопросы по ботанике является их низкий информационный уровень. Часто это связано с тем, что при подготовке используются пособия, предназначенные для младших школьников и, следовательно, включают в себя чрезмерно адаптированный материал. Затруднения вызывает деление растений на высшие и низшие, циклы развития растений, чередование поколений. Не всегда имеются четкие представления об анатомическом строении вегетативных органов растений. Отвечая на вопросы, посвященные грибам, бактериям и сине-зеленым водорослям, абитуриенты часто относят их к растениям, которыми перечисленные выше организмы вовсе не являются. Характеризуя какую-либо конкретную группу, многие не могут выявить наиболее общие и принципиальные черты, что приводит к размытому ответу.

В ответах по курсу зоологии ошибки наиболее часто встречаются при рассмотрении беспозвоночных. Типичной ошибкой можно считать случай, когда отвечая на вопрос, касающийся, например,

общей характеристики простейших, абитуриент ограничивается изложением (может быть, даже подробным) строения и жизнедеятельности амебы. Похожие ситуации возникают, когда требуется охарактеризовать типы кишечнополостных, плоских червей, членистоногих и т. д. Таким образом, характеризуя определенный тип, класс или отряд, следует сосредоточить особое внимание не на строении и жизнедеятельности наиболее известного представителя, а на общих характеристиках этих групп животных, стараясь выделить наиболее важные особенности.

Часто возникают трудности при рассмотрении циклов развития паразитических червей. Не всем удается грамотно разобраться с чередованием личиночных стадий. Путаница возникает в определениях, таких как «биогельминт», «геогельминт», «промежуточный хозяин», «окончательный хозяин».

Вопросы по анатомии, физиологии и гигиене человека имеют большую значимость и требуют высокого уровня знаний. К сожалению, в учебных пособиях не всегда содержится соответствующий материал. Рекомендуем использовать дополнительную литературу (список приведен в конце пособия).

Затруднения чаще всего возникают при определении таких понятий, как «ткань», «орган», «система органов», «аппарат органов». Абитуриент должен четко в них разбираться. Наиболее трудными для усвоения являются: сердечно-сосудистая, мочевыделительная, половая, нервная системы, а также строение органов пищеварения, дыхания и органов чувств. Эти темы требуют серьезного внимания при изучении.

В ответах на вопросы по нервной системе часты неточности, касающиеся строения и функций отделов головного мозга, их связей между собой. Не всегда приемлемо описывается кора полушарий большого мозга, ее борозды и извилины.

Огромное количество ошибок возникает при описании спинного мозга. Трудности вызывает распределение в нем белого и серого вещества, локализация ядер и проводящих путей, размещение спинного мозга в позвоночном канале. Трудной для усвоения является периферическая нервная система.

Рассматривая выделительную систему, сложности возникают при объяснении образования первичной мочи и обратной реабсорбции в почечных канальцах. Не всегда имеется четкое представление о строении нефрона. В теме «Сердечно-сосудистая система» вызывает трудности односторонний ток крови по сосудам от сердца к капиллярам и от капилляров к сердцу. Не все абитуриенты четко представляют себе строение камер сердца, элементов, составляющих сердечную стенку; возникновение возбуждения и прохождение его по проводящей системе сердца.

Достаточно сложным для усвоения являются анализаторы, особенно зрительный и слуховой.

ПЕРЕЧЕНЬ ПРИМЕРНЫХ ВОПРОСОВ ДЛЯ ПИСЬМЕННОГО ВСТУПИТЕЛЬНОГО ЭКЗАМЕНА ПО БИОЛОГИИ

Ботаника. Многообразие растительного мира. Систематика растений. Основные процессы жизнедеятельности растительных организмов. Клеточное строение растений. Взаимосвязь растений и внешних факторов (на примере растений луга, леса, водоема). Роль растений в природе и жизни человека. Охрана растений. Способы размножения растений. Цветковое растение и его органы. Оплодотворение у растений, образование плодов и семян. Значение плодов и семян в природе. Образование плодов и семян, приспособленность их к распространению в природе. Строение и функции корня. Виды корней. Типы корневых систем. Корнеплоды. Строение и функции цветков. Соцветия и их биологическое значение. Голосеменные: строение, размножение, значение в природе и народном хозяйстве. Покрытосеменные (цветковые): особенности строения и их жизнедеятельности. Многообразие цветковых растений. Видоизмененные побеги: корневище, клубень, луковица; их строение, биологическое и хозяйственное значение. Характеристика семейств розоцветные, сложноцветные, крестоцветные, бобовые, лилейные, злаковые; их хозяйственное значение.

Зоология. Многообразие животного мира. Систематика животных. Общая характеристика простейших, особенности строения и жизнедеятельности. Многообразие простейших: амебы, эвглены, споровики, инфузории. Медицинское значение простейших. Тип кишечнополостные. Тип плоские черви: особенности строения и жизнедеятельности, паразиты человека и животных, примеры жизненных циклов. Тип круглые черви: общая характеристика, медицинское значение, меры предупреждения от заражения. Многообразие насекомых. Их роль в природе и хозяйственной деятельности человека. Вредители сельскохозяйственных культур. Насекомые – паразиты животных и человека, меры борьбы. Общая характеристика класса паукообразные. Особенности строения, питания, поведения и размножения пауков. Медицинское значение паукообразных. Общая характеристика типа хордовые, систематика хордовых. Особенности строения и жизнедеятельности ланцетника. Общая характеристика хрящевых и костных рыб. Хозяйственное значение рыб. Общая характеристика класса земноводные, особенности строения и передвижения в связи со средой обитания, размножение и развитие. Многообразие земноводных. Общая характеристика класса птицы, внешнее строение, скелет, мускулатура, особенности внутреннего строения, обмена веществ, связанные с полетом, усложнение нервной системы, органов чувств, поведения, размножения, забота о потомстве. Размножение птиц. Общая характеристика класса млекопитающие, особенности строения, обмена веществ, поведения, размножения и развития, забота о потомстве. Отряд

приматы, особенности строения и жизнедеятельности. Происхождение млекопитающих, первозвери, сумчатые.

Анатомия и физиология. Особенности высшей нервной деятельности человека. Речь и мышление. Мышцы, их функции. Сходство и отличия скелета человека и животных. Органы и системы органов человека. Витамины, их роль в обмене веществ. Гипо- и гиперавитаминозы. Строение и функции органов пищеварения человека. Зубы, профилактика болезней зубов человека. Женская половая система. Яичник. Яйцеклетка. Характеристика подросткового периода. Оплодотворение и внутриутробное развитие человека. Состав крови человека. Строение и функции эритроцитов и лейкоцитов. Свертывающая система крови. Развитие яйцеклеток и сперматозоидов человека. Значение нервной системы в регуляции и согласованности функций организма человека и взаимосвязи человека со средой. Кора больших полушарий. Органы чувств человека, их значение. Значение желез внутренней секреции для роста, развития и регуляции функций человека. Регуляция процессов пищеварения у человека. Гигиенические условия нормального пищеварения. Профилактика и первая помощь при тепловом и солнечном ударах, ожогах, обморожениях, электрошоке. Рефлексы у животных и человека. Состав, строение, свойства костей человека, рост костей. Первая помощь при ушибах, растяжениях связок, вывихах, переломах. Нервная и гуморальная регуляция у животных. Мышцы, их функции. Основные группы мышц человека. Анализаторы человека. Строение, функции, гигиена. Роль И. М. Сеченова и И. П. Павлова в создании учения о высшей нервной деятельности. Типы соединения костей человека. Органы кровообращения человека. Сердце и сосуды. Строение и работа сердца человека. Строение и функции основных тканей человека. Иммунитет. Роль И. И. Мечникова в создании учения об иммунитете. Значение крови и кровообращения. Значение опорно-двигательного аппарата животных и человека. Большой и малый круги кровообращения у человека. Лимфооток. Мужская половая система. Яичко. Сперматозоид. Гигиена органов дыхания. Инфекционные болезни человека, передающиеся через воздух и их профилактика. Сон и бодрствование, значение сна и его гигиена, сновидения. Значение для организма белков, жиров, углеводов, воды и минеральных солей. Скелет человека. Основные типы костей. Инфекционные болезни, меры борьбы с ними, прививки. Виды мышечной ткани, особенности строения и функции. Работа мышц. Статическая и динамическая нагрузки. Строение и функции головного мозга человека. Газообмен в легких и тканях. Дыхательные движения. Жизненная емкость легких. Значение дыхания. Строение и функции органов дыхания человека. Нервная и гуморальная регуляция деятельности сердца и сосудов. Кровяное давление. Значение пищеварения. Питательные вещества и пищевые продукты. Пищеварительные ферменты и их значение. Группы крови человека. Переливание крови, донорство. Сознание как функция мозга. Социальная

обусловленность поведения человека. Безусловный и условный рефлексы. Биологическое значение образования и торможения условных рефлексов. Органы мочевой системы человека, их функции, профилактика заболеваний. Значение нервной системы в регуляции согласованности функций организма человека, взаимосвязи организма со средой. Значение знаний о строении, жизнедеятельности человека для охраны его здоровья. Строение и функции сердца человека. Роль вегетативной нервной системы в регуляции работы внутренних органов человека. Строение и функции кожи человека. Гормоны и их роль в регуляции функций организма человека. Строение вегетативной нервной системы. Нервная и гуморальная регуляция дыхания человека. Роль половых желез в развитии организма человека. Половое созревание. Строение и функции спинного мозга. Центральная и периферическая нервная система. Рациональное питание, нормы питания, витамины, их роль в обмене веществ. Роль И. П. Павлова в изучении функций органов пищеварения. Пластический обмен, его связь с энергетическим обменом. Энергетический обмен, его связь с пластическим обменом. Гигиена умственного труда. Предупреждение сердечно-сосудистых заболеваний. Первая помощь при кровотечениях.

Общая биология. Изменчивость и ее формы. Видообразование. Строение и функции цитоплазмы и ее основных органелл. Вид, его характеристика. Популяции, регулирование численности. Движущие силы антропогенеза: социальные и биологические факторы. Древнейшие, древние ископаемые люди современного типа. Доказательства исторического развития животного мира. Ч. Дарвин о причинах эволюции организмов. Строение полисахаридов и их роль в клетке. Взаимосвязи в природном сообществе. Предмет и задачи генетики. Основные методы генетики. Значение природных сообществ в жизни человека. Влияние деятельности человека на природные сообщества и их охрана. Экологическая ниша. Среды жизни. Критерии вида. Понятие сорта растений и породы животных. Виды мутаций и их причины. Круговорот веществ и превращение энергии в биосфере. Особенности строения клеток прокариот и эукариот. Движущие силы эволюции. Естественный и искусственный отбор. Возникновение и сохранение приспособлений. Характер приспособленности. Строение липидов и их роль в клетке. Нуклеиновые кислоты, их роль в клетке. Понятие биосферы. В. И. Вернадский о возникновении биосферы. Биомасса поверхности суши, Мирового океана, почвы. Живое вещество и его функции. Строение белков и их роль в клетке. Пластический обмен в клетке. Содержание химических элементов в клетке. Вода и другие неорганические вещества, их роль в жизнедеятельности клетки. Строение и функции клеточной мембраны. Ферменты, их роль в регуляции процессов жизнедеятельности. Фенотип и генотип. Общая характеристика обмена веществ. Хромосомы: строение, функции, количество, число наборов. Понятие биогеоценоза. Цепи питания. Строение клеток. Основные процессы жизнедеятельности.

Предмет, задачи экологии. Экологические факторы. Взаимосвязи в природном сообществе. Половое и бесполое размножение. Половые клетки. Основные положения клеточной теории. Постэмбриональное развитие организмов. Действие алкоголя и никотина на развитие человека. Ароморфоз и идиоадаптация. Биосинтез белков. Строение и функции митохондрий. Органеллы клетки, участвующие в пластическом обмене. Ген и его роль в биосинтезе белка. Репликация ДНК. Уровни организации живой природы. Микроэволюция. Мейоз, сущность и фазы. Значение природных сообществ в жизни человека. Влияние деятельности человека на природные сообщества, их охрана. Вирусы, особенности их строения и жизнедеятельности. Профилактика ВИЧ-инфекции. Фазы деления клетки. Хромосомная теория наследственности. Значение для организма белков, жиров, углеводов, воды, минеральных солей. Доказательства эволюции органического мира. Главные направления эволюции. Биологический прогресс и регресс. Основные экологические факторы среды, их влияние на растения и животные. Природные сообщества на примере леса, луга, водоема. Основные этапы развития органического мира. Код ДНК. Значение генетики для медицины. Формы естественного отбора. Фотопериодизм. Жизненный цикл клетки. Деление клетки. Значение биологии для сельского хозяйства, промышленности, медицины, гигиены, охраны природы. Сходство и отличия растений и животных. Возникновение жизни на Земле. Роль растений, грибов, животных, бактерий в природном сообществе. Движущие силы эволюции. Закон гомологических рядов, сформулированный Н. И. Вавиловым. Основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина. Строение и функции ядра клетки. Моно- и дигибридное скрещивания. Анализ потомства. Закономерности сцепленного наследования. Законы наследственности, установленные Г. Менделем, их цитологические основы. Биотехнология.

Приводим некоторые характерные ошибки, выписанные авторами из письменных работ по биологии абитуриентов некоторых вузов (сохранены орфография и пунктуация оригиналов).

...Наука о биологии имеет большое значение в жизнедеятельности организма...

...Где человек применяет природу. На этот вопрос мы ответим – везде...

...Следствие эволюции простейшие формы выходили за пределы водной среды и образовывали группы, объединявшиеся по выполняемым функциям. Клетки образовывали части растения, объединялись и составляли сплошной организм. Заключительным эталоном развития растительного мира стала архейская эра...

...Возможно, когда-то растения и животные гибли тысячами, пока не заметили, что изменение длины светового дня предупреждает смену сезона...

...В зависимости от формы (бактерии) получили название кокки, вирусы, бациллы и т. д. ...

...Растения являются изготовителями кислорода...

...Растения питаются веществами, которые получают из почвы. Животные питаются по-разному...

...Плоды и семена употребляют в пищу и животные и растения... Человек также употребляет плоды и семена. В этом и значение плодов и семян в жизни человека и природе. Различные семена поедают птицы и животные, человек из плодов изготовляет различные варенья, маринует плоды, а также употребляет в сыром виде. В этом главное значение плодов и семян...

...Стебель злаков травянистый, не способен к удвоению, камбия нет...

...При восхождении ученых на гору Эверест на высоте 8000 км были обнаружены горные птицы клушицы, на глубине 11000 км были обнаружены водные растения...

...Биогеоценозы в природе встречаются повсеместно...

...Амеба обыкновенная. Тип – простейшие, класс – животные...

...У животных оплодотворение может быть: половым и бесполым. Различие в размножении: у растений: вегетативное, спорами, семенами. У животных размножение: почкованием, делением, живорождением, икрометанием и т. д. У растений оплодотворение происходит путем опыления...

...Личинки аскарид попадают в кишечник, где вырабатываются до взрослых червей...

...Молочные планарии стоят у истока всего типа плоских червей, берут свое начало от плаунообразных форм первых многоклеточных...

...Основные отряды насекомых – это... чешуекрылые, двукрылые, перепончатокрылые, насекомоядные. Насекомоядный отряд подразделяется на класс. Например, класс паукообразные...

...Все тело окуня состоит из чешуек...

...Черепаха и морские змеи обычно питаются крабами. Ужи употребляют амфибий...

...У птиц были перья, они видоизменились и превратились в конечности (ноги). У рыб были плавники. Основное направление эволюции – возникновение новых организмов и т. д. ...

...У птиц строгая периодичность линьки – изношенные перья выпадают, а на их месте вырастают новые...

...Отряд грызуны и зайцеобразные: запасают пищу за щеками. Защищаются посредством зубов...

...К отряду хищные относятся обитатели воды, воздуха и суши. Так, хищные воздуха живут в основном в горах, на высоких деревьях. Хищные суши живут в лесах, горах, пещерах, берлогах и т. п. Например: ястребы, акулы...

...У млекопитающих, как и у человека (почти), например кошка: ей еще нет и года, а она уже окатенилась. Из этого можно сделать вывод, что у всех млекопитающих идет более быстрое развитие яйцеклетки и сперматозоидов...

...Основные ткани организма человека: эпителиальная, кровяная...

...Кости ног соединяются коленной чашечкой и присоединяются к тазу... Кисть и предплечье руки соединены локтевым суставом...

...Мышечная система работает под действием нервных клеток... А уж мышцы следят за деятельностью внутренних органов...

...Статистическая нагрузка мышц...

...В желудке огромную роль играет поджелудочная железа...

...В процессе пищеварения у человека регулируется также как и в опыте Павлова с собакой. Работы Павлова послужили узнать о функции органов пищеварения...

...Так, сокращение предсердий длится 1 сек., затем предсердия расслабляются и сокращаются желудочки – это длится 7 секунд. Затем наступает общая пауза длительностью 4 сек. Во время покоя, особенно до сна, эта пауза увеличивается...

...Слизь (эпителия дыхательных путей) вместе с осевшими на них пылевыми частицами удаляется движениями ресниц...

...Легкие наполняются воздухом и происходит обмен веществ. В результате тяжести диафрагма и грудная клетка принимают первоначальное положение...

...Щитовидная железа производит йод, необходимый организму...

...Все живые организмы живут в тесном контакте друг с другом. Осуществить этот контакт помогают чувствительные органы...

...Сам же мозг имеет складчатый вид. Потому что покрыт мозговыми извилинами. Мозговые извилины показывают о состоянии ума человека – чем больше их, тем человек умнее. Средний объем головного мозга 400 – 600 $см^3$...

...Спинно-мозговой мозг находится в сросшихся между собой крестцов в позвоночнике... Серое вещество состоит из двигательных нейронов. Белое вещество состоит из чувствительных нейронов...

...Переваренные вещества удаляются через мочевыделительную систему...

...Половое созревание включает в себя определенные процессы: как в женском, так и в мужском организме. Менструация у девочек и полюции у мальчиков. В первом случае – временное кровотечение, во втором – временное семяизвержение. Эти явления циклические, могут вызвать «побочные эффекты» в зависимости от организма, например, сыпь на коже, резкие боли в животе, головокружение...

...Внешнее половое созревание у мальчиков выражается в набухании полового члена и семенников, появлении волосяного покрова... В момент полового созревания происходят изменения не только в половых органах, а человек меняется полностью. Начинает формироваться скелет... Ребенок становится нервным...

...Пути передачи заболевания могут быть через кровососущих (комаров, мух, мышей)...

...У человека имеется три пары ушей, расположенных симметрично...

...Мембрана клетки состоит из трех слоев: внутриклеточного, внеклеточного, межклеточного...

...Клеточная мембрана оборудует впячивания...

...Большинство наследственных заболеваний несут потологическое влияние...

...Организм называется гетерозиготным, в котором аллельные гены различны (один глаз карий другой голубой)...

...Вид – это совокупность популяций, сходных по признакам..., способных в данных условиях скрещиваться...

...Человек губит природу, а вместе с ней и себя. В результате природа останется, а человек погибнет...

...После возникновения на Земле атмосферы и гидросферы в воде появились бактерии, ферменты и др. микроорганизмы...

...Среда обитания в кайнозойскую эру отличались во многом от той среды, которая есть сейчас...

...Раньше существовала гипотеза, что жизнь органического мира зарождается произвольно. Эту версию поддерживали многие ученые. Но в последующие годы Луи Пастер сказал, что все живое зарождается из живого. Так же существовала версия, что живые организмы были занесены с космоса со светом...

ЕДИНЫЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЭКЗАМЕН И РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ К НЕМУ

Закон Российской Федерации «Об образовании» гарантирует всем гражданам России право на получение высшего профессионального образования, при этом прием в государственные и муниципальные образовательные учреждения проводится на конкурсной основе. Как сказано в Законе, «условия конкурса должны гарантировать соблюдение прав граждан на образование и обеспечить зачисление граждан, наиболее способных и подготовленных к освоению образовательной программы соответствующего уровня». Последняя часть фразы позволяет очень широко толковать закон, т. к. решение о том, кто же «наиболее способен и подготовлен» решают люди, причем каждый из них имеет свои представления об этом и разную степень подготовки. Для того чтобы сделать оценку знаний абитуриентов более объективной был введен Единый государственный экзамен (ЕГЭ), который позволяет исключить субъективный фактор со стороны экзаменатора. Однако ЕГЭ достаточно труден для выпускников школ, особенно периферийных, которые не приучены к подобным формам проверки их знаний.

Биология – предмет сложный, материал очень велик, вызубрить его просто невозможно. ЕГЭ по биологии требует обширных знаний, умения мыслить, сопоставлять, анализировать. Очень важна сообразительность. Но главное – это знания.

ЕГЭ включает всю биологию (4 главы): ботанику, зоологию, анатомию и физиологию человека, общую биологию. Каждый из этих разделов, в свою очередь, разделен на отдельные параметры. Так,

например, по общей биологии ученик должен ответить на множество вопросов, касающихся цитологии, эволюции, генетики, селекции, антропологии, экологии, онтогенеза. По каждой теме получает три задания различного уровня сложности. Первый – тестовый – необходимо выбрать один (конечно верный!) из трех-четырех предложенных ответов. Например, кодону CUU на мРНК сответствует антикодон на тРНК 1) GTA, 2) GUC, 3) GAA. Правильный ответ – 3. Второй – более сложный – ученик должен согласиться или не согласиться с тем или иным утверждением. Например, в процессе мейоза образуются четыре диплоидные клетки. Правильный ответ – нет (образуется четыре гаплоидные клетки). Третий – самый сложный – надо дополнить предложение единственно правильным словом (термином). Например, промежуточный мозг состоит из ..., ..., ... и ... . (ответ). За правильный ответ в первом задании экзаменующийся получает один, во втором задании – два, в третьем – три балла. По каждому разделу можно заработать 100 баллов.

Помимо четырех указанных глав, есть и пятая, в которой представлены неполные таблицы схемы. Задача экзаменующегося – заполнить пустующие графы. Например:

Состав нуклеиновых кислот

Кислота	Сахар	Азотистые основания	
		пуриновые	пиримидиновые
ДНК	?	?	Тимин (Т)
		?	?
РНК	?	Гуанин (G)	?
		?	?

Вместо поставленных вопросов нужно внести правильный ответ.

За каждый правильный ответ экзаменующийся получает 2 балла. Количество заданий и их сложность таковы, что максимальная сумма составляет 2500 баллов. Подготовка к ЕГЭ и вступительному экзамену существенно осложняется тем, что школьные учебники отстают от требований, предъявляемых на ЕГЭ и вступительных экзаменах. Настоящее пособие содержит всю необходимую информацию для сдачи экзамена. Но если вы хотите получить наиболее высокую оценку, следует использовать дополнительную литературу (список приведен в конце пособия). Ввиду значительности объема материала, который предстоит усвоить, необходимо заниматься подготовкой в течение всего учебного года и отводить на биологию не менее 3 – 4 часов ежедневно (эти цифры являются ориентировочными и, конечно, зависят от начального уровня знаний поступающих). Разумно разделить весь период подготовки к экзамену на три равных промежутка. При этом в течение первых двух – внимательно прорабатывается весь материал, а оставшееся время отводится на повторение изученного.

Во время подготовки целесообразно ответить на типовые тестовые задания для ЕГЭ, которые давались в предыдущие 2 – 3 года, а также подготовить исчерпывающие ответы на вопросы

для самоконтроля, которые приведены в конце рекомендаций по подготовке к письменному экзамену.

Во время сдачи ЕГЭ в предыдущие годы наибольшее количество ошибок учащиеся сделали в ответах на следующие вопросы.

Клетка. Многие экзаменующиеся не усвоили материал о положениях клеточной теории, роли ядра и органелл в клетке, функциях цитоплазмы, строении гликокаликса. Часто путают строение и функции митохондрий и хлоропластов, эндоплазматической сети комплекса Гольджи, цитолеммы и внутренних мембран клетки. Большинство не могут привести примеры клеток, где те или иные органеллы развиты лучше. Большие сложности связаны с делением клеток. К сожалению, экзаменующиеся не всегда внимательны – вместо того, чтобы выбрать неверное утверждение, они выбирают верное, и наоборот. Недостаточно используются предложенные рисунки и схемы. Особые трудности связаны с ответами на вопросы о биохимических процессах в клетке: фотосинтез, дыхание, синтез белков и других веществ. Учащиеся редко используют знания, полученные при изучении химии. Трудности вызывает определение структуры молекулы белка, химических связей в ней. Предложенная вторичная структура белка часто путается с ДНК. Функции белков нередко предписываются другим веществам (ДНК, РНК, АТФ, липидам и др.). Многие учащиеся не разбираются в строении и свойствах ДНК, не знают о том, что в ней находится информация о структуре всех белков организма. Не видят разницы между генетическим кодом и генотипом. Более половины одиннадцатиклассников сделали ошибки в вопросах, касающихся роли воды в клетке. Поэтому надо обратить внимание на химические и физические свойства воды. Большие сложности вызывает обмен веществ в клетке. Около половины учащихся не видят разницы между пластическим и энергетическим обменом, неверно понимают этапы синтеза и расщепления веществ. Ошибки допускаются в ответах на вопросы о всех этапах фотосинтеза и дыхания. Особенно трудными оказались вопросы о транспорте электронов и протонов, учащиеся не могут назвать переносчики электронов и протонов, не понимают природу источника энергии и механизм ее передачи. Многие путают фотосинтез с хемосинтезом. Меньше половины экзаменующихся могут различить функции ферментов, витаминов, гормонов. Ошибки допускаются в разделах о делении клетки. Примерно треть учащихся не могут охарактеризовать клеточный цикл, не знают о процессах, происходящих в различные фазы интерфазы и митоза. Многие не знают или путают значение митоза и мейоза, не могут определить механизмы поддержания постоянства набора хромосом и его редукции. Учащиеся слабо разбираются в особенностях строения клеток прокариот и эукариот.

Человек и его здоровье. Результаты ЕГЭ прошлых лет показывают, что наиболее трудными оказываются вопросы по кровеносной и нервной системам. Большинство учащихся не знают состава крови, не могут отличить форменные элементы и охарактеризовать

их. Трудности вызывает объяснение движения крови по сосудам разного типа, значение для этого сердца и скелетных мышц. Много ошибок связано со строением сердца и его камер. Правильно указывая на присутствие двух кругов кровообращения, экзаменуемые не могут обозначить места начала и завершения большого и малого кругов. Многие не знают причин возникновения пульсовой волны, давления крови в сосудах. Не все могут правильно охарактеризовать венозную и артериальную кровь, а также указать, какая кровь находится в артериях и венах большого и малого кругов кровообращения. Экзаменуемые путают легочный и тканевой газообмен, не знают происходящих при этом процессов. Очень многие неправильно отождествляют дыхание и газообмен. Ошибки в разделах по нервной системе чаще всего обусловлены незнанием функциональной организации серого и белого вещества мозга, а также отделов ЦНС и периферической нервной системы. Лишь немногие разбираются в строении нервов и нервных узлов. Большинство выпускников ошиблись при выборе ответов, характеризующих рефлекс и его звенья, не смогли правильно определить вид рефлекса. Особые сложности вызвали анализаторы. Очень мало правильных ответов о строении анализатора, а также его отдельных звеньев. К сожалению, подавляющее большинство выпускников путают гормоны, не могут правильно назвать их функции и железы, где они образуются.

Ботаника. Большинство учащихся разбираются в основных характеристиках царства растений на уровне вопросов ЕГЭ, которые в большинстве своем несложные и максимально адаптированы в соответствии со школьной программой (на письменном вступительном экзамене в вузах для высокой оценки необходимы более серьезные знания). Однако и в этих условиях некоторые разделы вызывают трудности. В частности, многие путаются в строении и функциях растительных тканей, органов, не знают причин вторичного утолщения корня и стебля, их роста в длину. Многим непонятны условия поглощения минеральных веществ из окружающей среды и механизмы транспорта по проводящим тканям. Учащиеся не всегда могут выделить главные особенности систематических групп растений, путают водоросли и высшие водные растения. Около 30% экзаменующихся на знают причин господства цветковых в настоящее время.

Зоология. Большинство вопросов ЕГЭ о многообразии животного мира находится на крайне низком уровне, соответствующем школьной программе по зоологии. Поэтому учащиеся, в отличие от письменного экзамена, обычно не испытывают серьезных затруднений в выборе ответов. Однако и здесь случались ошибки. Примерно половина выпускников не знают отличительные признаки разных типов простейших. Многие не знают, сколько зародышевых листков закладывается у тех или иных групп многоклеточных животных. Трудности вызывает организация скелета у разных типов беспозвоночных. Большинство экзаменующихся

не знают, чем отличаются основные типы газообмена у беспозвоночных: жаберное, трахейное, легочное. В разделе о хордовых наиболее трудными оказались вопросы, касающиеся особенностей строения скелета, дыхательной, выделительной, половой и нервной систем у разных классов позвоночных.

Генетика. Для большинства выпускников вопросы этого раздела оказались трудными, несмотря на то, что общий их уровень был невысоким. Ошибки допускались в выборе ответа, характеризующего геном, генотип, генофонд, фенотип, аллель и его формы (доминантный и рецессивный). Подавляющее большинство экзаменующихся путаются в выборе формулировок законов наследственности, не знают расщепления по фенотипу и генотипу гибридов разных поколений при различных формах доминирования (полного, неполного, кодоминирования). Среди вопросов о изменчивости наибольшие трудности связаны с формами изменчивости и причинами их возникновения. Большинство учащихся не могут различить мутации половых и соматических клеток, не знают их последствий. Менее половины выпускников разбираются в действии мутагенов и влиянии загрязнения окружающей среды на рост числа генетических заболеваний.

Эволюционное учение и экология. В разделах по эволюции большинство ошибок связаны с вопросами о движущих силах эволюции. Многие учащиеся не понимают смысла борьбы за существование и естественного отбора, не знают основных форм осуществления этих процессов. Трудности вызывает установление родства между различными систематическими группами растений и животных, а также механизмы основных форм видообразования. Отвечая на вопросы по экологии, почти половина экзаменующихся не смогли разграничить абиотические и биотические факторы. Примерно треть выпускников не могут правильно составить пищевую цепь. Столько же не знают о потере энергии при переходе на каждое следующее звено цепи и не могут объяснить причины этого. При выборе ответа в вопросах об экосистемах многие учащиеся затрудняются определить причины смены биогеоценозов, не могут охарактеризовать агроценозы. Многие выпускники слабо подготовлены по вопросам круговорота веществ, демонстрируя одновременно незнание основ химии. Часто ошибаются в вопросах о функциях живого вещества.

Приводим перечень наиболее интересных и сложных заданий для подготовки к ЕГЭ.

Задание 1: выберите правильный ответ.

Полисахариды состоят из остатков: моносахаридов, аминокислот, глицерина.

Митохондрии имеют: одномембранное строение с тилакоидами внутри, двумембраное строение с тилакоидами внутри, двумембранное строение с кристами внутри.

Аминокислоты активируются энергией: АТФ, ДНК, РНК.

Последовательности АЦТТГАГЦА на ДНК соответствует последовательность на мРНК: ТТГАЦЦГТА, УГААЦУЦГУ, ТГААЦТЦГТ.

Кодону АГЦ на мРНК соответствует антикодон тРНК: УЦГ, ТЦГ, УГЦ.

В G_2-периоде интерфазы каждая хромосома состоит из ... молекул ДНК: 1, 2, 4.

Геном – это: совокупность всех генов гаплоидного набора хромосом, диплоидного набора хромосом, всех проявившихся признаков организма.

Основной движущей силой эволюции по Дарвину является: упражнение и неупражнение органов, стремление организмов к самосовершенствованию, естественный отбор.

Задание 2: если Вы согласны с приведенными ниже утверждениями, Вы отвечаете «Да», если не согласны – отвечаете «Нет».

Ткани. 1. Кровь является разновидностью соединительной ткани. 2. Тромбоциты являются безъядерными клетками. 3. Эпителиальная ткань состоит из клеток и межклеточного вещества. 4. Кардиомиоциты – многоядерные поперечнополосатые мышечные клетки. Дендриты не имеют миелиновой оболочки.

Опорно-двигательный аппарат. 1. Воздухоносные кости входят только в состав лицевого черепа. 2. Зуб второго шейного позвонка является частью тела атланта, которая отделилась от него и приросла к телу II позвонка. 3. Скелет кисти состоит из трех отделов. 4. Скелет стопы состоит из запястья, плюсны и пальцев. 5. Каждый сустав имеет следующие элементы: суставные концы, покрытые суставным хрящом, суставную капсулу, суставную полость и суставную жидкость. 6. Лобковый симфиз относится к синхондрозам. 7. Мышца как орган состоит из пучков гладких мышечных волокон. 8. Мышцы сфинктеры (сжиматели) окружают ротовое, заднепроходное и другие естественные отверстия человека. 9. Диафрагма отделяет грудную полость от брюшной. 10. Ягодичные мышцы регулируют равновесие тела при стоянии (вертикальное положение) и ходьбе.

Пищеварительная система. 1. У человека 30 постоянных и 22 молочных зуба. 2. Полость глотки делится на три части: носовую, ротовую и гортанную. 3. Мышечная оболочка пищевода на всем его протяжении образована поперечнополосатой мышечной тканью. 4. Углеводы всасываются в кровь только в виде моносахаридов. 5. Илеоцекальный клапан расположен в месте впадения тонкой кишки в толстую. 6. Печень кровоснабжается артериальной кровью. 7. Общий желчный проток открывается в просвет двенадцатиперстной кишки.

Дыхательная система. 1. Голосообразование происходит в гортани во время вдоха. 2. Хрящи трахеи имеют кольцевидную форму. 3. Ацинус является структурной и функциональной единицей легкого. 4. Альвеолярные макрофаги являются клетками эпителиальной ткани. 5. Жизненная емкость легких – это наибольшее количество воздуха, которое можно выдохнуть после максимального вдоха.

Мочевая система. 1. Корковое вещество почки образовано почечными тельцами, проксимальными и дистальными отделами нефронов. 2. Вторичная моча образуется в результате фильтрации

из крови в полость капсул Боумена – Шумлянского. 3. Нефрон – основная структурная и функциональная единица строения почки.

Половая система. 1. Половые железы (яичко, яичник) вырабатывают половые клетки (гаметы) и половые гормоны. 2. Дробление зиготы начинается в полости матки. 3. Второе деление мейоза яйцеклетки происходит только после ее оплодотворения. 4. Из одной сперматогонии (клетки-предшественницы мужских половых клеток) образуется один сперматозоид и 3 направительных тельца. 5. Мужской половой член образован двумя пещеристыми и одним губчатым телом.

Сердечно-сосудистая система. 1. Артерии – это сосуды, по которым в большом круге кровообращения течет артериальная кровь. 2. Микроциркуляторное русло включает артериолы, венулы, артериоловенулярные анастомозы и капилляры. 3. Проводящая предсердно-желудочковая система состоит из нейронов. 4. У человека, как у птиц и других млекопитающих, большой и малый круги кровообращения полностью разделены, а сердце четырехкамерное. 5. Правый предсердно-желудочковый клапан состоит из двух створок, левый – из трех. 6. Внутренняя сонная артерия кровоснабжает головной мозг и орган зрения. 7. Во время диастолы кровь из полых вен поступает в правое и левое предсердия. 8. Электрокардиограмма регистрирует биоэлектрическую активность головного мозга. 9. Лимфа образуется из тканевой жидкости.

Органы кроветворения и иммунной системы. 1. Лимфоцит является основной структурной и функциональной единицей иммунной системы. 2. После рождения человека только костный мозг является органом кроветворения. 3. Селезенка – центральный орган иммунной системы. 4. Тимус – это железа внутренней секреции.

Железы внутренней секреции. 1. Гормоны окситоцин и вазопрессин вырабатываются клетками задней доли гипофиза. 2. Тиреотропный гормон регулирует работу щитовидной железы. 3. Инсулин вырабатывается надпочечниками. 4. Карликовость возникает при недостатке сосматотропного гормона гипофиза. 5. Обмен кальция регулируется тиреокальцитонином и паротидным гормоном. 6. Обмен сахара регулируется инсулином и фолликулотропным гормоном.

Нервная система. Органы чувств. 1. Тела чувствительных нейронов залегают в задних рогах спинного мозга. 2. Полушария большого мозга состоят из 4 долей. 3. Клетки коры полушарий большого мозга образуют 6 слоев. 4. Лимбическая система контролирует эмоции человека. 5. Гипоталамус регулирует координацию движений. 6. Центры продолговатого мозга регулируют кровяное давление, сердечный ритм и спонтанные дыхательные движения. 7. Левое полушарие отвечает за словесные операции и речь. 8. Головной и спинной мозг покрыты тремя оболочками: твердой, паутинной и мягкой. 9. Периферическая нервная система образована 31 парой спинномозговых и 12 парами черепных нервов. 10. Нервные сплетения образованы задними ветвями спинномозговых нервов. 11. Вегетативная

нервная система поддерживает гомеостаз (постоянство внутренней среды организма). 12. Парасимпатические нервы замедляют ритм и уменьшают силу сердечных сокращений, симпатические ускоряют ритм и увеличивают силу сердечных сокращений. 13. Палочки и колбочки являются периферическими отростками фоторецепторных клеток. 14. Хрусталик является световоспринимающим органом. 15. Внутреннее ухо образовано барабанной полостью. 16. Улитковый лабиринт – периферический отдел слухового анализатора. 17. Орган обоняния расположен в слизистой оболочке нижней носовой раковины. 18. Кожа – орган осязания.

Клетка. 1. Прокариоты не имеют ядра. 2. Синтез АТФ осуществляют лизосомы. 3. ДНК находится только в ядре. 4. Клеточные мембраны образованы билипидным слоем, в который внедрены белковые молекулы. 6. В состав ДНК входят пуриновые основания аденин, цитозин и пиримидиновые основания гуанин и тимин. 7. Генетический код триплетный, универсальный, вырожденный. 8. тРНК переносят аминокислоты в рибосомы.

Задание 3: в каждой из приведенных ниже фраз авторы не написали одно или несколько слов. Заполните пробелы.

Ткани. 1. Эпителиальная ткань состоит из ... . 2. Фибробласты вырабатывают ... и ... . 3. Рыхлая волокнистая соединительная ткань состоит из ... и ... . 4. Различают два типа жировой ткани: ... и ... . 5. Скелет кисти состоит из ... костей, скелет стопы из ... костей. 6. О (I) группа крови содержит ... агглютиногены и ... агглютинины. 7. Саркомер – это участок миофибриллы ... . 8. Гладкая мышечная клетка содержит ... ядер. 9. Нейрон имеет ... аксонов и ... дендритов.

Опорно-двигательный аппарат. 1. Скелет черепа образован ... костями, из них ... входят в состав мозгового, ... в состав лицевого черепа. 2. Остистые отростки ... позвонков направлены горизонтально. 3. В состав пояса нижней конечности входят ... и ... и ... кости. 4. Надколенник является ... костью. 5. Плечевой и тазобедренный суставы являются ... . 6. К симфизам относятся ... и ... . 7. Сгибателями предплечья являются ... мышцы, разгибателями ... . 8. Через диафрагму проходят ..., ..., ... , ... 9. Главная дыхательная мышца ... . 10. Самые мощные мышцы человека – это ..., ..., ... 11. Мимические мышцы начинаются на костях и прикрепляются ... .

Пищеварительная система. 1. У человека имеются следующие типы и количество постоянных зубов ..., ..., ..., ... 2. Слюна содержит фермент ..., который расщепляет ... . 3. В состав желудочного сока входит ..., ..., ..., ... 4. Тонкая кишка подразделяется на ..., ..., ... 5. Расщепление жиров возможно после их ... . 6. Пристеночное (мембранное) пищеварение происходит на ... клеток ворсинок тонкой кишки. 7. В толстой кишке всасывается ... . 8. Продукты расщепления белков всасываются в ..., жиров – в ..., углеводов в ... . 9. В воротную вену печени оттекает кровь от ..., ..., ..., ... 10. Желчь

вырабатывается ... клетками. 11. Внутренний сфинктер заднего прохода образован ... мышечной тканью, наружный – ... мышечной тканью. 12. Поджелудочная железа является ... . 13. Жирорастворимые витамины ..., ..., ..., ... 14. Антиоксидантами являются витамины ... , ... , ... 15. Витамин ... участвует в синтезе основного вещества соединительной ткани. 19. Дефицит витамина ... вызывает рахит.

Дыхательная система. 1. Правое легкое состоит из ... долей, левое – из ... долей. 2. Вдыхаемый воздух содержит ...% O_2 и ... % CO_2, выдыхаемый – ...% O_2 и ...% CO_2. 3. Плевра состоит из ... листков: париетального и ... . 4. Курение способствует развитию ... легкого и толстой кишки.

Мочевая система. 1. Нефрон состоит из ... и ... . 2. Первичная моча фильтруется в ... . 3. Обратное всасывание (реабсорбция) воды происходит в ... и в ... . 4. Юкстагломерулярный комплекс почки вырабатывает гормон ... и ... . 5. Слизистая оболочка мочеточника выстлана ... эпителием. 6. С мочой выводятся, главным образом, ... и ... .

Половая система. 1. Сперматогенный эпителий извитых семенных канальцев состоит из ... на разных стадиях развития. 2. Сперматозоид имеет ... и ... . 3. Функция яичка регулируется ... и ... гормонами. 4. Яичник вырабатывает гормоны: ..., ... и ... . 5. Оплодотворение яйцеклетки происходит в ... . 6. Выход яйцеклетки из лопнувшего Граафова пузырька называется ... . 7. Из одной сперматогонии (клетки-предшественницы) образуется ... сперматозоидов, из одной оогонии (клетки предшественницы) образуется ... и ... .

Сердечно-сосудистая система. 1. Стенка артерии состоит из ... оболочек: ..., ..., ... 2. Стенки кровеносных капилляров образованы одним слоем ... . 3. Малый круг кровообращения начинается в ... и заканчивается в ... . 4. В левое предсердие открывается ... . 5. По краю правого предсердно-желудочкового отверстия расположен ... клапан, состоящий из ... створок. 6. Проводящая предсердно-желудочковая система сердца состоит из ... узла, ... узла, ..., ... 7. Кровь поступает в левое и правое предсердия во время ... из ... . 8. Средняя масса сердца взрослого человека составляет ... г. 9. Систолическое давление – это ..., диастолическое – это ..., пульсовое – это ... .

Органы кроветворения и иммунной системы. 1. Центральные органы иммунной системы – это ... и ... . 2. Лейкоциты образуются в ... . 3. Лимфоциты подразделяются на ... и ... .

Железы внутренней секреции. 1. Гипоталамус вырабатывает следующие рилизинг факторы ..., ..., ..., ..., ..., ... 2. Фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны гипофиза регулируют функцию ... и... . 3. Базедова болезнь возникает в результате

усиленной функции ... . 4. Уровень сахара в крови регулируют ... и ... . 5. Эпифиз вырабатывает ... и ... .

Нервная система. Органы чувств. 1. К центральной нервной системе относят ... и ... . 2. Основы рефлекторной теории заложил ... . 3. Рефлекторная дуга соматической нервной системы включает ..., ..., ... и... . 4. От каждого сегмента спинного мозга отходит ... и ... . 5. Головной мозг подразделяется на ..., ..., ..., ..., ..., ... 6. Ядро зрительного анализатора расположено в ... доле полушарий большого мозга. 7. Аналитическим субстратом психической деятельности человека являются ... доли полушарий большого мозга. 8. Зрительный бугор (таламус) является центром ... . 9. Гипоталамус управляет ... . 10. Различают три вида памяти: ..., ..., ... 11. Речь является функцией ... . 12. Цвет воспринимается ... . 13. Электрическая активность мозга регистрируется с помощью ... .

Клетка. 1. К эукариотам относятся: ..., ..., ..., ... 2. Биологические мембраны образованы ..., в который внедрены ... . 3. Перенос информации с ДНК на mРНК называется ... . 4. В синтезе белка участвуют ... типа РНК: ..., ..., ... 5. Синтез АТФ в клетке осуществляется в ... митохондрий. 6. В результате световой фазы фотосинтеза образуется ... . 7. Ферменты, катализирующие окислительно-восстановительные реакции, называются ... . 8. При гликолизе из одной молекулы глюкозы образуются ... молекулы АТФ и ... молекулы ... . 9. В интерфазе происходит удвоение ... и ... .

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ, РЕКОМЕНДУЕМОЙ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ ПОДГОТОВКИ К ВСТУПИТЕЛЬНОМУ ЭКЗАМЕНУ ПО БИОЛОГИИ И ЕГЭ

Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология. В 3 т. – М.: Мир, 1996.

Билич Г.Л., Крыжановский В.А. Биология. Полный курс. В 3 т. – М.: ОНИКС 21 век, 2002.

Албертс Б. и соавт. Молекулярная биология клетки. В 3 т. – М.: Мир, 1994.

Билич Г.Л., Катинас Г.С., Назарова Л.В. Цитология. – Санкт-Петербург.: ДЕАН, 1999.

Сапин М.Р., Билич Г.Л. Анатомия человека. В 2 т. – М.: ОНИКС 21 век, Мир и Образование, 2003.

Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. – М.: Высшая школа, 1989.

Георгиевский А.Б. Дарвинизм. – М.: Просвещение, 1985.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение ... 3
Свойства живого ... 4
Уровни организации живого ... 6
Клетка ... 8
Клеточная теория ... 8
Прокариотические и эукариотические клетки ... 12
Строение животной клетки ... 18
  Биологические мембраны ... 19
  Рибосомы ... 30
  Органеллы ... 31
    Немембранные органеллы ... 36
  Ядро ... 37
Целостные реакции клетки ... 42
    Внутриклеточные биохимические реакции ... 44
    Основные реакции тканевого обмена ... 48
  Жизненный путь клеток ... 60
Строение растительной клетки ... 76
  Пластиды ... 81
  Фотосинтез ... 86
    Фотосинтетические пигменты ... 86
    Световая стадия фотосинтеза ... 92
    Темновая стадия фотосинтеза ... 97
Строение и функционирование прокариотической клетки ... 100
  Морфология микроорганизмов ... 100
  Физиология микроорганизмов ... 110
Вирусы ... 131
Ткани ... 139
Органы, системы и аппараты органов ... 164
Опорно-двигательный аппарат ... 165
Пассивная часть опорно-двигательного аппарата ... 165
  Скелет и его соединения ... 168
Активная часть опорно-двигательного аппарата ... 184
  Работоспособность, работа, утомление и отдых ... 194
Внутренние органы ... 199
Пищеварительная система ... 200
Полость живота. Брюшина и брюшинная полость ... 241
Дыхательная система ... 243
  Функция дыхательной системы ... 249
Мочеполовой аппарат ... 255
Мочевые органы ... 255
Половая система ... 263
  Мужские половые органы ... 263
  Женские половые органы ... 269
    Молочная железа ... 274
  Гаметогенез ... 274
Особенности развития, роста и строения человека ... 288
Сердечно-сосудистая система ... 300
Кровеносная система ... 300
  Функции сердца ... 304
  Кровоснабжение тела человека ... 307
  Функция сосудистой системы ... 310
Лимфатическая система ... 313
Органы кроветворения и иммунной системы ... 314
Костный мозг ... 319
Тимус ... 320
Лимфоидная ткань стенок органов пищеварительной и дыхательной систем ... 321

Лимфатические узлы ... 321
Селезенка ... 323
Неспецифическая сопротивляемость организма ... 324
Эндокринный аппарат ... 325
Гипофиз ... 329
Щитовидная железа ... 329
Надпочечник ... 330
Паращитовидные железы ... 330
Шишковидное тело ... 331
Панкреатические островки ... 331
Диффузная нейроэндокринная система (APUD-система) ... 332
Гомеостаз ... 332
Нервная система ... 333
Центральная нервная система (ЦНС) ... 333
Спинной мозг ... 333
Головной мозг ... 335
Периферическая нервная система ... 343
Вегетативная (автономная) нервная система (ВНС) ... 346
Органы чувств ... 351
Орган зрения ... 352
Преддверно-улитковый орган (орган слуха и равновесия) ... 356
Орган обоняния ... 359
Орган вкуса ... 360
Кожа ... 361
Функции нервной системы ... 362
Ритмы мозга ... 370
Сон и бодрствование ... 371
Сознание и мышление ... 373
Научение и память ... 374
Мотивации и эмоции ... 381
Интеллект и творчество ... 383
Поведение ... 385
Особенности высшей нервной деятельности человека ... 386
Растения ... 390
Низшие растения ... 390
Водоросли ... 391
Размножение водорослей ... 401
Чередование поколений ... 404
Экологические формы водорослей ... 405
Значение водорослей ... 405
Высшие растения ... 407
Ткани растений ... 410
Образовательные ткани (меристемы) ... 410
Покровные ткани ... 413
Паренхима ... 417
Механические ткани ... 418
Выделительные ткани ... 421
Проводящие ткани ... 424
Органы растений ... 431
Корень ... 432
Побег ... 446
Стебель ... 449
Почка ... 457
Лист ... 459
Отдел мохообразные ... 472
Жизненный цикл мохообразных ... 473
Отдел папоротникообразные ... 478
Класс папоротниковидные ... 480

Класс плауновидные 486
Класс клинолистовидные, или членистые 494
Семенные растения 501
Отдел голосеменные 503
Класс хвойные 506
Отдел покрытосеменные, или цветковые 518
Цветок 521
Околоцветник 522
Семя 559
Плод 561
Вегетативное размножение цветковых 581
Классификация покрытосеменных 593
Грибы 596
Экологические формы грибов 600
Низшие грибы 602
Высшие грибы 602
Лишайники 612
Компоненты лишайника 612
Животные 627
Подцарство одноклеточные, или простейшие 627
Тип саркомастигофоры 631
Класс саркодовые 631
Класс жгутиконосцы, или жгутиковые 634
Подкласс растительные жгутиконосцы 637
Подкласс животные жгутиконосцы 637
Тип споровики 640
Класс грегарины 640
Класс кокцидиеобразные 641
Тип книдоспоридии 648
Тип микроспоридии 649
Тип инфузории, или ресничные 650
Класс ресничные инфузории 650
Класс сосущие инфузории 655
Подцарство многоклеточные 656
Теории происхождения многоклеточных организмов 656
Тип кишечнополостные 657
Класс гидроидные 659
Класс сцифоидные медузы 666
Класс коралловые полипы 668
Тип плоские черви 670
Класс ресничные черви, или турбеллярии 673
Класс сосальщики 678
Класс ленточные черви 685
Тип круглые черви 699
Класс собственно круглые черви 700
Тип кольчатые черви 713
Подтип беспоясковые 716
Класс многощетинковые 716
Подтип поясковые 722
Класс малощетинковые 722
Класс пиявки 728
Тип членистоногие 731
Подтип жабродышащие 735
Класс ракообразные 735
Подтип трахейные 744
Класс насекомые 744
Подтип хелицеровые 764
Класс паукообразные 764

Тип моллюски ... 773
Класс брюхоногие ... 774
Класс пластинчатожаберные, или двустворчатые ... 783
Класс головоногие ... 789
Тип хордовые ... 798
Подтип позвоночные, или черепные ... 805
Класс хрящевые рыбы ... 805
Класс костные рыбы ... 822
Класс земноводные, или амфибии ... 841
Класс пресмыкающиеся, или рептилии ... 863
Класс птицы ... 881
Класс млекопитающие ... 901
Генетика ... 924
Наследственность ... 929
Взаимодействие аллельных генов ... 929
Взаимодействие неаллельных генов ... 936
Хромосомная теория наследственности ... 942
Изменчивость ... 953
Ненаследственная (фенотипическая, или модификационная) изменчивость ... 954
Наследственная (генотипическая) изменчивость ... 959
Комбинативная изменчивость ... 959
Мутационная изменчивость ... 960
Селекция ... 978
Селекция растений ... 982
Селекция животных ... 984
Биотехнология ... 986
Эволюция ... 988
Микроэволюция ... 1001
Предпосылки (элементарные факторы) эволюции ... 1002
Борьба за существование ... 1006
Естественный отбор ... 1010
Адаптации (приспособления) и адаптациогенез ... 1017
Относительная целесообразность адаптаций ... 1020
Критерии и признаки вида ... 1021
Видообразование ... 1022
Макроэволюция ... 1024
Направления эволюции ... 1026
Биологический прогресс и биологический регресс ... 1028
Основные закономерности эволюции ... 1029
Доказательства эволюции ... 1031
Гипотезы происхождения жизни на Земле ... 1033
Развитие органического мира ... 1035
Положение человека в природе ... 1036
Экология ... 1044
Абиотические факторы ... 1045
Биотические факторы ... 1049
Развитие экостистем ... 1054
Круговорот веществ с участием живых организмов. Биогенная миграция атомов ... 1058
Биосфера ... 1062
Рекомендации по подготовке к письменному вступительному экзамену по биологии ... 1065
Перечень примерных вопросов для письменного вступительного экзамена по биологии ... 1068
Единый государственный экзамен и рекомендации по подготовке к нему ... 1074
Список литературы, рекомендуемой для самостоятельной подготовки к вступительному экзамену по биологии и ЕГЭ ... 1083

Билич Габриэль Лазаревич
Крыжановский Валерий Анатольевич

БИОЛОГИЯ
для поступающих в вузы

Корректор *Е.Ю. Зигалова*
Компьютерная верстка *П.И. Куренкова*

Общероссийский классификатор продукции
ОК-005-93, том 2; 953005 — учебная литература

Подписано в печать 07.03.2008. Формат 60x90 $^{1}/_{16}$
Гарнитура «Школьная». Печать офсетная. Усл. печ. л. 68,0
Тираж 7000 экз. Заказ №

ООО «Издательство Оникс»
127422, Москва, ул. Тимирязевская, д. 38/25
Отдел реализации: тел. (499) 619-02-20, 619-31-88
Интернет-магазин: www.onyx.ru

Издание осуществлено при техническом содействии
ООО «Издательство АСТ»