Абитуриент

Т. А. Шустанова

РЕПЕТИТОР ПО БИОЛОГИИ

Готовимся к ЕГЭ и Государственной итоговой аттестации

Для поступающих в медицинские учебные заведения

Издание четвертое, дополненное и переработанное

РОСТОВ-НА-ДОНУ
Феникс
2012

УДК 373.167.1:57
ББК 28.0я72
КТК 445
Ш97

Шустанова Т. А.

Ш97 Репетитор по биологии : готовимся к ЕГЭ и Государственной итоговой аттестации : для поступающих в медицинские учебные заведения / Т. А. Шустанова. — Изд. 4-е, дополн. и перераб. — Ростов н/Д : Феникс, 2012. — 539 с. : ил. — (Абитуриент).

ISBN 978-5-222-19127-9

В книге в четкой структурированной форме представлены теоретические основы современной биологии. Систематически изложенный материал, иллюстрированный рисунками, схемами и сравнительными таблицами, позволит закрепить и углубить знания школьного курса биологии и самостоятельно подготовиться к успешной сдаче экзамена по биологии в форме ЕГЭ и ГИА.

Репетитор по биологии адресован поступающим в медицинские колледжи, училища и вузы. Материал составлен в соответствии с программой по биологии и требованиями к проведению вступительного экзамена.

Репетитор по биологии может быть полезен абитуриентам вузов, учащимся старших классов школ, студентам, преподавателям биологии.

УДК 373.167.1:57
ББК 28.0я72

ISBN 978-5-222-19127-9

© Шустанова Т.А., 2011
© Оформление: ООО «Феникс», 2012

Предисловие

Уважаемые выпускники старших классов школ, поступающие в средние специальные и высшие медицинские учебные заведения, абитуриенты, преподаватели биологии!

Репетитор по биологии предназначен для ***самостоятельной подготовки*** учащихся к ***успешной сдаче вступительного экзамена по биологии в форме ЕГЭ и ГИА*** в медицинские колледжи, училища, вузы. Материал составлен в соответствии с программой по биологии и требованиями к проведению вступительного экзамена.

В соответствии с содержанием образовательного стандарта в экзаменационной работе по биологии преобладают задания по разделу «Общая биология», поскольку в нем интегрируются и обобщаются фактические знания, полученные в основной школе, рассматриваются теоретические и общебиологические закономерности, проявляющиеся на разных уровнях организации живой природы. К их числу следует отнести теории: клеточную, хромосомную, эволюционную, законы наследственности и изменчивости, экологические закономерности развития биосферы. Кроме того, этот раздел превалирует по объему содержания в школьном курсе биологии. В связи с тем что репетитор предназначен для поступающих в медицинские учебные заведения, достаточно подробно и полно представлен раздел «Человек и его здоровье», приведен материал, связанный с медициной.

Как пользоваться учебным пособием. Структура учебного пособия соответствует по содержанию программе вступительного экзамена. Для качественной подготовки по биологии учебный материал следует осваивать поэтапно, двигаясь от раздела к разделу. После прочтения текста каждой главы очень важно *самостоятельно* выделить основные мысли, понятия, внимательно рассмотреть иллюстрации, схемы, таблицы. Весьма полезным для запоминания пройденного материала будет составление плана-конспекта, словаря терминов, заполнение сравнительных таблиц, воспроизведение рисунков с обозначениями *по каждой теме.* Таблицы,

схемы, рисунки нужно уметь анализировать и комментировать, т. е. устно излагать, сопоставлять изученный материал. Для проверки полученных знаний по основным биологическим терминам, понятиям, теориям, закономерностям, процессам и явлениям следует самостоятельно выполнить *задания*, приведенные в конце каждого тематического раздела книги. После чего провести «работу над ошибками», вновь вернуться к слабо изученным темам и повторить материал.

Другими формами самостоятельной работы учащихся являются написание рефератов, подготовка докладов, презентаций. Большую помощь в этом окажет данный репетитор, а также дополнительная литература, указанная в конце книги.

Систематически изложенный простым, доступным языком материал, иллюстрированный многочисленными рисунками, схемами и сравнительными таблицами, позволит закрепить и углубить знания школьного курса биологии, научиться анализировать, сравнивать, логически размышлять и самостоятельно подготовиться к успешной сдаче экзамена.

Желаем вам удачи!

Раздел 1. БИОЛОГИЯ — НАУКА О ЖИВОЙ ПРИРОДЕ

1.1. Биология как наука

Биология — наука о жизни, изучающая строение, проявление жизнедеятельности, среду обитания всех живых организмов: бактерий, грибов, растений и животных, закономерности существования и развития живого.

Живой мир на Земле представлен необычайным разнообразием форм и множеством видов живых существ. В настоящее время известно более 3 тыс. видов бактерий и синезеленых водорослей, сотни тысяч грибов, около 500 тыс. видов растений и примерно 2 млн видов животных, населяющих нашу планету. Ученые постоянно обнаруживают и описывают новые виды. Раскрытие общих свойств живых организмов и объяснение причин их многообразия, выявление связей между строением и условиями окружающей среды относятся к основным задачам биологии. Важное место в этой науке занимают вопросы возникновения и законы развития жизни на Земле — эволюционное учение.

Биологию подразделяют на отдельные науки *по предмету (объекту) изучения*:

- **вирусология** изучает вирусы;
- **микробиология** — мир микроорганизмов (бактерий);
- **микология** — грибы;
- **ботаника** исследует строение и жизнедеятельность, происхождение, многообразие, классификацию, распространение на Земле растений;
- **зоология** — соответственно строение и жизнедеятельность животных.

Вместе с тем выделились и развиваются области биологии, изучающие *общие свойства живых организмов*, такие как:

- **генетика** — исследует закономерности наследования признаков;
- **биохимия** — пути превращения биоорганических молекул;
- **экология** — взаимоотношения популяций с окружающей средой.

В соответствии с *уровнем организации живой материи* выделились такие научные дисциплины, как:

- **молекулярная биология** — исследует жизненные явления на молекулярном уровне;
- **цитология** — наука о составе, строении и жизнедеятельности клетки;
- **гистология** — наука о тканях живых организмов;
- **анатомия** — наука, изучающая форму и строение организма;
- **физиология** — изучает жизнедеятельность и функции живых организмов.

Биология использует различные **методы исследования**:

- **исторический** — познание процессов развития живой природы на основе данных о современном органическом мире и его прошлом;
- **описательный** — описание и анализ биологических объектов путем **наблюдений, сравнений** — выявление общих закономерностей для различных явлений;
- **эксперимент** и **моделирование** с использованием *инструментальных методов: микроскопия (светооптическая и электронная), электрография, радиолокация* и др.

В самых разных областях биологии все больше возрастает значение пограничных дисциплин, связывающих биологию с другими науками — физикой, химией, математикой, кибернетикой и т. д. Так на стыке биологии с другими дисциплинами возникли смежные науки: **биофизика, биохимия, бионика, биометрия, биотехнология, генная инженерия**.

Таким образом, биологические знания расширяют наши представления об окружающем мире, служат основой медицины, лесного, рыбного, сельского хозяйства. Благодаря изучению биологии создаются эффективные лекарственные препараты, средства защиты окружающей среды, освоены но-

вые способы профилактики заболеваний и лечения людей. Биологические знания используются в пищевой, легкой, микробиологической и других отраслях промышленности.

1.2. Признаки и свойства живого

Все живые организмы — это системы, имеющие сходный химический состав, строение молекул, клеток, единый генетический код и ряд других **характерных признаков,** отличающих их от объектов неживой природы:

- **особенности химического состава** — в живых организмах 98% химического состава приходится на четыре элемента: углерод, кислород, азот и водород; все живые организмы построены из сложных органических молекул — биополимеров: нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, жиров и имеют **клеточное строение** (исключение — вирусы — неклеточные формы жизни);
- **дискретность** — отдельный организм или биологическая система (клетка, организм, популяция и др.) состоит из обособленных или отграниченных в пространстве, но тем не менее тесно связанных и взаимодействующих между собой частей, образующих структурно-функциональное единство;
- **обмен веществ** и **превращение энергии** — все живые организмы способны к обмену веществ и энергии с окружающей средой, поглощая из нее необходимые вещества и выделяя продукты жизнедеятельности (через них проходят потоки веществ и энергии): **энергозависимость** живых тел состоит в том, что они представляют собой открытые для поступления энергии системы, устойчивые лишь при условии непрерывного доступа к ним энергии и материи извне. Живые организмы существуют до тех пор, пока в них поступает энергия и материя из окружающей среды;
- **гомеостаз** — постоянство химического состава и строения всех частей организма и, как следствие, постоянство их функционирования в непрерывно изменяющихся условиях окружающей среды, обеспечиваемое обменом веществ;
- **саморегуляция (авторегуляция)** — способность живых организмов, обитающих в непрерывно меняющихся усло-

виях окружающей среды, поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность физиологических процессов;

- **ритмичность** — периодические изменения интенсивности физиологических функций с различными периодами колебаний (суточные, сезонные ритмы); ритмичность обеспечивает согласование функций организма с окружающей средой, т. е. приспособление к периодически изменяющимся условиям существования;
- **раздражимость** — свойство организма избирательно реагировать на внешние воздействия и изменяющиеся условия окружающей среды;
- **самовоспроизведение**, или репродукция, размножение — свойство организмов воспроизводить себе подобных. В основе самовоспроизведения лежит образование новых молекул и структур на основе информации, заложенной в ДНК. Самовоспроизведение тесно связано с явлениями наследственности и изменчивости: **наследственность** — свойство организма обеспечивать передачу признаков, свойств, особенностей развития из поколения в поколение, и **изменчивость** — способность организма приобретать новые признаки и свойства, в основе которой лежит изменение молекул ДНК, что создает разнообразный материал для естественного отбора;
- **рост** и **развитие** — представлены индивидуальным развитием организмов, т. е. их онтогенезом, и историческим развитием видов, или филогенезом. **Онтогенез** сопровождается ростом. В процессе развития постепенно и последовательно возникает специфическая структурная организация индивида, а увеличение его массы обусловлено репродукцией макромолекул, элементарных структур клеток и самих клеток. **Филогенез**, или эволюция в целом,— это необратимое и направленное развитие живой природы, сопровождающееся образованием новых видов и прогрессивным усложнением жизни. Результатом эволюции является все многообразие живых организмов на Земле.

Таким образом, живые организмы резко отличаются от неживых систем исключительной сложностью и высокой структурной и функциональной упорядоченностью. Эти отличия придают жизни качественно новые свойства. Живое представляет собой особую, высшую ступень развития материи.

1.3. Основные уровни организации живой природы

Живая природа представляет собой сложно организованную, иерархическую систему. Выделяют следующие уровни организации живой природы:

- **молекулярный** — уровень функционирования биологических макромолекул: нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов и других органических веществ; с этого уровня начинаются важнейшие процессы жизнедеятельности организма: обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др.;
- **клеточный** — уровень клетки как структурно-функциональной единицы и единицы размножения и развития всех живых организмов, обитающих на Земле;
- **тканевой** — уровень ткани как совокупности сходных по строению и происхождению клеток, объединенных выполнением общей функции;
- **органный** — уровень строения органа как структурно-функционального объединения нескольких типов тканей (например, кожа человека как орган включает эпителий и соединительную ткань);
- **организменный** — уровень отдельного организма как функциональное взаимодействие дифференцированных систем органов, это особь определенного вида, способная к развитию как живая система — от момента зарождения до прекращения существования;
- **популяционно-видовой** — уровень популяции как совокупности особей одного вида, обитающих на определенной территории и создающих систему надорганизменного порядка, где осуществляются простейшие, элементарные эволюционные преобразования;
- **биогеоценотический** — уровень биогеоценоза как совокупности организмов разных видов во взаимосвязи с факторами среды их обитания;
- **биосферный** — уровень биосферы как совокупности всех биогеоценозов, включающей все явления жизни на Земле; на этом уровне происходит круговорот веществ и превращение энергии, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов.

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 1

1. ***Чем организмы отличаются от тел неживой природы?***
1) клеточным строением
2) раздражимостью и адаптацией
3) обменом веществ
4) наследственностью, изменчивостью и воспроизведением потомства
5) сложностью и высокой степенью организации и способностью к эволюции

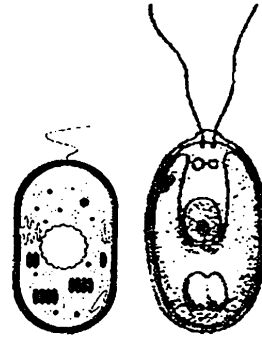
2. ***Какое значение для формирования научного мировоззрения имело создание клеточной теории?***
1) обобщены знания о клетке как единице строения всех организмов;
2) обосновано родство живых организмов;
3) обоснована общность происхождения организмов.

3. ***Докажите родство организмов разных царств, используя знания о клетке.***
1) клетки разных организмов имеют сходный химический состав;
2) в клетках разных организмов сходные процессы жизнедеятельности;
3) клетки разных организмов имеют сходное строение (клетка — основа строения, роста и развития организмов).

4. ***Каковы доказательства единства органического мира? Приведите не менее 4-х доказательств.***
1) клетка — единица строения и жизнедеятельности всех организмов;
2) сходство химического состава клеток;
3) развитие организмов из одной клетки;
4) универсальность генетического кода, принципа хранения и реализации наследственной информации.

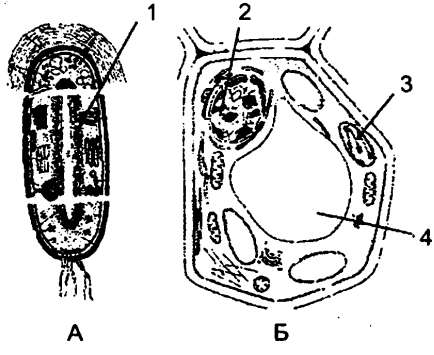
5. ***На чём основано утверждение, что прокариоты — наиболее древние примитивные организмы?***
1) отсутствует оформленное ядро;
2) имеют одну кольцевую молекулу ДНК;
3) отсутствуют мембранные органоиды клетки (митохондрии, лизосомы, комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть);
4) размножение клеток происходит путём деления надвое.

6. Рассмотрите изображенные на рисунке клетки. Определите, какими буквами обозначены прокариотическая и эукариотическая клетки. Приведите доказательства своей точки зрения.



1) А — прокариотическая, Б — эукариотическая клетка;
2) клетка на рисунке А не имеет оформленного ядра, ее наследственный материал представлен кольцевой хромосомой;
3) клетка на рисунке Б имеет оформленное ядро и органоиды.

7. Организмам каких царств принадлежат изображённые на рисунке клетки? Ответ обоснуйте, используя указатели на рисунках.



1) А — клетка организма царства бактерий; Б — клетка организмов царства растений;
2) бактериальная прокариотическая клетка, так как отсутствует оформленное ядро, имеется кольцевая ДНК (1);
3) растительная эукариотическая клетка, так как имеется ядро (2), хлоропласты (3) и вакуоль (4).

8. Фрагменты каких клеток изображены на рисунках А и Б (см. с. 12)? Назовите черты сходства и различия в их строении.

1) А — животная клетка, Б — растительная;
2) сходство: наличие ядра и всех органоидов клетки (митохондрии, ЭПС и др.);
3) различия: растительная клетка, в отличие от животной, имеет пластиды, клеточную стенку, вакуоли с клеточным соком, у большинства нет клеточного центра.



А Б

К заданию 8

9. Найдите ошибки в приведённом тексте. Укажите номера предложений, в которых они сделаны, исправьте их.

1. Клеточные организмы делят на две группы. 2. Прокариоты — доядерные организмы. 3.К прокариотам относят одноклеточные организмы: бактерии, водоросли, простейшие. 4. К эукариотам относят только многоклеточные организмы. 5. Прокариоты, как и эукариоты, имеют митохондрии. 6. Группа прокариот — Цианобактерии используют солнечную энергию в процессе фотосинтеза для образования органических веществ из неорганических.

Ошибки допущены в предложениях:

1) 3 — к прокариотам относят бактерии, но не относят водоросли и простейших;
2) 4 — к эукариотам относят как одноклеточные, так и многоклеточные;
3) 5 — у прокариот нет митохондрий.

10. Найдите ошибки в приведенном тексте. Укажите номера предложений, в которых они сделаны, объясните их.

1. У эукариотических организмов размеры клеток значительно больше, чем у прокариот. 2. В клетках эукариот ядерное вещество располагается в цитоплазме. 3. В клетках всех эукариот имеются хлоропласты. 4. В клетках эукариот присутствуют митохондрии, эндоплазматическая сеть, лизосомы. 5. Эукариоты усваивают азот воздуха.

Ошибки допущены в предложениях:

1) 2 — в клетках эукариот ядро отграничено от цитоплазмы оболочкой;
2) 3 — хлоропласты присутствуют только в растительных клетках;
3) 5 — эукариоты не способны усваивать атмосферный азот.

Раздел 2. КЛЕТКА КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

2.1. Клеточная теория. Методы изучения клетки

Цитология — наука, изучающая строение, химический состав, функции, индивидуальное развитие и эволюцию клеток живого организма.

Клеточная теория строения организмов была сформулирована в 1838 году Т. Шванном и М. Шлейденом.

Современные положения клеточной теории таковы:

- клетка — структурно-функциональная единица, единица строения организмов всех царств;
- клетка — единица жизнедеятельности организмов всех царств;
- клетка — единица роста и развития организмов всех царств;
- клетка — единица размножения, генетическая единица живого;
- клетки организмов всех царств живой природы сходны по строению, химическому составу, обмену веществ, жизнедеятельности;
- новые клетки образуются в результате деления материнской клетки;
- в многоклеточном организме клетки, выполняющие сходные функции, образуют ткани, из тканей состоят органы.

Таким образом, клеточное строение организмов — свидетельство **единого происхождения и родства всех живых организмов.**

Дальнейшие успехи клеточной биологии связаны с усовершенствованием приборов, развитием и комплексным

использованием физических и химических методов исследования. Создание светового, а затем и электронного микроскопа, использование методов ультрацентрифугирования, биохимии и молекулярной биологии позволили глубоко изучить клетку, познать ее сложную структуру и многообразие протекающих в ней биохимических процессов.

Современные методы изучения клетки следующие.

Морфологические методы исследования: *негативное контрастирование, оттенение, фиксация, заливка* и *срезы, метод замораживания-травления* (получение слепков поверхности скола замороженного образца) позволяют подготовить с помощью специальных приемов образец ткани, клетки для последующего наблюдения под микроскопом.

Микроскопические методы исследования:

- *визуальное наблюдение*, в том числе прижизненное;
- *объективные методы регистрации клеточного строения*: микрофотографирование, микрокиносъемка, цитофотометрия и др.;
- *люминесцентная и ультрафиолетовая микроскопия*: освещение препаратов сине-фиолетовыми или ультрафиолетовыми лучами, вызывающее свечение многих органических веществ клетки и отдельных компонентов (способ эффективен для изучения живых объектов);
- *электронная микроскопия*: просвечивание пучком электронов тончайшего, специально обработанного парами металлов среза и выведение на экран сильно увеличенного изображения (таким способом изучают субмикроскопическое строение клеток и органоидов на молекулярном уровне);
- *сканирующая микроскопия*: получение изображения поверхности срезов и целого микроскопического объекта или препарата с помощью отраженных от исследуемого образца электронов.

Биофизические функциональные методы позволяют исследовать функции органоидов, работу мембран, механизмы мышечного сокращения, возбуждения и другие биофизические проявления с использованием меченых атомов, изотопного анализа, математического моделирования:

- *микрохимические (цитохимические) методы анализа* — определение количества и локализации химических веществ

по специальным цветным реакциям в клетке и установление таким образом химического состава клетки и отдельных ее компонентов: ядра, митохондрий, хлоропластов, рибосом и др.;

- *метод меченых атомов (авторадиография)* — использование радиоактивных изотопов атомов для изучения биохимических процессов в клетке, введение и определение радиоактивных меток в составе радиоактивных атомов метаболитов в клетку;
- *рентгеноструктурный анализ* основан на способности рентгеновских лучей к дифракции после прохождения через вещества с упорядоченной внутренней структурой, так произведена расшифровка структуры молекул ДНК, коллагена, гемоглобина, миоглобина.

Биохимические методы исследования применяют для исследования составных частей клеточного содержимого после предварительного их разделения с помощью центрифугирования или хроматографии;

- *дифференциальное центрифугирование* — получение фракций отдельных органоидов путем измельчения клеток и вращения их в центрифуге;
- *генная инженерия* — создание искусственных генетических конструкций, в которых отдельные части генов или гены целиком объединяются в требуемой последовательности, что позволяет определять их взаимное влияние и функциональное значение и проводить экспрессию генов в новом генетическом окружении.

Биотехнологические методы:

- *клеточная инженерия* — метод конструирования клеток нового типа на основе их культивирования, гибридизации и реконструкции;
- *метод культуры тканей* — выращивание из одной соматической клетки, помещенной на питательную среду, целого организма (получение информации о процессах формирования и роста клеточных структур и синтеза биологически активных веществ);
- *микрохирургия* — пересадка ядер, хлоропластов, слияние протопластов, пересадка кусочков зародышевых слоев оплодотворенной яйцеклетки и др. (используется для генетических и эмбриологических исследований).

2.2. Клетка — единица строения, жизнедеятельности, роста и развития организмов. Многообразие клеток

Клетка — основная структурная единица растительных и животных организмов, элементарная живая система, способная к саморегуляции, самовоспроизведению и самообновлению. **Клетка** — единица строения, жизнедеятельности, роста и развития организмов.

Простейшие и микроорганизмы представляют собой отдельные клетки. Тело всех многоклеточных состоит из большего или меньшего числа клеток, которые являются своего рода блоками, образующими сложный организм. Независимо от того, представляет собой клетка целостную живую систему или ее часть, она имеет набор признаков и свойств, общих для всех клеток, описанных выше.

Клетка — это самая мелкая единица организма, граница его делимости, наделенная жизнью и всеми основными признаками целого организма. Как элементарная биологическая система она лежит в основе строения и развития всех живых организмов. На уровне клетки проявляются такие свойства живого, как способность к обмену веществ и энергии, авторегуляции, размножению, росту и развитию, реагированию на раздражения и т. д. В более мелких единицах материи эти свойства не проявляются.

Клетки живого организма не являются абсолютно идентичными, но все они построены по единому принципу и имеют много общих признаков, что свидетельствует о единстве всего органического мира и общности происхождения живых организмов.

Клетки разнообразны даже в пределах одного организма по форме (дисковидные, шаровидные, кубические, звездчатые, веретеновидные и др.), по размерам (в среднем от 10 до 100 мкм, редко крупные — 1—10 мм у арбуза, 5—10 см яйца птиц, у человека лимфоидные клетки имеют диаметр 10 мкм, а у нервных клеток тончайшие отростки длиной более 1 м). Количество клеток в организме также разнообразно. У примитивных беспозвоночных — 10^2—10^4, у высокоорганизованных позвоночных — 10^{15}—10^{17}. В крови че-

ловека содержится 10^{12}–$2 \cdot 10^{12}$ эритроцитов. Но все эти разнообразные клетки имеют много общего:

- они сходны на атомарном и молекулярном уровнях;
- в них происходят одинаковые химические процессы (дыхание, питание, синтез, выделение и др.);
- клетки имеют две важнейшие системы, обеспечивающие их жизнедеятельность: первая связана с размножением, ростом и развитием клетки (редупликация ДНК, синтез РНК и белка), вторая обеспечивает энергией процессы синтеза веществ и жизнедеятельность клетки.

Клетка представляет собой сложную систему органоидов и по сути является организмом, в котором протекают важнейшие жизненные процессы:

- запасание и преобразование энергии с помощью хлоропластов и митохондрий;
- движение клеточного содержимого как проявление раздражимости;
- адаптивные реакции, обеспечивающие сохранность и нормальное функционирование клеточных структур в меняющихся условиях среды;
- способность осуществлять восстановительные процессы;
- синтез необходимых для построения внутриклеточных структур молекул;
- деление клетки и ее органоидов;
- дифференциация клеток в процессе их роста и образование качественно новых структурных элементов.

Все многообразие клеток, существующих в природе, можно разделить по строению на **клетки прокариот** (предъядерные, доядерные — бактерии и сине-зеленые водоросли) и **клетки эукариот** (ядерные, составляют надцарство, объединяющее царства грибы, животные, растения).

Клетки эукариот в целом сходны по своему строению, однако есть существенные различия в строении растительной и животной клетки и соответственно 2 типа организмов по типу обмена веществ — **автотрофы** (организмы, синтезирующие органические вещества из неорганических — зеленые растения, сине-зеленые водоросли, некоторые бактерии) и **гетеротрофы** (организмы, использующие готовые органические вещества — животные, грибы, микроорганизмы).

По набору хромосом различают **соматические диплоидные клетки тела** многоклеточных организмов и **половые гаплоидные клетки**, служащие для размножения.

Клетки растений и животных имеют некоторые различия в строении и выполняемых функциях и образуют **разные ткани** (*у растений* — покровная, проводящая, фотосинтезирующая, механическая; *у животных* — эпителиальная, соединительная, нервная, мышечная).

Организмы, имеющие клеточное строение, являются основными и прогрессивными формами жизни на нашей планете.

2.3. Химическая организация клетки

В состав клетки входит большинство химических элементов периодической системы Д.И. Менделеева. Каждый из них выполняет важную функцию в клетке:

- **органогены** — главные компоненты всех органических соединений — кислород (O), углерод (C), водород (H) и азот (N) — составляют около 98% массы клетки;
- **макроэлементы** — магний, натрий, кальций, железо, калий, сера, фосфор, хлор — представлены в клетке в меньших количествах — десятые и сотые доли процента;
- **микроэлементы** — цинк, медь, йод, фтор, марганец, бор, молибден, кобальт, селен, кремний, ванадий — содержатся в клетке в очень малых количествах — менее тысячной доли процента.

Углерод, водород, кислород образуют все органические вещества, клетки.

Азот входит в состав молекул всех аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, ферментов, хлорофилла, гемоглобина, витаминов.

Фосфор входит в состав АМФ, АДФ, АТФ, нуклеотидов, коферментов ФАД, НАДФ, фосфолипидов, ферментов.

Сера содержится в некоторых аминокислотах, ферментах, витамине B_1. Она способна образовывать макроэргические связи и особенно важна для хемосинтезирующих и фотосинтезирующих бактерий.

Хлор присутствует в клетках в виде аниона и участвует в формировании осмотического потенциала плазмы крови и других жидкостей, а также входит в состав желудочного сока.

Йод встречается в составе органических соединений — производных тирозина и в тироксине — гормоне щитовидной железы.

Фтор находится в составе костей и тканей зубов в виде нерастворимых кальциевых солей. Недостаток фтора вызывает кариес зубов, избыток — пятнистую эмаль зубов и флюороз.

Калий в виде ионов активирует ферменты белкового синтеза, поддерживает нормальный сердечный ритм, участвует в фотосинтезе.

Натрий в виде ионов входит в состав крови, регулирует водный обмен организма, влияет на синтез гормонов.

Магний входит в состав молекулы хлорофилла, активирует энергетический обмен и синтез ДНК.

Кальций содержится в мембранных структурах, межклеточном веществе, костях. Принимает участие в передаче нервных импульсов, свертывании крови, молекулярном механизме мышечного сокращения.

Железо — составная часть молекул гемоглобина и миоглобина — участвует в процессах дыхания и фотосинтеза.

Медь входит в состав некоторых ферментов, значима для процессов кроветворения, синтеза гемоглобина и цитохромов.

Марганец входит в состав или повышает активность некоторых ферментов.

Таким образом, анализ химического состава клеток различных организмов свидетельствует об их идентичности и является обоснованием родства и единства происхождения всего органического мира.

Химические элементы содержатся в клетках в виде сложных неорганических и органических веществ (табл. 2.1).

В состав живых клеток входят **неорганические вещества — вода** и **минеральные соли,** которые встречаются и в неживой природе — в минералах, природных водах.

Вода — главный компонент всех клеток живых организмов, составляющий до 85% их массы. Поступает в организм из внешней среды; у животных, кроме того, может образовываться при расщеплении жиров, белков, углеводов. Вода

Таблица 2.1

Химический состав клетки

<table>
<tr><th colspan="2">Неорганические вещества</th><th colspan="3">Органические вещества</th></tr>
<tr><td rowspan="2">Вода – 70–80%</td><td rowspan="2">Минеральные соли – 1–1,5%</td><td>Белки – 10–20%</td><td>Липиды – 1–5%</td><td>Углеводы – 0,2–2%</td></tr>
<tr><td>Нуклеиновые кислоты – 1–2%</td><td>АТФ – 0,1–0,5%</td><td>Биологически активные вещества</td></tr>
</table>

находится в цитоплазме и ее органеллах, вакуолях, ядре, межклетниках.

Вода составляет около 80% массы тела. У человека содержание воды в клетках и тканях варьирует от 20% в костной ткани до 85% в головном мозге. Вода составляет около 2/3 массы человека, в организме медузы до 95% воды, даже в сухих семенах вода составляет 10–12%.

Дипольный характер строения ее молекул обусловливает способность воды активно вступать во взаимодействие с различными веществами. Ее молекулы вызывают расщепление ряда водорастворимых веществ на катионы и анионы. Полярность молекул и способность образовывать водородные связи делают воду хорошим растворителем для огромного количества неорганических и органических веществ. Вода обеспечивает как приток веществ в клетку, так и удаление из нее продуктов жизнедеятельности. Вода вступает в реакции гидролиза. Вода обладает хорошей теплопроводностью и большой теплоемкостью. Таким образом, **функции воды** многообразны:

- определяет физические свойства клеток — объем, упругость;
- является осморегулятором, хорошим растворителем, средой для физиологических и биохимических процессов;
- источник кислорода при фотосинтезе;
- химический компонент;
- терморегулятор;
- участвует в реакциях гидролиза, окисления и синтеза.

Вода может находиться в клетке в различных формах:

- **гидратационная вода** — вода, связанная с белками и ионами, обеспечивающая набухание коллоидов, это жизненно необходимая вода;
- **обменная вода** заключена между молекулами белка, мембранами, волокнами, является растворителем веществ;
- **свободная вода** находится в межклеточных пространствах, сосудах, вакуолях, полостях органов, служит для переноса веществ из окружающей среды в клетку и наоборот.

Первые две формы называют *связанной водой*, так как она не вытекает из клеток при их рассекании, свободная же вода при этом вытекает.

Значение воды для биологических процессов определяется ее физическими и химическими свойствами. Физические свойства определяются размером молекул, их формой и полярностью. Вследствие полярности молекул между ними образуются *водородные связи*. Метаболические функции воды в клетке определяют свойства элементов, входящих в состав ее молекул (водорода и кислорода), а также способность самих молекул воды образовывать водородные связи (как между собой, так и с молекулами других веществ).

По растворимости в воде выделяют два класса веществ:

- **гидрофильные вещества** — вещества, хорошо растворимые в воде: белки (протеины), углеводы (глюкоза, фруктоза, сахароза, инулин), а также соли, кислоты, щелочи, спирты, амины и др.;
- **гидрофобные вещества** — вещества, практически нерастворимые в воде: жиры, некоторые углеводы (крахмал, гликоген, клетчатка), нуклеиновые кислоты, АТФ, некоторые белки.

Большая часть неорганических веществ клетки находится в виде **минеральных солей** — либо диссоциированных на ионы (K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}), либо в твердом состоянии. При недостатке в клетке катионов нарушаются процессы возбудимости. На внешней поверхности мембраны очень высокая концентрация ионов Na^+, а на внутренней — ионов K^+. Вследствие этого образуется разность потенциалов между внутренней и внешней поверхностью клеточной мембраны, которая обеспечивает передачу возбуждения по нерву или мышце.

Ионы Ca^{2+} и Mg^{2+} являются активаторами многих ферментов, и при недостатке их нарушаются жизненно важные процессы. Ионы кальция содержатся в крови и способствуют ее свертываемости; входят в состав костей, раковин, известковых скелетов коралловых полипов; у растений образуют межклеточное вещество.

От концентрации солей внутри клетки зависят **буферные свойства** — способность поддерживать слабощелочную реакцию, почти нейтральную, внутриклеточного содержимого на постоянном уровне. Внесение или образование в процессе обмена веществ небольших количеств кислоты или щелочи не влияет на значение pH вследствие образования соединений с карбонатами, фосфатами или органическими кислотами (анионы слабых кислот (HCO_3^-, HPO_4^{2-}) связывают ионы водорода, и поэтому реакция среды клетки практически не изменяется).

Остатки фосфорной кислоты входят в состав мембранных структур, нуклеиновых кислот и АТФ, ферментов, костной ткани. Присоединяясь к некоторым белкам клетки, изменяют их активность.

Остатки серной кислоты, присоединяясь к нерастворимым в воде чужеродным веществам, переводят их в растворимое состояние и способствуют выведению их из клетки и организма.

Соединения азота входят в состав аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и АТФ.

Натриевые и калиевые соли азотистой и фосфорной кислот, кальциевая соль серной кислоты очень важны для растений в качестве минерального питания.

Сама же соляная кислота создает кислую среду в желудке животных и человека и специальных органах насекомоядных растений, ускоряя переваривание белков пищи.

Основные органические вещества, входящие в состав клетки, — это биологические полимеры: белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты и ряд небольших молекул — гормонов, пигментов, АТФ и др. Органические соединения составляют в среднем 20–30% массы клетки живого организма.

БЕЛКИ: строение и функции. Среди органических веществ клетки белки занимают первое место как по количе-

ству, так и по значению (50% сухой массы клетки). Белки очень разнообразны:

- различаются по числу, составу и порядку расположения аминокислотных звеньев в молекуле белка;
- имеют огромную молекулярную массу, молекулы их называют *макромолекулами*, в их построении участвуют тысячи атомов;
- по отношению к воде бывают растворимые и нерастворимые;
- устойчивые к действию различных агентов (кератин рогов, копыт, когтей, панцирей используется животными для защиты и агрессии) и неустойчивые (альбумин куриного яйца при 60–70 °С из жидкого становится плотным, непрозрачным);
- по форме различают белки **фибриллярные**, или нитеобразные (миозин мышц), и **глобулярные**, или шарообразные (гемоглобин крови).

Белки состоят из мономеров — **аминокислот**. Каждая аминокислота имеет аминогруппу, связанную с атомом углерода, с этим же атомом связаны карбоксильная группа, водород и аминокислотный остаток. Такая конфигурация присутствует во всех аминокислотах. Аминогруппа присоединена к первому за карбоксильной группой атому углерода, поэтому ее называют *альфа-аминокислотой*. В состав белков входят только α-аминокислоты. Несмотря на огромное разнообразие и сложность строения, белки построены всего из 20 видов различных аминокислот с общей формулой (рис. 2.1).

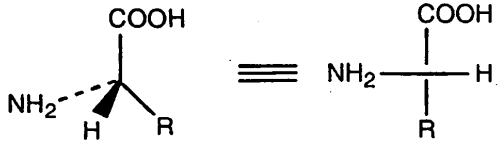


Рис. 2.1. Структура аминокислот,
где R — радикал, строение которого различно; NH_2 — аминная группа, обладающая свойствами основания; COOH — карбоксильная группа — кислотная, характерная для всех органических кислот. Следовательно, аминокислоты — амфотерные соединения

Некоторые бактерии и все растения синтезируют аминокислоты из неорганических веществ. Животные в про-

цессе эволюции утратили способность синтезировать 10 особенно сложных аминокислот, называемых **незаменимыми.** Их получают в готовом виде с растительной и животной пищей. Такие аминокислоты содержатся в мясе, рыбе, яйцах, молочных продуктах, растительных белках. В процессе пищеварения белки расщепляются до аминокислот, из которых затем строятся собственные белки организма.

В строении белков выделяют 4 уровня организации. Соединяясь, молекулы аминокислот образуют ковалентные **пептидные связи** между углеродом кислотной и азотом основной групп. Соединение, состоящее из 20 и более аминокислотных остатков, называется *полипептидом.* Порядок чередования аминокислот в молекулах белка самый разнообразный, что делает возможным существование огромного числа молекул белка, отличающихся друг от друга. Например, для белка, состоящего всего из 20 остатков аминокислот, теоретически возможно около $2 \cdot 10^{18}$ вариантов, отличающихся чередованием аминокислот, а значит, и свойствами различных белковых молекул. Последовательность аминокислот в полипептидной цепи (рис. 2.2) называют **первичной структурой белка**.

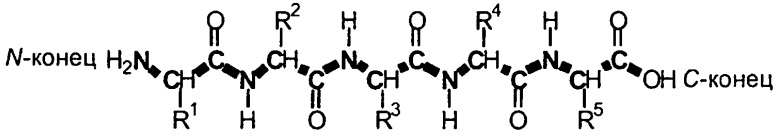


Рис. 2.2. Первичная структура белка

Однако молекула белка в виде цепи аминокислот, последовательно соединенных между собой пептидными связями, еще не способна выполнять специфические функции. Для этого необходима более высокая структурная организация. Посредством образования **водородных связей** между остатками карбоксильной и аминной групп разных аминокислот белковая молекула принимает вид спирали (α-спираль или β-структура). Это **вторичная структура белка** (рис. 2.3).

Вторичной структурой обладают, например, сократительные белки. Но в большинстве случаев только молекула, имеющая третичную структуру, может выполнять биологическую роль.

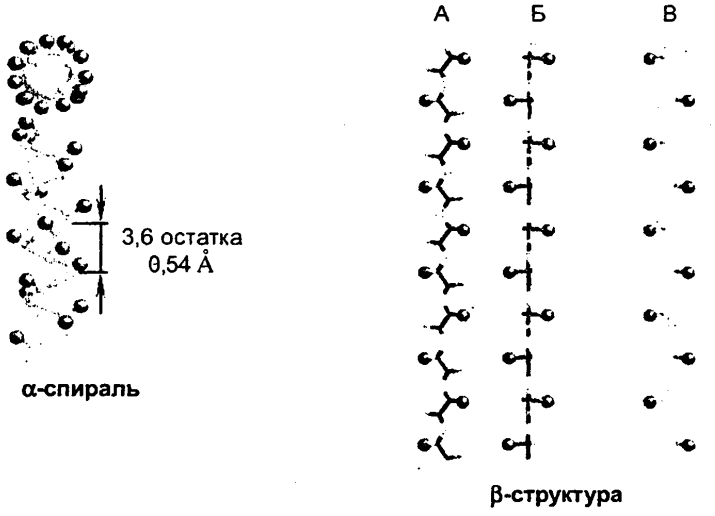


Рис. 2.3. Вторичная структура белка

Расположение элементов вторичной структуры (α-спиралей и других элементов) в пространстве относительно друг друга называется **третичной структурой белка** (рис. 2.4).

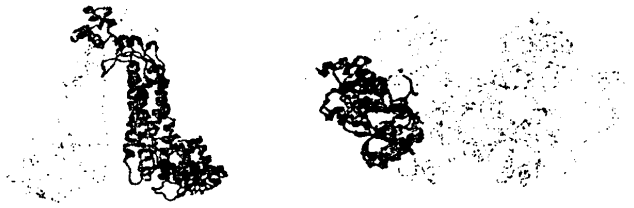


Рис. 2.4. Третичная структура белка

Третичная структура образуется благодаря взаимодействию радикалов, в частности радикалов аминокислоты цистеина, посредством дисульфидных или S—S-связей, менее сильных гидрофобных взаимодействий и др.: белковая спираль сворачивается и приобретает форму глобулы.

Для некоторых функций организма требуется участие белков с еще более высоким уровнем организации — **четвертичной структурой**. Она представляет собой объединение в единую структуру нескольких (двух, трех и более) молекул с третичной организацией (например, молекула гемоглобина состоит из четырех связанных между собой моле-

кул). В четвертичную структуру могут входить молекулы белка, отличающиеся друг от друга, но чаще состав и структура компонентов, входящих в состав четвертичной структуры, одинаковы.

Утрата белковой молекулой структурной организации, вызванная изменением температуры, обезвоживанием, облучением рентгеновскими лучами, резким изменением pH среды и др., называется **денатурацией**. Если изменение условий среды не приводит к разрушению первичной структуры молекулы, то при восстановлении нормальных условий среды полностью воссоздается и структура белка — **ренатурация**.

Функции белков в клетке чрезвычайно многообразны:

- **строительная** — белки участвуют в построении всех клеточных органоидов и внеклеточных структур, белками образованы мембраны клеток, а у высших позвоночных — волосы, сухожилия, хрящи, кровеносные сосуды, роговица глаза и др.;
- **каталитическая** — белки-ферменты ускоряют протекающие в клетке химические реакции в десятки и сотни миллионов раз; фермент катализирует только одну реакцию, т. е. он узкоспецифичен, что обусловлено пространственной конфигурацией активного центра фермента — участка белка, связывающего молекулу субстрата;
- **транспортная** — белки-переносчики способны присоединять различные вещества и переносить их из одного места клетки в другое (например, гемоглобин транспортирует кислород) или переносить биологически активные вещества (гормоны) к различным тканям и органам тела;
- **регуляторная** — белки-гормоны вырабатываются железами внутренней секреции и регулируют протекание физиологических процессов, управляют активностью ферментов;
- **защитная** — белки-антитела образуются в белых кровяных тельцах — лейкоцитах при поступлении в организм чужеродных белков или микроорганизмов, специфически связывают, обезвреживают, уничтожают чужеродные вещества (этот механизм сопротивления возбудителям заболеваний называют *иммунитетом*), кроме того, белки защищают от повреждений молекулы ДНК;

- **сигнальная** — прием сигналов из внешней среды и передача команд в клетку: в поверхностную мембрану клетки встроены молекулы белков, способные изменять свою третичную структуру в ответ на действие факторов внешней среды, такие белки чувствительны к температурным, химическим, механическим и другим воздействиям (свойство белков изменять свою структуру лежит в основе деятельности нервной системы человека и животных);
- **двигательная** — сократительные белки участвуют во всех видах движения, к которым способны клетки и организмы: мерцание ресничек и биение жгутиков у простейших, сокращение мышц у животных;
- **энергетическая** — белки служат одним из источников энергии в клетке: при расщеплении 1 г белка освобождается 17,6 кДж энергии, обычно эта функция проявляется в случае, когда нет других источников энергии (углеводов, жиров).

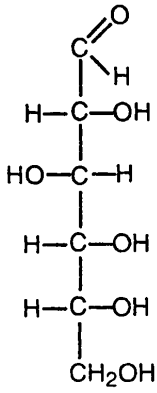
УГЛЕВОДЫ: структурная организация и биологическая роль. Углеводы, или сахариды, органические вещества с общей формулой $C_n(H_2O)_m$. В живой клетке содержится 1–2, иногда 5% углеводов. Наиболее богаты углеводами растительные клетки, где их содержание в некоторых случаях достигает 90% сухой массы (клубни картофеля, семена). Углеводы в клетке могут находиться в двух состояниях:

- **в свободном** — глюкоза и фруктоза в клетках плодов растений и нектарников цветков, а также сахароза, крахмал, целлюлоза; глюкоза образует соединения с белками — *гликопротеиды;*
- **в связанном** — рибоза и дезоксирибоза входят в состав нуклеиновых кислот РНК и ДНК, рибоза также участвует в образовании АТФ.

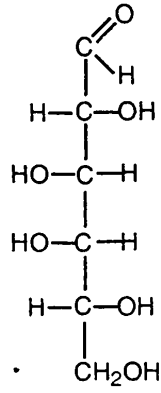
Углеводы подразделяются по составу на простые и сложные.

Простые углеводы — это **моносахариды**. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле моносахариды называются *триозами* (3 атома углерода), *тетрозами* (4), *пентозами* (5), *гексозами* (6). Пентозы — рибоза и дезоксирибоза — входят в состав нуклеиновых кислот и АТФ. Из шестиуглеродных моносахаридов — гексоз — наиболее важны *глюкоза* и *галактоза*. Глюкоза содержится в крови (0,1–0,12%).

Если в одной молекуле объединяются два моносахарида, такое соединение — **дисахарид**. Например, пищевой сахар — *сахароза*, получаемый из тростника или сахарной свеклы, состоит из одной молекулы глюкозы и одной молекулы фруктозы, молочный сахар — *лактоза* — из глюкозы и галактозы.



D–глюкоза



D–галактоза

Сложные углеводы, образованные многими моносахаридами, называются **полисахаридами**. Мономером полисахаридов (крахмал, гликоген, целлюлоза) является глюкоза. Моно- и дисахариды хорошо растворимы в воде и имеют сладкий вкус, полисахариды нерастворимы в воде и не обладают сладким вкусом.

Углеводы выполняют следующие **основные функции**:

- **строительная** — углеводы входят в состав опорных тканей: у животных — хрящи, сухожилия, межклеточное вещество кожи, обладающие прочностью и эластичностью; сложный полисахарид хитин — главный структурный компонент наружного скелета членистоногих; строительную функцию хитин выполняет и у грибов, углеводами образованы стенки растительных клеток (целлюлоза);
- **энергетическая** — углеводы играют роль основного источника энергии в клетке, в процессе окисления 1 г углеводов освобождается 17,6 кДж энергии, которая расходуется на осуществление движения, секреции, биосинтеза, свечения и других процессов;

- **запасающая** — в молекулах полимеров запасается энергия растительных и животных организмов, так, крахмал у растений и гликоген у животных, откладываясь в клетках, служат энергетическим резервом;
- **структурная** — рибоза и дезоксирибоза являются компонентами нуклеиновых кислот РНК и ДНК.

Углеводы образуются из неорганических веществ в процессе фотосинтеза, происходящего в хлоропластах зеленых растений. Человек использует их как источник продуктов питания и сырья для промышленности.

ЛИПИДЫ: структура и значение. Липиды (жиры) — органические соединения (рис. 2.5) высокомолекулярных *жирных кислот* и трехатомного спирта *глицерина*.

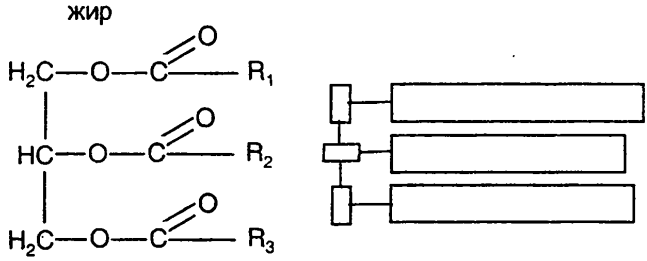


Рис. 2.5. Структура липида

Содержание жира в клетке составляет 5–15% массы сухого вещества. В клетках жировой ткани количество жира возрастает до 90%. Особенно много жиров в плодах подсолнечника, грецкого ореха, семян льна. У животных и человека жировые клетки находятся под кожей, в сальнике, грудных железах, молоке млекопитающих. У некоторых видов животных — китов, тюленей, моржей — подкожный жировой слой достигает большой толщины.

Жиры не растворяются в воде, они гидрофобны. Жиры растительного происхождения — жидкие, животного — твердые. Растительные жиры синтезируются в каналах эндоплазматической сети (ЭПС). В организм животного они поступают вместе с пищей, расщепляются до менее сложных молекул, из которых затем в каналах ЭПС вновь синтезируются собственные жиры и выделяются в виде сферосом.

В клетках также есть и жироподобные вещества (липоиды), например, холестерин, лецитин, витамины (A, D), гормоны (половые).

Липоиды — жироподобные вещества, у которых одна молекула жирной кислоты заменена на H_3PO_4. По своей химической структуре они сходны с жирами и содержатся в желтке яиц, в клетках мозговой ткани. Чаще всего липоиды находятся в клетке в соединении с белками и являются составной частью клеточных мембран (липопротеиды). Как гидрофобные соединения липоиды нормализуют работу клеточных мембран. К липоидам относят стероиды, стерины, простагландины, воскообразные соединения, некоторые пигменты (хлорофилл, каротин) и витамины (Е, К).

Наиболее важную роль в клетке играют липиды, в которых к глицерину присоединен остаток фосфорной кислоты и 2 жирных кислоты. Они называются **фосфолипидами** (рис. 2.6). Молекулы фосфолипидов имеют полярную (т. е. гидрофильную, хорошо растворимую) группу на одном конце молекулы и длинный гидрофобный хвост. К фосфолипидам относится, например, фосфатидилхолин.

В водном растворе фосфолипиды образуют мицеллы, в которых молекулы обращены полярными «головами» наружу, в сторону воды, а гидрофобные «хвосты» оказываются внутри мицеллы, спрятанными от воды. Клеточную мембрану также образуют липиды с полярными «головами», которые обращены наружу по обе стороны мембраны, а гидрофобные «хвосты» находятся внутри липидного бислоя.

Функции липидов очень многообразны и значимы:

- **строительная** — липиды и липоиды входят в состав клеточных мембран, обеспечивая их полупроницаемость;
- **энергетическая** — в ходе расщепления 1 г жиров до углекислого газа и воды освобождается большое количество энергии — 38,9 кДж, т. е. окисление жиров дает в 2 раза больше энергии, чем при окислении такого же количества углеводов или белков;
- **водообеспечение** — при окислении 1 кг жира образуется около 1,1 кг воды, благодаря этому некоторые виды животных длительное время могут обходиться без воды: верблюды могут не пить воду 10–12 дней, животные, впадающие в зимнюю спячку, не потребляют воду в течение нескольких месяцев;
- **запасающая** — липиды служат для долговременного запасания энергии, запас жиров в организме также может

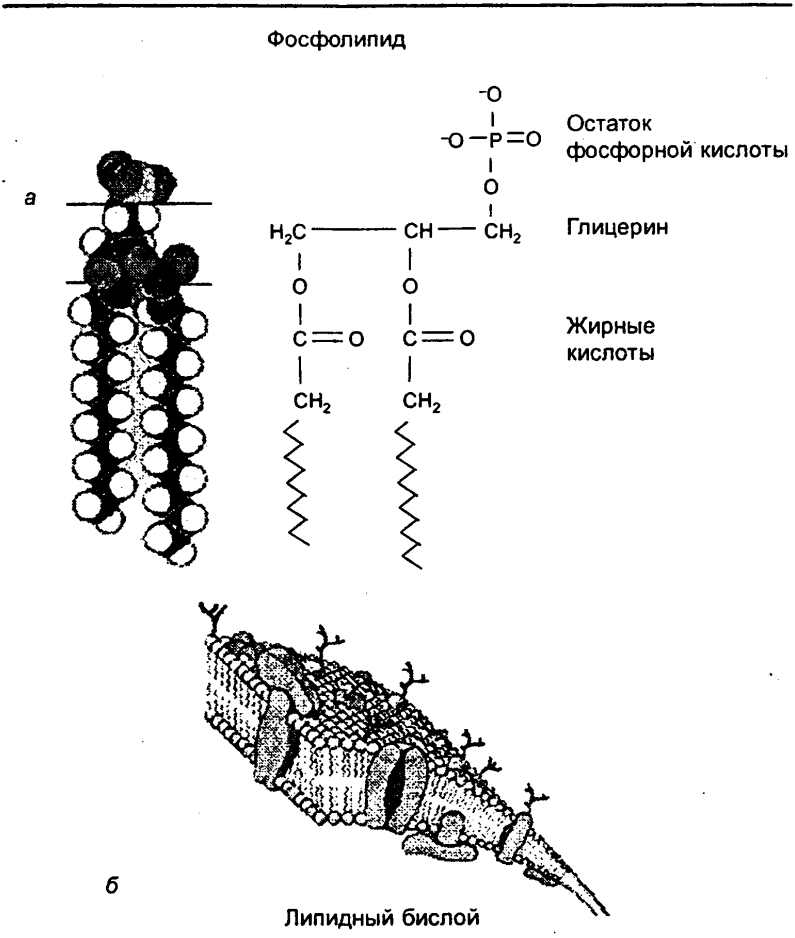


Рис. 2.6. Структура фосфолипида (*а*) и биомембраны (*б*)

пополняться за счет поступления углеводов, накапливаясь в клетках жировой ткани животных, семенах и плодах растений, жир служит запасным источником энергии;

- **защитная** и **теплоизоляционная** — толстый слой подкожного жира у китов и ластоногих благодаря низкой теплопроводности защищает их от переохлаждения, а также предохраняет органы тела животных от механических воздействий;
- **регуляторная** — некоторые липиды входят в состав гормонов половых желез и надпочечников и принимают участие в регуляции физиологических функций в организме (образование некоторых липоидов предшествует синте-

зу ряда гормонов, следовательно, этим веществам присуща и функция регуляции обменных процессов).

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ: строение и функции. Нуклеиновые кислоты — сложные органические соединения, состоящие из углерода, водорода, кислорода, азота и фосфора. Существуют два типа нуклеиновых кислот — ДНК и РНК. Они могут находиться как в ядре, так и в цитоплазме и ее органоидах. **Биологическая роль ДНК** связана с передачей наследственной информации от одного поколения к другому. ДНК содержит информацию о первичной структуре белка.

ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота — биополимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепей, соединенных друг с другом. Мономеры — *нуклеотиды* (рис. 2.7), составляющие каждую из цепей ДНК, представляют собой сложные органические соединения. Каждый **нуклеотид ДНК** состоит из одного из 4 типов **азотистых оснований** (рис. 2.8): *пуриновых* (аденин (А), гуанин (Г)) или *пиримидиновых* (цитозин (Ц), тимин (Т)), пентозы — **дезоксирибозы** и остатка **фосфорной кислоты**.

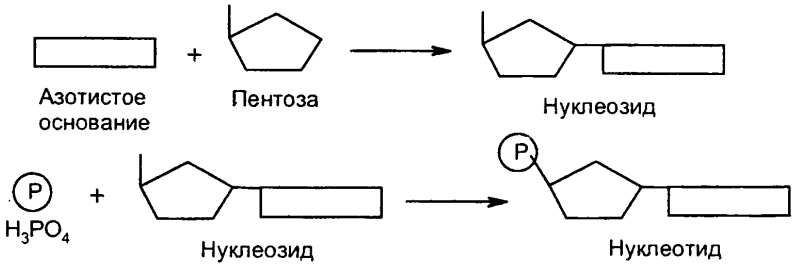


Рис. 2.7. Структура нуклеотида

В каждой цепи ДНК (рис. 2.9) нуклеотиды соединяются между собой ковалентными связями: дезоксирибоза одного нуклеотида соединяется с остатком фосфорной кислоты последующего нуклеотида. Две цепи объединяются в единую молекулу **водородными связями**, возникающими между азотистыми основаниями, входящими в состав нуклеотидов, образующих разные цепи. Пространственная конфигурация азотистых оснований различна, и количество таких связей между разными азотистыми основаниями нео-

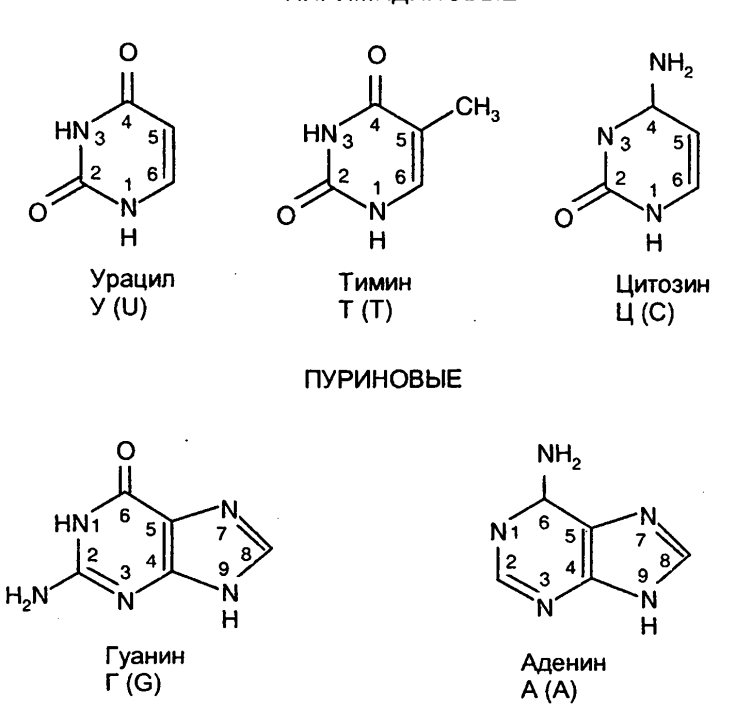


Рис. 2.8. Азотистые основания

динаково. Вследствие этого они могут соединяться только попарно: азотистое основание А (аденин) одной цепочки полинуклеотида всегда связано двумя водородными связями с Т (тимином) другой цепи, а Г (гуанин) — тремя водородными связями с азотистым основанием Ц (цитозином) противоположной полинуклеотидной цепочки. Такая способность к избирательному соединению нуклеотидов, в результате чего формируются пары А=Т и Г≡Ц, называется **комплементарностью**. Если известна последовательность оснований в одной цепи (например, Т—Ц—А—Т—Г), то благодаря принципу комплементарности (дополнительности) известна и противоположная последовательность оснований (А—Г—Т—А—Ц).

Цепи нуклеотидов образуют правозакрученные объемные спирали по 10 оснований в каждом витке. Последовательность соединения нуклеотидов одной цепи противоположна

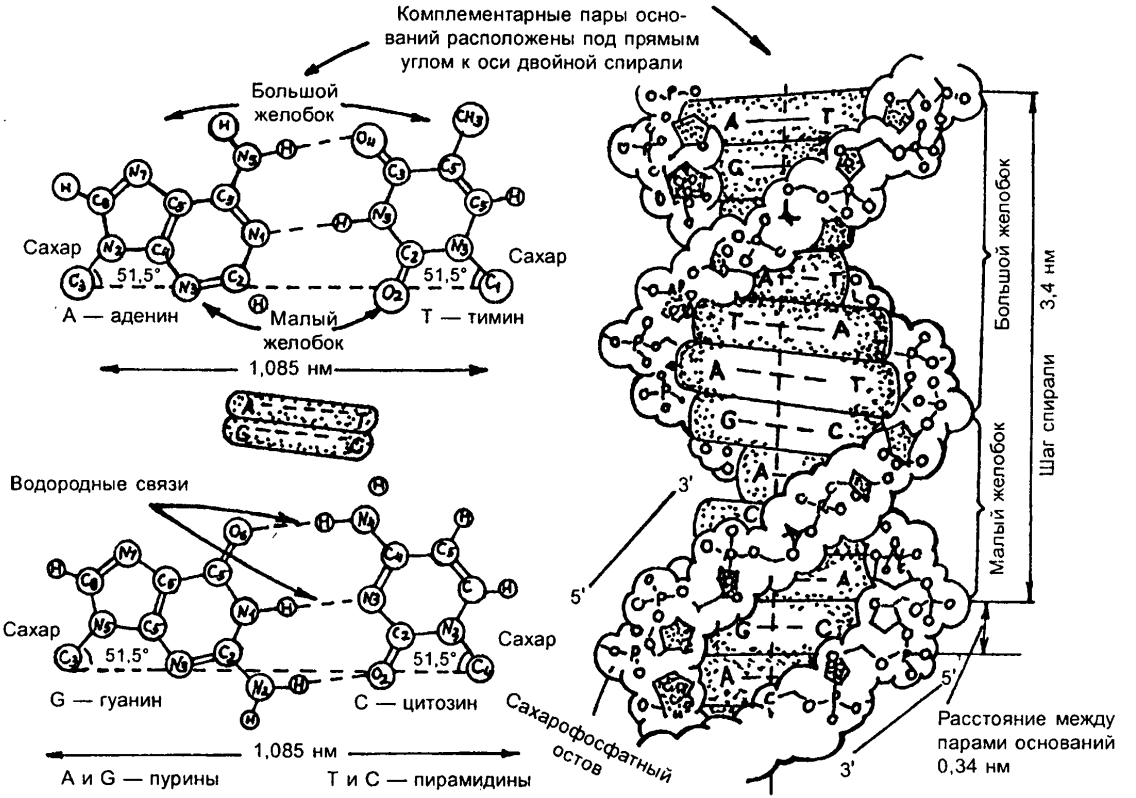


Рис. 2.9. Схема строения молекулы ДНК

таковой в другой, т. е. цепи, составляющие одну молекулу ДНК, разнонаправленны, или антипараллельны: последовательность межнуклеотидных связей в двух цепях направлена в противоположные стороны: 3' → 5' и 5' → 3'. Сахарофосфатные группировки нуклеотидов находятся снаружи, а азотистые основания внутри. Цепи, закрученные друг относительно друга, а также вокруг общей оси, образуют **двойную спираль**. Структуру нуклеиновых кислот впервые установили Дж. Уотсон и Ф. Крик в 1953 г. Эта модель ДНК получила экспериментальное подтверждение и сыграла важную роль в развитии молекулярной биологии и генетики.

В одной молекуле ДНК насчитывается 10–25 тыс. пар нуклеотидов. ДНК существует в трех формах: *ядерная* (в хромосомах), *митохондриальная* и *пластидная*. Количество ДНК в ядре строго постоянно: например, у человека в соматических клетках $6{,}6 \cdot 10^{-12}$ г, в половых — $3{,}3 \cdot 10^{-12}$ г. Молекулы ДНК во много раз больше макромолекул белка. Длина одной молекулы составляет десятки и сотни микрон; молекулярная масса — десятки и сотни углеродных единиц (например, у ДНК некоторых вирусов — 150 млн у. е.).

При соединении ДНК с определенными белками (гистонами) степень спирализации молекулы повышается (рис. 2.10) — возникает **суперспираль ДНК**, толщина которой существенно возрастает, а длина сокращается. Такую молекулу, тщательно «упакованную» белками, можно наблюдать в световой микроскоп во время деления клеток в виде хорошо окрашивающегося вытянутого тельца — **хромосомы**.

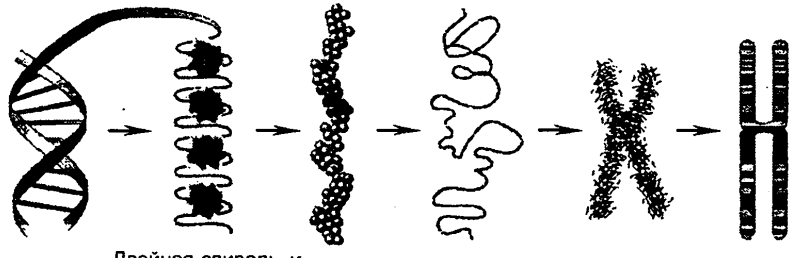


Рис. 2.10. Образование хромосом в результате конденсирования ДНК с белками в 10 000 раз

РНК — рибонуклеиновая кислота — представляет собой полимер, мономерами которого являются нуклеотиды, близкие к нуклеотидам ДНК. Азотистые основания трех нуклеотидов те же самые, что входят в состав ДНК (аденин, гуанин, цитозин), четвертое основание — **урацил** (У) присутствует только в молекуле РНК (вместо тимина). Нуклеотиды РНК отличаются от нуклеотидов ДНК и по строению входящего в их состав углевода: они включают другую пентозу — **рибозу** (вместо дезоксирибозы). В цепочке РНК нуклеотиды соединяются благодаря образованию ковалентных связей между рибозой одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого.

По структуре различают двухцепочечные и одноцепочечные РНК. Двухцепочечные РНК — хранители генетической информации у ряда вирусов, т. е. выполняют у них функции хромосом. Одноцепочечные РНК переносят информацию о последовательности аминокислот в белках, т. е. о структуре белков, от хромосом к месту их синтеза, и участвуют в синтезе белков.

Существует несколько видов одноцепочечных РНК. Их названия обусловлены выполняемой функцией или местонахождением в клетке:

- **рибосомные РНК (рРНК)** содержатся в рибосомах, составляют большую часть РНК цитоплазмы (до 80–90%); молекулы рРНК относительно невелики и состоят из 3–5 тыс. нуклеотидов;
- **информационные РНК (иРНК)** находятся в ядре и цитоплазме, переносят к рибосомам информацию о последовательности аминокислот в белках, которые должны синтезироваться, размер этих РНК зависит от длины участка ДНК, на котором они синтезированы, молекулы иРНК могут состоять из 300–30 000 нуклеотидов;
- **транспортные РНК (тРНК)** находятся только в цитоплазме клеток, представляют собой короткие молекулы из 75–100 нуклеотидов (рис. 2.11), выполняют несколько функций: доставляют аминокислоты к месту синтеза белка и осуществляют точную ориентацию аминокислоты (по принципу комплементарности) на рибосоме; тРНК имеют два активных центра, один из которых соединяется с определенной аминокислотой, а другой, состоящий из трех нуклеотидов

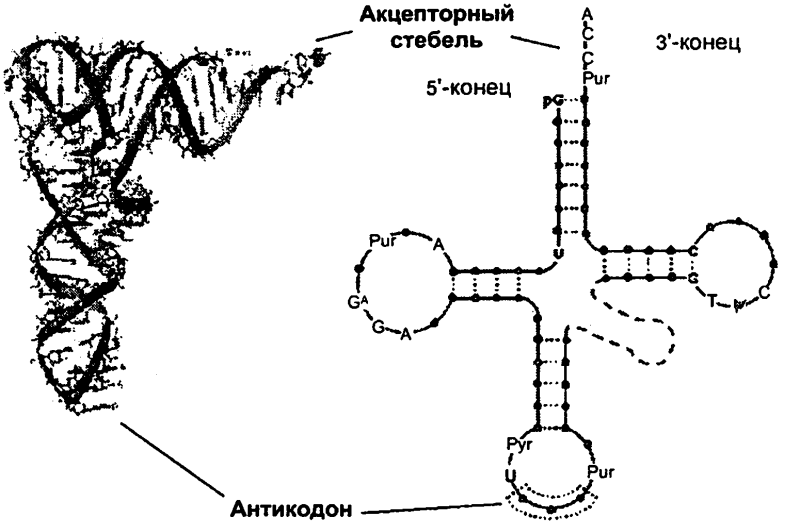


Рис. 2.11. Структура тРНК

(антикодон), служит для комплементарного соединения с молекулой иРНК.

АТФ — аденозинтрифосфорная кислота — сложное органическое соединение (рис. 2.12). По химической структуре это нуклеотид, содержащий одно азотистое основание — аденин, углевод — рибозу и 3 молекулы фосфорной кислоты. В АТФ 2 концевых остатка фосфорной кислоты связаны макроэргической (богатой энергией) связью, при расщеплении которой выделяется большое количество энергии (40 кДж). АТФ играет центральную роль в энергетических превраще-

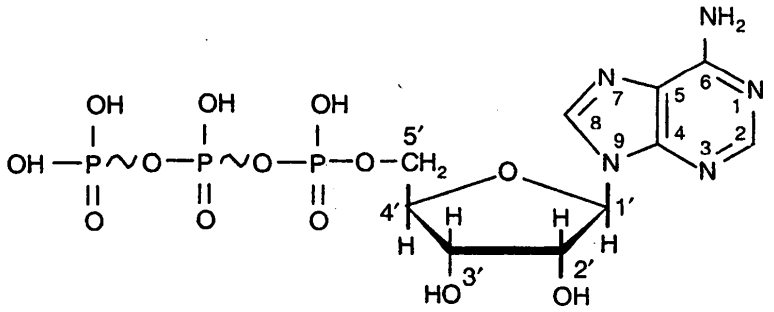


Рис. 2.12. Структура АТФ

ниях в клетке, является универсальным аккумулятором энергии в клетке.

Молекула АТФ очень неустойчива. При взаимодействии ее с водой и под влиянием ферментов отщепляется одна молекула фосфорной кислоты и АТФ превращается в **АДФ** — аденозиндифосфат.

$$АТФ \longrightarrow АДФ + Ф_н + энергия.$$

При отщеплении двух молекул H_3PO_4 образуется **АМФ** — аденозинмонофосфат. Отделение каждого остатка происходит с разрывом фосфор-кислородных связей и выделением 40 кДж энергии (при разрыве обычных ковалентных связей — 12 кДж), поэтому эти связи называют *макроэргическими*. Их обозначают знаком ~. В молекуле АТФ таких связей две.

При синтезе АТФ из АМФ или АДФ происходит присоединение молекул фосфорной кислоты с образованием макроэргических связей, в которых запасается энергия. В животной клетке синтез АТФ происходит на внутренних мембранах митохондрий, в растительной — в митохондриях и хлоропластах в процессе фотосинтеза. Из-за этого митохондрии называют *силовыми* (энергетическими) станциями клетки.

Энергию АТФ все клетки используют для осуществления процессов жизнедеятельности — движения, дыхания, выработки тепла, биосинтеза, нервных импульсов и др. Запас энергии в виде АТФ в клетке невелик. Запаса АТФ в мышечной ткани хватает на 20–30 сокращений. Поскольку мышца может работать часами и производить тысячи сокращений, в клетках одновременно идут два процесса — распад и синтез АТФ. К тому же клетки, выполняющие работу с затратами большого количества энергии, содержат больше митохондрий (мышечные клетки).

Для восполнения израсходованной АТФ используется энергия, освобождаемая при окислении углеводов, липидов и других веществ, поступающих с пищей.

2.4. Строение про- и эукариотической клетки

По строению клетки все живые существа делят на организмы безъядерные — **прокариоты** и ядерные — **эукариоты**.

В группу прокариот входят бактерии и цианобактерии, или сине-зеленые (цианеи), в группу эукариот — грибы, растения и животные. Таким образом, выделяют два уровня клеточной организации: прокариотический и эукариотический (табл. 2.2).

Таблица 2.2

Сравнительная характеристика клеток прокариот и эукариот

Признак	Прокариотическая клетка	Эукариотическая клетка
1	2	3
Размер клеток	0,5–10 мкм	40–100 мкм
Форма	Одноклеточные или нитчатые	Одноклеточные, нитчатые, многоклеточные
Наличие ядра	Нет четко оформленного ядра, нет ядрышка, есть нуклеоид	Есть оформленное ядро с двухмембранной ядерной оболочкой и ядерными порами
Генетический материал	Кольцевые молекулы ДНК, не соединены с белками, в цитоплазме	Линейные молекулы ДНК, соединены с белками, представлены в виде хромосом внутри ядра
Набор хромосом и деление клетки	1n – 1 группа сцепления, нет митоза, нет мейоза, есть конъюгация, бинарное деление	1n, 2n, 4n и т. д. митоз, мейоз
Синтез белка	70 S рибосомы, нет эндоплазматического ретикулума	80 S рибосомы, прикреплены к эндоплазматическому ретикулуму
Органоиды	Нет мембранных органоидов, микротрубочек, цитоскелета	Есть различные мембранные органоиды, цитоскелет
Цитоплазматическая ДНК	Плазмиды – маленькие кольцевые ДНК в цитоплазме	ДНК митохондрий, хлоропластов
Клеточная стенка	Толстая муреиновая оболочка (пептидогликановый слой)	Из целлюлозы (у растений), из хитина (у грибов), отсутствует (у животных)

Окончание табл. 2.2

1	2	3
Жгутики, реснички	Простые, состоят из 1 или нескольких фибрилл, работают за счет энергии протонного градиента	Сложные, состоят из 20 и более фибрилл, работают за счет энергии АТФ
Дыхание и азотфиксация	В мезосомах или цитоплазматических мембранах (анаэробы, аэробы), некоторые способны к азотфиксации	Аэробное дыхание в митохондриях, не способны к азотфиксации
Тип питания	Фото- и хемоавтотрофный, гетеротрофный	Фотоавтотрофный и гетеротрофный

Строение прокариотической клетки. Основная особенность строения прокариот (рис. 2.13) — **отсутствие ядра**, ограниченного оболочкой. Наследственная информация у бактерий заключена в одной хромосоме. Хромосома прокариот, состоящая из одной кольцевой молекулы ДНК, погружена в цитоплазму. ДНК не образует комплексов с белками, поэтому все гены, входящие в состав хромосомы, «работают», т. е. с них непрерывно считывается информация.

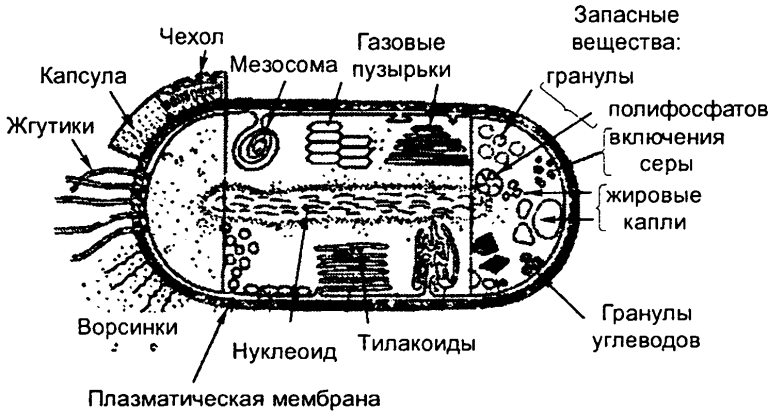


Рис. 2.13. Схема строения прокариотической клетки

Клетка окружена мембраной, отделяющей цитоплазму от клеточной стенки (у бактерий и цианей). В цитоплазме мембран мало, и они представляют собой впячивания наружной цитоплазматической мембраны. Совсем отсутствуют органоиды, окруженные мембраной (митохондрии, пластиды и др.). Синтез белков осуществляется рибосомами, имеющими меньший размер, чем у эукариот. Все ферменты, обеспечивающие процессы жизнедеятельности, диффузно рассеяны в цитоплазме или прикреплены к внутренней поверхности цитоплазматической мембраны. Только у синезеленых фотосинтетический аппарат локализован в сложно устроенном мембранном комплексе. Клеточные стенки прокариот построены очень своеобразно и включают соединения, не встречающиеся у эукариот. Прокариоты имеют органоиды движения — жгутики, не совпадающие по своей организации со жгутиками и ресничками эукариот.

Многие прокариотические организмы (большинство сине-зеленых «водорослей» и ряд бактерий) имеют газовые вакуоли. Многим бактериям свойственны анаэробный тип обмена и способность так же, как цианеям, к фиксации молекулярного азота.

Обычно прокариоты размножаются делением надвое. После удлинения клетки постепенно образуется поперечная перегородка, а затем дочерние клетки расходятся или остаются связанными (у бактерий) в характерные группы — цепочки, пакеты и т. д.

Строение эукариотической клетки. Эукариотические клетки — от одноклеточных растений и простейших (корненожки, жгутиковые, инфузории и др.) до многоклеточных растений, грибов и животных — отличаются и сложностью, и разнообразием строения. Но из тысяч типов клеток, характеризующихся специфическими особенностями, можно выделить общие черты строения. Каждая клетка состоит из двух важнейших, неразрывно связанных частей — **цитоплазмы** и **ядра**.

Структурно-функциональная организация цитоплазмы. Органоиды.

Цитоплазма — живое содержимое клетки, кроме ядра. Снаружи цитоплазма ограничена клеточной мембраной (**плазмалеммой**), внутри — мембраной ядерной оболочки.

У растительных клеток имеется еще и внутренняя пограничная мембрана — **тонопласт**, отделяющий клеточный сок и образующий **вакуоль**.

В **состав цитоплазмы** входят следующие органеллы:

- **гиалоплазма**;
- **мембранные компоненты** — плазмалемма, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы (одномембранные), митохондрии и пластиды (двухмембранные), вакуоли;
- **немембранные компоненты** — рибосомы, центриоли (немембранные), микротрубочки, органоиды специального назначения.

В цитоплазме находится целый ряд структур-органоидов, каждая из которых обладает определенной функцией и имеет закономерные особенности строения и поведения в различные периоды жизнедеятельности клетки. Есть органоиды, свойственные всем клеткам эукариот: митохондрии, клеточный центр, аппарат Гольджи, рибосомы, эндоплазматическая сеть, лизосомы. Имеются органоиды, присущие только определенным типам клеток: миофибриллы, реснички, хлоропласты и др.

Все пространство между органеллами заполнено коллоидной системой в состоянии золя или геля — **гиалоплазмой**, где осуществляются физиологические процессы и химические реакции, происходит перемещение органелл. Гиалоплазма содержит большое количество воды и представляет собой коллоидный раствор органических веществ (преобладают белки) и минеральных солей. Состав гиалоплазмы определяет осмотические свойства клетки.

Органоиды — постоянные, жизненно важные составные части клеток. В цитоплазме откладываются также различные вещества — **включения** — непостоянные структуры цитоплазмы, которые в отличие от органоидов то возникают, то исчезают в процессе жизнедеятельности клетки (плотные включения называют **гранулами**, жидкие — **вакуолями**). В процессе жизнедеятельности в клетках накапливаются **продукты обмена веществ** (пигменты, белковые гранулы в секреторных клетках) или **запасные питательные вещества** (глыбки гликогена, капли жира). В основе структурной организации клеток лежит мембранный принцип строения, т. е.

клетка в основном построена из мембран. Все мембраны имеют сходное строение.

Строение цитоплазматической мембраны. В настоящее время принята модель жидкостно-мозаичного строения мембран. Биологическая мембрана (рис. 2.14) образована двумя рядами фосфолипидов, в которые на разную глубину с наружной и внутренней стороны погружены молекулы белков (рецепторы, ферменты, ионные каналы и др.). Толщина мембраны составляет от 6 до 10 нм.

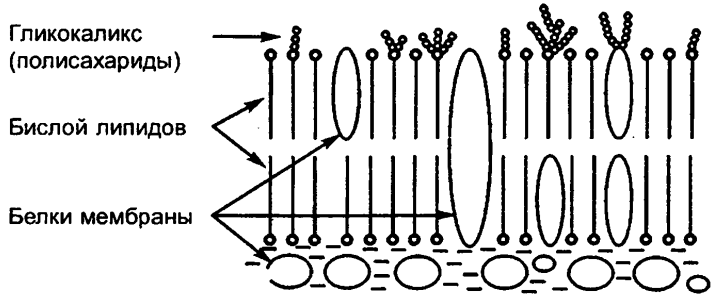


Рис. 2.14. Схема строения цитоплазматической мембраны

Основой мембраны является двойной липидный слой, в котором гидрофобные хвосты молекул обращены внутрь, а гидрофильные головки — наружу. Липиды представлены **фосфолипидами** — производными глицерина или сфингозина. С липидным слоем связаны **белки**: они могут примыкать к липидному слою (периферические белки), погружаться в него или же пронизывать насквозь (интегральные (трансмембранные) белки). Функции мембранных белков различны: поддержание структуры мембран, получение и преобразование сигналов из окружающей среды, транспорт некоторых веществ, катализ реакций, происходящих на мембранах. **Свойства биомембраны** следующие:

- **асимметрия** — состав наружного и внутреннего слоев белков и липидов различен, кроме того, плазматические мембраны животных клеток снаружи имеют слой гликопротеинов (гликокаликс, выполняющий сигнальную и рецепторную функции, а также имеющий значение для объединения клеток в ткани);
- **полярность** — внешняя сторона мембраны несет положительный заряд, а внутренняя — отрицательный;

• **текучесть** — мембрана не представляет собой жесткую структуру — большая часть входящих в ее состав белков и липидов может перемещаться в плоскости мембраны;

• **избирательная проницаемость** — мембраны живых клеток пропускают помимо воды лишь определенные молекулы и ионы растворенных веществ.

Функции биомембраны таковы:

• отграничивает содержимое цитоплазмы от внешней среды, образуя поверхность клетки, барьер, защиту от химических и механических повреждений;

• способствует формированию межклеточных контактов, секреции веществ, связыванию и проведению сигналов;

• участвует в избирательном транспорте веществ.

Поступление ионов и молекул в клетку — не пассивная диффузия, а **активный транспорт**, требующий затрат энергии. Транспорт веществ носит избирательный характер (полупроницаемость). Наружная цитоплазматическая мембрана легко проницаема для одних веществ и непроницаема для других. Например, концентрация ионов K^+ всегда выше в клетке, чем в окружающей среде. Напротив, ионов Na^+ всегда больше в межклеточной жидкости.

Химические соединения и твердые частицы могут проникать в клетку путем пино- и фагоцитоза. Мембрана клеток образует впячивания, края которых смыкаются, захватывая жидкость (**пиноцитоз**) или твердые частицы (**фагоцитоз**). Существует функциональная связь между вакуолями, доставляющими в клетку различные вещества, и лизосомами, ферменты которых расщепляют эти вещества.

Плазмалемма — наружная клеточная мембрана — ультрамикроскопическая пленка толщиной 7,5 нм, состоящая из белков, фосфолипидов и воды. Это очень эластичная пленка, хорошо смачивающаяся водой и быстро восстанавливающая целостность после повреждения. Имеет универсальное строение, типичное для всех биомембран. Пограничное положение этой мембраны, ее участие в процессах избирательной проницаемости, пиноцитозе, фагоцитозе, выведении продуктов выделения и синтеза, во взаимосвязи с соседними клетками и защите клетки от повреждений делает ее роль исключительно важной. Животные клетки снаружи от мембраны иногда бывают покрыты тонким слоем,

состоящим из полисахаридов и белков, — *гликокаликсом*. У растительных клеток снаружи от клеточной мембраны находится прочная, создающая внешнюю опору и поддерживающая форму клетки *клеточная стенка*. Она состоит из клетчатки (целлюлозы) — нерастворимого в воде полисахарида.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или эндоплазматический ретикулум, представляет собой разветвленную сеть каналов, трубочек, пузырьков и полостей в цитоплазме клетки, образованную мембранами, имеющими ультрамикроскопическое строение (диаметр трубочек 25–75 нм). Вся сеть объединена в единое целое с наружной клеточной мембраной ядерной оболочки. Особенно много каналов в клетках с интенсивным обменом веществ, по которым транспортируются синтезированные на мембранах вещества. В среднем объем эндоплазматической сети составляет от 30 до 50% всего объема клетки.

Различают два типа мембран эндоплазматической сети: **гладкую** (агранулярную) и **шероховатую** (гранулярную), несущую на себе рибосомы. На гладких мембранах находятся ферментные системы, участвующие в жировом и углеводном обмене. Такие мембраны преобладают в клетках сальных желез, где осуществляется синтез жиров, печени (синтез гликогена), в клетках, богатых запасными питательными веществами (семена растений, богатые запасными веществами — белками, углеводами, маслами).

Рибосомы прикрепляются к мембране гранулярной сети, и во время синтеза белковой молекулы полипептидная цепочка с рибосомы погружается в канал ЭПС. Основная функция шероховатых мембран — синтез белков, который осуществляется в рибосомах. Особенно много шероховатых мембран в железистых и нервных клетках.

Функции ЭПС очень разнообразны: транспорт веществ как внутри клетки, так и между соседними клетками; разделение клетки на отдельные ячейки, в которых одновременно происходят различные физиологические процессы и химические реакции. В каналах ЭПС молекулы белка приобретают вторичную, третичную и четвертичную структуры, синтезируются жиры, транспортируется АТФ, находятся ферменты. ЭПС — обязательная органелла всех живых клеток, за исключением прокариот (предъядерных) и сфор-

мировавшихся эритроцитов. Особенностью ЭПС растительных клеток является ее непрерывность во всем теле растения. Из клетки в клетку проходят каналы ЭПС, называемые **плазмодесмами** (плазменными связями). По ним осуществляются передвижение веществ и передача раздражения. В животных клетках связь между клетками существует за счет трансмембранного переноса веществ и ионов, а также синапсов. *Десмосомы* (специализированные контактные участки наружной клеточной мембраны) животных клеток скорее скрепляют клетки друг с другом, поскольку имеют волокнистое строение.

Рибосомы представляют собой субмикроскопические сферические частицы диаметром 15–35 нм, состоящие из двух субъединиц, содержащих рРНК и белки. Это органеллы клетки, на которых происходит синтез белков, характерные для всех организмов от бактерий до человека. В каждой клетке содержится по нескольку тысяч рибосом. У эукариот они более крупные — 80S, у прокариот, митохондрий и пластид — 70S. Мембран в рибосомах нет.

Рибосомальная РНК (рРНК) синтезируется в ядрышке ядра на молекуле ДНК некоторых хромосом. Там же формируются рибосомы, которые затем покидают ядро. В цитоплазме рибосомы могут располагаться свободно или быть прикрепленными к наружной поверхности мембран эндоплазматической сети (шероховатые мембраны). В зависимости от типа синтезируемого белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — *полирибосомы*. В таком комплексе рибосомы связаны длинной молекулой иРНК. Каждая рибосома в рабочем виде состоит из двух частей — субъединиц (большой и малой), которые соединяются в присутствии ионов магния на период синтеза белка, образуя комплекс с иРНК.

На рибосомах, свободно распложенных в цитоплазме, синтезируются строительные белки, необходимые для внутреннего потребления клетки; на рибосомах шероховатой ЭПС синтезируются белки, выходящие за пределы клеток или не покидающие пределы мембранных структур (секреты пищеварительных желез, расщепляющих ферменты, белки-антитела, гемоглобин), так как белковые молекулы непосредственно погружаются в каналы и цистерны ЭПС, где

из них образуются сложные молекулы, транспортируемые в нужном направлении. Рибосомы митохондрий и пластид синтезирует собственные белки для нужд этих органелл.

Аппарат Гольджи (комплекс Гольджи, или диктиосомы) представляет собой одномембранные органеллы, образующие стопки уплощенных цистерн, крупные вакуоли, ветвящиеся трубочки и мелкие пузырьки. Общее число диктиосом в клетке до 20. В состав системы мембран входят наружная мембрана ядерной оболочки — эндоплазматическая сеть — аппарат Гольджи — наружная клеточная мембрана. Аппарат Гольджи особенно развит в клетках, вырабатывающих белковый секрет, а также в нейронах, ооцитах.

Цистерны комплекса Гольджи соединены с каналами эндоплазматической сети. В этой системе происходит синтез и перенос различных соединений, а также веществ, выделяемых клеткой в виде секрета или отбросов. Синтезированные на мембранах эндоплазматической сети белки, полисахариды, жиры транспортируются к аппарату Гольджи, конденсируются внутри его структур и «упаковываются» в виде секрета, готового либо к выделению, либо к использованию в самой клетке в процессе ее жизнедеятельности.

Аппарат Гольджи участвует в обновлении биомембран (построении клеточной стенки у растений), образовании лизосом, вакуолей, накоплении углеводов. Так, при образовании пищеварительных ферментов их молекулы не выходят в цитоплазму, а погружаются в канал эндоплазматической сети, по которому доставляются в диктиосому, там упаковываются в пузырек и отделяются в виде лизосом. Лизосома принимает участие в расщеплении органических макромолекул, отработавших органелл или пищевых частиц.

Лизосомы — субмикроскопические овальные тельца, мембранные пузырьки диаметром около 0,5 мкм. В лизосомах находится более 30 типов пищеварительных ферментов, способных расщеплять белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие вещества. Лизосомы образуются или из структур комплекса Гольджи, или непосредственно из эндоплазматической сети. Они приближаются к пиноцитозным или фагоцитозным вакуолям и изливают в их полость свое содержимое.

Основная функция лизосом — участие во внутриклеточном переваривании пищевых веществ. Кроме того, лизосомы могут разрушать структуры самой клетки (удаление отмирающих органелл, целых клеток или органов) при ее отмирании, в ходе эмбрионального развития и в ряде других случаев. Лизосомы называют «орудиями самоубийства клетки», их роль значительна, особенно в условиях пищевого и кислородного голодания. В клетках растений автолизу (саморастворению) подвержены протопласты клеток сосудов, механических волокон, пробковой ткани, поскольку эти ткани состоят только из клеточных стенок, подвергшихся одревеснению или опробковению.

Митохондрии — органеллы, характерные для большинства клеток растений и животных. Имеют различную форму: сферических, овальных, цилиндрических, нитевидных телец длиной 2,0–7,0 мкм и диаметром 0,2–1,0 мкм. Количество митохондрий в разных тканях неодинаково и зависит от функциональной активности клетки: их больше там, где интенсивнее синтетические процессы (например, в печени) или велики затраты энергии (например, в грудной мышце хорошо летающих птиц).

Митохондрии (рис. 2.15) имеют двухмембранное строение (стенка митохондрий состоит из двух мембран — наружной и внутренней). Наружная мембрана гладкая, внутренняя образует различной формы выросты — трубочки в растительной клетке или кристы в клетках животных. Пространство внутри митохондрии заполнено полужидким содержимым (матриксом), куда входят ферменты, белки, липиды, соли кальция и магния, витамины, а также РНК, ДНК и рибосомы.



Рис. 2.15. Структура митохондрий

На мембранах крист располагаются многочисленные ферменты, участвующие в энергетическом обмене (встроены цепи ферментов, катализирующих синтез АТФ из АДФ и фосфата). Основная *функция* митохондрий — синтез АТФ, поэтому их называют *«энергетическими станциями клеток»*. Выделение энергии для синтеза АТФ происходит при окислении органических соединений (дыхании) на кислородном этапе диссимиляции (катаболизма).

Клеточный центр, или **центросома** — органелла немембранного строения, имеющаяся во всех клетках животных, грибов, водорослей, мхов. Состоит из двух **центриолей** — небольших телец цилиндрической формы, расположенных перпендикулярно друг другу и окруженных цитоплазмой (центросферой). Стенки центриоли образованы девятью группами микротрубочек, каждая из которых включает по три микротрубочки, а ось органоида образована парой центральных микротрубочек.

Центриоли — самовоспроизводящиеся органоиды — играют важную роль в клеточном делении, способствуя равномерному распределению хромосомного материала по дочерним клеткам. В клетке центросома располагается вблизи ядра. Во время деления клеток (в профазе) она делится на две части: одна центриоль отходит к одному полюсу клетки, вторая — к другому, определяя таким образом положение полюсов. Затем от центриолей отходят нити веретена деления и прикрепляются к центромерам хромосом. В анафазе эти нити притягивают хромосомы к полюсам клетки. По окончании деления центриоли остаются в дочерних клетках, удваиваются и образуют клеточный центр.

Цитоскелет — внутренний скелет, определяющий форму клеток, обусловливающий их способность двигаться самим и перемещать органоиды из одной части клетки в другую. Цитоскелет образован сетью белковых волокон.

Жгутики и **реснички** — органоиды движения, характерные как для одноклеточных (жгутиковые, инфузории), так и для некоторых клеток многоклеточных организмов (сперматозоиды, ряд эпителиальных клеток). Движение жгутиков и ресничек обусловлено взаимным смещением (скольжением) микротрубочек каждой пары, при котором затрачивается большое количество энергии.

Клеточное ядро — важнейшая составная часть клетки, содержащая ДНК, т. е. гены. Роль ядра исключительно велика и разнообразна. Оно является носителем наследственной информации (функция **хранения и воспроизведения генетической информации**), управляет процессами метаболизма через белки-ферменты, снабжает клетку РНК, участвует в делении клетки и оплодотворении, регулирует изменение общего числа органоидов клетки, обеспечивает подвижность одноклеточных организмов (функция **регуляции процессов обмена веществ**, протекающих в клетке).

Ядро — обязательный компонент клеток растений и животных, за исключением предъядерных (бактерии, цианобактерии, лучистые грибы) организмов. Организмы, имеющие в клетках ядро, относятся к ядерным, или ***эукариотам*** (от греч. *эу* — настоящий, *карион* — ядро, т. е. имеющие настоящее ядро). Организмы, лишенные ядра, называются ***прокариотами*** (от лат. *про* — до), т. е. доядерные или предъядерные.

Большинство клеток имеет одно ядро. Нередко можно наблюдать 2–3 ядра в одной клетке (у инфузории типа простейших, в члениках грибов). Известны и многоядерные клетки (это клетки печени, костного мозга, мышцы, соединительная ткань у животных, стенки пыльников у растений). У низших грибов и неклеточных водорослей могут быть десятки и сотни ядер.

Ядро обычно шаровидной формы, но если клетка сильно вытянута, то оно становится веретеновидным (может быть лопастным, подковообразным или ветвистым). У молодых клеток ядро расположено в центре, у зрелых — смещается в сторону. Диаметр ядра 5–20 мкм.

Строение ядра. Ядро отделено от цитоплазмы ядерной оболочкой. В его состав входят ядерный сок, ядрышко и хроматин (хромосомы).

Ядерная оболочка — двухмембранная пористая структура, отделяющая содержимое ядра от цитоплазмы. Наружная ядерная мембрана с поверхности, обращенной в цитоплазму, покрыта рибосомами, внутренняя мембрана гладкая. Выросты внешней ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети. Обмен веществ между ядром и цитоплазмой осуществляется двумя основными пу-

тями: через ядерные поры и вследствие отшнуровывания впячиваний и выростов ядерной оболочки.

Для ядерной оболочки характерны **ядерные поры,** представляющие собой комплекс, состоящий из круглого отверстия диаметром 80–90 нм и окружающих его гранул. Число пор может меняться в зависимости от активности процессов в клетке. Через поры из ядра в цитоплазму выходят молекулы иРНК, тРНК, рибосомы (субъединицы), а в ядро поступают нуклеотиды, белки, ферменты, АТФ, вода, ионы, т. е. через них идет непрерывный обмен. В процессе эволюции ядерная оболочка образовалась позднее, чем другие структуры ядра, поэтому у предъядерных организмов ее нет. Появление ядерной оболочки внесло известный порядок в расположение хромосом и в процессы, связанные с репликацией ДНК и удвоением хроматид. Таким образом, ядерная оболочка, с одной стороны, служит преградой между цитоплазмой и содержимым ядра, а с другой — связана с ЭПС своей клетки, а через нее и с другими клетками.

Ядерный сок (кариолимфа, или нуклеоплазма) — полужидкое вещество, представляющее собой коллоидный раствор белков и нуклеиновых кислот, углеводов, ферментов, минеральных солей. В состав ядерного сока входят ферменты, рибосомальные и структурные белки хромосом, нуклеотиды, аминокислоты, а также продукты деятельности ядрышка и хроматина.

По структуре и составу сходен с гиалоплазмой. Ядерный сок заполняет пространство между ядерными структурами, участвует в транспорте веществ, нуклеиновых кислот. При делении клетки смешивается с гиалоплазмой. По окончании деления в телофазе концентрируется в ядре.

Ядрышко — ядерная структура шаровидной формы, напоминающая клубок нитей (плотное округлое тельце, погруженное в ядерный сок). Имеется только в неделящихся ядрах в количестве от 1 до 5–7 и более. Во время митоза исчезает, а после завершения деления возникает вновь.

Ядрышко состоит из белка и рРНК, образуется на вторичной перетяжке ядрышковой хромосомы (ядрышко образуется вокруг участка хромосомы, в котором закодирована структура рРНК; этот участок хромосомы — ген, носит название *ядрышкового организатора*, на нем происходит синтез рРНК).

Если ядрышек более чем одно, то имеется столько же ядрышковых хромосом. В ядрышках на ДНК вторичной перетяжки синтезируется РНК, которая вместе с поступающими из цитоплазмы белками образует субъединицы рибосом. Во время деления клетки ядрышко распадается, а в телофазе вновь формируется. В каждой клетке независимо от числа ядрышек количество ядрышкового материала одинаково.

Хроматин, хромосомный материал — глыбки, гранулы и сетевидные структуры ядра, интенсивно окрашивающиеся некоторыми красителями.

Различают генетически неактивный хроматин — *гетерохроматин* и активный — *эухроматин* (рис. 2.17). Гетерохроматин образован в разной степени спирализованными участками хромосом, неактивными в генетическом отношении, содержит гены, которые либо использовались на более ранних этапах индивидуального развития, либо еще не включались в «работу». Генетически активный хроматин — эухроматин полностью деспирализован и в световой микроскоп не виден. В состав эухроматиновых участков хромосом входят гены, в продуктах которых (в иРНК) закодированы все особенности строения и функциональной активности конкретной клетки.

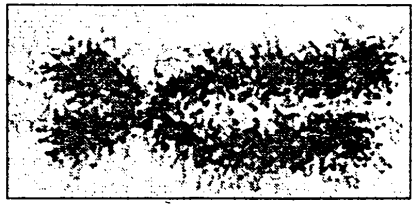


Рис. 2.16. Электронная микрофотография хромосомы 12 человека

Сравнительная характеристика растительной и животной клеток. В растительной клетке есть органоиды, свойственные и животной клетке: ядро, эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи. Вместе с тем она отличается от животной клетки следующими признаками: 1) прочной целлюлозной клеточной стенкой; 2) особыми органоидами — пластидами, в которых происходит фотосинтез; 3) развитой системой вакуолей, в значительной мере обусловливающих осмотические свойства клеток (рис. 2.17– 2.18).

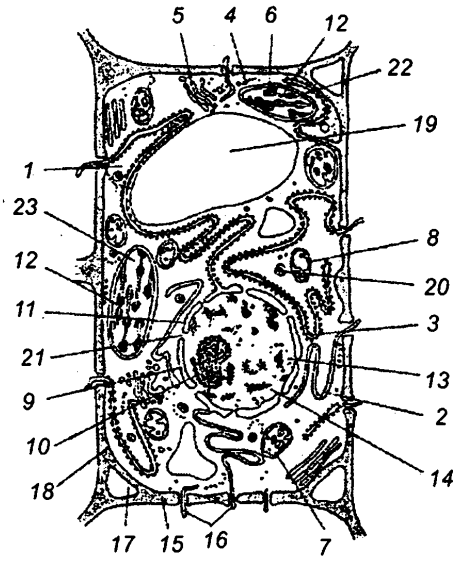


Рис. 2.17. Строение растительной клетки:
1 — цитоплазма; 2 — гладкая эндоплазматическая сеть; 3 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 4 — свободные рибосомы; 5 — аппарат Гольджи; 6 — хлоропласт; 7 — лейкопласт; 8 — митохондрия; 9 — ядро; 10 — ядрышко; 11 — ядерная оболочка; 12 — ламеллы хлоропласта (тилакоиды стромы); 13 — ядерный сок, кариолимфа; 14 — хроматин; 15 — клеточная стенка; 16 — поры в клеточной стенке; 17 — межклеточное пространство; 18 — наружная клеточная мембрана (плазмалемма); 19 — вакуоль; 20 — лизосома; 21 — пора в ядерной оболочке; 22 — грана хлоропласта; 23 — строма хлоропласта

Клеточная стенка растительной клетки — структура, отлагающаяся поверх клеточной (плазматической) мембраны. Свойственна растительным клеткам, а также клеткам грибов и прокариот, но не встречается в животных клетках. Во время деления клетки и непосредственно после него отлагается **первичная клеточная стенка**, состоящая из целлюлозных волокон, погруженных в матрикс (содержит пектиновые вещества и гемицеллюлозу). Клеточные стенки хорошо гидратированы — вода может составлять до 70% их массы. По свободному пространству клеточной стенки (т. е. между целлюлозными волокнами) вода перемещается свободно (почти как по фильтровальной бумаге). У большинства растительных клеток клеточная стенка продолжает нарастать и утолщаться, постепенно превращаясь во **вторичную клеточ-**

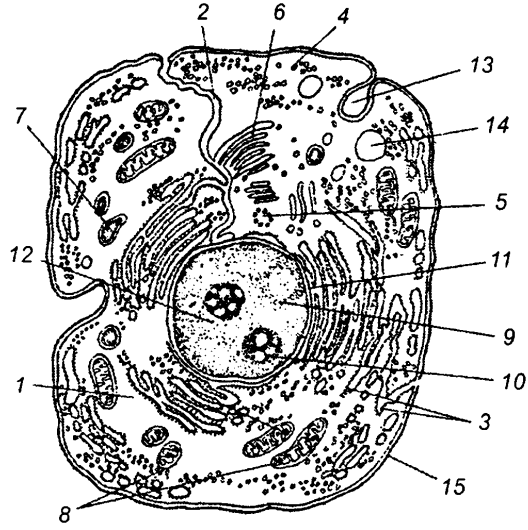


Рис. 2.18. Строение животной клетки:
1 — цитоплазма; 2 — гладкая эндоплазматическая сеть; 3 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 4 — свободные рибосомы; 5 — клеточный центр; 6 — аппарат Гольджи; 7 — лизосома; 8 — митохондрия; 9 — хроматин; 10 — ядрышко; 11 — ядерная оболочка; 12 — ядерный сок; 13 — пиноцитозный пузырек; 14 — сократительная вакуоль; 15 — наружная клеточная мембрана

ную стенку — малообводненную, плотную, которая затем может оставаться целлюлозной или видоизменяться: одревеснеть или опробковеть. Клеточные стенки придают механическую прочность каждой растительной клетке в отдельности и всему растению в целом. Они обеспечивают тургесцентность клеток, а также предохраняют клетки от разрыва в гипотонической среде. Через стенку проходят **плазмодесмы** — мостики, связывающие клетки друг с другом.

Пластиды — органеллы (рис. 2.19), характерные для растительных клеток, имеют двухмембранное строение. Они имеют округлую или овальную форму, длиной 4–12 мкм, диаметром 1–3 мкм. Существуют три вида пластид — лейкопласты, хлоропласты и хромопласты. Пластиды образуются из пропластид и размножаются путем деления. Кроме того, пластиды одного типа могут превращаться в другие. Самые простые по строению — *лейкопласты* (например, в клетках клубня картофеля), одни из них запасают крахмал, другие

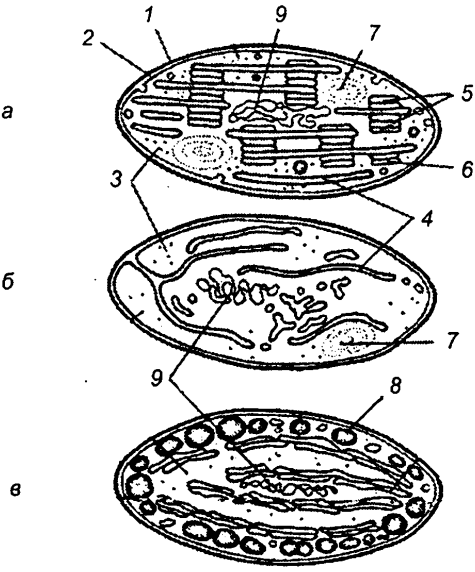


Рис. 2.19. Строение пластид растительной клетки:
а — хлоропласт; б — лейкопласт; в — хромопласт; 1 — внешняя мембрана; 2 — внутренняя мембрана, 3 — матрикс (строма); 4 — тилакоиды стромы (ламеллы); 5 — грана; 6 — тилакоид граны; 7 — крахмальное зерно; 8 — каротиноиды в каплях липидов; 9 — ДНК

на свету могут превращаться в хлоропласты (в результате чего клубень зеленеет). Осенью хлоропласты превращаются в *хромопласты*, и зеленые листья и плоды становятся красными, желтыми, оранжевыми. Эти переходы одного типа пластид в другой необратимы. Из всех пластид наибольшую роль в жизнедеятельности клетки играют *хлоропласты*, в которых осуществляется **фотосинтез.** Пластиды, как и митохондрии, являются полуавтономными органеллами, так как имеют собственный генетический аппарат (ДНК, РНК), рибосомы и синтезируют собственные белки. Эта их особенность послужила основой гипотезы о симбиотическом происхождении хлоропластов от сине-зеленых предъядерных организмов, захваченных в процессе фагоцитоза более крупной гетеротрофной клеткой. У одноклеточного животного эвглены зеленой также имеются пластиды — *хроматофоры*, поэтому для нее характерно автотрофное питание.

Хлоропласты — двухмембранные органеллы, содержащие хлорофилл и осуществляющие фотосинтез. Характерны только для растительных клеток. У водорослей носителями хлорофилла являются *хроматофоры* — предшественники пластид, они же встречаются у животного — эвглены зеленой (имеют разнообразную форму).

В клетке находится в среднем 10–30 (до 1000) хлоропластов. Длина пластиды составляет 5–10 мкм, толщина — 1–3, ширина — 2–4 мкм. Хлоропласты высших растений имеют форму двояковыпуклой линзы, наиболее рационально улавливающей свет. Хлоропласты покрыты наружной гладкой мембраной, в то время как внутренняя мембрана образует в полости пластиды структуры, называемые *тилакоидами* (мешочками). Дисковидные тилакоиды формируют **граны** (уложенные подобно стопке монет), а трубковидные тилакоиды — **тилакоиды стромы**, соединяющие все граны в единую систему. В одной гране содержится от нескольких до 50 тилакоидов, а число гран в хлоропласте достигает 40–60. Пространство между тилакоидами стромы и гранами заполнено основным веществом — *стромой*, состоящей из белков, липидов, углеводов, ферментов, АТФ. Кроме того, в строме находятся пластидная ДНК, РНК, рибосомы. Мембраны тилакоидов имеют типичное строение, но в отличие от других органелл они содержат красящие вещества — **пигменты** — **хлорофилл** — зеленый (*хлорофилл* — основной пигмент, связан с глобулярными белками в белково-пигментные комплексы, расположенные по наружной стороне мембраны тилакоидов гран) и **каротиноиды** — красно-оранжево-желтые (*каротиноиды* — дополнительные пигменты, находятся в липидном слое мембраны, где они не видны, так как растворены в жирах, но место их расположения точно соответствует белково-пигментному комплексу, поэтому пигменты в мембранах не образуют непрерывного слоя, а распределены мозаично).

Строение хлоропластов тесно связано с их функцией, в них происходит **фотосинтез**: на мембранах тилакоидов гран проходят **световые реакции**, в строме — фиксация углерода (**темновые реакции**).

2.5. Метаболизм: энергетический и пластический обмен, их взаимосвязь

Обмен веществ и преобразование энергии в клетке — основа жизнедеятельности организма. **Метаболизм (обмен веществ и энергии)** — совокупность ферментативных химических реакций биосинтеза и расщепления веществ в живой клетке. Это единый процесс, свойственный всем живым организмам, который складывается из двух взаимно противоположных процессов — анаболизма и катаболизма (табл. 2.3).

Таблица 2.3

Метаболизм (обмен веществ и энергии)

Анаболизм (пластический обмен)	Катаболизм (энергетический обмен)
Синтез более сложных полимерных веществ из простых мономеров	Расщепление сложных полимерных веществ до простых мономеров
Поглощение энергии АТФ	Выделение энергии и синтез АТФ
Обеспечение клетки строительным материалом	Обеспечение клетки энергией для жизнедеятельности

Анаболизм, или пластический обмен, — совокупность реакций биологического синтеза, идущих с затратой энергии АТФ: из простых веществ, поступающих в клетку извне, образуются сложные органические вещества, происходит **ассимиляция**. Наиболее интенсивно пластический обмен происходит в процессе роста организма. Наиболее важные процессы анаболизма — фотосинтез и биосинтез белка.

Катаболизм, или энергетический обмен, — процесс расщепления (**диссимиляция**) сложных органических веществ (пищевых, запасных) до простых веществ, идущий постепенно, в три этапа: I — подготовительный, II — бескислородный (гликолиз), III — кислородный, с выделением энергии АТФ. При этом обязательно участвуют ферменты и выделяется энергия, необходимая для синтеза АТФ и согревания организма (тепловая). Вся энергия, необходимая гетеротрофному организму для жизнедеятельности, получается в

результате расщепления органических веществ пищи. Чем больше организм испытывает физические нагрузки, тем больше энергии должна содержать пища и, наоборот, при легкой физической нагрузке пища должна быть малокалорийной.

ФЕРМЕНТЫ — высокомолекулярные соединения белковой природы, присутствующие во всех живых клетках и играющие роль биологических катализаторов. Синтезируются из аминокислот на рибосомах в соответствии с генетическим кодом. Ферменты способны увеличивать скорость химических реакций в десятки миллионов раз по сравнению с таковыми в отсутствие фермента.

Подавляющее большинство ферментов по своей химической природе являются белками (хотя ферментативной активностью могут обладать и молекулы РНК — рибозимы), имеют сложное строение и обычно обладают четвертичной структурой. Ферменты могут иметь в своем составе и небелковые компоненты, такие как ионы металлов, либо витамины или их предшественники (именно этим и определяется важная роль витаминов в организме). Белковая часть фермента называется *апоферментом*, небелковая — *кофактором* (если это ион металла или простое неорганическое вещество) или *коферментом (коэнзимом)*, если это органическое соединение.

Механизм действия фермента в химической реакции заключается в том, что он снижает энергию активации субстратов. Ферменты высокоспецифичны, т. е. каждый фермент катализирует определенные типы реакций (со «своим» субстратом). Пространственная конфигурация фермента и субстрата соответствует друг другу подобно тому, как «ключ замку» или «рука перчатке».

Согласно общепринятой гипотезе индуцированного соответствия Д. Кошланда, связывание субстрата и фермента вызывает в ферменте небольшие изменения формы молекулы, в результате чего каталитические группы фермента в его активном центре ориентируются таким образом, что становится возможным образование конечного продукта. Согласно современной классификации все ферменты подразделяются на шесть классов в зависимости от типа катализируе-

мых реакций (*оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы, синтетазы*).

В клетках функционируют ферментные системы противоположного действия, что обеспечивает регуляцию жизнедеятельности: одни ферменты участвуют в анаболизме (синтезе органических веществ), другие — в катаболизме (расщеплении). Ни один процесс в клетке не проходит без участия ферментов. При этом ферменты действуют в строго определенной последовательности, они специфичны для каждого вещества и ускоряют только определенные реакции. В клетках работают многочисленные ферментные конвейеры: с веществом производятся определенные превращения, пока не будет создан «готовый продукт» — строительный блок, полимер или конечный продукт метаболизма.

С обязательным участием ферментов происходят репликация (самоудвоение) ДНК, синтез РНК, белков, АТФ, фотосинтез, дыхание и другие процессы. Ферменты ускоряют химические процессы в клетках в миллионы раз. В народном хозяйстве также широко применяют ферменты: они используются в пищевой промышленности (приготовление безалкогольных напитков, консервов, колбас, копченостей); животноводстве (приготовление кормов); медицине (изготовление лекарств и питательных сред); в производстве ряда фотоматериалов, при обработке льна, конопли и других волокнистых культур, а также кожи, бумаги.

Значение метаболизма в целом заключается в следующем:

- поглощение энергии Солнца (растением) и создание органического вещества и пищи (животным);
- расщепление пищевых веществ до макромолекул — будущих «строительных блоков»;
- сборка (синтез) из «строительных блоков» белков, жиров, нуклеиновых кислот, углеводов и других веществ;
- разрушение (расщепление) созданных организмом органических веществ до конечных неорганических — CO_2 и H_2O.

Метаболизм растений (фотосинтезирующие автотрофы) и животных (гетеротрофы) существенно различается. В живом организме анаболизм и катаболизм должны быть уравновешены. Если один процесс существенно преобладает над другим, то обмен веществ и энергии нарушается и, следова-

тельно, нарушается жизнедеятельность клетки, а затем и всего организма.

Метаболизм живой клетки отличается от тепловых процессов неживых тел тем, что живая клетка постоянно черпает энергию из окружающей среды, а та энергия, которая освобождается при расщеплении органических веществ, не рассеивается, а вновь используется на синтез новых веществ, благодаря чему клетка поддерживает свое существование, сопротивляется процессам, ведущим к изменению ее структуры и потере энергии. Неживые же тела теряют свою энергию безвозвратно, так как она переходит в теплоту и рассеивается.

СПОСОБЫ ПОЛУЧЕНИЯ ЭНЕРГИИ. Живые организмы для жизнедеятельности нуждаются в источниках энергии. По способу ее получения все организмы делятся на две группы — **автотрофы** и **гетеротрофы** (табл. 2.4).

Таблица 2.4

Классификация организмов по типу питания

Источник углерода / Источник энергии	Неорганические соединения (углекислый газ)	Органические соединения, синтезируемые другими организмами
Свет	**Фотоавтотрофы** (растения, сине-зеленые водоросли, серобактерии)	**Фотогетеротрофы** (несерные бактерии)
Химический – окисление неорганических/органических веществ в процессе дыхания	**Хемоавтотрофы** (хемосинтетические бактерии)	**Хемогетеротрофы** (животные, грибы, бактерии, паразитические растения)

Организмы, не способные сами синтезировать органические соединения из неорганических, нуждающиеся в доставке их из окружающей среды, называются **гетеротрофными**. К ним относятся большинство бактерий, грибы и все животные. Они извлекают энергию для жизнедеятельности в ходе энергетического обмена.

Автотрофы — организмы, питающиеся (т. е. получающие энергию) за счет неорганических соединений, сами для себя синтезирующие органическое вещество. Это некоторые бактерии и все зеленые растения. В зависимости от того, какой источник энергии используется автотрофными организмами для синтеза органических соединений, их делят на две группы: фототрофы и хемотрофы. Для **фототрофов** источником энергии служит свет, а **хемотрофы** используют энергию, освобождающуюся при окислительно-восстановительных реакциях. Таким образом, пути получения энергии живыми организмами могут быть различны, но направлены они на синтез органических соединений из углекислого газа и воды.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН. Процессом, противоположным биосинтезу, является диссимиляция, или катаболизм,— совокупность реакций расщепления. При расщеплении высокомолекулярных соединений выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Поэтому диссимиляцию называют еще *энергетическим обменом* клетки. Химическая энергия питательных веществ заключена в различных ковалентных связях между атомами в молекуле органических соединений.

Часть энергии, освобождаемой из питательных веществ, рассеивается в форме теплоты, а часть аккумулируется, т. е. накапливается в богатых энергией макроэргических фосфатных связях АТФ. Именно АТФ обеспечивает энергией все виды клеточных функций: биосинтез, механическую работу, активный перенос веществ через мембраны и т. д. Синтез АТФ осуществляется в митохондриях.

Этапы энергетического обмена. Энергетический обмен делят на три этапа, каждый из которых осуществляется при участии специальных ферментов.

Первый этап — подготовительный. На этом этапе поступающие в организм с пищей крупные молекулы полисахаридов, жиров, белков распадаются на составляющие их мелкие молекулы — глюкозу, глицерин и жирные кислоты, аминокислоты, а крупные молекулы нуклеиновых кислот — на нуклеотиды. На этом этапе выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде теплоты.

Второй этап — бескислородный, или **неполный, анаэробное дыхание (гликолиз** или **брожение).** Образующиеся на этом этапе вещества при участии ферментов подвергаются последовательно дальнейшему расщеплению.

Гликолиз — бескислородный (анаэробный) этап диссимиляции, многоступенчатый ферментативный негидролитический процесс распада углеводов до пировиноградной кислоты. Ферменты, ведущие гликолиз, находятся в **цитоплазме** клетки и не связаны с мембранами.

Конечными продуктами гликолиза являются две молекулы пировиноградной кислоты, две молекулы АТФ, две молекулы восстановленного НАД · H_2. При невозможности дальнейшего кислородного окисления (у облигатных анаэробов, при недостатке кислорода или в мышцах при интенсивных нагрузках) пировиноградная кислота может окисляться в молочную кислоту (при этом будет затрачиваться одна молекула НАД · H_2 на окисление каждой молекулы пировиноградной кислоты в молочную, этиловый спирт или другие продукты брожения).

Гликолиз — эволюционно наиболее древний путь расщепления глюкозы. У анаэробов он является единственным процессом получения энергии. У аэробов же гликолиз обязательно предшествует кислородному этапу диссимиляции или идет в условиях недостатка кислорода. Гликолиз энергетически значительно менее выгоден, чем кислородное окисление. В суммарном виде этот процесс выглядит так:

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + 2\ АДФ + 2\ H_3PO_4 \rightarrow 2\ \underset{\text{молочная кислота}}{C_3H_6O_3} + 2\ АТФ + 2\ H_2O.$$

У дрожжевых грибов молекула глюкозы без участия кислорода превращается в этиловый спирт и диоксид углерода (спиртовое брожение):

$$\underset{\text{глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + 2\ АДФ + 2\ H_3PO_4 \rightarrow 2\ \underset{\text{этиловый спирт}}{C_2H_5OH} + 2\ CO_2 + 2АТФ + 2\ H_2O.$$

У других микроорганизмов расщепление глюкозы — гликолиз — может завершаться образованием ацетона, уксусной кислоты и др. Во всех случаях распад одной молекулы сопровождается образованием двух молекул АТФ. В ходе бескислородного расщепления глюкозы в виде химической

связи в молекуле АТФ сохраняется 40% энергии, а остальная рассеивается в виде теплоты.

Третий этап энергетического обмена — стадия кислородного расщепления, или **аэробного дыхания** (рис. 2.20). **Дыхание** — цепь физиологических процессов, происходящих в организме растений и животных, при которых поглощается кислород, выделяется двуокись углерода и вода, а также энергия, обеспечивающая жизнедеятельность организма. У животных различают дыхание *внешнее* (органы дыхания и дыхательные пути) и *внутриклеточное* (митохондрии), поскольку кислород усваивается только в митохондриях. У растений дыхание осуществляется всеми органами, кислород же усваивается также только в митохондриях клеток.

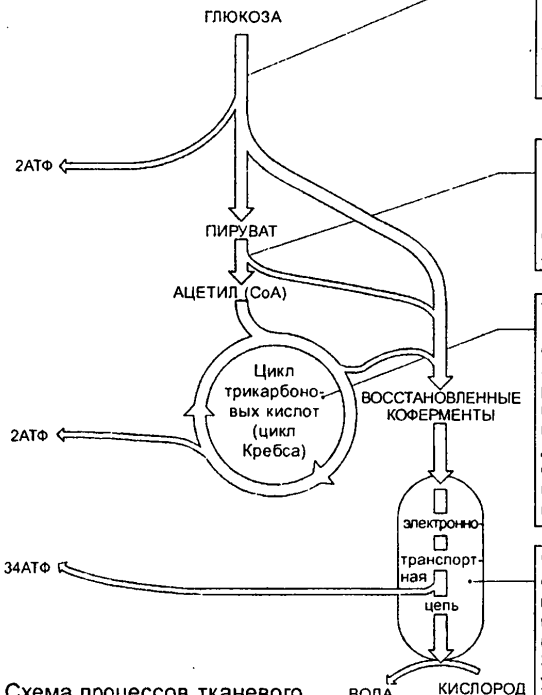
При доступе кислорода к клетке образовавшиеся во время предыдущего этапа вещества окисляются в **митохондриях** до конечных продуктов — CO_2 и H_2O. Если возможно дальнейшее кислородное окисление, то пировиноградная кислота поступает из цитоплазмы в митохондрии, где претерпевает окислительное декарбоксилирование. Образовавшийся в ходе его ацетил-КоА (ацетилкоэнзим А) поступает затем в цикл Кребса.

В цикле Кребса происходит последовательное ступенчатое окисление ацетил-КоА в составе сложных органических молекул, что сопровождается отщеплением углекислого газа (декарбоксилирование) и восстановленных эквивалентов — протонов и электронов (дегидрирование), которые собираются в форме НАД · H_2 и передаются в цепь транспорта электронов, встроенную во внутреннюю мембрану митохондрий.

Цепь транспорта электронов представляет собой систему переносчиков восстановленных эквивалентов (протонов и электронов), передающихся на их конечный акцептор — кислород, в результате чего образуется молекула воды (рис. 2.21). Кинетическая энергия движения электронов и протонов в митохондриальной мембране используется для синтеза АТФ из АДФ и фосфата с помощью встроенного во внутреннюю мембрану митохондрий фермента АТФ-синтетазы.

Процесс **образования АТФ** на митохондриальных мембранах, сопряженный с окислением восстановленных переносчиков (например, НАД · H_2 до $НАД^+$; ФАД · H_2 до

Клеточное дыхание происходит в несколько стадий



Первая стадия:
гликолиз состоит из 10 этапов. Это процесс анаэробного распада глюкозы, конечным продуктом которого являются две молекулы пирувата. При этом образуются две молекулы АТФ и две молекулы восстановленного кофермента

Вторая стадия:
«активирование» пирувата в ацетил (CoA) — «продвижение» молекул пирувата к циклу Кребса. При этом образуются две молекулы восстановленного кофермента

Третья стадия:
цикл (трикарбоновых кислот) Кребса состоит из серии реакций дегидрогенизации, декарбоксилирования и изомеризации. При этом образуются одна молекула АТФ и четыре молекулы восстановленного кофермента за каждый оборот цикла. Цикл прокручивается дважды для каждой молекулы глюкозы. (Реакции цикла идут в аэробных условиях.)

Четвертая стадия:
окислительное фосфорилирование, при котором создается протонный градиент и его электрохимический потенциал используется для синтеза 34 молекул АТФ. Идет в аэробных условиях

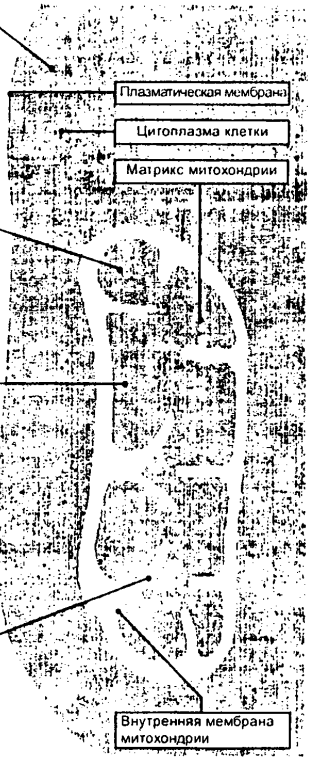


Рис. 2.20. Схема процессов тканевого дыхания

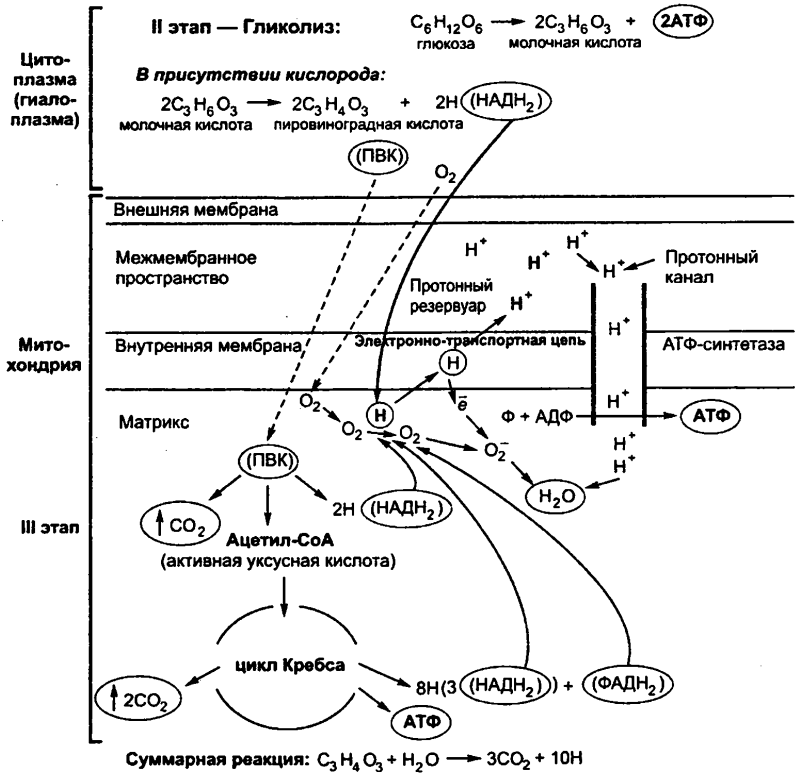


Рис. 2.21. Синтез АТФ в митохондриях клетки:

Атом водорода Н с помощью ферментов-переносчиков, содержащих НАД, поступает во внутреннюю мембрану митохондрий, образующую кристы, где он окисляется первым ферментом дыхательной цепи (цепи окислительно-восстановительных ферментов): $H - \bar{e} \rightarrow H^+$. Далее протон H^+ (катион водорода) выносится переносчиками на наружную поверхность мембраны крист. Для протонов эта мембрана, так же как и наружная мембрана митохондрии, непроницаема, поэтому они накапливаются в межмембранном пространстве, образуя *протонный резервуар*.

Электроны водорода **е** переносятся на внутреннюю поверхность мембраны крист и тут же присоединяются к кислороду с помощью фермента оксидазы, образуя отрицательно заряженный активный кислород (анион): $O_2 + 2\bar{e} \rightarrow O_2^-$. Катионы и анионы по обе стороны мембраны создают разноименно заряженное электрическое поле, и когда разность потенциалов достигнет 200 мВ, изменяется третичная структура белков-ферментов АТФ-синтетаз, встроенных во внутреннюю мембрану митохондрий, и начинает действовать протонный канал. Через протонный канал протоны H^+ устремляются внутрь митохондрии, создавая высокий уровень

энергии, большая часть которой идет на синтез АТФ из АДФ и Ф (АДФ + Ф → АТФ), а сами протоны H^+ взаимодействуют с активным кислородом, образуя ***воду*** и ***молекулярный O_2***:

$$4H^+ + 2O_2^- \rightarrow 2H_2O + O_2$$

Таким образом, O_2, поступающий в митохондрии в процессе дыхания организма, необходим для присоединения протонов H^+. При его отсутствии весь процесс в митохондриях прекращается, так как электронно-транспортная цепь перестает функционировать. Общая реакция III этапа:

$$\mathbf{2C_3H_4O_3 + 6O_2 + 36АДФ + 36Ф \rightarrow 6CO_2 + 36АТФ + 42H_2O}.$$

В целом в результате расщепления одной молекулы глюкозы образуются 38 молекул АТФ: на II этапе — 2АТФ и на III этапе — 36АТФ. Образовавшиеся молекулы АТФ выходят за пределы митохондрии и участвуют во всех процессах клетки, где необходима энергия. ■

$ФАД^+$) и переносом электронов в электронно-транспортной цепи, называется **окислительным фосфорилированием.** Это кислородный этап диссимиляции (катаболизма), поэтому митохондрии называют *дыхательными центрами* клеток. Кислородное дыхание сопровождается выделением большого количества энергии и аккумуляцией ее в молекулах АТФ. Суммарное уравнение аэробного дыхания таково:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 38\ АДФ + 38\ H_3PO_4 \rightarrow 6\ CO_2 + 44\ H_2O + + 38\ АТФ.$$

Таким образом, при полном окислении молекулы глюкозы образуется 38 молекул АТФ. Следовательно, основную роль в обеспечении клетки энергией играет аэробное дыхание.

ФОТОСИНТЕЗ. Зеленые растения являются фототрофами. При помощи содержащегося в хлоропластах хлорофилла они осуществляют **фотосинтез** — преобразование энергии солнечного света в энергию химических связей органических веществ.

Фотосинтез состоит из двух фаз — световой и темновой, включающих следующие последовательные этапы:

I. Фотофизический этап фотосинтеза: $Хл + h\nu = Хл^*$.

II. Фотохимический этап фотосинтеза: $Хл^* = Хл\ А^-Д^+$

III. Энзиматический этап, первичные фотопродукты: НАДФН, АТФ, O_2.

IV. Синтез углеводов: НАДФН + АТФ + CO_2 = углеводы.

Световые реакции фотосинтеза (рис. 2.22):

- Свет, попадая на молекулы хлорофилла, которые находятся в мембранах тилакоидов гран, приводит их в возбужденное состояние. В результате этого электроны сходят со своих орбит и переправляются с помощью переносчиков за пределы мембраны тилакоида, где и накапливаются, создавая отрицательно заряженное электрическое поле.
- Место вышедших электронов в молекулах хлорофилла занимают электроны воды, так как вода под действием света подвергается фоторазложению (фотолизу):

$$H_2O \rightarrow OH^- + H^+; \; OH^- - \bar{e} \rightarrow OH.$$

- Гидроксилы OH, став радикалами OH•, объединяются: $4\,OH\bullet \rightarrow 2H_2O + O_2\uparrow$, образуя воду и свободный кислород, который выделяется в атмосферу.
- Протоны H^+ не проникают через мембрану тилакоида и накапливаются внутри, образуя положительно заряженное электрическое поле, что приводит к увеличению разности потенциалов по обе стороны мембраны.
- При достижении критической разности потенциалов (200 мВ) протоны H^+ устремляются по протонному каналу в ферменте АТФ-синтетазе, встроенному в мембрану тилакоида, наружу. На выходе из протонного канала создается высокий уровень энергии, которая идет на синтез АТФ (АДФ + Ф → АТФ). Образовавшиеся молекулы АТФ переходят в строму, где участвуют в реакциях фиксации углерода.
- Протоны H^+, вышедшие на поверхность мембраны тилакоида, соединяются с электронами, образуя атомарный водород, который идет на восстановление переносчика НАДФ$^+$: $2\bar{e} + 2H^+ + НАДФ^+ \rightarrow НАДФ\cdot H_2$ (переносчик с присоединенным водородом; восстановленный переносчик).

Таким образом, активированный световой энергией электрон хлорофилла используется для присоединения водорода к переносчику. НАДФ · H_2 переходит в строму хлоропласта, где участвует в реакциях фиксации углерода.

Темновые реакции фотосинтеза (реакции фиксации углерода) осуществляются в строме хлоропласта, куда поступают АТФ, НАДФ · H_2 от тилакоидов гран и CO_2 из воздуха. Кроме того, там постоянно находятся пятиуглеродные со-

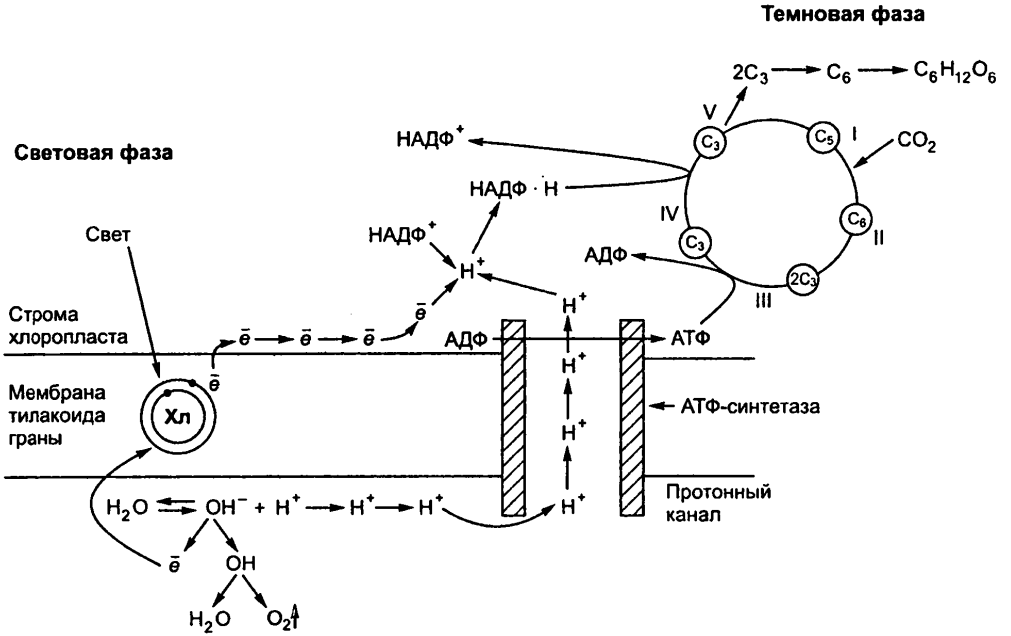


Рис. 2.22. Процесс фотосинтеза:

Энергия света возбуждает электроны, в результате чего происходит расщепление воды и синтез АТФ и НАДФ · H_2, используемые в цикле Кальвина (темновой фазе фотосинтеза) и других внутриклеточных реакциях.

Фотоны солнечного света снабжают энергией фотосистемы I и II (ФС I и ФС II), которые поглощают световую энергию и передают её молекулам хлорофилла (Р 700 и Р 680) в реактивный центр. Возбужденные электроны передаются из реактивного центра ФС на акцептор электронов и движутся по электронно-транспортной цепи (ЭТЦ). Место электронов, покинувших ФС II, занимают электроны, образующиеся в результате ***фотолиза воды*** (при этом также образуются побочные продукты: протоны, участвующие в образовании АТФ, и ***кислород***).

Протоны, образовавшиеся в результате фотолиза воды, остаются в тилакоидном пространстве. Электроны, движущиеся по ЭТЦ, переходят на все более низкие энергетические уровни, и часть высвобождаемой энергии используется для перемещения протонов в тилакоидное пространство. Между тилакоидным пространством и наружной стороной мембраны тилакоида образуется протонный градиент 10000 : 1. Энергия протонного градиента используется для синтеза ***АТФ*** из АДФ и неорганического фосфата с помощью фермента АТФ-синтетазы.

ЭТЦ переносит электроны на кофермент никотинамидаденин-динуклеотидфосфат ($НАДФ^+$), который присоединяет также протоны, вышедшие на поверхность мембраны тилакоида, и восстанавливается в $НАДФ \cdot H_2$.

единения — пентозы C_5, которые образуются в цикле Кальвина (цикле фиксации CO_2). Упрощенно этот цикл можно представить следующим образом:

- К пентозе C_5 присоединяется CO_2, в результате чего появляется нестойкое шестиуглеродное соединение C_6, которое расщепляется на две трехуглеродные группы $2C_3$ — триозы.
- Каждая из триоз $2C_3$ принимает по одной фосфатной группе от двух АТФ, что обогащает молекулы энергией.
- Каждая из триоз $2C_3$ присоединяет по одному атому водорода от двух НАДФ · H_2.
- После чего одни триозы объединяются, образуя углеводы: $2\ C_3 \rightarrow C_6 \rightarrow C_6H_{12}O_6$ (глюкоза) $\rightarrow (C_6H_{10}O_5)_n$ (крахмал).
- Другие триозы объединяются, образуя пентозы

$$5C_3 \rightarrow 3C_5,$$

и вновь включаются в цикл фиксации CO_2.

Суммарная реакция фотосинтеза:

$$6\ CO_2 + 6\ H_2O + \text{энергия света, хлорофилл} \rightarrow$$
$$\rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2\uparrow.$$

Космическая роль фотосинтеза состоит в поглощении из атмосферы углекислого газа, т. е. очищении воздуха от парниковых газов, и обогащении его кислородом, а главное — в аккумуляции солнечной энергии и синтезе органических веществ, необходимых для поддержания жизнедеятельности всех организмов на нашей планете.

ХЕМОСИНТЕЗ — способ **автотрофного питания**, при котором источником энергии для синтеза органических веществ служат процессы окисления различных неорганических веществ: аммиака, сероводорода, серы, водорода и соединений железа (в отличие от фотосинтеза, при котором источником энергии является солнечный свет). Источником водорода для восстановления углекислого газа в ходе хемосинтеза служит вода. Хемосинтез был открыт русским ученым С.Н. Виноградским в 1887 г.

Важнейшей группой хемосинтезирующих организмов являются **нитрифицирующие бактерии**, способные окислять аммиак, образующийся при гниении органических остатков, сначала до азотистой, а затем до азотной кислоты:

$$2NH_3 + 3O_2 = 2HNO_2 + 2H_2O + 663 \text{ кДж};$$
$$2HNO_2 + O_2 = 2HNO_3 + 142 \text{ кДж}.$$

Этот процесс сопровождается выделением энергии. Азотная кислота, реагируя с минеральными соединениями почвы, образует нитраты, которые хорошо усваиваются растениями. Бесцветные **серобактерии** окисляют сероводород и накапливают в своих клетках серу:

$$2H_2S + O_2 = 2H_2O + 2S + 272 \text{ кДж}.$$

При недостатке сероводорода бактерии производят дальнейшее окисление серы до серной кислоты:

$$2S + 3O_2 + 2H_2O = 2H_2SO_4 + 636 \text{ кДж}.$$

Железобактерии окисляют двухвалентное железо до трехвалентного:

$$4FeCO_3 + O_2 + 6H_2O = 4Fe(OH)_3 + 4CO_2 + 324 \text{ кДж}.$$

Водородные бактерии используют энергию, выделяющуюся при окислении молекулярного водорода:

$$2H_2 + O_2 = 2H_2O + 235 \text{ кДж}.$$

Экологическая роль хемосинтеза велика. Нитрифицирующие бактерии широко распространены в природе; они встречаются в почве и водоемах и участвуют в осуществлении круговорота азота в биосфере. Серобактерии, образуя серную кислоту, способствуют постепенному разрушению и выветриванию горных пород, разрушению каменных и металлических сооружений, выщелачиванию руд и серных месторождений. Серобактерии, окисляющие серу до сульфатов, участвуют в очищении промышленных сточных вод. В результате деятельности железобактерий образуется $Fe(OH)_3$, скопления которого образуют болотную железную руду. Водородные бактерии участвуют в окислении водорода, накапливающегося в результате жизнедеятельности некоторых микроорганизмов, в природных условиях. Они используются для получения дешевого пищевого и кормового белка, а также для регенерации атмосферы в замкнутых системах жизнеобеспечения. Следует хорошо представлять себе различия между хемосинтезом серобактерий и фотосинтезом других групп серобактерий, с одной стороны, и различия между бактериальным фотосинтезом и фотосинтезом зеленых растений — с другой.

2.6. Гены, генетический код и его свойства. Биосинтез белка и нуклеиновых кислот

Отличительной особенностью живой клетки является способность к реакциям **матричного биосинтеза**, таким как ***репликация, транскрипция*** и ***трансляция***, когда по существующей матрице (материнской молекуле) происходит синтез дочерней молекулы по определенной закономерности.

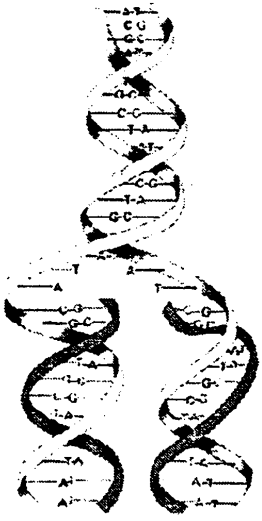


Рис. 2.23. Репликация молекулы ДНК

Уникальное свойство молекулы ДНК — репликация, т. е. способность к самоудвоению. Молекула ДНК, состоящая из двух спиралей, удваивается при *делении клетки*. При расплетении двойной цепи ДНК к каждой нити достраивается комплементарная копия, таким образом, получаются две нити молекулы ДНК, копирующие исходную (рис. 2.23).

Генетическая информация хранится в клетке в виде определенной последовательности нуклеотидов ДНК, а реализуется в виде аминокислотной последовательности белка, при этом посредниками (переносчиками информации) выступают РНК. Таким образом, реализация генетической информации происходит по схеме

ДНК → РНК → белок.

Ген — участок молекулы ДНК, несущий информацию о структуре одного полипептида (белка). **Генетический код** — «словарь» для перевода с языка нуклеотидов на язык аминокислот; определенная последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК, несущая информацию о структуре белка. Аминокислот — 20, нуклеотидов — 4, число комбинаций из 4 по 2 = 16 недостаточно для кодирования 20 аминокислот, поэтому кодировка не двух-, а трехбуквенная, каждая тройка называется *кодоном*.

Свойства генетического кода:

- **Код триплетен** — каждой аминокислоте в полипептидной цепочке соответствует комбинация из трех последовательно расположенных нуклеотидов — **триплет (кодон).**
- **Код неперекрывающийся.** Кодоны одного гена не могут одновременно входить в соседний.
- **Код непрерывный, без знаков препинания.** В *пределах одного гена* считывание генетической информации происходит в одном направлении всегда целиком. Существуют триплеты, служащие «знаками препинания» и разделяющие участки, несущие информацию о разных белках. Три кодона не кодируют никакую аминокислоту, они называются *терминирующими.* Когда они попадаются в иРНК, рибосома прекращает свою работу и готовая полипептидная цепь выбрасывается наружу.
- **Код вырожден.** Для кодирования большинства аминокислот существует более 1 кодона, т. е. одной аминокислоте может соответствовать несколько триплетов (2–6). Код включает все возможные сочетания трех (из четырех типов) азотистых оснований. Таких сочетаний может быть $4^3 = 64$, в то время как кодируется только 20 аминокислот. В результате некоторые аминокислоты кодируются несколькими триплетами (кодонами). Эта избыточность кода имеет большое значение для повышения надежности передачи генетической информации.
- **Код специфичен.** Каждый триплет кодирует только одну аминокислоту.
- **Код универсален.** Код для всех организмов на Земле един. Он один и тот же у всех микроорганизмов. Есть небольшие отличия в генетическом коде митохондрий.

Таблица генетического кода была составлена в 60-х гг. XX в. благодаря исследованиям М. Ниренберга и др. (табл. 2.5).

В 2004 г. расшифрован геном человека, т. е. полная последовательность нуклеотидов всех молекул ДНК. Число генов у человека оценено в 20–25 тыс. (в то время как по оценкам 2001 г. — 35–40 тыс.) (рис. 2.24).

Интересно, что основная часть генома человека занята не генами: 63–74% длины — межгенные пространства, половина из них — повторы. Ген человека внутри «пустой»:

Таблица 2.5

Генетический код (иРНК)

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У	Ц	А	Г	
У	Фен	Сер	Тир	Цис	У
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц
	Лей	Сер	*Стоп*	*Стоп*	А
	Лей	Сер	*Стоп*	Три	Г
Ц	Лей	Про	Гис	Арг	У
	Лей	Про	Гис	Арг	Ц
	Лей	Про	Глн	Арг	А
	Лей	Про	Глн	Арг	Г
А	Иле	Тре	Асн	Сер	У
	Иле	Тре	Асн	Сер	Ц
	Иле	Тре	Лиз	Арг	А
	Мет	Тре	Лиз	Арг	Г
Г	Вал	Ала	Асп	Гли	У
	Вал	Ала	Асп	Гли	Ц
	Вал	Ала	Глу	Гли	А
	Вал	Ала	Глу	Гли	Г

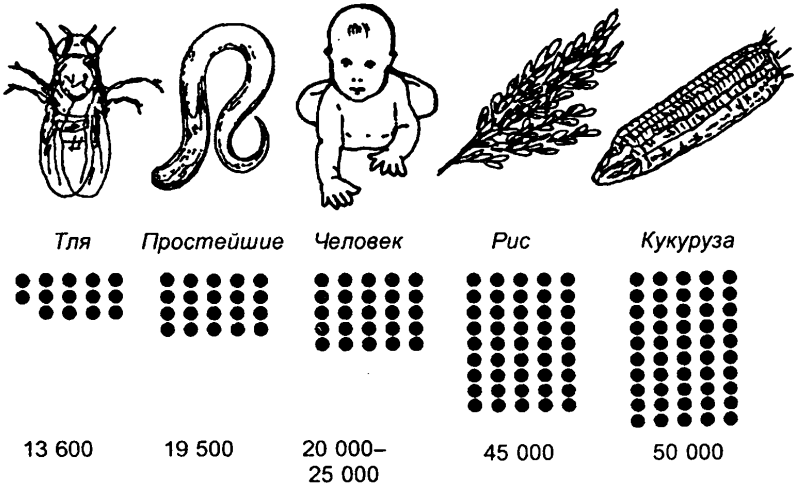


Рис. 2.24. Число генов у разных организмов

95% внутригенной ДНК вырезается (интроны). Общая длина белоккодирующих областей составляет около 1 % от геномной ДНК человека. Это лишь в 3 раза больше длины генома бактерий.

От 26 383 до 39 114 генов человека были предсказаны компьютером (в 2001 г.), но лишь менее 7000 были подтверждены на человеке. Более чем для 80% генов хоть в чем-то была пересмотрена структура в период с 2001 по 2003 г. и продолжает уточняться на микрочипах.

Сейчас число генов у человека оценивается 20–25 тыс. и существование около 19 000 из них экспериментально подтверждено — с них образуются транскрипты (молекулы иРНК).

Имеющееся на данный момент определение гена неполное. Например, возможна транскрипция с двух цепей. Плохо выявляются короткие гены и белокнекодирующие гены. Их около тысячи, но точное число не известно. Такие гены — тоже гены, потому что с них образуется РНК, однако белок они не кодируют. Причем РНК некоторых белокнекодирующих генов состоит из нескольких экзонов (кодирующих участков). Функция таких молекул РНК в клетке пока непонятна.

Для того чтобы синтезировался белок, генетическая информация о последовательности аминокислот в его первичной структуре должна быть доставлена к рибосомам. Этот процесс включает два этапа — *транскрипцию* и *трансляцию*.

Транскрипция (лат. «транскрипцио» — переписывание) — процесс передачи генетической информации, записанной на молекуле ДНК, на молекулу РНК. Биосинтез молекул РНК осуществляется в ядре (в хромосомах, на молекулах ДНК) по принципу матричного синтеза. Транскрипция генетической информации происходит путем синтеза на одной из цепей молекулы ДНК одноцепочечной молекулы РНК, последовательность нуклеотидов которой точно соответствует последовательности нуклеотидов матрицы — полинуклеотидной цепи ДНК. Существуют специальные механизмы «узнавания» начальной точки синтеза (точки инициации), выбора цепи ДНК, с которой считывается информация, а также механизм завершения процесса.

Транскрипция при матричном синтезе молекулы РНК осуществляется по *принципу комплементарности*, когда нуклеотиды РНК присоединяются к соответствующим нуклеотидам молекулы ДНК (А = У, Г ≡ Ц, Т = А, Ц ≡ Г). Так образуется иРНК, т. е. информация из последовательности кодонов ДНК переводится в последовательность кодонов иРНК. Молекула иРНК снимается с ДНК как с матрицы, после чего она перемещается в цитоплазму.

При помощи ферментов на соответствующих участках молекулы ДНК (генах) синтезируются *все виды РНК* (иРНК, рРНК, тРНК). Синтезируется 20 разновидностей тРНК, так как в биосинтезе белка принимают участие 20 аминокислот. Затем иРНК и тРНК выходят в цитоплазму, рРНК встраивается в субъединицы рибосом, которые также выходят в цитоплазму.

Трансляция (лат. «трансляцио» — перенесение, перевод) — процесс перевода генетической информации, записанной на иРНК в виде последовательности нуклеотидов, в аминокислотную последовательность белковой молекулы, которая синтезируется на рибосомах при участии тРНК, аминокислот, АТФ и ферментов. На иРНК генетический код записан «языком» триплетов нуклеотидов. Они передают информацию только тем тРНК, антикодон которых комплементарен кодону иРНК. При образовании связи между *кодоном* и *антикодоном* (принцип розетки и вилки) аминокислота присоединяется к полипептидной цепочке.

У прокариот (бактерий и цианей), не имеющих оформленного ядра, рибосомы могут связываться с вновь синтезированной молекулой иРНК сразу же после ее отделения от ДНК или даже до полного завершения ее синтеза. У эукариот иРНК сначала должна быть доставлена через ядерную оболочку в цитоплазму. Перенос осуществляется специальными белками, которые образуют комплекс с молекулой РНК. В цитоплазме на один из концов иРНК (а именно на тот, с которого начинался синтез молекулы в ядре) вступает рибосома и начинает синтез полипептида. Рибосома перемещается по молекуле иРНК прерывисто, триплет за триплетом, делая каждый из них доступным для контакта с тРНК.

Сущность трансляции заключается в подборе по принципу комплементарности антикодона тРНК к кодону иРНК.

Если антикодон тРНК соответствует кодону иРНК, то аминокислота, доставленная такой тРНК, включается в полипептидную цепь, и рибосома перемещается на следующий триплет (кодон иРНК).

Одна рибосома способна синтезировать полную полипептидную цепь (рис. 2.25). Образование *полирибосом* повышает эффективность использования иРНК, поскольку на ней одновременно может синтезироваться несколько полипептидных цепей. После завершения синтеза полипептидная цепочка отделяется от матрицы — молекулы иРНК, сворачивается в спираль, а затем приобретает третичную структуру, свойственную данному белку. Молекула иРНК может использоваться для синтеза полипептидов многократно так же, как и рибосома.

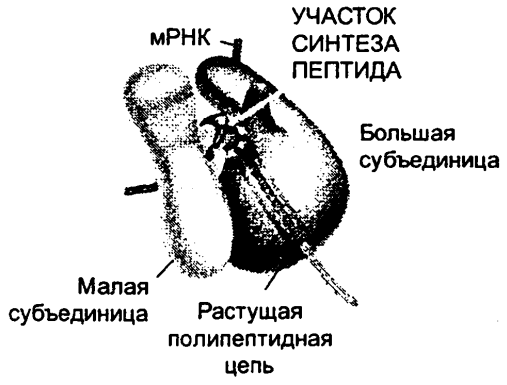


Рис. 2.25. Участие рибосомы в процессе биосинтеза белка

Процесс биосинтеза белка проходит следующие этапы (рис. 2.26):

- Образование функционального центра рибосомы — **ФЦР**, состоящего из иРНК и двух субъединиц рибосом. В ФЦР всегда находятся два триплета (шесть нуклеотидов) иРНК, образующих два активных центра: **А** (аминокислотный, или аминоацильный) — центр узнавания аминокислоты и **П** (пептидный, или пептидильный) — центр присоединения аминокислоты к пептидной цепочке.
- Транспортировка аминокислот, присоединение к тРНК, из цитоплазмы в ФЦР. В активном центре **А** осуществляется считывание антикодона тРНК с кодоном иРНК,

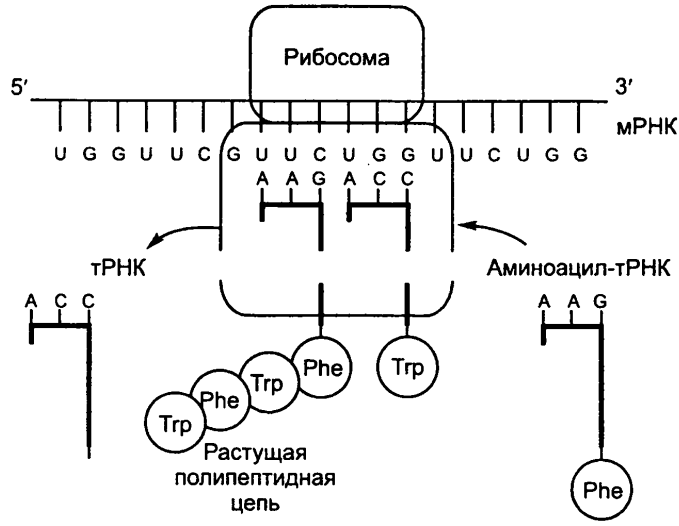


Рис. 2.26. Схема процесса биосинтеза белка

в случае комплементарности возникает связь, которая служит сигналом для продвижения (скачка) рибосомы вдоль иРНК на один триплет. В результате этого комплекс «кодон иРНК и тРНК с аминокислотой» перемещается в активный центр П, где и происходит присоединение аминокислоты к пептидной цепочке (белковой молекуле). После чего тРНК покидает рибосому.

- Пептидная цепочка удлиняется до тех пор, пока не закончится трансляция и рибосома не соскочит с иРНК. На одной иРНК может умещаться одновременно несколько рибосом (образуется полисома). Полипептидная цепочка погружается в канал эндоплазматической сети и там приобретает вторичную, третичную или четвертичную структуру. Скорость сборки одной молекулы белка, состоящего из 200–300 аминокислот, составляет 1–2 мин.

2.7. Хромосомы. Жизненный цикл клетки. Способы деления клеток: митоз, мейоз

Хромосомы — главнейшие структуры клеточного ядра, состоящие из одной или нескольких (2, 4, 8 и т. д.) одинаковых молекул ДНК. Хромосомами (рис. 2.27) названы тельца, интенсивно окрашивающиеся и потому хорошо заметные во время деления клеток. В период между делением клеток (в интерфазе) хромосомы не видны. Хромосомы могут пребывать в двух состояниях: *спирализованные* — короткие и плотные, хорошо видные в световой микроскоп и *деспирализованные* (раскрученные) — длинные и тонкие, называемые ***хроматином*** (окрашенным веществом). В химическом составе хромосом и хроматина нет никаких различий; это молекулы ДНК и протеиды (белки), образующие вместе нуклеопротеид.

В делящихся клетках все хромосомы сильно спирализуются, укорачиваются и приобретают компактные размеры и форму. В метафазе делящейся клетки отчетливо видно, что каждая хромосома состоит из двух продольных симметричных половин — ***хроматид***. В специализированных клетках хромосомы обычно однохроматидные. Хромосома име-

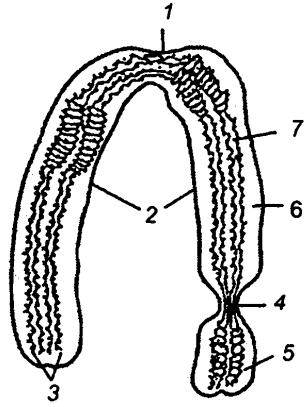


Рис. 2.27. Элементы строения метафазной хромосомы:
1 — первичная перетяжка с центромерой; 2 — два плеча; 3 — две хроматиды; 4 — вторичная перетяжка; 5 — спутник хромосомы; 6 — белок (нуклеопротеид); 7 — хромонемы (содержащие ДНК)

ет *первичную перетяжку*, на которой расположена ***центромера*** (кинетохор). Перетяжка делит хромосому на два плеча одинаковой или разной длины. Форма хромосом зависит от положения центромеры. Так выделяют три основных типа хромосом: *равноплечие, неравноплечие, палочковидные.* Центромера соединяет между собой обе хроматиды и служит местом прикрепления нитей веретена деления клеток. У ядрышковых хромосом, кроме первичной, имеется еще *вторичная перетяжка*, где формируется ядрышко, — это *хромосомно-ядрышковый комплекс.* Длина хромосом колеблется от 0,2 до 50 мкм и толщина — от 0,2 до 2 мкм. Длина хромосом человека — 4–6 мкм.

В каждой клетке многоклеточного организма, в хромосомах, содержатся гены, необходимые для обеспечения морфофункциональной организации целостного организма; однако в специализированных клетках большая часть из них не функционирует. Отдельные участки молекулы ДНК — ***гены*** — ответственны за каждый конкретный признак или свойство организма. Наследственная информация из клетки в клетку передается путем удвоения молекулы ДНК (репликации), транскрипции и трансляции. Главная ***функция хромосом*** — хранение и передача наследственной информации, носителем которой является молекула ДНК.

Во всех соматических клетках любого растительного или животного организма число хромосом одинаково. Половые клетки (гаметы) всегда содержат вдвое меньше хромосом, чем соматические клетки данного вида организмов. У всех организмов, относящихся к одному виду, число хромосом в клетках одинаково. Число хромосом не является видоспецифическим признаком. Однако *хромосомный набор* в целом *видоспецифичен*, т. е. свойствен только одному какому-то виду организмов растений или животных.

Кариотип — совокупность внешних количественных и качественных признаков хромосомного набора (число, форма, размер хромосом) соматической клетки, характерных для данного вида. Обычно описание кариотипа проводят на стадии метафазы. Число хромосом в кариотипе всегда четное, так как в соматических клетках находятся две одинаковые по форме и размеру хромосомы — одна от отцовского организма, вторая — от материнского. Хромосомы, одинаковые

по форме и размеру и несущие одинаковые гены, ***гомологичны.*** Хромосомный набор соматической клетки, в котором каждая хромосома имеет пару, — ***двойной***, или ***диплоидный*** (2n). Количество ДНК, соответствующее диплоидному набору хромосом, 2c. Из каждой пары гомологичных хромосом в половые клетки попадает только одна, поэтому хромосомный набор половых клеток (гамет) — ***одинарный***, или ***гаплоидный*** (1n). Так, яйцеклетки, сперматозоиды, споры обычно имеют гаплоидный набор хромосом, а клетки тела (соматические или вегетативные) — диплоидный.

В половой клетке человека 23 хромосомы (22 аутосомы и 1 половая хромосома) (рис. 2.28). Каждая из 23 хромосом может быть окрашена в свой цвет. Это позволяет увидеть изменение числа и структуры хромосом, в том числе при опухолевых заболеваниях, которые почти всегда связаны с перестройками генома. Хромосомы человека пронумерованы в порядке убывания размера от 1 до 22.

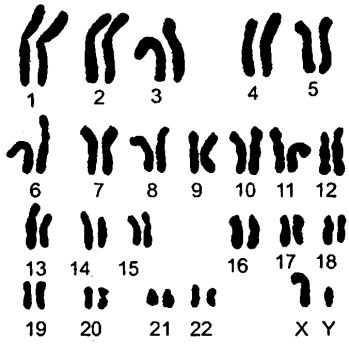


Рис. 2.28. Хромосомный набор (кариотип) клетки человека

Клетка в своей жизни проходит разные состояния: фазу роста и фазы подготовки к делению и деления. **Жизненный цикл клетки** — промежуток времени от момента возникновения клетки до ее гибели или до последующего деления (рис. 2.29). В это время клетка растет, специализируется и выполняет функции в составе тканей и органов многоклеточного организма. Одни клетки делятся часто, постоянно (жизненный цикл клетки фактически совпадает с митотическим циклом), например, клетки эпителия, красного костного мозга, надкостницы у животных и человека, камбиальные клетки и клетки конусов нарастания у корня и стебля растений. Другие клетки, однажды возникнув, больше не делятся и живут столько же, сколько весь орган, например, клетки нервной системы, мышц у животных или клетки кожицы, древесины, запасающей ткани у растений. Чем выше специализация клеток, тем ниже их способность

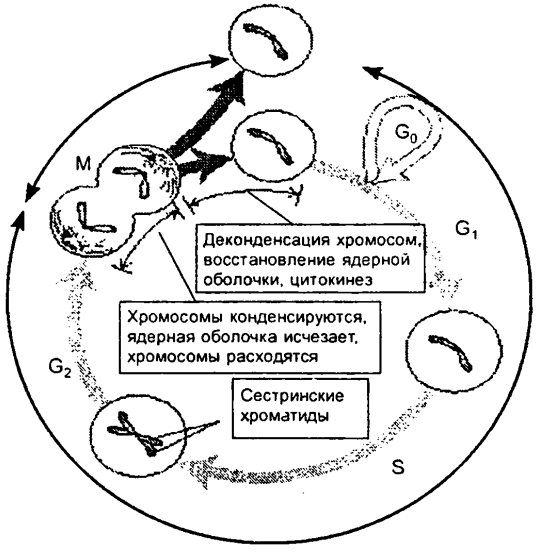


Рис. 2.29. Клеточный цикл

- *Фазы G_1, S, G_2 — интерфаза (подготовка к делению, состояние между делениями клетки);*
- *М-фаза — митоз и цитокинез (деление клетки);*
- *Фаза G_0 — рост клетки*

делиться. Жизнь клетки и переход от одной фазы клеточного цикла к другой регулируется изменением концентраций белков ***циклинов.***

Деление клеток — биологический процесс, лежащий в основе размножения и индивидуального развития всех живых организмов, процесс увеличения числа клеток путем деления исходной клетки. Существуют 3 *способа деления клеток*: *митоз*, или непрямое деление, *амитоз*, или прямое деление, при котором ядро без видимых изменений делится на две части, и *мейоз* — осуществляется при образовании половых клеток у животных и спор у растений.

Амитоз — прямое (простое) деление интерфазного ядра путем перетяжки, которое происходит вне митотического цикла, т. е. не сопровождается сложной перестройкой всей клетки, а также спирализацией хромосом. Амитоз может сопровождаться делением клетки, а может ограничиваться лишь делением ядра без разделения цитоплазмы, что приводит к образованию дву- и многоядерных клеток. Клетка,

претерпевшая амитоз, в дальнейшем не способна вступить в нормальный митотический цикл. По сравнению с митозом амитоз встречается довольно редко. В норме он наблюдается в высокоспециализированных тканях, клетках, которым предстоит делиться: в эпителии и печени позвоночных, зародышевых оболочках млекопитающих, клетках эндосперма семян растений. Амитоз наблюдается также при необходимости быстрого восстановления тканей (после операций и травм). Амитозом также часто делятся клетки злокачественных опухолей.

Митоз — процесс деления, при котором исходно диплоидная клетка дает две дочерние, также диплоидные клетки, характерен для соматических клеток (клеток тела) всех эукариот (растений и животных), он является универсальным типом деления, наиболее широко распространен в природе. Имеющиеся в клетке хромосомы удваиваются, выстраиваются в клетке, образуя митотическую пластинку, к ним прикрепляются нити веретена деления, которые растягиваются к полюсам клетки, и клетка делится, образуя две копии исходного набора.

Клеточный цикл — период жизни клетки от конца одного деления до конца следующего (см. рис. 2.29). Он состоит из интерфазы (периода между двумя делениями) и собственно деления (в основном митоза).

Продолжительность клеточного цикла различна. Так, у клеток бактерий он длится 20–30 мин, у инфузории-туфельки — до 24 ч, у амебы — 36 ч, у клеток корешка конского боба — 25,5 ч. **Митотический цикл** — совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов в период подготовки клетки к делению, а также на протяжении самого деления (митоза).

ИНТЕРФАЗА — период жизни клетки между двумя митозами. Она в десятки раз продолжительнее митоза. Так, у клеток эпителия тонкой кишки мыши интерфаза длится 12–18 ч, а митоз — 0,5–1 ч; у клеток корешка конского боба — соответственно 25 ч и 0,5 ч. Во время интерфазы в клетке осуществляются все жизненно важные процессы, предшествующие делению клетки: метаболизм, рост, синтез АТФ и белков, **синтез ДНК** (удваивается каждая хромосома, образуя две сестринские хроматиды, скрепленные общей цент-

ромерой), увеличивается число основных органоидов цитоплазмы. Интерфаза включает 3 этапа.

1. **Пресинтетический период (G_1)** — период подготовки к синтезу ДНК после завершения митоза. Происходит образование РНК, белков, ферментов синтеза ДНК, увеличивается количество органоидов. Содержание хромосом (n) и ДНК (c) равно 2n2c.

2. **Синтетический период (S-фаза)**. Происходит репликация (удвоение, синтез ДНК). В результате работы ДНК-полимераз для каждой из хромосом хромосомный набор становится 2n4c. Так образуются двухроматидные хромосомы.

3. **Постсинтетический период (G_2)** — время от окончания синтеза ДНК до начала митоза. Завершается подготовка клетки к митозу, удваиваются центриоли, синтезируются белки, завершается рост клетки.

МИТОЗ (М) состоит из четырех последовательных фаз (рис. 2.30, табл. 2.6).

В **профазе** ядро увеличивается в объеме, в нем спирализуются и вследствие этого утолщаются хромосомы, состоящие из двух сестринских хроматид, удерживаемых вместе

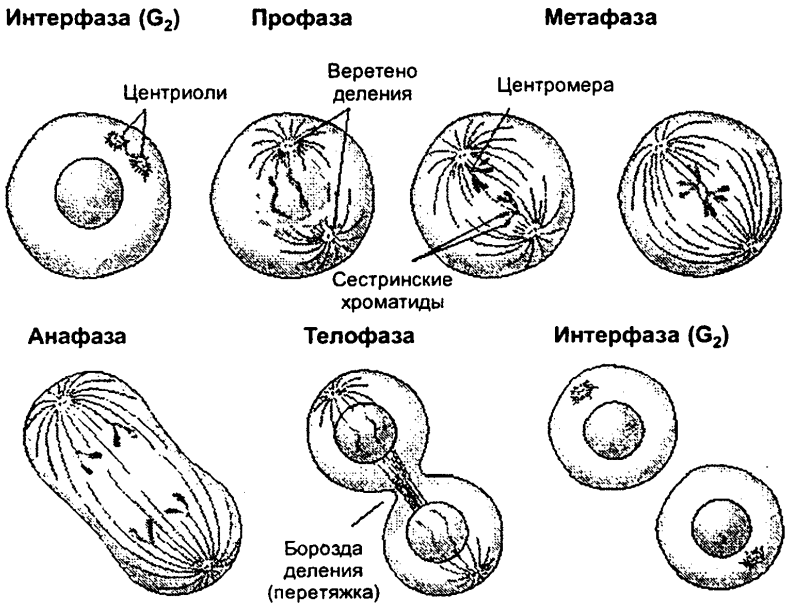


Рис. 2.30. Фазы митоза

Таблица 2.6

Сравнительная характеристика митоза и мейоза

Фаза	Митоз	Мейоз	
		1-е деление	2-е деление
1	2	3	4
Интерфаза	Набор хромосом 2n, идет синтез белков, АТФ и других органических веществ. Удваиваются хромосомы, каждая состоит из двух сестринских хроматид, соединенных общей центромерой	Набор хромосом 2n, те же процессы, но более продолжительны	Набор хромосом 1n — гаплоидный. Синтез органических веществ отсутствует
Профаза	Спирализация хромосом, исчезновение ядерной оболочки, ядрышка, образование веретена деления, хромомеры не видны, гомологичные хромосомы обособлены, хиазм — нет, кроссинговера — нет	Более длительна, вначале тоже, затем хромомеры видны, конъюгация гомологичных хромосом, образование хиазм, возможен кроссинговер	Короткая стадия, те же процессы, что в митозе, но при наборе хромосом 1n
Метафаза	Дальнейшая спирализация хромосом, расположение центромер по экватору	Аналогично митозу	Аналогично митозу, но при наборе хромосом 1n

Окончание табл. 2.6

1	2	3	4
Анафаза	Деление центромер, расхождение к полюсам идентичных сестринских хроматид, каждая из них становится новой хромосомой	Центромеры не делятся, к полюсам отходит 1 из гомологичных хромосом, состоящая из двух хроматид, соединенных общей центромерой	Аналогично митозу, но при наборе хромосом 1n
Телофаза	Деление цитоплазмы, образование двух дочерних клеток, каждая с диплоидным набором хромосом (подобно родительской клетке). Исчезновение веретена деления, формирование ядрышек	Недлительна. Гомологичные хромосомы попадают в разные клетки с гаплоидным набором хромосом, цитоплазма делится не всегда	Деление цитоплазмы, образование четырех клеток с гаплоидным набором хромосом (дочерние клетки содержат по 1 из каждой пары гомологичных хромосом)
Тип клеток	В гаплоидных, диплоидных и полиплоидных клетках. При образовании соматических клеток и некоторых спор, при образовании гамет у растений с чередованием поколений	Только в диплоидных и полиплоидных клетках. При гамето- и спорогенезе.	

центромерой. К концу профазы ядерная мембрана и ядрышки исчезают и хромосомы рассредоточиваются по всей клетке. В цитоплазме к концу профазы центриоли отходят к полюсам и вместе со специфическими белками образуют веретено деления.

В **метафазе** происходит дальнейшая спирализация хромосом. В эту фазу они наиболее хорошо видны. Хромосомы выстраиваются по экватору клетки, хроматиды соединены только в области центромеры. К ним прикрепляются нити веретена деления. Содержание хромосом и ДНК равно 2n4c.

В **анафазе** центромеры делятся, сестринские хроматиды отделяются друг от друга и за счет сокращения нитей веретена отходят к противоположным полюсам клетки. Содержание хромосом и ДНК становится равным 4n4c.

В **телофазе** хромосомы у полюсов деспирализуются (раскручиваются), становятся едва заметными, вновь образуются ядрышки и ядерные мембраны, растворяются нити веретена деления, цитоплазма делится, образуются две новые клетки, в каждой из которых содержание хромосом и ДНК равно 2n2c.

ЦИТОКИНЕЗ (С). В животных клетках цитоплазма перешнуровывается, т. е. делится поперечной перетяжкой на две клетки. В растительных клетках в центре материнской клетки образуется перегородка — цитоплазматическая мембрана, состоящая из пектиновых веществ. Распространяясь к периферии, она разделяет клетку пополам. Вокруг цитоплазматической мембраны каждой новой растительной клетки формируется целлюлозная клеточная оболочка.

Таким образом, из одной исходной клетки образуются две новые, идентичные родительской, с диплоидным набором хромосом. ***Биологический смысл митоза*** — точное распределение генетического материала между дочерними клетками (генетическая стабильность). Митоз обеспечивает постоянство строения и правильность функционирования органов и тканей многоклеточного организма, эмбриональное развитие, рост, регенерацию и замещение клеток. Лежит в основе бесполого размножения.

МЕЙОЗ — деление клетки при образовании гамет, т. е. это деление в зоне созревания половых клеток — сперматo-

зоидов и яйцеклеток, сопровождающееся уменьшением числа хромосом вдвое; клетка становится гаплоидной, поэтому мейоз называют еще ***редукционным делением***. При этом из одной (2n) клетки образуются четыре (1n) дочерние. Особенностью мейоза является также обмен гомологичными участками парных (гомологичных) хромосом, а следовательно, и ДНК, прежде чем они разойдутся в дочерние клетки, происходит ***рекомбинация*** генетического материала. Мейозу предшествует *интерфаза*, поэтому вступают в мейоз хромосомы двухроматидные (2n4c). Мейоз проходит в два этапа: редукционное деление и митотическое деление.

Редукционное деление — наиболее сложный и важный процесс. Он подразделяется на фазы: профаза I, метафаза I, анафаза I, телофаза I. В *профазе I* парные хромосомы диплоидной клетки подходят друг к другу, перекрещиваются, образуя мостики (хиазмы), затем обмениваются участками (кроссинговер), при этом осуществляется перекомбинация генов, после чего хромосомы расходятся. В *метафазе I* эти парные хромосомы располагаются по экватору клетки, к каждой из них присоединяется нить веретена деления: к одной хромосоме от одного полюса, ко второй — от другого. В *анафазе I* к полюсам клетки расходятся двухроматидные хромосомы; из каждой пары одна — к одному полюсу, вторая — к другому. При этом число хромосом у полюсов становится вдвое меньше в материнской клетке, но они остаются двухроматидными. Затем проходит *телофаза I*, которая сразу же переходит в *профазу II* ***второго этапа деления мейоза***, идущего ***по типу митоза,*** интерфазы в данном случае нет, так как хромосомы двухроматидные, молекулы ДНК удвоены. В *метафазе II* двухроматидные хромосомы располагаются по экватору, при этом деление происходит сразу в двух дочерних клетках. В *анафазе II* к полюсам отходят уже однохроматидные хромосомы. В *телофазе II* в четырех дочерних клетках формируются ядра и перегородки между клетками. Таким образом, в результате мейоза получаются четыре гаплоидных клетки с однохроматидными хромосомами (nc). Это либо половые клетки (гаметы) животных, либо споры растений.

Отличия мейоза от митоза состоят в следующем (см. табл. 2.6, рис. 2.31).

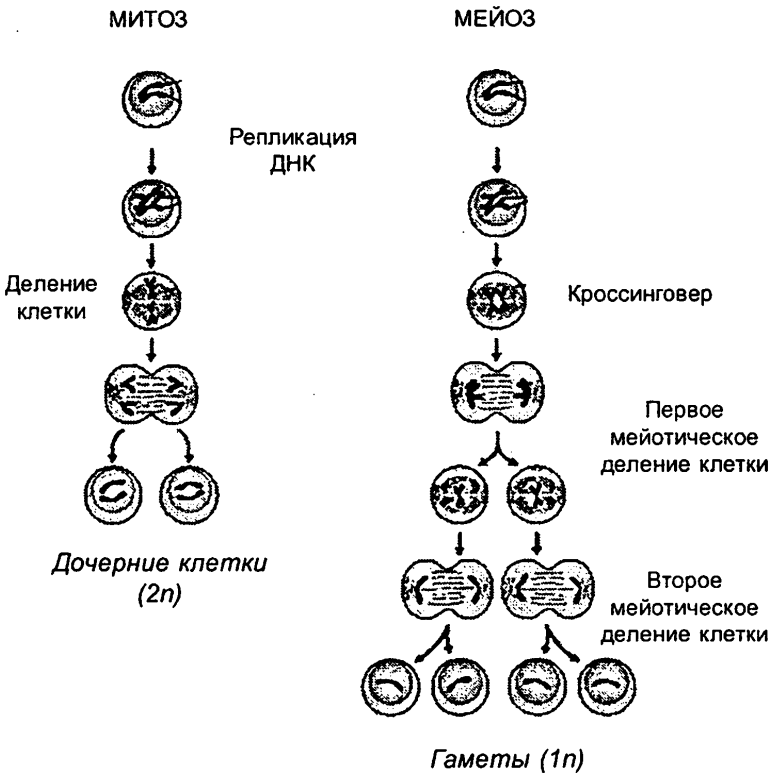


Рис. 2.31. Сравнение митоза и мейоза

В мейозе **профаза I** более продолжительна, она включает следующие этапы: лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез. В ней происходят **конъюгация** гомологичных хромосом и **кроссинговер** — обмен частями между гомологичными хромосомами.

Конъюгация хромосом (соединение) — попарное сближение гомологичных хромосом и переплетение их хроматид, при котором становится возможен кроссинговер. Конъюгируют только по одной хроматиде из каждой пары гомологичных хромосом, прилегающих друг к другу.

Кроссинговер (перекрест) — взаимный обмен гомологичными участками гомологичных хромосом в результате разрыва и соединения в новом порядке их хроматид. Возможность кроссинговера обеспечивается предшествующей ему

конъюгацией, однако конъюгация не обязательно влечет за собой кроссинговер.

- **Лептотена** («фаза тонких нитей»): происходит спирализация хромосом, они укорачиваются и становятся видимыми в световой микроскоп.
- **Зиготена** («фаза парных нитей»): гомологичные хромосомы сближаются по всей длине и образуют пары — биваленты (тетрады); так как каждая из гомологичных хромосом имеет собственную центромеру, то в биваленте имеются две центромеры, начинается конъюгация хромосом.
- **Пахитена** («фаза толстых нитей»): завершение конъюгации, дальнейшее уплотнение упаковки хромосомного материала, усиление спирализации хромосом. В бивалентах происходит расщепление каждой хромосомы на две хроматиды, которые остаются при этом соединенными в нескольких точках — при помощи своих центромер, а также ***хиазм***, возникших при конъюгации. Происходит *кроссинговер* — обмен гомологичными участками гомологичных хромосом, после чего гомологичные хромосомы не расходятся, а остаются связанными в бивалент (тетраду) вплоть до анафазы.
- **Диплотена** («фаза удвоенных нитей»): гомологичные хромосомы несколько отходят друг от друга, оставаясь связанными при помощи хиазм.
- **Диакинез** («фаза расходящихся хромосом»): исчезают ядерная оболочка и ядрышко, центриоли (если есть) мигрируют к полюсам клетки, уменьшается число хиазм, хромосомы перемещаются в плоскость экватора, образуется веретено деления.

В **анафазе I** центромеры, скрепляющие хроматиды, не делятся, а к полюсам отходит одна из гомологичных хромосом.

Интерфаза перед вторым делением очень короткая, в ней ДНК не синтезируется. Завершается первое деление мейоза, и второе деление мейоза происходит без синтеза ДНК, поэтому при этом делении количество ДНК уменьшается вдвое. Из исходных клеток с диплоидным набором хромосом возникают гаметы с гаплоидным набором. Из одной диплоидной клетки образуются четыре гаплоидных клетки.

Таким образом, клетки (гаметы), образующиеся в результате двух мейотических делений, содержат гаплоидный (одинарный) набор хромосом. В процессе полового размноже-

ния у организмов любого вида из поколения в поколение сохраняется свойственное ему число хромосом. Это достигается тем, что перед слиянием половых клеток — оплодотворением в процессе созревания в них уменьшается (редуцируется) число хромосом, т. е. из диплоидного набора (2n) образуется гаплоидный (n). ***Биологический смысл мейоза*** состоит в том, что этот процесс лежит в основе полового размножения и обеспечения генетической комбинативной изменчивости (образование новых комбинаций генов).

Развитие половых клеток — гаметогенез у животных

Гаметогенез — процесс образования половых клеток (см. рис. 2.32). **Гаметы** — половые клетки. Имеют вдвое меньшее число хромосом (гаплоидные — n), чем соматические клетки (диплоидные — 2n). У животных образуются в результате мейоза, а у высших растений — в результате митоза.

Яйцеклетки (женские половые клетки) у животных неподвижны, имеют округлую форму, покрыты двумя оболочками — желточной и белковой — и содержат запасные питательные вещества, необходимые для развития зародыша.

Сперматозоиды (мужские половые клетки) значительно меньше яйцеклеток, они подвижны, имеют форму длинной нити, состоящей из головки, шейки и хвостика. Головка несколько расширена, в ней расположено ядро, передний конец ее заострен. В шейке находится центриоль, а хвостик по строению напоминает жгутик и является органоидом движения.

Развиваются половые клетки в половых железах — яичниках (***оогенез***) и семенниках (***сперматогенез***). В них различают 3 зоны: 1) в *зоне размножения* первичные клетки многократно делятся путем митоза; 2) в *зоне роста* исходные клетки усиленно растут, особенно при образовании яйцеклеток; 3) в *зоне созревания* происходят два своеобразных деления (мейоз), в результате которых в семенниках образуются четыре равные по размеру гаплоидных клетки, каждая из которых превращается в сперматозоид, а в яичниках образуются также четыре гаплоидные клетки, из которых

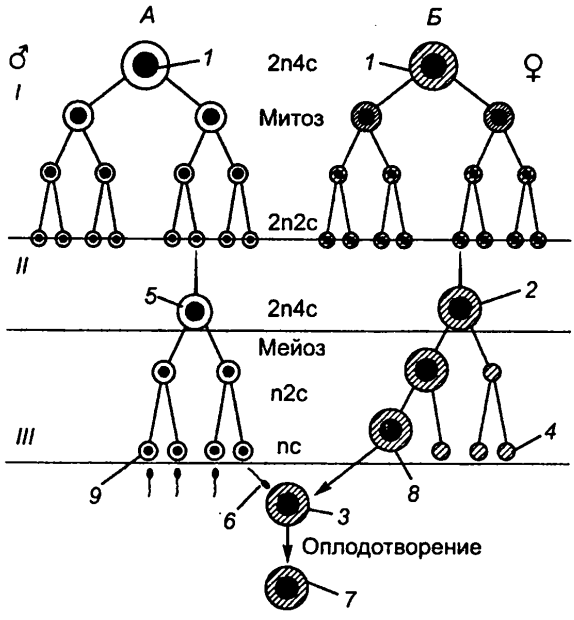


Рис. 2.32. Сперматогенез (*А*) и оогенез (*Б*):
I — зона размножения; II — зона роста; III — зона созревания; 1 — первичные половые клетки; 2 — ооцит; 3 — яйцеклетка; 4 — направительные тельца; 5 — сперматоцит; 6 — сперматозоид; 7 — зигота; 8 — оотида; 9 — сперматида

только одна, крупная, превращается в яйцеклетку, а три мелкие (направительные тельца) гибнут.

Процессы гаметогенеза у самок и самцов идентичны относительно изменений в ДНК и кардинально различаются по тому, что происходит с цитоплазмой клеток. В яйцеклетке накапливаются питательные вещества, необходимые в дальнейшем для развития зародыша, поэтому яйцеклетка — это очень крупная клетка, и когда она делится, цель — сохранить питательные вещества для будущего зародыша, поэтому деление цитоплазмы несимметрично.

В **оогенезе** исходная клетка, из которой впоследствии образуется зрелая яйцеклетка, называется ***ооцитом 1-го порядка***. После первого деления мейоза из него образуются ***ооцит 2-го порядка*** и первое полярное тельце. Затем происходит второе деление мейоза, в результате образуются гаплоидная ***оотида*** и второе полярное тельце. Первое полярное тельце

за это время тоже успевает поделиться, таким образом, всего получается три гаплоидных полярных тельца. В оотиде происходят некоторые процессы созревания, и он превращается в ***яйцеклетку***. Она содержит почти всю цитоплазму исходного ооцита, но гаплоидный набор хромосом, прошедших рекомбинацию генетического материала.

При **сперматогенезе** цитоплазма исходного ***сперматоцита 1-го порядка*** делится (первое деление мейоза) поровну между клетками, давая ***сперматоциты 2-го порядка***. Второе деление мейоза приводит к образованию гаплоидных сперматоцитов 2-го порядка — ***сперматид***. Затем происходит созревание без деления клетки, большая часть цитоплазмы отбрасывается, и получаются ***сперматозоиды*** (рис. 2.33), содержащие гаплоидный набор хромосом, и очень мало цитоплазмы.

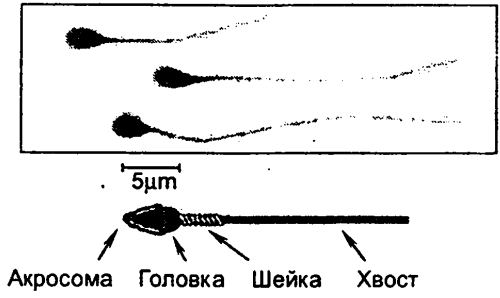


Рис. 2.33. Строение сперматозоида человека (увеличение в 1000 раз)

Сперматозоиды животных имеют одинаковое строение, но могут отличаться формой и размером. Сперматозоид имеет головку, в которую плотно упакована ДНК. Головка сперматозоида окружена очень тонким слоем цитоплазмы. На ее переднем конце находится структура, называемая *акросомой*, содержащая ферменты, позволяющие сперматозоиду проникнуть через оболочку яйцеклетки. Сперматозоид имеет хвостик. Часть хвостика, прилегающая к головке («шейка»), окружена митохондриями. Они необходимы, чтобы обеспечить биение хвостика и движение сперматозоида в желательном ему направлении. На сперматозоиде имеются для выбора направления движения хеморецепторы, сходные с обонятельными клетками.

Созревание спермиев (рис. 2.34) происходит в семенных канальцах тестикул. При превращении исходной клетки, сперматогония, в сперматоцит, сперматиды и зрелый сперматозоид происходит перемещение клетки от базальной мембраны семенного канатика к его полости. После созревания сперматозоиды отделяются, попадая в просвет семенных канальцев, и готовы к движению в поисках яйцеклетки и оплодотворению. Процесс созревания длится примерно три месяца. У млекопитающих особей мужского пола процесс созревания сперматозоидов — сперматогенез — начинается с момента половой зрелости и продолжается затем до глубокой старости.

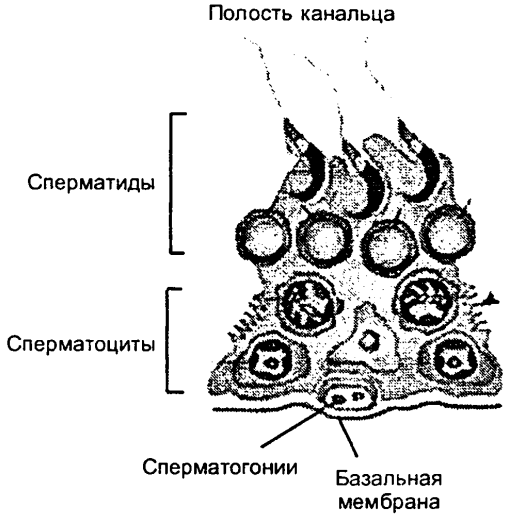


Рис. 2.34. Созревание спермиев в семенных канальцах тестикул

Существенно отличается процесс созревания яйцеклетки — **оогенез**. Во время эмбрионального развития млекопитающих возникает большое количество яйцеклеток, и к рождению самки в ее яичниках уже находится порядка 200–300 тыс. яйцеклеток, остановившихся на первой стадии деления мейоза. В период полового созревания яйцеклетки начинают реагировать на половые гормоны. Регулярные циклические изменения гормонов впоследствии вызывают

созрéвание яйцеклетки, обычно одной, иногда двух или больше. Когда для лечения бесплодия женщине делают инъекции половых гормонов, чтобы индуцировать созревание яйцеклеток. Избыток этих гормонов может привести к созреванию нескольких яйцеклеток и как следствие этого — многоплодной беременности. Яйцеклетка созревает в пузырьке (рис. 2.35), называемом ***фолликулом***.

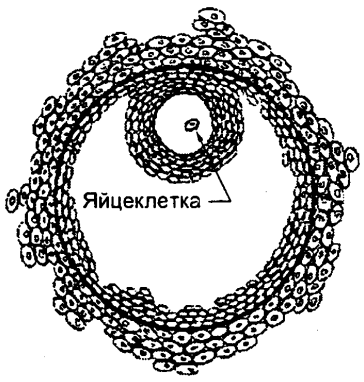


Рис. 2.35. Зрелый фолликул перед овуляцией

За всю жизнь у женщин современных индустриальных стран созревает всего 400–500 яйцеклеток, у женщин традиционной культуры — в племенах охотников-собирателей — менее 200 штук. Месячные циклы у женщины регулируются изменением концентрации гормонов.

Под действием гормонов один из покоящихся фолликулов (пузырьков) с яйцеклеткой начинает развиваться. Через несколько дней фолликул лопается и из него выходит зрелая яйцеклетка. Этот процесс называется ***овуляцией***. Слизистая оболочка матки (эндометрий) при этом разрастается, готовясь принять оплодотворенную яйцеклетку. Если беременность не наступает, происходят дегенерация и отторжение верхнего слоя эндометрия, сопровождающееся кровотечением. Во время овуляции у женщины происходит повышение так называемой базальной температуры.

Яйцеклетка после выхода из фолликула сохраняет жизнеспособность примерно 24–48 ч. Спермии же после попадания в половые пути женщины жизнеспособны до 2–3 суток, далее они могут быть подвижны, но не способны к оплодотворению. Поэтому оплодотворение возможно в течение 2–3 дней до и 1–2 дней после овуляции. В остальное время зачатие произойти не может.

Развитие половых клеток и оплодотворение у цветковых растений

Происходит в цветке, строение которого показано на рис. 2.36.

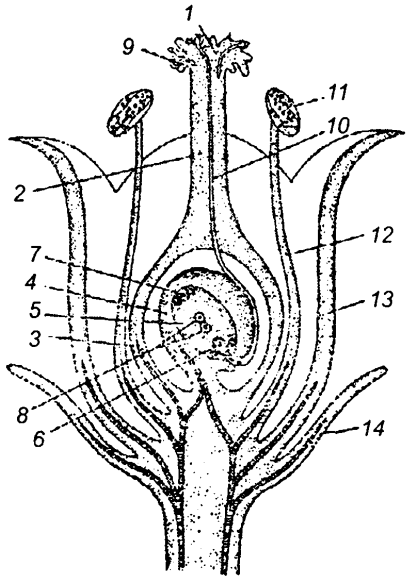


Рис. 2.36. Двойное оплодотворение у цветковых растений: *1 — рыльце пестика; 2 — столбик; 3 — завязь; 4 — семяпочка; 5 — зародышевый мешок (женский гаметофит); 6 — яйцеклетка (в центре) и две сопутствующие клетки; 7 — полярные ядра; 8 — два ядра перед слиянием и образованием центрального диплоидного ядра; 9 — прорастающее пыльцевое зерно; 10 — пыльцевая трубка, на конце которой видны два спермия; 11 — пыльник; 12 — тычиночная нить; 13 — венчик; 14 — чашечка*

Мужские половые клетки созревают в **пыльнике** (пыльцевом мешке или микроспорангии), расположенном на тычинке (рис. 2.37). В нем содержится множество диплоидных клеток, каждая из которых делится путем мейоза и образует 4 гаплоидных пыльцевых зерна (микроспоры), из всех них затем развивается мужской гаметофит. Каждое пыльцевое зерно делится путем митоза и образует 2 клетки — вегетативную и генеративную. Генеративная клетка еще раз делится путем митоза и образует 2 спермия. Таким образом, **пыльца** (проросшая микроспора, созревшее пыльцевое

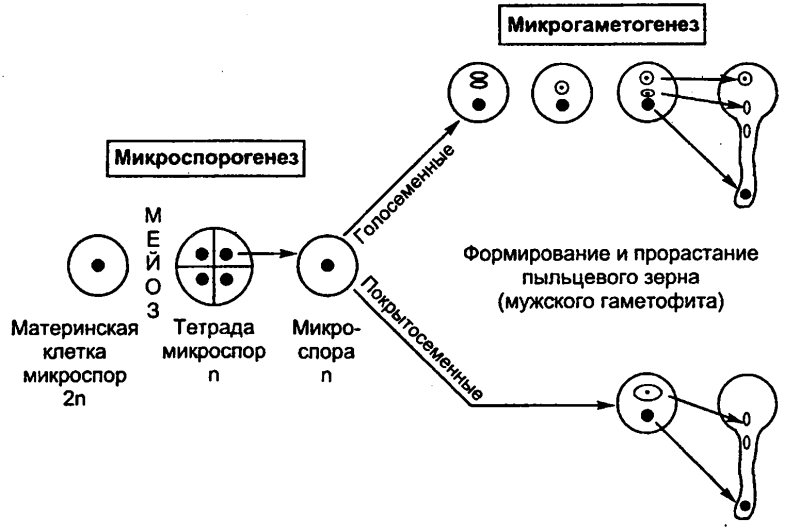


Рис. 2.37. Микроспорогенез — образование мелких спор внутри спорангия, микрогаметогенез — образование из микроспоры мужского гаметофита и прорастание пыльцевого зерна

зерно) содержит три клетки — 1 вегетативную и 2 спермия, покрытых оболочкой.

Женские половые клетки развиваются в **семязачатке** (семяпочке или мегаспорангии), располагающемся в завязи пестика (рис. 2.38). Одна из ее диплоидных клеток делится путем мейоза и образует 4 гаплоидных клетки. Из них только одна гаплоидная клетка (мегаспора) трижды делится путем митоза и прорастает в зародышевый мешок (женский гаметофит), три другие гаплоидные клетки отмирают. В результате деления мегаспоры образуются 8 гаплоидных ядер зародышевого мешка, в котором 4 ядра располагаются на одном полюсе, а 4 — на противоположном. Затем от каждого полюса в центр зародышевого мешка мигрирует по одному ядру, сливаясь, они образуют центральное диплоидное ядро зародышевого мешка. Одна из трех гаплоидных клеток, расположенных у пыльцевхода, является крупной **яйцеклеткой**, 2 другие — вспомогательные клетки-синергиды.

При **оплодотворении** пыльцевое зерно, попав на рыльце пестика, прорастает по направлению к семязачаткам, расположенным в завязи, за счет своей вегетативной клетки, об-

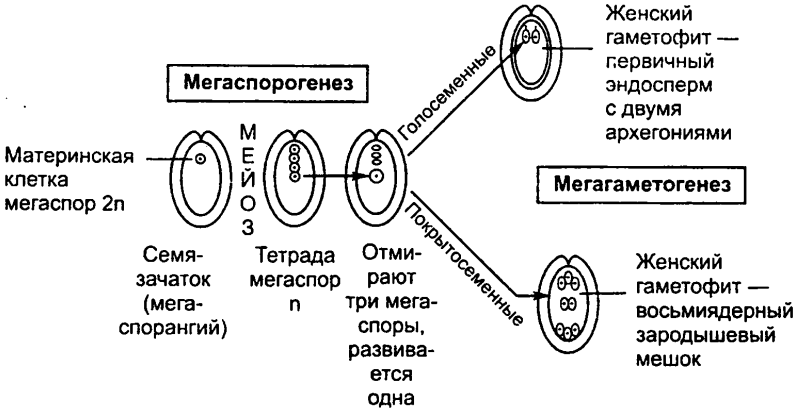


Рис. 2.38. Мегаспорогенез — образование крупных спор внутри семязачатка, мегагаметогенез — образование из мегаспоры женского гаметофита

разующей пыльцевую трубку. На переднем конце пыльцевой трубки находятся 2 спермия (спермии сами двигаться не могут, поэтому продвигаются за счет роста пыльцевой трубки). Проникая в зародышевый мешок через канал в покровах — *пыльцевход*, один спермий оплодотворяет яйцеклетку, а второй — центральную клетку (диплоидное ядро зародышевого мешка) с образованием триплоидного ядра. Этот процесс соответственно получил название **двойного оплодотворения**, был открыт С.Г. Навашиным в 1898 г. у лилейных. В дальнейшем из оплодотворенной яйцеклетки — зиготы развивается зародыш семени, а из триплоидного ядра — питательная ткань — *эндосперм*. Так, из семязачатка образуется семя, а из его покровов — семенная кожура. Вокруг семени из завязи и других частей цветка формируется *плод*.

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 2

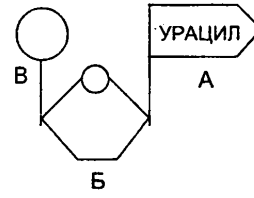
1. Чем объясняется огромное разнообразие белков, образующихся в живых организмах? Укажите не менее трёх причин.

1) разнообразием аминокислот, входящих в состав молекул белков;
2) последовательностью расположения аминокислот в молекулах белка;
3) числом аминокислот, входящих в молекулы белков.

2. Раскройте функции белков, расположенных в плазматических мембранах клетки.

1) строительная — входят в состав мембран;
2) транспортная — переносят молекулы и ионы через мембрану;
3) ферментативная — располагаются на мембране и ускоряют реакции обмена веществ;
4) сигнальная — обеспечивают раздражимость клетки.

3. Строение молекулы какого мономера изображено на представленной схеме? Что обозначено буквами А, Б, В? Назовите виды биополимеров, в состав которых входит данный мономер.



1) молекула урацилового нуклеотида РНК;
2) А — урацил — азотистое основание, Б — углевод рибоза, В — остаток фосфорной кислоты;
3) иРНК, тРНК, рРНК.

4. Чем строение молекулы ДНК отличается от иРНК?

1) ДНК состоит из двух спирально закрученных полинуклеотидных нитей, а иРНК из одной нити;
2) в состав ДНК входят нуклеотиды: аденин, тимин, гуанин, цитозин, а в иРНК: аденин, урацил, гуанин, цитозин;
3) в состав ДНК входит углевод дезоксирибоза, а в иРНК — рибоза.

5. Какие процессы происходят на этапах энергетического обмена?

1) на подготовительном этапе сложные органические вещества расщепляются до менее сложных, например, биополимеры — до мономеров;
2) в процессе гликолиза глюкоза расщепляется до пировиноградной кислоты (или молочной кислоты, или спирта) и синтезируется 2 молекулы АТФ;
3) на кислородном этапе пировиноградная кислота (пируват) расщепляется до углекислого газа и воды и синтезируется 36 молекул АТФ.

6. В процессе гликолиза образовалось 42 молекулы пировиноградной кислоты. Какое количество молекул глюкозы подверглось расщеплению и сколько молекул АТФ образуется при полном окислении?

1) при гликолизе одна молекула глюкозы расщепляется с образованием 2-х молекул пировиноградной кислоты

(ПВК), следовательно, гликолизу подверглось: 42 : 2 = 21 **молекула глюкозы**;
2) при полном окислении одной молекулы глюкозы (бескислородный и кислородный этапы) образуется **38 молекул АТФ**;
3) при окислении 21 молекулы образуется: 21 × 38 = **798 молекул АТФ**.

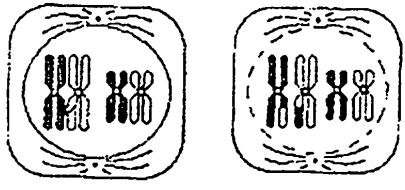
7. Как преобразуется солнечная энергия в световую фазу фотосинтеза?

1) молекулы хлорофилла поглощают солнечную энергию, которая приводит электроны в возбужденное состояние;
2) энергия возбужденных электронов расходуется на синтез АТФ;
3) под действием энергии солнечного света происходит фотолиз воды;
4) протоны водорода соединяются с переносчиком $НАДФ^+$ за счёт энергии Солнца

8. Какие основные процессы происходят в темновую фазу фотосинтеза?

1) поступление из атмосферы углекислого газа и его восстановление водородом за счет НАДФ · 2Н;
2) использование в реакциях энергии АТФ, синтезированных в световой фазе;
3) синтез глюкозы и крахмала

9. Назовите способ и фазу деления клеток, изображенных на рисунке. Какой процесс они иллюстрируют, и в чем состоит его сущность?



1) профаза мейоза I;
2) изображены конъюгация и кроссинговер;
3) кроссинговер — обмен участками, генами между гомологичными хромосомами, который приводит к перекомбинации генов.

10. Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет около $6 \cdot 10^{-9}$ мг.

Определите, чему равна масса всех молекул ДНК в ядре при овогенезе перед началом деления, в конце телофазы мейоза I и мейоза II. Объясните полученные результаты.

1) перед началом деления в процессе репликации число ДНК удваивается и масса ДНК равна $2 \cdot 6 \cdot 10^{-9} = 12 \cdot 10^{-9}$ мг;
2) первое деление мейоза редукционное, число хромосом становится в 2 раза меньше, но каждая хромосома состоит из двух молекул ДНК (сестринских хроматид), поэтому в телофазе мейоза I масса ДНК равна $12 \cdot 10^{-9} : 2 = 6 \cdot 10^{-9}$ мг;
3) после мейоза II каждое ядро в клетке содержит однохроматидные хромосомы гаплоидного набора, поэтому в телофазе мейоза II масса ДНК равна $6 \cdot 10^{-9} : 2 = 3 \cdot 10^{-9}$ мг.

11. Полипептид состоит из 20 аминокислот. Определите число нуклеотидов на участке гена, который кодирует первичную структуру этого полипептида, число кодонов на иРНК, соответствующее этим аминокислотам, и число молекул тРНК, участвующих в биосинтезе этого полипептида (следует учесть, что одна тРНК доставляет к рибосоме одну аминокислоту). Ответ поясните.

1) генетический код ДНК триплетен, поэтому участок гена ДНК, кодирующий полипептид из 20 аминокислот, содержит $20 \times 3 = 60$ нуклеотидов;
2) информационная часть иРНК содержит 20 кодонов;
3) для биосинтеза данного полипептида понадобится 20 молекул тРНК.

12. Известно, что все виды РНК синтезируются на ДНК-матрице. Фрагмент молекулы ДНК, на которой синтезируется участок центральной петли тРНК, имеет следующую последовательность нуклеотидов: АЦГЦЦГЦТААТТЦАТ. Установите нуклеотидную последовательность участка тРНК, который синтезируется на данном фрагменте, и аминокислоту, которую будет переносить эта тРНК в процессе биосинтеза белка, если третий триплет соответствует антикодону тРНК. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода (см. в репетиторе).

1) нуклеотидная последовательность участка тРНК УГЦГГЦГАУУААГУА;
2) нуклеотидная последовательность антикодона ГАУ (третий триплет) соответствует кодону на иРНК ЦУА;
3) по таблице генетического кода этому кодону соответствует аминокислота Лей, которую будет переносить данная тРНК.

Раздел 3. ОРГАНИЗМ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Жизнь на Земле чрезвычайно многообразна. Она представлена про- и эукариотическими организмами, одно- и многоклеточными. Многоклеточные представлены следующими таксонами: тип, класс, отряд, семейство, род, вид, популяция, особь. Доклеточные формы жизни — вирусы и фаги.

Клеточные формы (4 царства): безъядерные (прокариоты) — бактерии и цианеи (сине-зеленые водоросли), растения — низшие и высшие (500 тыс. видов), грибы — низшие и высшие, животные — простейшие и многоклеточные (1,5 млн видов).

Организм — самостоятельное живое существо, состоящее из органических (белки, жиры, углеводы и нуклеиновые кислоты) и неорганических (вода, минеральные соли) веществ. Его характерными свойствами являются обмен веществ и энергии с окружающей средой, рост и размножение. Он реагирует на изменения внешней среды и представляет собой саморегулирующуюся систему.

Основу современных представлений о возникновении многоклеточных организмов около 2,6 млрд лет назад составляет гипотеза фагоцителлы И.И. Мечникова. Многоклеточные произошли от колониальных простейших — жгутиковых (типа вольвокс). Среди клеток колонии выделялись движущиеся, снабженные жгутиками, фагоцитирующие добычу и уносящие ее внутрь колонии, и половые, ответственные за размножение. Так колония превратилась в примитивный, но целостный многоклеточный организм. Подтверждением гипотезы фагоцителлы служит строение примитивного многоклеточного организма — трихоплакса.

3.1. Разнообразие организмов по типу питания

Представлено такими формами, как автотрофы (хемотрофы, фототрофы) и гетеротрофы (сапротрофы, паразиты, симбионты). **Автотрофы** (от греч. *autos* — сам, *trophe* — пища, питание) — организмы, сами синтезирующие питательные вещества, **гетеротрофы** (от греч. *heteros* — иной, разный) — использующие в качестве пищи готовые органические вещества. В отличие от гетеротрофов автотрофы, таким образом, удовлетворяют все свои потребности в органических веществах, синтезируя их из простых неорганических соединений (источником углерода для них является диоксид углерода). Для осуществления процессов синтеза органических веществ необходима энергия. Автотрофные организмы могут синтезировать органические вещества за счет энергии солнечного света — это **фототрофы** (от греч. *photos* — свет). Фототрофами являются практически все растения, зеленые протисты и некоторые бактерии (цианобактерии, зеленые и пурпурные бактерии).

Организмы, которые для осуществления синтеза органических веществ используют энергию химических реакций, называются **хемотрофами.** К хемотрофам относятся некоторые бактерии (железобактерии, бесцветные серобактерии, нитрифицирующие бактерии). Гетеротрофы используют в пищу готовые органические вещества. Эти вещества дают гетеротрофам энергию, необходимую для их жизнедеятельности, а также служат источником специфических атомов и молекул, идущих на поддержание и возобновление клеточных структур, и новообразование протопласта в процессе их роста. Вместе с пищей гетеротрофы получают также коферменты и витамины, которые не синтезируются в их организме. К гетеротрофам относятся все животные, грибы, часть протист, большинство бактерий.

Некоторые бактерии, например, несерные пурпурные, содержат бактериохлорофилл и способны фотосинтезировать, но получаемую при этом солнечную энергию могут использовать для построения собственных органических веществ не из диоксида углерода, а из других сложных органических соединений. Такие бактерии называются **фотогетеротрофами.**

Известны четыре типа гетеротрофного питания: голозойный, сапротрофный, симбиотический и паразитический. **Голозойный** тип питания характерен для животных и насекомоядных растений. При этом типе питания организмы захватывают пищу внутрь тела, где она переваривается, всасывается и усваивается организмом. Свободноживущие голозойные организмы обладают специальным пищеварительным трактом. Голозойный способ питания состоит из следующих процессов: поглощение пищи, ее переваривание (ферментативное расщепление), всасывание и транспорт простых органических веществ к клеткам и тканям, ассимиляция (использование всосавшихся молекул для получения энергии и синтеза собственных органических веществ), экскреция (выделение из организма в окружающую среду непереваренных остатков пищи).

Сапротрофами называются организмы, питающиеся мертвым или разлагающимся органическим материалом. Все сапротрофы выделяют ферменты непосредственно на продукты питания, которые под воздействием этих ферментов подвергаются расщеплению. Растворимые конечные продукты такого внеорганизменного переваривания всасываются и ассимилируются сапротрофом. К сапротрофам относятся грибы и многие бактерии.

Симбиотрофный тип питания характерен для симбиотических организмов. Например, растительноядные жвачные животные дают приют многочисленным протистам, способным переваривать целлюлозу. Последние могут существовать только в анаэробных условиях, подобных тем, которые имеются в пищеварительном тракте животных. Протисты питаются содержащейся в пище хозяина целлюлозой, превращая ее в более простые соединения. Такие соединения уже сами жвачные способны переваривать до продуктов, которые могут организмом животных всасываться и ассимилироваться.

При **паразитическом** способе питания организмы получают органические вещества от организма-хозяина. Паразитический способ питания характерен для некоторых бактерий (дифтерийная и столбнячная палочка, стафилококк, холерный вибрион и др.), протист (малярийный плазмодий, дизентерийная амеба, лейшмании, трихомонады,

лямблии), животных (сосальщики, ленточные черви, аскариды и др.), высших растений (повилика европейская, заразиха, петров крест и др.).

Существует группа организмов — **миксотрофов,** которые нельзя всецело отнести по типу питания ни к автотрофам, ни к гетеротрофам. В зависимости от условий обитания они могут вести себя по-разному. На свету такие организмы ведут себя как типичные автотрофы, но если имеется источник органического углерода, они ведут себя как гетеротрофы. Эту группу составляют автогетеротрофные протисты (в первую очередь эвгленовые).

Таким образом, по типу питания (табл. 3.1) подавляющее большинство растений (за исключением растений-паразитов и насекомоядных) являются автотрофами, все животные и грибы являются гетеротрофами. Среди протист есть автотрофы, гетеротрофы и автогетеротрофы. Среди бактерий — гетеротрофы и автотрофы.

3.2. Неклеточные формы жизни — вирусы

Вирусология — наука, изучающая неклеточные формы жизни. В 1892 г. Д.И. Ивановским открыт вирус табачной мозаики, в 1917 г. открыт бактериофаг — вирус, поражающий бактерии. Вирусы являются возбудителями ряда опасных заболеваний: оспы, гепатита, энцефалита, краснухи, кори, бешенства, гриппа и др.

В отличие от клеточных организмов у вирусов отсутствует собственная система метаболизма, в том числе и система, синтезирующая белки. Вирусы могут проявлять свойства живых организмов только в клетках. Это внутриклеточные паразиты, они не способны также и размножаться вне клетки. Вирусы вносят в клетку только свою генетическую информацию. С матрицы вирусной ДНК или РНК — синтезируется иРНК для образования вирусных белков рибосомами инфицированной клетки. Молекула ДНК вирусов, или их геном (совокупность генов), может встраиваться в хромосомы клетки хозяина, не проявляя себя неопределенно долгое время.

Происхождение вирусов. Вирусы представляют собой автономные генетические структуры, неспособные, однако,

Таблица 3.1

Способы питания клеток и организмов

Типы обмена веществ (питания организмов)		Используемая энергия для синтеза органических веществ	Примеры организмов
Автотрофы	Фототрофный	Энергия солнечного света	Все зеленые растения, пурпурные, зеленые бактерии
	Хемотрофный	Энергия реакций окисления неорганических соединений	Нитро-, серо-, железобактерии
Гетеротрофы	Голозойный	Используют готовые органические вещества, отыскивая и поедая целые организмы или их части, переваривая и всасывая питательные вещества	Большинство животных, травоядные, плотоядные
	Сапротрофный	Поглощают мертвые или разлагающиеся органические и неорганические вещества через клеточные стенки, не заглатывают твердую пищу	Дрожжи, плесневые грибы, большинство бактерий
	Симбиотрофный	Живут в симбиозе в пищеварительном тракте животных, способствуя перевариванию пищи	Бифидум-бактерии в желудочно-кишечном тракте человека
	Паразитический	Живут на поверхности или внутри растений или животных-хозяев и питаются за счет них	Паразитические черви, клещи, насекомые, вирусы, фаги, бактерии, паразитические грибы
Миксотрофы		Обладают смешанным типом питания, используя энергию солнечного света и готовые органические вещества	Эвглена зеленая, росянка, омела и др.

развиваться вне клетки. Предполагают, что вирусы и бактериофаги — обособившиеся генетические элементы клеток, которые эволюционировали вместе с клеточными формами.

Строение вирусов. Существуют ДНК- и РНК-содержащие вирусы. Просто организованные вирусы представляют собой нуклеопротеиды, т. е. состоят из нуклеиновой кислоты и нескольких белков, образующих оболочку — капсид (вирус табачной мозаики). Сложно организованные вирусы имеют дополнительную оболочку — белковую или липопротеиновую (вирусы гриппа, герпеса) (рис. 3.1, 3.2).

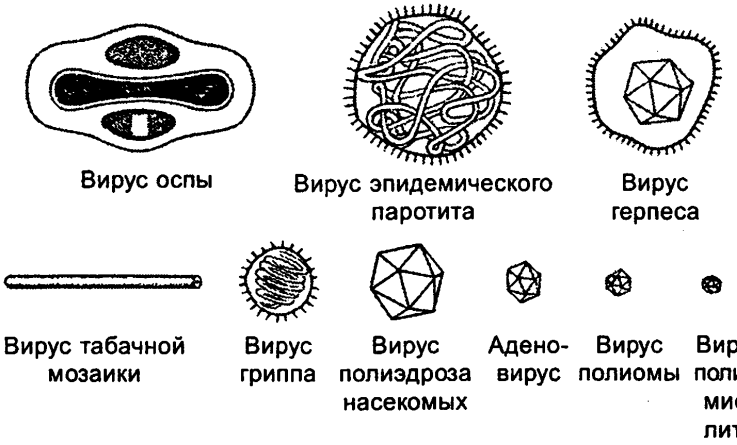


Рис. 3.1. Форма частиц (вирионов) некоторых вирусов

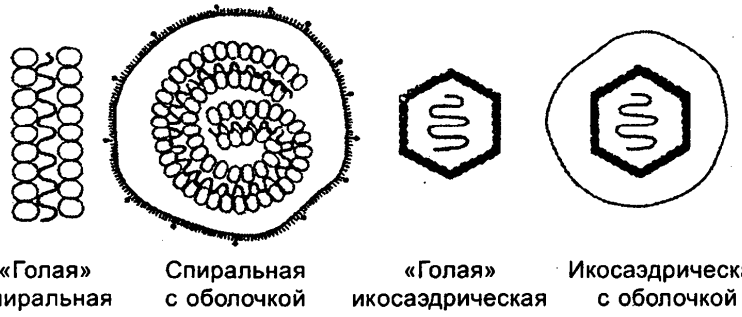


Рис. 3.2. Структурные типы вирусных частиц:
две формы со спиральной симметрией и две с кубической
(в обоих случаях один вирион «голый» и один — с оболочкой)

Действие вируса на клетку. Вместе с капельками жидкости межклеточной среды случайно внутрь клетки могут попадать вирусы. Проникновению вируса в клетку предшествует связывание его с особым белком-рецептором на ее поверхности (рис. 3.3). Рецепторный механизм проникновения вируса в клетку обеспечивает специфичность инфекционного процесса. Так, вирус СПИДа (синдром приобретенного иммунодефицита), содержащий в качестве носителя генетической информации РНК, специфически связывается с клетками крови — лейкоцитами, отвечающими за иммунологическую защиту организма. Бактериофаг вводит полый стержень в клетку бактерии и выталкивает через него ДНК (или РНК), находящуюся в головке.

Геном бактериофага попадает в цитоплазму, а капсид остается снаружи. Инфекционный процесс начинается с проникновения в клетку вирусов и их размножения. Происходят редупликация вирусного генома и самосборка капсида. Накопление вирусных частиц приводит к выходу их из клетки вследствие «взрыва», в результате чего целостность клетки нарушается и она погибает, либо путем почкования.

Вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) вызывает синдром прогрессирующего иммунодефицита (СПИД). Модель вируса иммунодефицита человека представлена на рис. 3.4.

Вирусная частица содержит несколько белковых оболочек, внутри которых находятся две молекулы вирусной РНК. Этот вирус поражает лимфоциты — клетки, защищающие организм от инфекции. Разрушая лимфоциты, он лишает человека иммунной защиты против различных инфекций. Именно сопутствующие инфекции или опухоли, которые развиваются из-за ослабления иммунной защиты, являются причиной смерти больных СПИДом.

Жизненный цикл вируса иммунодефицита человека характерен и для других вирусов, содержащих РНК, и встраивающих свой РНК-овый геном в геном хозяина. Можно выделить следующие стадии:

- Вирус прикрепляется к рецепторам на поверхности клетки.
- Вирус проникает внутрь клетки с помощью этих рецепторов и «раздевается» — снимает с РНК белковую оболочку.

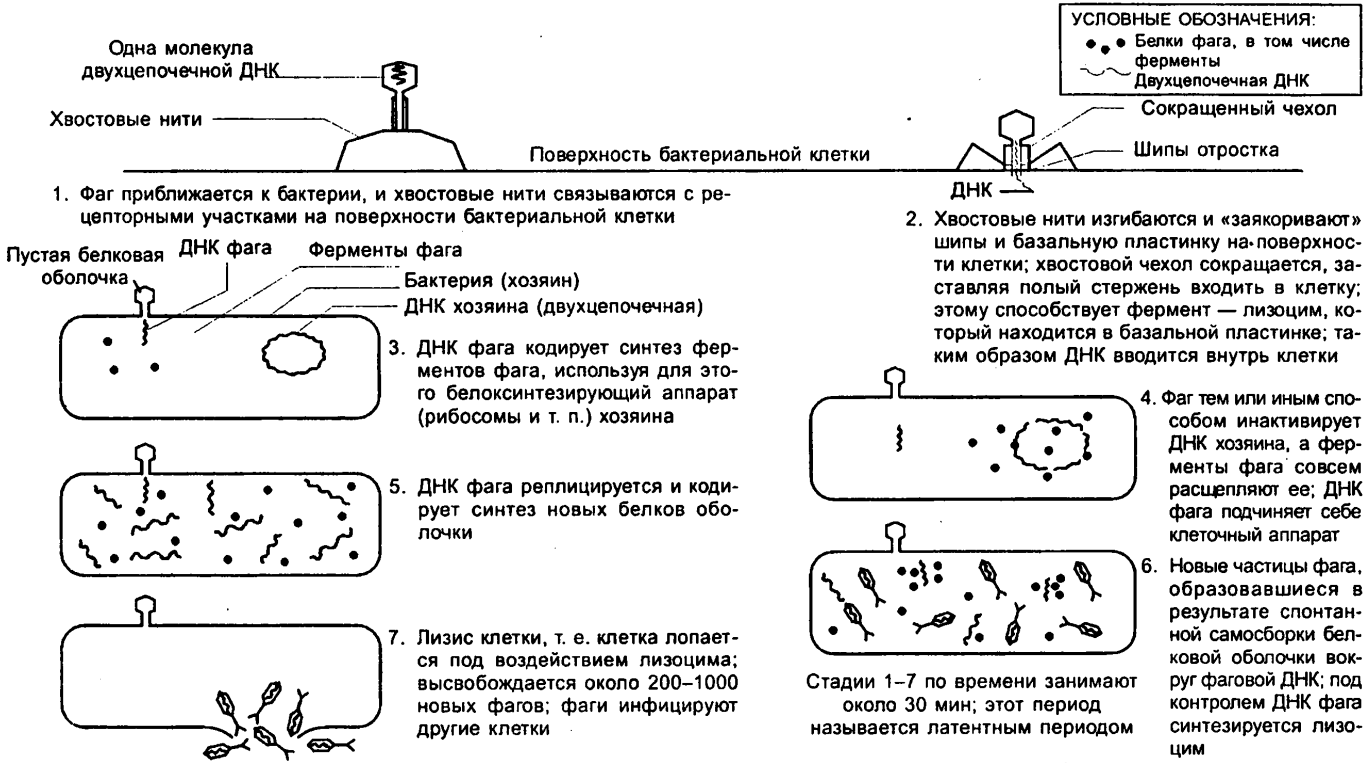


Рис. 3.3. Жизненный цикл бактериофага

Вирус иммунодефицита человека (ВИЧ), размер частиц 0,1–0,15 мкм

В каждой частице находятся 2 молекулы вирусной РНК, несущие 9 генов

ВИЧ инфицирует лимфоциты — клетки иммунной системы (микрофотография)

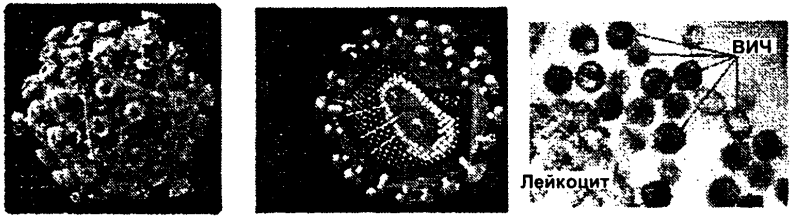


Рис. 3.4. Модель ВИЧ

• На вирусной РНК с помощью фермента обратной транскриптазы (ревертазы) синтезирует на РНК копию ДНК. Ревертаза входит в состав вирусной частицы. Сначала синтезируется одна нить ДНК, потом РНК в этом комплексе разрушается РНКазой, и синтезируется вторая нить ДНК.

• ДНК-копия вирусного генома проникает в ядро и встраивается в геном клетки. После этого вирус может там существовать несколько лет, ничем себя не проявляя. Это называется *латентной фазой.*

• На встроенной в геном хозяина вирусной ДНК происходит транскрипция, синтезируются вирусные белки. Они запускают процессы, необходимые для обработки РНК и превращения ее в форму, которая входит в состав вирусных частиц. Затем происходит сборка инфекционных частиц.

• Новые вирусные частицы выходят из клеток. После некоторого преобразования белков, входящих в состав вирионов, частица становится инфекционной («созревает»), и цикл может повториться опять.

Вероятность заражения ВИЧ при однократном воздействии такова:

• сексуальные контакты (вагинальные, анальные, оральные) — 1,0%;

• переливание крови и препаратов из нее > 90%;

• парентерально (загрязненные медицинские и другие инструменты) — от 1,0 до 90%;

- ранения медперсонала загрязненными инструментами — менее 0,5 %;
- перинатальное (беременность, роды) инфицирование — от 2–5 до 30%.

Для ***защиты от инфицирования*** возбудителями заболеваний, передающихся половым путем, используют барьерные контрацептивы (мужские и женские презервативы), защитные кремы и капсулы (типа «Фарматекс» и «Патентекс», которые эффективно предохраняют от многих видов заболеваний, применяются до контакта, действие начинается через несколько минут после нанесения и продолжается несколько часов), жидкости, содержащие бактерицидные вещества (гибитан, мирамистин и др. применяются для профилактики сразу после контакта, спектр ограничен внеклеточными паразитами). Ко всем средствам защиты прилагается инструкция, которую необходимо соблюдать.

3.3. Воспроизведение организмов. Способы размножения

Размножение организмов — воспроизведение себе подобных. Это свойство характерно только для живых организмов, чем они коренным образом отличаются от тел неживой природы. Способность воспроизводить себе подобных осуществляется в ходе размножения и последующего индивидуального развития.

В природе встречаются *два типа размножения живых организмов — **бесполое** и **половое*** (табл. 3.2). В процессе эволюции сначала возникло *бесполое размножение*, и лишь позднее — *половое*. При ***бесполом размножении*** новое поколение образуется при участии только одной родительской особи, которая полностью передает ему свои наследственные качества и особенности через споры или части тела. Этот способ размножения встречается в природе у большинства растений, из животных — у простейших и используется в хозяйстве: в микробиологической промышленности — при размножении бактерий и дрожжей; в сельском хозяйстве — при вегетативном размножении растений и в технологии культуры тканей.

Таблица 3.2

Сравнительная характеристика бесполого и полового размножения

Формы размножения организмов	
Бесполое	**Половое**
Деление клеток пополам, почкование, спорообразование, вегетативное размножение	Слияние половых клеток — гамет
Участвует одна родительская особь	Участвуют две родительские особи
Генотип потомства сходен с родительским	Генотип потомства отличается от родительского
Способ деления клетки — митоз	Способ деления клетки — мейоз

В ***половом размножении*** участвуют два родителя, которые передают свою наследственную информацию, как правило, через гаметы (сперматозоиды и яйцеклетки). Образующаяся при слиянии гамет зигота несет признаки обоих родителей, причем эти признаки могут находиться в различных сочетаниях. Такой способ размножения дает новую комбинацию наследственных признаков (что создает благоприятные условия для естественного и искусственного отбора) и широко распространен в растительном и животном мире. Используется в практике сельского хозяйства.

Бесполое размножение осуществляется участием лишь одной особи, новая особь развивается из соматических клеток. Различают собственно бесполое и вегетативное размножение.

Собственно бесполое размножение свойственно простейшим животным (амеба, инфузория-туфелька, эвглена зеленая), одноклеточным водорослям (хламидомонада), у которых оно осуществляется в результате ***митотического деления*** клетки надвое. ***Шизогония*** — *множественное* бесполое размножение у простейших (жгутиковые, споровики), когда ядро материнской особи многократно делится путем митоза, а затем разросшаяся многоядерная клетка распадается на множество одноядерных клеток. У одноклеточных и многоклеточных организмов способом бесполого размножения служит также ***почкование*** — *неравномерное деление*

клетки (дрожжевые грибы и некоторые инфузории, пресноводная гидра).

Из многоклеточных животных бесполое размножение характерно для сидячей формы — полипов, образующих колонии. Некоторым низшим грибам, водорослям (хлорелла), простейшим (малярийному плазмодию) и многоклеточным (мхи, высшие грибы, многоклеточные водоросли, папоротники) свойственно ***спорообразование***. У растений при бесполом размножении образуются споры и зооспоры. Споры обычно характерны для сухопутных растений, зооспоры, имеющие жгутики, — для водных. Бесполым путем размножаются грибы, водоросли, при этом из спор может вырасти такая же особь. У высших споровых растений из спор образуются заростки.

Вегетативное размножение осуществляется частями тела или группами клеток, при этом участвует только одна родительская особь. У растений это широко распространенный в природе способ размножения, который также используют в сельском хозяйстве — почками, черенками, усами, корневищами, клубнями, луковицами, отводками, делением куста (картофель, ива, виноград, земляника, бегония).

У многоклеточных животных бесполое размножение осуществляется делением тела на две или более частей (плоские черви, кольчатые черви, иглокожие). Из таких частей развиваются полноценные особи.

В новой технологии возделывания растений применяется еще один метод вегетативного размножения — ***метод культуры тканей***, при котором из одной или нескольких клеток в стерильных условиях выращивают целое растение. Он применяется для размножения картофеля, овощных, лекарственных и декоративных растений, при этом эффект размножения очень высокий — из одной почки получают до 10 млн зачатков растений, свободных от болезней и хранящихся в замороженном состоянии длительное время.

Бесполое размножение, эволюционно возникшее раньше полового, — эффективный процесс. На его основе в благоприятных условиях численность вида может быстро увеличиваться. Однако при любых формах бесполого размножения все потомки имеют генотип, идентичный материнскому. Новые признаки, которые могут оказаться полезными

при изменении условий среды, появляются только в результате относительно редких мутаций. Бесполое размножение характеризуется тем, что дочерние клетки по содержанию наследственной информации, морфологическим, анатомическим и физиологическим особенностям полностью идентичны родительским.

Половое размножение — воспроизведение себе подобных, смена поколений и развитие организмов, происходящее, как правило, с участием двух особей в результате слияния специализированных половых клеток — гамет, образующихся в половых железах. Яйцеклетки образуются у особей женского пола (материнский организм), сперматозоиды — у особей мужского пола (отцовский организм). Половое размножение свойственно как растительным, так и животным организмам. *У растений* яйцеклетки образуются в специальных органах — ***архегониях,*** сперматозоиды — в ***антеридиях.*** *У животных* яйцеклетки формируются в ***яичниках,*** сперматозоиды — в ***семенниках.*** Разница заключается в том, что у животных образованию половых клеток (гамет) предшествует мейоз, а у растений мейоз происходит перед образованием спор, из которых развиваются заростки. На них формируются архегонии с яйцеклетками и антеридии со сперматозоидами. Таким образом, у любых организмов — растений или животных — гаметы обязательно гаплоидные, а зигота диплоидная, из нее формируется диплоидный зародыш, половина хромосом которого от материнского организма, а половина — от отцовского.

Половое размножение дает огромные эволюционные преимущества по сравнению с бесполым. Это обусловлено тем, что генотип потомков формируется благодаря комбинации генов, принадлежащих обоим родителям. Появление новых комбинаций генов обеспечивает более успешное и быстрое приспособление вида к меняющимся условиям обитания, освоению новых экологических ниш и т. д. Таким образом, сущность полового размножения заключается в объединении в наследственном материале потомка генетической информации из двух разных источников — родителей и в увеличении генетического разнообразия потомства.

Половое размножение характеризуется обменом генетической информации между женскими и мужскими особями,

осуществляющимся несколькими способами: а) образованием ***цитоплазматических мостиков***, по которым мужская хромосома передвигается в женскую клетку (характерно для прокариот); б) ***конъюгацией*** — временным соединением и обменом участками хромосом (встречается у вирусов, бактерий, инфузорий и др.); в) ***образованием*** особых гаплоидных половых клеток — ***гамет*** (характерно для большинства эукариот). У разных видов животных и растений половые клетки имеют различные размеры, форму, строение и развитие.

Без оплодотворения происходят следующие формы полового процесса.

Конъюгация — форма полового процесса без участия гамет, характерная для бактерий (кишечная палочка), простейших (инфузория-туфелька), когда сближаются две одноклеточные особи и через цитоплазматический мостик обмениваются генетическим материалом. В результате конъюгации у бактерий не происходит увеличение числа особей. У зеленой водоросли спирогиры конъюгация происходит по-другому: две многоклеточные нити (+) и (-) встают параллельно друг другу, образуют встречные цитоплазматические мостики, по которым протопласт физиологически мужской особи перетекает в женскую нить. В результате образуется множество зигот.

Партеногенез — способ упрощенного полового размножения, при котором зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки (происходит девственное рождение). Это явление широко распространено у беспозвоночных (тли, осы, пчелы, некоторые ракообразные — дафнии) и позвоночных животных (пресмыкающиеся, птицы). Партеногенез можно вызвать искусственно у животных, которым он в природе не свойствен путем стимуляции яйцеклетки механическими и химическими воздействиями. Партеногенез распространен и у растений, например, у злаковых и сложноцветных.

Гиногенез — способ полового размножения, когда сперматозоиды погибают после проникновения в яйцеклетку, развивающуюся после этого в зародыш (характерно для некоторых рыб, круглых червей).

Андрогенез — способ полового размножения, когда развитие яйцеклетки осуществляется после гибели ее ядра за счет генетического материала сперматозоидов (характерно

для тутового шелкопряда, некоторых растений в эксперименте).

С оплодотворением происходят следующие формы полового процесса.

Изогамия — форма полового процесса с участием неспециализированных, одинаковых по размерам, подвижных половых клеток (встречается у зеленых и бурых водорослей).

Гетерогамия — форма полового процесса, при котором сливаются две подвижные со жгутиками клетки разного размера — одна крупнее (женская), другая мельче (мужская) (характерна для водорослей и хитридиевых грибов).

Оогамия — наиболее распространенная форма полового процесса, при этом гаметы четко различаются — яйцеклетка крупная, с запасом питательных веществ, неподвижная, сперматозоид значительно мельче, подвижный, со жгутиками (свойственна всем многоклеточным животным, некоторым грибам, водорослям и всем высшим растениям).

Хологамия — примитивная форма полового процесса у одноклеточных организмов, при котором гаметы не образуются, а сливаются целиком особи (характерна для равножгутиковых зеленых водорослей и хитридиевых грибов).

Чередование поколений — смена полового и бесполого поколений в цикле развития некоторых животных (кишечнополостные, некоторые членистоногие) и растений, различающихся способом размножения. У животных, например некоторых медуз, половое поколение представлено свободноплавающими одиночными медузами, а бесполое — сидячими полипами, образующими колонии, от которых путем почкования отделяются новые особи. У большинства растений одно поколение имеет гаплоидный набор хромосом в клетках (это обычно половое поколение, дающее гаметы, — ***гаметофит***), а другое — диплоидный (обычно это бесполое поколение, дающее споры, — ***спорофит***). У водорослей, папоротников — это различные организмы; у мхов, голосеменнных и покрытосеменных половое и бесполое поколения находятся на одной особи.

Циклы развития животных и **растений** имеют ряд общих черт:

- одинаковые этапы в образовании гаплоидных клеток: обязательно осуществляется мейоз, в результате которого образуется гаплоидный набор хромосом с новым сочетани-

ем генов вследствие обмена участками при конъюгации и кроссинговере;

- одинаковая сущность процесса оплодотворения: восстановление диплоидного набора хромосом, поддерживающего постоянство хромосомного состава в ряду поколений, и вместе с тем перекомбинация наследственного материала;
- новый организм образуется из зиготы, поэтому он диплоидный и содержит только ему свойственные наследственные признаки. Послезародышевое развитие, самостоятельный организм, затем молодой организм, половозрелый, после чего организм стареет и наступает естественная смерть. Следовательно, индивидуальное развитие — *онтогенез* — имеет единый характер у всех живых существ на Земле, и размножение организмов основано на делении клеток — митозе и мейозе, половом процессе и дальнейшем развитии нового организма в определенных условиях среды, что свидетельствует о единстве происхождения и параллельном развитии растительного и животного мира.

3.4. Онтогенез. Эмбриональное и постэмбриональное развитие организмов

Онтогенез животного — индивидуальное развитие организма, включающее весь комплекс последовательных и необратимых изменений, начиная от образования зиготы и до естественной смерти организма. В ходе онтогенеза реализуется наследственная программа развития организма в конкретных условиях среды. Развитие носит детерминированный характер (идущий по определенному пути). Сначала развивается *эмбрион (зародыш),* проходящий поочередно стадии зиготы, морулы, бластулы, гаструлы, нейрулы, плода. При этом формируются все ткани, органы и системы органов и все отделы тела, в результате чего зародыш приобретает черты, характерные для своего вида. После рождения начинается *постэмбриональное развитие.* **Индивидуальное развитие организмов** — онтогенез — у животных делится на два периода — эмбриональный и постэмбриональный.

Эмбриональный период — развитие животного с момента образования зиготы до рождения или выхода организма из яйцевых оболочек — состоит из нескольких этапов.

Оплодотворение — процесс слияния яйцеклетки со сперматозоидом, при котором восстанавливается диплоидный набор хромосом, в результате возникает одноклеточная стадия развития организма — оплодотворенное яйцо — ***зигота*** (рис. 3.5).



а *б* *в*

Рис. 3.5. Оплодотворение:
а — яйцеклетка перед оплодотворением («лучистый венец» и одно полярное тельце); б — оплодотворяемая яйцеклетка; в — яйцеклетка и сперматозоиды моллюска

Яйцеклетка млекопитающих покрыта наружной клеточной мембраной с многочисленными ворсинками, имеет цитоплазму, ядро и запасные питательные вещества. Икринки рыбы и птицы — это крупные яйцеклетки, покрытые прочными покровами и содержащие запасы питательных веществ. Но у большинства животных яйцеклетки остаются в яичниках и внутренних половых органах (их размер 50–180 мкм), где они оплодотворяются и проходят дальнейшее развитие. Яйцеклетка окружена несколькими оболочками, структура которых такова, что только сперматозоид собственного вида может попасть в яйцеклетку. После оплодотворения оболочки яйцеклетки изменяются, и другие сперматозоиды уже не могут в нее проникнуть. У некоторых видов внутрь яйцеклетки могут попасть несколько сперматозоидов, но все равно в слиянии ядер участвует только один из них. При оплодотворении в яйцеклетку проникает только ядро сперматозоида, хвостик же вместе с митохондриями отбрасывается, и в клетку не попадает. Поэтому митохондриальную ДНК все животные наследуют только от матери.

Дробление. После оплодотворения происходит дробление (рис. 3.6) диплоидной зиготы (митотическое деление с само-

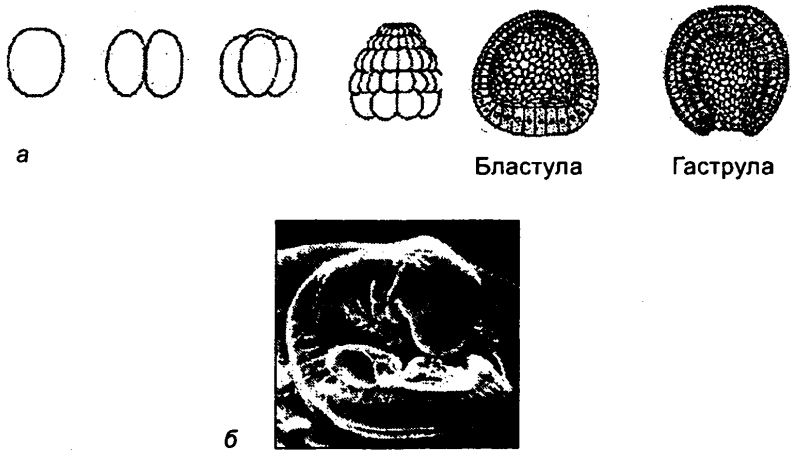


Рис. 3.6. *а* — дробление и гаструляция яйца ланцетника; *б* — образование эмбриона человека

удвоением ДНК, но без роста клеток). Его характер зависит от запаса питательных веществ в яйцеклетке. Оплодотворенная яйцеклетка делится на 2, 4, 8 и т. д. клеток, называемых ***бластомерами***. Интерфазы деления короткие, и бластомеры не растут. Завершается дробление образованием полой шарообразной ***бластулы — первой стадии зародыша***. Она имеет форму многоклеточного однослойного шара, полого внутри (полость с жидкостью внутри бластулы называется *бластоцель*). Все ядра клеток бластомеров диплоидные, с абсолютно одинаковой генетической информацией. Обычно бластула состоит из 64 бластомеров (иногда из 128 и больше) и по величине не превышает зиготы. Клетки не специализированы и не дифференцированы.

Гаструляция — перемещение клеточных масс. Бластула переходит во ***вторую стадию зародыша — гаструлу***. Зародыш состоит из пластов клеток — *зародышевых листков*, образование которых у разных животных протекает неодинаково. Например, у ланцетника один из участков бластулы прогибается внутрь и соприкасается с противоположной стороной, образуя двухслойную структуру — ***гаструлу***. У зародыша формируются кишечная полость, первичное ротовое отверстие и два слоя клеток: внешний — **эктодерма** и внутренний — **энтодерма.** Животные типа кишечнополост-

ных всю жизнь живут в стадии гаструлы. Все другие животные проходят следующую стадию — поздней гаструлы. Эта стадия характеризуется появлением третьего слоя клеток в теле зародыша (третьего зародышевого листка) — **мезодермы.** Мезодерма закладывается между эктодермой и энтодермой; вначале она имеет вид двух карманов, полости которых называются *вторичной полостью тела* (*целом*). Клетки не делятся и не растут, появляются первые признаки дифференцировки.

Эмбрион (от греч. «зародыш») — ранняя стадия развития живого организма от начала дробления яйцеклетки до выхода из яйца или из материнского организма (в акушерстве в отличие от эмбриологии термин *эмбрион* используют только для первых 8 недель развития, после 8-й недели зародыш называют *плодом*).

У млекопитающих процесс происходит несколько иным образом. Дробление яйцеклетки у них приводит к образованию комочка клеток, называемого ***морулой.*** Морула подразделяется на внутреннюю часть, из которой потом развивается сам зародыш, и наружную часть, образующую полый пузырек, называемый *трофобластом*. Дальнейшее развитие приводит к формированию трехслойного зародыша, состоящего из внутреннего слоя — энтодермы, внешнего слоя — эктодермы и третьего слоя между ними — мезодермы. Из каждого слоя впоследствии образуются определенные ткани и органы.

Органогенез — формирование комплекса осевых органов и тканей. В зародыше хордовых наступает следующая стадия — **нейрулы**, во время которой формируется осевой комплекс, состоящий из хорды и нервной пластинки, расположенных параллельно друг другу. Как и мезодерма, хорда возникает из энтодермы, а нервная пластинка — из эктодермы. При дальнейшем развитии зародышевые листки преобразуются в ткани, органы и системы органов, т. е. происходит *дифференциация клеток*. Из **эктодермы** формируются покровный эпителий, кожа, хорда, нервная трубка, из которой позднее образуются спинной и головной мозг и органы чувств, эмаль зубов; из **энтодермы** — эпителий кишечника, пищеварительный канал, печень, поджелудочная железа, легкие; из **мезодермы** — скелет, мышцы гладкие и поперечнополосатые, кровеносная и выделительная системы, половые железы.

Дальнейшее развитие зародыша происходит в определенной последовательности и строгой зависимости одних органов от других. Тесная взаимосвязь между развивающимися органами и их влияние друг на друга в процессе развития называется *эмбриональной индукцией.* ДНК всех клеток зародыша, развившихся из одной зиготы, несет одинаковую генетическую информацию о его развитии. Дифференциация клеток, образование органов и тканей происходят за счет функционирования на различных этапах в разных клетках и тканях неодинаковых генов. Стимулируют деятельность генов специфические для каждого из них вещества — *индукторы.* В начале развития зародыша эти вещества выделяются разнородными участками цитоплазмы яйцеклетки, а при образовании органов и тканей индукторы выделяются определенными частями зародыша.

У разных животных, в том числе у человека, формируются одни и те же органы и ткани. Это свидетельствует о том, что зародышевые листки гомологичны и имеют единое происхождение в процессе эволюции. **Закон зародышевого сходства К. Бэра** устанавливает, что эмбрионы обнаруживают на ранних стадиях развития общее сходство в пределах типа. Сходство зародышей разных систематических групп свидетельствует об общности их происхождения. **А.Н. Северцов** дополнил биогенетический закон: в индивидуальном развитии повторяются признаки не взрослых предков, а их зародышей.

Биогенетический закон Ф. Мюллера и Э. Геккеля. *Онтогенез* (индивидуальное развитие) каждой особи есть краткое и быстрое повторение *филогенеза* (исторического развития) вида, к которому эта особь относится.

Постэмбриональное развитие бывает двух типов. ***Прямое развитие,*** при котором родившиеся потомки во всем сходны со взрослыми организмами (развитие человека, млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, некоторых беспозвоночных (паукообразные, прямокрылые насекомые)). ***Непрямое развитие,*** при котором новый организм появляется на свет в виде личинки, претерпевающей в своем развитии ряд превращений — *метаморфозов* (у амфибий, насекомых и др.). У животных, развивающихся с превращением, из зиготы появляется ***личинка***, затем ***куколка***, а из нее уже ***взрос-***

лый организм (имаго). Эти стадии развития как внешне, так и внутренне отличаются друг от друга. Такое приспособительное свойство выработалось в процессе эволюции для разделения среды обитания и пищи, чтобы не создавалась конкуренция разных стадий. Так, у майского жука личинки живут в почве и питаются корнями растений (сосны), а взрослые жуки поселяются в воздушной среде и потребляют в пищу листья деревьев (березы). То же характерно и для других насекомых (бабочки), плоских червей, земноводных (лягушка и головастик). Непрямое развитие способствует сохранению и процветанию вида. Постэмбриональное развитие сопровождается *ростом неопределенным* (продолжающимся в течение всей жизни) и *определенным* (ограниченный сроком).

3.5. Генетика. Закономерности наследственности и изменчивости

Генетика — наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости.

Наследственность — способность организмов передавать из поколения в поколение различные признаки, свойства и особенности развития.

Изменчивость — способность организмов изменяться в процессе индивидуального развития под воздействием факторов среды, приобретать новые признаки.

Основоположником генетики является Г. Мендель, проводивший опыты по скрещиванию различных форм гороха, разработавший метод гибридологического анализа и установивший ряд законов наследования (1865 г.).

Современная генетика располагает комплексом различных методов.

- *Метод гибридологического анализа* — метод скрещивания особей с альтернативными признаками; анализ проявления у гибридов только исследуемых признаков, без учета остальных; выращивание и анализ потомства каждой особи отдельно от других; ведение строгого количественного учета гибридов, различающихся по исследуемым признакам.
- *Цитологический метод* — микроскопическое изучение хромосом, ДНК на клеточном и субклеточном уровнях.

- *Цитогенетический метод* — изучение хромосомного набора (кариотипа) — количества, формы, размеров хромосом у различных организмов, а также изменения их количества, строения.
- *Генеалогический метод*, или *метод родословных*, — изучение наследования какого-либо признака у человека в ряду поколений родственников. Позволяет установить тип и характер наследования признаков.
- *Близнецовый метод* — изучение проявления признаков у однояйцовых близнецов с оценкой роли внешней среды в реализации действия генов.
- *Математический метод* — количественный учет наследования признаков.
- *Биохимический метод* — изучение нарушений обмена веществ, возникающих в результате генных наследственных изменений.
- *Онтогенетический метод* — изучение действия генов в процессе индивидуального развития организма, выявление присутствия рецессивных генов в гетерозиготном состоянии.
- *Популяционно-статистический метод* — определение частот встречаемости различных генов в популяциях, позволяющее вычислить количество гетерозиготных организмов и прогнозировать количество особей с патологическими (мутантными) проявлениями действия генов.

Основными понятиями генетики являются следующие.

Генотип — совокупность всех генов одного организма.

Фенотип — совокупность всех внутренних и внешних признаков организма, формирующихся в процессе взаимодействия генотипа с окружающей средой.

У всех организмов одного и того же вида каждый **ген** располагается в одном и том же месте — **локусе** строго определенной **хромосомы**. В гаплоидном наборе хромосом (в гаметах) представлен 1 ген, ответственный за развитие признака. В диплоидном наборе хромосом (в соматических клетках) содержатся 2 гомологичные хромосомы, соответственно 2 идентично расположенных **аллельных гена**, определяющих развитие признака.

Альтернативные признаки — контрастные, взаимоисключающие признаки (например, белый — красный, гладкий — морщинистый и т. д.).

Доминантный признак (ген) — преобладающий признак, подавляющий развитие другого альтернативного признака. Проявляется всегда как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии. Ген, его контролирующий, обозначается заглавной буквой, например, А. У человека доминантными признаками являются, к примеру, черные волосы, темные глаза, кудрявые волосы.

Рецессивный признак (ген) — подавляемый признак. Проявляется только в гомозиготном состоянии. Ген, его контролирующий, обозначается строчной буквой, например, а.

Гомозиготный организм (гомозигота) — особь (зигота), дающая при самоопылении однородное, нерасщепляющееся потомство. В гомологичных хромосомах содержит одинаковые аллельные гены (АА или аа) и образует один сорт гамет: только с геном А, или только с геном а.

Гетерозиготный организм (гетерозигота) — особь (зигота), дающая расщепление. В гомологичных хромосомах содержит разные аллели (Аа) и образует два сорта гамет: с геном А и с геном а.

В генетике используют следующие общепринятые **символы**.

P — **родительские организмы**, взятые для скрещивания;

♀ — знак «зеркала Венеры» — **женский пол** (при записи схемы скрещивания его ставят первым);

♂ — знак «щит и копье Марса» — **мужской пол** (при записи схемы скрещивания пишут вторым);

«×» — знаком умножения обозначают **скрещивание**;

G — гаметы;

F — обозначают **гибридное потомство** с цифрой, соответствующей номеру поколения (например F_1 — первое поколение, F_2 — второе поколение и т. д.).

3.5.1. Моно- и дигибридное скрещивание

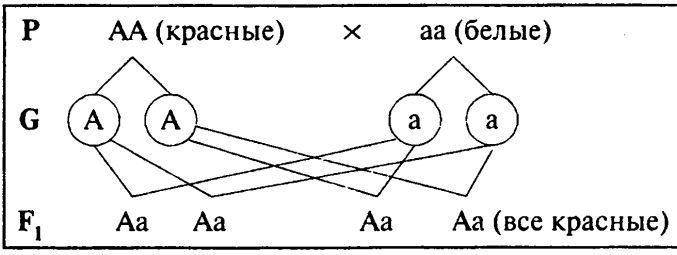
Основные закономерности наследственности были открыты Г. Менделем. Он впервые применил количественный, статистический метод анализа и исследовал 7 пар альтернативных признаков посевного гороха, следя за каждым в отдельности.

МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ — скрещивание по одной паре признаков. Скрещиваются гомозиготные родите-

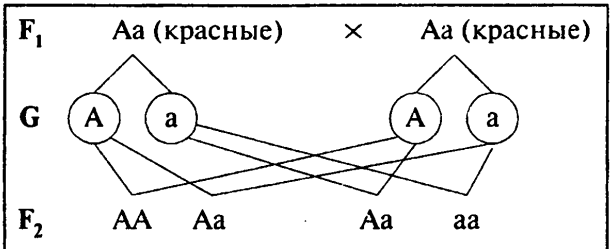
ли, отличающиеся друг от друга по проявлению одного признака, например по окраске цветков гороха (красной и белой).

Мендель проводил **реципрокные скрещивания** — система из двух скрещиваний: *прямого скрещивания* — когда материнский организм имеет один признак (белый), а отцовский организм — другой признак (красный) и *обратного скрещивания* — когда материнский организм имеет один признак (красный), а отцовский организм — другой признак (белый).

При анализе гибридов F_1 Мендель установил, что все особи имеют одинаковые признаки. При этом проявляется только признак 1 родителя — доминантный (красные цветки), признак другого — рецессивный (белые цветки) отсутствует. Эта закономерность в генетике называется **законом доминирования**, или **законом единообразия гибридов первого поколения (первый закон Менделя).**



Проводя самоопыление гибридов F_1 (скрещивание между собой образующихся гетерозигот), Мендель установил, что в F_2 появляются особи как с доминантным признаком (красные цветки), так и с рецессивным (белые цветки) в отношении 3 : 1. Это явление называется **законом расщепления гибридов второго поколения**, или **вторым законом Менделя.**



Для объяснения наблюдаемых закономерностей Мендель выдвинул **гипотезу чистоты гамет**, предположив следующее: любой признак формируется под влиянием материального фактора (гена). Фактор, определяющий доминантный признак, — А, рецессивный — а. Каждая особь содержит два фактора, определяющих развитие признака, из которых один она получает от матери, другой — от отца. При образовании гамет происходит редукция факторов, и в каждую гамету попадает только один ген. При любых сочетаниях гамет все гибриды имеют одинаковые генотип и фенотип.

При образовании гамет у гибридов F_1 1/2 будет нести фактор А, а 1/2 — фактор а. При самоопылении и равновероятном сочетании гамет при оплодотворении в F_2 происходит расщепление по генотипу 1 АА : 2 Аа : 1 аа, а по фенотипу 3 части красные : 1 часть белые.

С открытием мейоза гипотеза чистоты гамет получила *цитологическое подтверждение*. Например, предшественники половых клеток (как и все соматические клетки) имеют диплоидный набор хромосом, после мейоза (редукционного деления) в каждую гамету попадает только 1 из пары гомологичных хромосом, а следовательно, только 1 из *аллельных генов* — генов, расположенных в идентичных участках гомологичных хромосом. У человека насчитывается около 5 тыс. морфологических и биохимических признаков, которые наследуются достаточно четко по Менделю.

ПРОМЕЖУТОЧНОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ. Иногда у гибридов F_1 не наблюдается полного доминирования, их признаки носят промежуточный характер. Такое наследование называется **промежуточным**, или **неполным доминированием**. При неполном доминировании в F_2 расщепление по фенотипу и генотипу выражается одинаковым отношением 1 : 2 : 1.

P	**АА** (красные) × **аа** (белые)
$\mathbf{F_1}$	**Аа, Аа, Аа, Аа** (розовые)
P	**Аа** (розовые) × **Аа** (розовые)
$\mathbf{F_2}$	**АА, Аа, Аа, аа** (красные : розовые : белые = 1 : 2 : 1)

АНАЛИЗИРУЮЩЕЕ СКРЕЩИВАНИЕ. При полном доминировании среди особей с доминантными признаками невозможно отличить гомозиготы от гетерозигот, а в этом часто возникает необходимость (например, чтобы определить, чистопородна или гибридна данная особь). С этой целью проводят *анализирующее скрещивание*, при котором исследуемая особь с доминантными признаками скрещивается с *рецессивной гомозиготой (аа)*:

1) Если потомство от такого скрещивания окажется однородным, значит, особь гомозиготна (ее генотип АА):

P	**AA** × **aa**
$\mathbf{F_a}$	**Aa, Aa, Aa, Aa** (единообразное потомство, нет расщепления)

2) Если же в потомстве будет 50% особей с доминантными признаками, а 50% — с рецессивными, значит, особь гетерозиготна (Аа):

P	**Aa** × **aa**
$\mathbf{F_a}$	**Aa, Aa, aa, aa** (происходит расщепление 1 : 1 по фенотипу и генотипу)

ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ — скрещивание по двум парам признаков. Скрещиваются гомозиготные родители, отличающиеся друг от друга по проявлению двух признаков, например, окраске семян (желтая и зеленая) и форме семян (гладкая и морщинистая). Появление в F_1 всех особей с желтыми гладкими семенами свидетельствует о доминировании этих признаков и проявлении закона единообразия у гибридов F_1:

P AABB (желтые гладкие) × **aabb** (зеленые морщинистые)
$\mathbf{F_1}$ **AaBb** (все желтые гладкие, дигетерозиготы)

Далее скрещиваются между собой гибриды F_1:

P AaBb × AaBb (желтые гладкие).
Все возможные сочетания мужских и женских гамет можно установить с помощью решетки Пеннета:

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

F_2 9 : 3 : 3 : 1 = желтые гладкие : желтые морщинистые : зеленые гладкие : зеленые морщинистые, где
9/16 — с генотипом A_B_ — желтые гладкие;
3/16 — с генотипом A_bb — желтые морщинистые;
3/16 — с генотипом aaB_ — зеленые гладкие;
1/16 — с генотипом aabb — зеленые морщинистые

Так, после самоопыления гибридов F_1 в F_2 появлялись особи четырех фенотипов. Два фенотипа, сходных с родительскими (желтые гладкие и зеленые морщинистые), а два — новых, сочетающих признаки матери и отца (желтых морщинистых и зеленых гладких). При дигибридном скрещивании наблюдается независимое наследование признаков. Количественный анализ этих гибридов показывает, что дигибридное расщепление представляет собой два моногибридных расщепления, идущих независимо друг от друга. Оно выражается соотношением 9 : 3 : 3 : 1, или $(3 : 1)^2$. Такой характер наследования называется **законом независимого наследования (распределения) признаков**, или **третьим законом Менделя**. Согласно этому закону, расщепление по каждому признаку идет независимо от другого признака. Вообще расщепление любого количества пар альтернативных признаков (при условии, что их гены локализованы в разных хромосомах) можно рассчитать по формуле $(3 : 1)^n$, где n — количество изучаемых признаков.

Независимое наследование признаков при дигибридном скрещивании обусловлено независимым поведением хромосом в мейозе при образовании гамет (рис. 3.7) гибридами F_1 (AaBb). Оно выражается в том, что в анафазе I с одинако-

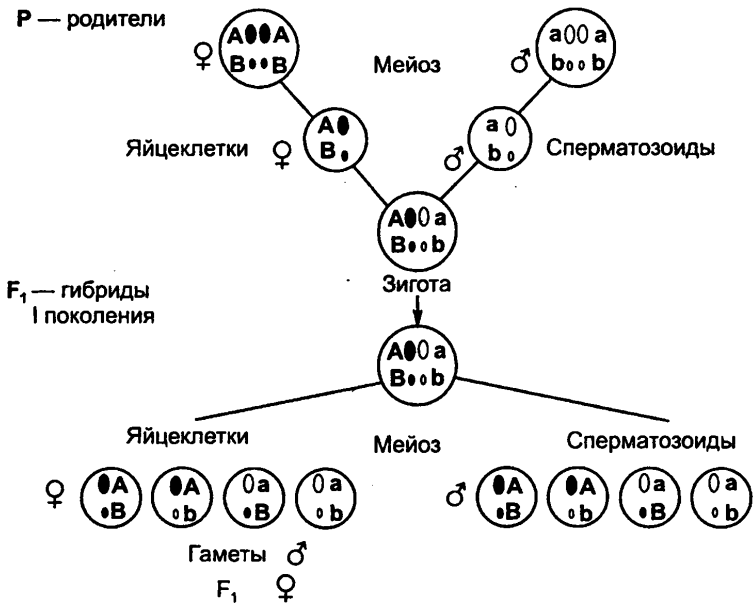


Рис. 3.7. Независимое наследование признаков при дигибридном скрещивании

вой вероятностью к одному полюсу могут отойти либо обе материнские хромосомы, а к другому — обе отцовские, либо вместе с материнской хромосомой с геном A отойдет отцовская с геном b, а вместе с отцовской хромосомой с геном a — материнская с геном B. Следовательно, гибриды из F_1 (AaBb) с одинаковой вероятностью могут образовывать 4 типа гамет: AB, ab, Ab и aB.

Независимое наследование характерно только для тех признаков, гены которых находятся в *разных парах гомологичных хромосом*. Оно имеет огромное значение для эволюции, так как является источником комбинативной изменчивости и многообразия живых организмов.

Таким образом, Г. Менделем впервые было установлено следующее:

- Каждый наследственный признак определяется отдельным наследственным фактором, задатком; в современном представлении это соответствует генам.
- Гены сохраняются в чистом виде в ряду поколений, не утрачивая своей индивидуальности; это явилось доказа-

тельством основного положения генетики: ген относительно постоянен.

- Оба пола в равной мере участвуют в передаче своих наследственных свойств потомству.
- Редупликация равного числа генов и их редукция в мужских и женских половых клетках; это положение явилось генетическим предвидением существования мейоза.
- Наследственные задатки являются парными, один — материнский, другой — отцовский; один из них может быть доминантным, другой — рецессивным; это положение соответствует принципу аллелизма: ген представлен минимум двумя аллелями.

3.5.2. Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование признаков

Развитие генетики в XX в. показало, что далеко не все признаки наследуются в соответствии с законами Г. Менделя. Основные *причины отклонения* от этого следующие: сцепление генов, сцепленное с полом наследование, взаимодействие генов, внеядерная наследственность, неравная вероятность образования всех типов гамет, неравная вероятность встречи разных типов гамет, случайное нерасхождение гамет, неодинаковая жизнеспособность зигот.

Хромосомная теория наследственности возникла в начале XX в. при сопоставлении закономерностей наследования признаков и поведения хромосом.

Основные положения хромосомной теории наследственности сформулировал Т. Морган. В основе ее лежит поведение хромосом в мейозе, от чего зависит качество образующихся гамет:

- Единицей наследственной информации является ген, локализованный в хромосоме.
- Каждая хромосома содержит десятки тысяч генов, расположенных в ней линейно с образованием групп сцепления. Гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно, сцепленно.
- Сцепление генов может нарушаться в процессе мейоза в результате кроссинговера.

• В процессе мейоза гомологичные хромосомы, а следовательно, и аллельные гены попадают в разные гаметы. Гаметы всегда гаплоидны.

• Негомологичные хромосомы, а следовательно, и неаллельные гены расходятся произвольно, независимо друг от друга и образуют различные комбинации в гаметах, число которых определяется по формуле 2^n, где n — количество пар гомологичных хромосом.

В результате кроссинговера число комбинаций генов в гаметах увеличивается.

ЗАКОН СЦЕПЛЕНИЯ ГЕНОВ. Каждый организм имеет небольшое число хромосом, но десятки тысяч генов, по которым одна особь данного вида отличается от других. Например, дрозофила имеет 4 пары хромосом и около 10 000 генов. Следовательно, в каждой хромосоме сосредоточено несколько тысяч генов. Наследование признаков, гены которых находятся в одной хромосоме, изучал Т. Морган, проводивший в 1911 г. опыты на плодовых мухах-дрозофилах.

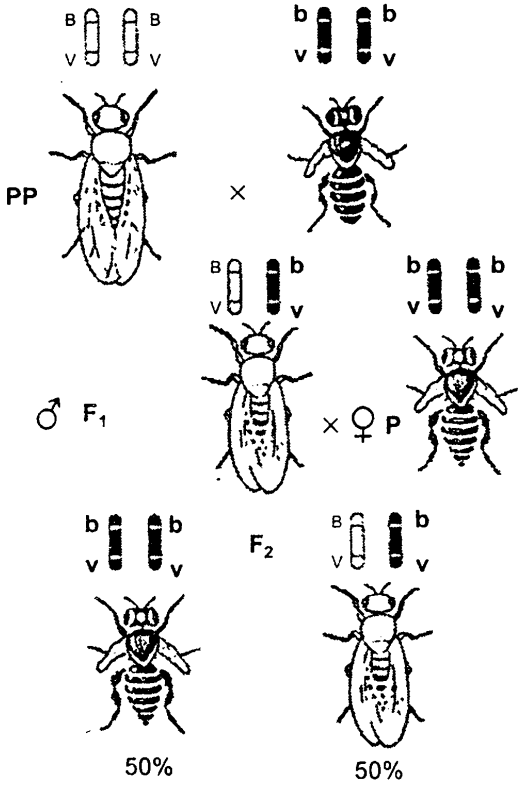
Он скрещивал дрозофил, различающихся по двум признакам: самка имела серое тело и нормальные крылья, самец — черное тело и короткие крылья. В F_1 все мухи оказались с серым телом и нормальными крыльями. Следовательно, эти признаки доминировали.

P	♀ Серое тело, нормальные крылья	×	♂ Черное тело, короткие крылья
Генотип	$\frac{A \quad B}{A \quad B}$	×	$\frac{a \quad b}{a \quad b}$
Гаметы	A B	+	a b
F_1	Серое тело, нормальные крылья (все особи)		
Генотип	$\frac{A \quad B}{a \quad b}$		

В *анализирующем скрещивании* гетерозиготного самца из F_1 (серое тело, нормальные крылья) с самкой с рецессивными признаками (черное тело, короткие крылья) среди потомков оказалось не 4 фенотипических класса, как следовало бы ожидать при дигибридном скрещивании, а два

(таких, как исходные родители) в отношении 1 : 1 (как при моногибридном скрещивании).

P	♀ Черное тело, короткие крылья	×	♂ Серое тело, нормальные крылья
Генотип	$\frac{a\quad b}{a\quad b}$	×	$\frac{A\quad B}{a\quad b}$
Гаметы	$\underline{a\quad b}$	+	$\underline{A\quad B}$ или $\underline{a\quad b}$
F_a	Серое тело, нормальные крылья	1 : 1	Черное тело, короткие крылья
Генотип	$\frac{A\quad B}{a\quad b}$ (50%)	и	$\frac{a\quad b}{a\quad b}$ (50%)



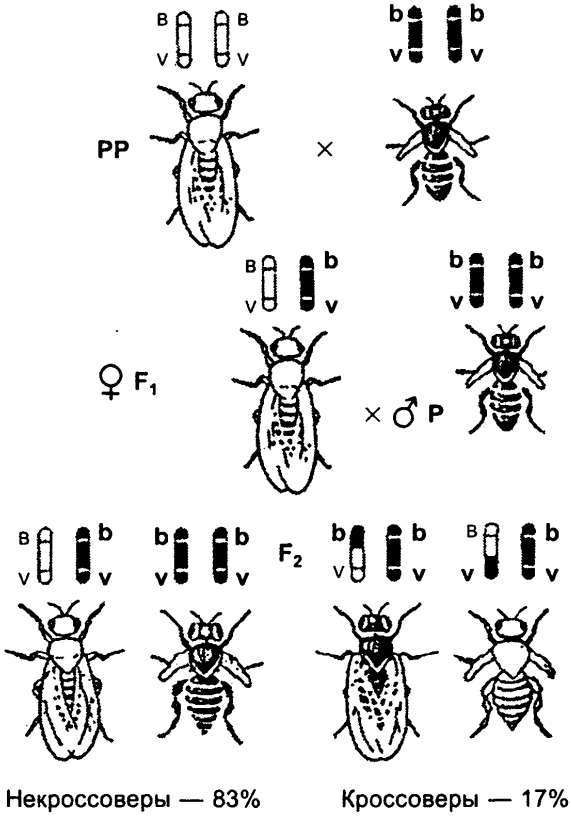
Такой характер наследования **называется законом сцепления генов (закон Моргана)** и объясняется тем, что исследуемые гены расположены в одной хромосоме, поэтому наследуются вместе, сцепленно, как одна альтернативная пара, не обнаруживая независимого менделевского наследования. Гены, находящиеся в одной хромосоме, образуют **группу сцепления** и наследуются вместе по схеме моногибридного скрещивания. У каждого вида групп сцепления столько, каков у него гаплоидный набор хромосом (например, у человека 23 группы сцепления, у дрозофилы — 4).

НАРУШЕНИЕ СЦЕПЛЕНИЯ. Дальнейшие опыты Т. Моргана показали, что сцепление не всегда бывает абсолютным. Продолжая описанный выше опыт и взяв для анализирующего скрещивания самку из F_1 (серое тело, нормальные крылья), а самца с рецессивными признаками (черное тело, короткие крылья), в поколении наблюдалось не 2 фенотипа, как в предыдущем опыте, а 4, как при дигибридном скрещивании, но в ином соотношении, чем при независимом наследовании. Подавляющее большинство особей имели признаки родителей, и только незначительный процент сочетал их признаки.

Гены при образовании гамет не могли комбинироваться независимо. Появление особей, сочетающих признаки родителей, говорит о том, что при образовании гамет у гетерозиготной ***самки*** произошел обмен генетической информации между гомологичными хромосомами в профазу мейоза I при конъюгации хромосом. Вследствие **кроссинговера** (перекреста) некоторые гены, ранее находившиеся в одной хромосоме, оказались в разных гомологичных хромосомах и попали в разные гаметы. Такой обмен приводит к перегруппировке сцепленных генов и является одним из источников *комбинативной изменчивости*. Следует отметить, что ***у самцов*** *мухи дрозофилы кроссинговера не происходит*, так как у них нет белкового комплекса для конъюгации гомологичных хромосом.

Процесс обмена участками между гомологичными хромосомами приводит к *генетической рекомбинации*. Особей, образующихся из гамет с новым сочетанием аллелей, называют *рекомбинантными*.

P	♀ Серое тело, нормальные крылья	×	♂ Черное тело, короткие крылья
Генотип	$\frac{A\quad B}{a\quad b}$	×	$\frac{a\quad b}{a\quad b}$
Гаметы	$A\quad B$ $a\quad b$ $A\quad b$ $a\quad B$	+	$a\quad b$
F_a	Aabb — серое тело, короткие крылья (8,5%): aaBb — черное тело, нормальные крылья (8,5%): AaBb — серое тело, нормальные крылья (41,5%): aabb — черное тело, короткие крылья (41,5%):		



За единицу расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, принят 1% кроссинговера (**морганида**). Чем дальше друг от друга расположены гены в хромосоме, тем выше вероятность перекреста между ними и тем больше % гамет с рекомбинацией генов. На этом явлении основано построение *генетических карт* — схема последовательности взаимного расположения генов в хромосоме и примерного расстояния между ними.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ. В организме далеко не всегда один ген определяет один признак и наоборот. Развитие признака обусловлено, как правило, взаимодействием генов, приводящим к отклонению от менделевского наследования.

Взаимодействие аллельных генов.

Неполное доминирование — явление, при котором доминантный ген не полностью подавляет работу рецессивного гена и в результате развивается промежуточный признак.

Множественный аллелизм — явление существования более двух альтернативных аллельных генов, имеющих различные проявления в фенотипе. В приведенных выше закономерностях наследования один ген, представленный двумя аллелями (доминантной А и рецессивной а), определяет проявление одного признака. Эти состояния гена возникают вследствие мутирования. Ген А может мутировать неоднократно, и возникает серия аллельных генов (a_1, a_2, a_3 ... a_n) — *множественный аллелизм*, что характеризует разнообразие генофонда, т. е. совокупности всех генов в составе генотипов всех особей вида. Тогда как в генотипе отдельного диплоидного организма могут находиться только 2 гена из серии аллелей.

Отношения генов типа *кодоминирования* приводят к сочетанию в генотипе нескольких аллелей одного гена (например, аллелей А, В, 0 одного и того же гена I при определении групп крови человека).

Взаимодействие неаллельных генов.

Комплементарное взаимодействие — взаимодополняемость действия генов, когда новый признак развивается при взаимном действии двух доминантных неаллельных генов, каждый из которых в отдельности не вызывает развития это-

го признака, а контролирует развитие какого-либо другого одинакового для них признака.

Неаллельные доминантные комплементарные гены при одновременном нахождении в генотипе обеспечивают развитие нового признака.

Гены А и В не имеют самостоятельного фенотипического проявления

Гаметы	AB	Ab	aB	ab	Цветки душистого горошка
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P_1 белые × белые
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P_2 красные × красные
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F_2 9 красные : 7 белые
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb	9 : 7

Ген А имеет самостоятельное фенотипическое проявление

Гаметы	AB	Ab	aB	ab	Окраска шерсти мышей
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P_1 черная × белая
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P_2 серая × серая
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F_2 9 серые : 3 черные : 4 белые
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb	9 : 3 : 4

Гены А и В имеют сходное фенотипическое проявление

Гаметы	AB	Ab	aB	ab	Форма плода у тыквы
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P_1 сфера × сфера
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P_2 диск × диск
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F_2 9 диск : 6 сфера : 1 удлин.
ab	AaBb	Aabb	aaBb	[illegible]	9 : 6 : 1

Комбинативное взаимодействие — взаимодействие двух неаллельных доминантных генов, каждый из которых имеет собственное фенотипическое проявление, приводящее к развитию нового (третьего) признака.

Гены А и В имеют самостоятельное фенотипическое проявление

Гаметы	AB	Ab	aB	ab	Форма гребня у кур
AB					P_1 горох × роза
Ab		AAbb		Aabb	P_2 орех × орех
aB			aaBB	aaBb	F_2 9 орех : 3 горох : 3 роза : 1 лист
ab		Aabb	aaBb	aabb	9 : 3 : 3 : 1

Эпистаз — явление, противоположное комплементарности, взаимодействие неаллельных генов, при котором один ген подавляет действие другого неаллельного гена. Гены одной аллельной пары, подавляющие (ингибирующие) проявление генов другой аллельной пары, называются *супрессорами, ингибиторами, подавителями.*

Доминантный ингибиторный ген (I > A)

Гаметы	AI	Ai	aI	ai	Окраска пера у кур
AI	AAII	AAIi	AaII	AaIi	P_1 белый × белый
Ai	AAIi	AAii	AaIi	Aaii	P_2 белый × белый
aI	AaII	AaIi	aaII	aaIi	F_2 3 окрашенный : 13 белый
ai	AaIi	Aaii	aaIi	aaii	3 : 13

Генотип aaii имеет самостоятельное фенотипическое проявление

Гаметы	AI	Ai	aI	ai	Окраска плодов у тыквы
AI	AAII	AAIi	AaII	AaIi	P_1 желтый × белый
Ai	AAIi	AAii	AaIi	Aaii	P_2 белый × белый
aI	AaII	AaIi	aaII	aaIi	F_2 12 белый : 3 желтый : 1 зеленый
ai	AaIi	Aaii	aaIi		12 : 3 : 1

Рецессивный ингибиторный ген (ii > A); расщепление 9 : 7; 9 : 3 : 4

Полимерия — явление, когда несколько (два и более) неаллельных генов отвечают за развитие одного и того же при-

знака, причем степень развития признака зависит от общего количества доминантных генов (причем, *чем больше влияет генов, тем ярче выражен признак, например, удой коров, яйценоскость, вес тела*).

Некумулятивная полимерия (развитие одного и того же признака)

Гаметы	AB	Ab	aB	ab	Глухота
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P_1 глухой × глухой
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P_2 глухой × глухой
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F_2 15 глухой : 1 здоровый
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb	15 : 1

Кумулятивная полимерия (количественные признаки)

Гаметы	AB	Ab	aB	ab	Цвет кожи человека
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P_1 негр × белый
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P_2 ср. мулат × ср. мулат
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F_2 1 негр : 4 темн. : 6 ср. : 4 светлый : 1 белый
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb	1 : 4 : 6 : 4 : 1

***Плейотропия** — множественное действие гена* — явление, когда один ген одновременно влияет на формирование нескольких признаков.

Многие количественные и качественные признаки развиваются при взаимодействии нескольких генов. Таким образом, изучение взаимодействия и множественного действия генов показывает, что формирование признака определяется многими генами (всем генотипом), а каждый ген может влиять на развитие многих признаков и всего организма. Генотип — исторически сложившаяся система взаимодействующих генов.

3.5.3. Генетика пола

В природе существуют различные механизмы определения пола.

Прогамное определение пола *— до оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом.* Определение пола может происходить в процессе онтогенеза, и пол может изменяться в течение жизни в зависимости от условий среды. Например, у рыб, червя бонелии. Из личинки бонелии, садящейся на дно, развивается самка, а из прикрепляющейся к взрослой самке — самец. У коловраток при партеногенезе из яйцеклеток, лишенных половины хромосом, развиваются самцы, из остальных — самки.

Сингамное определение пола *— в момент оплодотворения яйцеклетки.* Для большинства эукариот пол определяется генотипически, хромосомным набором, который получает зигота от родителей. Пол характеризуется комплексом признаков, определяемых генами, расположенными в хромосомах. У раздельнополых видов хромосомный комплекс самцов и самок неодинаков, цитологически они различаются по одной паре **половых хромосом (гетеросом)**. Одинаковые хромосомы этой пары Х-хромосомы; непарная, отсутствующая у другого пола, — Y-хромосома; остальные хромосомы, по которым нет различий, называются **аутосомами (А).**

Различают ***5 типов хромосомного определения пола***:

- *Хромосомный набор млекопитающих (человека) и дрозофилы:* **XX — самка** и **XY — самец**. У человека в соматических клетках содержится 23 пары хромосом; из них 22 пары аутосом и 1 пара половых хромосом. Хромосомный комплекс женщины — **44 А + XX**. Хромосомный комплекс мужчины — **44 А + XY**. У дрозофилы хромосомный комплекс самки — 6А + XX, самца — 6А + XY.
- *Хромосомный набор бабочек, птиц, рептилий, некоторых рыб:* **XY** — самка и **XX** — самец.
- *Хромосомный набор клопа протенора, кузнечика, пауков, жуков:* **XX** — самка и **X0** — самец.
- *Хромосомный набор тли:* **X0** — самка и **XX** — самец.
- *Гаплодиплоидный тип определения пола пчел, муравьев (нет половых хромосом)*: **2 n** — самка (диплоидная особь), **1n** — самец (гаплоидная особь).

Пол с одинаковыми половыми хромосомами (XX), образующий один тип гамет (с Х-хромосомой), — *гомогаметный.* Другой пол с разными хромосомами (XY), образующий

два типа гамет (с Х-хромосомой и с Y-хромосомой), — *гетерогаметный*. У человека, млекопитающих и большинства других организмов гетерогаметный пол мужской, гомогаметный — женский; у птиц, бабочек, наоборот, гетерогаметный пол — женский, гомогаметный — мужской. Пол у млекопитающих наследуется в соотношении 1 : 1.

P XX (самка) × XY (самец)
F_1 XX : XX : XY : XY (50% самок : 50% самцов)

Эпигамное определение пола — после оплодотворения яйцеклетки.

Наследование признаков, сцепленных с полом. Х-хромосомы человека, помимо генов, определяющих женский пол, содержат различные жизненно важные гены, не имеющие отношения к полу (окраску глаз, свертываемость крови). Потеря Х-хромосомы приводит к гибели зиготы. Y-хромосома человека встречается только у особей мужского пола и несет ограниченное количество генов, свойственных этому полу. Таким образом, основные признаки, сосредоточенные в половой паре, организм наследует вместе с Х-хромосомой. У гомогаметных особей (XX) Х-хромосомы парные и могут нести как доминантные, так и рецессивные признаки. У гетерогаметных особей (XY) хромосомы непарные и признаки несет только Х-хромосома.

Признаки, определяемые генами, расположенными в половых хромосомах, называют *признаками, сцепленными с полом*. У человека такими признаками являются дальтонизм (цветная слепота) и гемофилия (несвертываемость крови). У различных полов эти признаки проявляются неодинаково. Эти аномалии рецессивны (ген дальтонизма, гемофилии находится в Х-хромосоме и является рецессивным), соответственно у женщин такие признаки не проявляются, если даже эти гены несет одна из Х-хромосом (так как действие рецессивного гена будет подавляться влиянием доминантного гена), но такая женщина является носительницей и передает их с Х-хромосомой своим сыновьям, у которых аномалии проявляются фенотипически в форме заболевания. Рецессивный признак от матери передается сыновьям и проявляется у них, а от отцов — дочерям.

1-й вариант наследования

P ***Женщина (здорова, носитель)*** XX^h × ***XY мужчина (здоров)***
F_1 XX, XY — Женщина и мужчина (здоровые):
XX^h — Женщина (здорова — носитель):
X^hY — Мужчина — больной гемофилией

2-й вариант наследования

P ***Женщина (здорова)*** XX × X^dY ***мужчина (дальтоник)***
F_1 XX^d — Женщина (здорова — носитель):
XY — Мужчина здоров

3-й вариант наследования

P ***Женщина (здорова, носитель)*** XX^d × X^dY ***мужчина (дальтоник)***
F_1 XX^d — Женщина (здорова — носитель):
XY — Мужчина (здоров):
X^dX^d — Женщина (дальтоник):
X^d Y — Мужчина (дальтоник)

4-й вариант наследования

P ***Женщина (дальтоник)*** X^dX^d × ***XY мужчина (здоров)***
F_1 XX^d — Женщина (здорова — носитель):
X^d Y — Мужчина (дальтоник)

Генетика человека — раздел генетики, изучающий геном человека. У человека 23 пары = 46 хромосом. В настоящее время геном человека расшифрован, изучен характер наследования тысяч признаков. Методами изучения генома человека являются следующие: *генеалогический*, *близнецовый*, *цитогенетический*, *биохимический*.

Существует ряд наследственных заболеваний, обусловленных изменением структуры, либо числа хромосом в хромосомном наборе.

Синдром Дауна — трисомия по 21-й паре хромосом (наличие 3-й дополнительной аутосомы) — тяжелое заболевание, сопровождающееся умственной и физической отсталостью, «монголоидными» глазами, нарушением функций желез внутренней секреции и т. д.

Синдром Патау — трисомия по 13-й паре хромосом.

Синдром Клайнфельтера — заболевание, вызванное наличием добавочной половой хромосомы X или Y (кариотип XXY или XYY). Больные — мужчины различного телосложения.

Синдром Шерешевского—Тернера — заболевание, обусловленное недостатком половой хромосомы (кариотип X0, всего 45 хромосом), свойственное женщинам. Больные умственно нормальны, жизнеспособны, стерильны из-за недоразвития яичников и матки.

3.5.4. Изменчивость признаков у организмов: модификационная, мутационная, комбинативная

Выделяют 2 формы изменчивости.

Наследственная (генотипическая) изменчивость связана с изменением генотипа. *Генотип* — совокупность всех генов одного организма, взаимодействующих между собой и передающихся по наследству (это генетическая основа признаков).

Ненаследственная (модификационная) изменчивость связана с изменением фенотипа. *Фенотип* — совокупность всех внешних наблюдаемых нами признаков организма (морфологических, физиологических, биохимических, гистологических, анатомических, поведенческих и др.).

Ненаследственная (модификационная) изменчивость — изменение признаков и свойств организма, формирование фенотипа *индивидуальной особи* под влиянием ее генотипа и условий среды, в которых протекает развитие. Проявление гена зависит от других генов генотипа, регуляторных влияний со стороны эндокринной системы. При одинаковом генотипе в разных условиях среды признаки могут быть различными. *Наследуется не сам признак, а способность формировать определенный фенотип в конкретных условиях среды (наследуется определенная норма реакции).*

Норма реакции признака — пределы, степень, диапазон изменяемости признака в зависимости *от условий среды.* Широта нормы реакции обусловлена *генотипом* и зависит от *важности* признака в жизнедеятельности организма. Разные признаки одного организма имеют неодинаковую норму реакции. *Качественные признаки обладают узкой нормой*

реакции, допускающей единственный вариант реализации (например, обеспечение постоянного для организмов данного вида строения, размеров органов; рост человека, цвет глаз). *Количественные признаки обычно имеют широкую норму реакции* (удойность коров, яйценоскость кур).

Наличие нормы реакции позволяет организмам приспосабливаться к изменяющимся условиям среды и оставлять потомство. Чем шире норма реакции, тем пластичнее признак, больше вероятность выживания вида в изменяющихся условиях среды. Человек использует знания о нормах реакции для получения более высокой продуктивности растений и животных, создавая оптимальные условия их выращивания и содержания. Таким образом, ***модификационная изменчивость характеризуется рядом особенностей:***

- затрагивает только фенотип особи (генотип не изменяется, соответственно эта форма изменчивости не наследуется);
- определяется условиями существования;
- имеет групповой характер сходных изменений, происходящих в соответствии с действием факторов среды и нормой реакции;
- обычно имеет приспособительный характер к условиям среды;
- изменения носят постепенный характер;
- способствует выживанию особей, повышает жизнестойкость, приводит к образованию модификаций.

Модификации образуют **вариационный ряд изменчивости признака** в пределах нормы реакции от наименьшей до наибольшей величины. Причина вариаций связана с воздействием различных условий на развитие признака. Для определения предела изменяемости признака рассчитывают частоту встречаемости каждой варианты и строят вариационную кривую.

Вариационная кривая — графическое выражение характера изменчивости признака. Средние члены вариационного ряда встречаются чаще, что соответствует среднему значению признака.

Наследственная (генотипическая) изменчивость представлена следующими формами:

Мутационная изменчивость — изменчивость, обусловленная *мутациями* — качественными или количественными изменениями генотипа.

Комбинативная изменчивость — изменчивость, обусловленная генетической *рекомбинацией*, происходящей во время мейоза, и приводящей к появлению у потомков *новых комбинаций генов и признаков.* Источником рекомбинаций является половой процесс, где возможны:

- случайное сочетание хромосом при оплодотворении;
- перекомбинация генов (кроссинговер), унаследованных от родителей;
- случайное расхождение хромосом во время мейоза.

МУТАЦИИ — скачкообразные стойкие *наследственные* изменения структуры (качества) или количества ДНК данного организма, возникающие внезапно и затрагивающие различные признаки, свойства и функции организма.

Таким образом, *мутационная изменчивость характеризуется следующими особенностями*:

- затрагивает генотип и наследуется;
- носит индивидуальный, скачкообразный характер;
- неадекватна условиям среды;
- может привести к образованию новых признаков, популяций, либо гибели организма.

Существуют различные подходы к классификации мутаций:

А. По отношению к типу клеток (генеративному пути):

- *Соматические* мутации, возникающие в соматических клетках, не наследуются (за исключением организмов, размножающихся вегетативно). Они распространяются на ту часть тела, которая развилась из измененной клетки. Для видов, размножающихся половым путем, они не имеют существенного значения, но для вегетативно размножающихся растений важны.
- *Генеративные* мутации, возникающие в половых клетках, наследуются (передаются по наследству в ряду поколений).

Б. По причинам возникновения:

- *Спонтанные* (естественные) мутации, возникающие в природе без вмешательства человека.

- *Индуцированные* (искусственные) мутации, вызываемые специальным воздействием искусственных источников (химических, радиационных).

В. По степени приспособительности:

- *Полезные* мутации.
- *Вредные* мутации (чаще вредны).
- *Безразличные* мутации.

Г. По направлению протекания:

- *Прямые* мутации.
- *Обратные* мутации.

Д. По характеру проявления в гетерозиготе:

- *Доминантные* мутации.
- *Рецессивные* мутации (обычно мутации рецессивны и фенотипически у гетерозигот не проявляются).

Е. По локализации в клетке:

- *Ядерные* мутации связаны с изменением хромосомного материала ядра клетки.
- *Цитоплазматические* мутации связаны с изменением структуры ДНК митохондрий и хлоропластов.

Ж. По изменению в фенотипе:

- *Биохимические* мутации.
- *Физиологические* мутации.
- *Анатомо-морфологические* мутации.
- *Летальные мутации*, резко снижающие жизнеспособность.

З. По характеру изменений в генотипе:

- *Генные* (точечные) мутации, связанные с заменой, выпадением или добавлением нуклеотидов в молекуле ДНК.
- *Хромосомные* мутации, связанные с изменением структуры хромосом.
- *Геномные* мутации, связанные с изменением числа хромосом.

Генные (точечные) мутации связаны с изменением нуклеотидной последовательности ДНК одного гена. При этом может происходить либо *замена* одного основания нуклеотида на другое, либо изменение количества нуклеотидов: выпадение или добавление нуклеотидов в молекуле ДНК. Генные или точечные мутации встречаются наиболее часто. Они приводят к изменению кода ДНК, нарушению рамки счи-

тывания, что влияет на состав аминокислот в полипептидной цепи белка и его свойства. Часто такие изменения вызывают образование новых измененных белков, блокируют синтез фермента или другого вещества, что в свою очередь ведет к изменению признака и даже гибели организма.

Хромосомные мутации связаны с изменением структуры или числа хромосом. Их можно обнаружить в микроскоп. Различают следующие виды структурных изменений хромосом:

- *Делеция* — утрата участка хромосом (АВСДЕ → АВСД + + Е).
- *Дупликация* — удвоение участка хромосом (АВСДЕ → → АВСДДЕ).
- *Инверсия* — перевертывание на 180° отдельного участка хромосом. При этом число генов не изменяется, а изменяется последовательность их расположения (АВСДЕ → → АСВДЕ).
- *Транслокация* — обмен участками между негомологичными хромосомами. В результате изменяются группы сцепления и нарушается гомологичность хромосом (АВСДЕ → → АВСМН).
- *Транспозиция* — перемещение отдельного небольшого участка внутри одной хромосомы (АВСДЕ → ЕАВСД).

Большинство структурных хромосомных мутаций являются вредными для организма и ведут к снижению его жизнеспособности. Исключение составляют перемещения участков из одной хромосомы в другую, приводящие к возникновению ранее не существовавших групп сцепления и появлению особей с новыми качествами, что важно для эволюции и селекции.

Геномные мутации, связанные с изменением числа хромосом, бывают нескольких видов:

- *Автополиплоидия (аутополиплоидия)* — кратное увеличение гаплоидного набора хромосом в клетке (кратное увеличение одного и того же генома). Мутация с кратным увеличением числа хромосом — *полиплоидия* — возникает при разрушении веретена деления во время митоза или мейоза, либо выпадении процесса цитокинеза (образования клеточной перегородки), завершающего процесс деления, либо отсутствии редукционного деления во время мейоза. Все это

приводит к образованию гамет с набором (2n) хромосом и особей с 4n, 6n и более хромосомами.

Полиплоидия почти не встречается у животных, но широко распространена у растений. Полиплоиды отличаются от диплоидов более мощным ростом, большими размерами клеток, листьев, цветков, плодов, семян и др. Большинство культурных растений — полиплоиды.

- *Аллополиплоидия (амфиполиплоидия)* — кратное увеличение числа хромосом у гибридов, полученных в результате скрещивания разных видов (кратное умножение гибридного генома).

Например, при скрещивании ржи и пшеницы получен гибрид со смешанным геномом (n + m), состоящим из гаплоидного набора хромосом ржи и гаплоидного набора хромосом пшеницы. Полученные таким путем организмы жизнеспособны, но стерильны. Для восстановления фертильности количество хромосом каждого вида удваивается (2n + 2m).

- *Гетерополиплоидия (анеуплоидия)* — увеличение числа хромосом, не кратное гаплоидному.

Это мутация, связанная с избытком или недостатком хромосом в одной гомологичной паре. Такие мутации возникают при нарушении мейоза, когда после конъюгации хромосомы не расходятся, и в одну гамету попадают обе гомологичные хромосомы, а в другую ни одной. Такая мутация приводит к образованию гамет с набором (2n + 1) хромосом. Гетероплоидия вредна для организма. Например, у человека появление лишней хромосомы в 21-й паре вызывает синдром Дауна (слабоумие).

Цитоплазматические мутации связаны с изменением органоидов цитоплазмы, содержащих ДНК. Например, появление пестролистности у растений связано с изменением ДНК хлоропластов. Мутации дыхательной недостаточности у дрожжей связаны с мнением ДНК митохондрий. Цитоплазматические мутации наследуются *по материнской линии*, так как зигота при оплодотворении всю цитоплазму получает от матери.

В клетках прокариот и эукариот также обнаруживаются мобильные генетические элементы — плазмиды и вирусы, являющиеся автономными от ядерных хромосом носителями генетической информации.

Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова. Н.И. Вавилов, изучая мутации у родственных видов, установил *закон гомологических рядов наследственной изменчивости.* Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости. Причины гомологичных одинаковых мутаций — общность происхождения генотипов. Этот закон позволяет предсказать наличие определенного признака у различных родов одного семейства, если его другие роды имеют данный признак. Примерами сходных мутаций у животных является альбинизм и отсутствие шерсти у млекопитающих, альбинизм и отсутствие перьев у птиц, короткопалость у крупного рогатого скота, овец, собак, птиц.

3.5.5. Вредное влияние мутагенов, алкоголя, наркотиков, никотина на генетический аппарат клетки

Способность к мутированию — свойство гена. Каждый ген мутирует сравнительно редко, что имеет определенное биологическое значение, обеспечивая относительное постоянство видов и их приспособленность к окружающей среде. Установлена зависимость мутаций от физиологического состояния клетки, режима питания, температуры и других естественных факторов. При воздействии ряда химических веществ (иприта, этиленамина, колхицина и др.), радиоактивных изотопов, ионизирующих излучений, ультрафиолетовых и рентгеновских лучей и др. количество мутаций увеличивается в сотни раз и возрастает прямо пропорционально их дозе.

Мутагены — факторы, вызывающие мутации у живых организмов. *Мутагенные факторы среды делят на группы:*

- физические мутагены (излучения, температура);
- химические мутагены (токсичные вещества);
- биологические мутагены (вирусы).

Общие свойства мутагенов:

- *универсальность* — способность вызывать мутации во всех живых организмах;
- *отсутствие нижнего порога действия* — способность вызывать мутации даже в очень малых дозах;

• *спонтанность* (ненаправленность) возникающих мутаций.

В экспериментальных условиях получают искусственные мутации и используют для селекционной работы при создании новых штаммов микроорганизмов и сортов культурных растений.

Загрязнение природной среды вредными отходами производства, продуктами неполного сгорания, ядохимикатами и другими мутагенами, повышение фона ионизирующей радиации, использование химических и радиоактивных веществ в энергетике, промышленности, медицине, сельском хозяйстве ведут к значительному увеличению различных мутаций у всех живых организмов, а высокая концентрация мутагенов может приводить к их гибели. Такие мутации особенно опасны для человека, так как насыщают генофонд человечества вредными генами, вызывающими серьезные наследственные дефекты.

Таким образом, перекомбинация признаков (комбинативная изменчивость) происходит за счет независимого расхождения хромосом и обмена между участками гомологичных хромосом (кроссинговер), а мутации возникают за счет изменения генов и хромосом. Резерв наследственной изменчивости способствует образованию новых популяций.

У человека вероятность мутации одного нуклеотида в ДНК за одно поколение составляет около 10^{-7}—10^{-8}, т. е. на весь геном ($3 \cdot 10^9$) получится около 100 изменений de novo между родителем и ребенком.

Мутации могут быть для организма *нейтральными*, например, такие как форма волос, цвет глаз и др. В то же время некоторые *вредные мутации* приводят к изменениям, нарушающим нормальное функционирование организма. Это коротконогость у животных (крупный рогатый скот, овцы и др.), безглазость и бескрылость у насекомых, бесшерстность у млекопитающих, гигантизм и карликовость.

Употребление алкоголя, наркотиков, никотина, некоторых лекарственных препаратов, равно как и воздействие различных мутагенов, оказывает вредное влияние на генетический аппарат клетки. Особенно опасны мутации в половых клетках, которые могут передаваться из поколения в поколение. В этом плане особенно актуальны *мероприятия*

по защите окружающей среды от загрязнения мутагенами, а для предупреждения и профилактики наследственных заболеваний человека — *медико-генетическое консультирование семейных пар.*

3.5.6. Селекция растений, животных, микроорганизмов

Селекция — наука о выведении новых и совершенствовании существующих сортов культурных растений, пород домашних животных и штаммов микроорганизмов, соответствующих потребностям человека.

Сорт, порода, штамм — это популяции, искусственно созданные человеком, имеющие определенные наследственные особенности: комплекс морфологических и физиологических признаков, продуктивность и норму реакции. Их ценность определяется количеством и качеством продукции, приспособленностью к условиям среды и др. Эти качества наиболее полно проявляются при определенной агротехнике, содержании, кормлении, культивировании и почвенно-климатических условиях.

Создатель генетических основ селекции Н.И. Вавилов установил, что для успешной селекции необходимо учитывать следующие факторы:

- генетическую гетерогенность вида — исходное разнообразие признаков организмов;
- законы наследственности и наследственной изменчивости;
- роль окружающей среды в развитии признака;
- формы искусственного отбора, производимого человеком, для выявления и закрепления признаков.

Основными методами селекции являются **гибридизация** и **отбор.**

Этапы селекционной работы. **I этап селекции. Подбор родительских пар по хозяйственно-ценным признакам и месту происхождения.** В качестве исходного материала в селекции используют *естественные мутации*, возникающие в природных популяциях, особенно в центрах происхождения культурных растений и животных, а также среди сортов и пород, и *искусственные мутации*, созданные при воздействии фи-

зических и химических мутагенов, *комбинативную изменчивость*, образующуюся при скрещиваниях. В качестве исходных могут быть использованы также культурные сорта, созданные в других районах.

Центры многообразия и происхождения культурных растений.

Н.И. Вавилов собрал коллекцию семян различных сортов культурных растений со всего мира и установил 7 центров происхождения и многообразия культурных растений, совпадающих с очагами древних цивилизаций:

1. ***Южноазиатский (Индия)*** — рис, сахарный тростник, баклажан, огурец, манго, цитрусы.
2. ***Восточноазиатский (Китай)*** — просо, соя, гречиха, ячмень, лук, груша, яблоня, слива, хурма, чай, мак, редька, горчица, олива, шелковица.
3. ***Юго-западноазиатский (Средняя и Малая Азия)*** — пшеница, рожь, бобовые, виноград, морковь, репа, лук, чеснок, хлопчатник, конопля, абрикос, персик, груша, яблоня, миндаль, грецкий орех.
4. ***Средиземноморский*** — чечевица, маслины, капуста, свекла, репа, кормовые культуры, пшеница, овес, горох, люпин, брюква, редька, спаржа, сельдерей, укроп, щавель.
5. ***Абиссинский (Африка)*** — твердая пшеница, ячмень, кофе, сорго, банан, кунжут, кориандр, лук.
6. ***Центральноамериканский (Мексика)*** — кукуруза, хлопчатник, какао, тыква, табак, перец, подсолнечник, томат.
7. ***Андийский (Южная Америка)*** — картофель, ананас, кокаиновый куст, табак, арахис, подсолнечник, какао, каучук, хинное дерево.

II этап селекции. Скрещивание (гибридизация) — получение гибридов. Различают два вида скрещивания:

- ***Близкородственное скрещивание*** (***инбридинг*** у животных или ***инцухт*** при самоопылении растений) — скрещивание особей, состоящих в близком родстве (родители — дети, братья — сестры), позволяющее перевести полезные рецессивные гены в гомозиготное состояние.
- ***Неродственное скрещивание*** (***аутбридинг***) — скрещивание неродственных особей, принадлежащих к разным породам, сортам, видам, помогающее объединить в одном организме ценные признаки разных форм.

Неродственное скрещивание бывает:

- *внутривидовое (внутрипородное, внутрисортовое)* — скрещивание особей разных сортов или пород одного вида;
- *отдаленная гибридизация* — скрещивание особей разных видов и родов.

Применение такого скрещивания позволяет получать особей с уникальным сочетанием признаков, характерных для разных видов (мул — гибрид лошади и осла).

III этап селекции. Искусственный отбор по хозяйственным признакам — выборочное сохранение и размножение особей с ценными для человека свойствами. Различают следующие формы отбора:

- ***Массовый отбор*** — выделение группы особей, сходных *по фенотипу* (внешним признакам), без учета генотипа. При таком отборе признаки дают расщепление при размножении, поэтому отбор повторяют в ряде поколений.
- ***Индивидуальный отбор*** — отбор особей *по генотипу*, выделение ценных единичных форм и раздельное выращивание потомства каждой особи, что приводит к созданию сорта или породы, представляющих одну или несколько **чистых линий** — потомство одной самоопыляемой особи, сохраняющее постоянный генотип при размножении.

Результаты отбора более эффективны, если они осуществляются на фоне среды, максимально способствующей проявлению нормы реакции генотипа отбираемых особей.

IV этап селекции. Метод испытания производителей по потомству. Селекция растений. Биологические особенности растений позволяют в селекционной работе с ними использовать близкородственное скрещивание, полиплоидию, искусственный мутагенез, отдаленную гибридизацию и другие методы.

- *Принудительное самоопыление* как специфический прием используют в работе с перекрестноопыляемыми растениями. Его ведут в течение 6–7 лет. При этом рецессивные гены переходят в гомозиготное состояние. Гомозиготность по нежелательным генам ведет к депрессии, а по ценным — позволяет выделить чистые линии, дающие при скрещивании мощные, высокопродуктивные межлинейные гибриды.
- Явление гибридной мощи — *гетерозис* связано с высокой гетерозиготностью и случайным удачным сочетани-

ем у гибридов генов, определяющих хозяйственно-ценные признаки. При семенном размножении в последующих поколениях гетерозис исчезает, при вегетативном — сохраняется. Наибольший эффект дает *скрещивание межлинейных гибридов* для получения двойных межлинейных гибридов, повышающих урожай на 25–30%. Гетерозис широко используют для получения высоких урожаев кукурузы, огурцов, томатов, лука и других культур.

- *Полиплоидию* издавна использовали при создании сортов пшеницы, овса, картофеля, хлопчатника, плодовых, декоративных культур и др. Разработаны методы искусственного получения полиплоидов при воздействии на растущие ткани растений разными мутагенами (в основном колхицином), разрушающими веретено деления клетки. Так, из диплоидных (2n) образуются тетраплоидные (4n) формы. Большинство их неперспективны, но отдельные формы служат ценным материалом для гибридизации и отбора. Таким методом получены ценные полиплоиды сахарной свеклы, ржи, гречихи и других культур. При воздействии радиационных и других химических мутагенов на пыльцу, почки, прорастающие семена и другие делящиеся ткани растений получены искусственные мутанты пшеницы, томатов, хлопчатника, кукурузы.
- *Отдаленная гибридизация* позволяет в одном организме совместить признаки разных видов и родов. Для преодоления преград нескрещиваемости исходных форм и бесплодия гибридов И.В. Мичурин и Д.Т. Карпеченко разработали эффективные методы: смеси пыльцы, «посредника» и др. На основе отдаленной гибридизации созданы ценные сорта пшеницы, картофеля, табака и других культур. В разработку теории и практики селекции большой вклад внес И.В. Мичурин, скрещивая географически отдаленные формы, используя прием ментора (прививания) и другие методы, вывел много новых сортов плодовых растений. *Метод ментора* — воспитание в гибридном сеянце желательных признаков путем прививки его на растение-воспитатель.

П.П. Лукьяненко создал сорта озимой и безостой пшеницы. А.П. Шехурдин и В.Н. Мамонтова вывели сорта яровой пшеницы с высокими хлебопекарными качествами. В.С. Пустовойт путем отбора получил высокомасличный

сорт подсолнечника. А.Н. Лутов увеличил сахаристость свеклы путем создания полиплоидов.

В **селекции животных** при подборе исходных пар учитывают их родословную, продуктивность в ряде поколений; *экстерьер* — телосложение и соотношение частей тела, связанных с ценными хозяйственными признаками.

Близкородственное скрещивание используют для закрепления рецессивных хозяйственно ценных признаков, *неродственное скрещивание* — для получения интенсивных привесов на основе гетерозиса, а также для объединения в одном организме ценных признаков разных пород, видов и родов.

Для получения особо выносливых форм в селекции животных используют дикие и полудикие виды. В звероводстве ведется селекция по созданию новых форм норок, песцов, черно-бурых лисиц и других животных с ценным качеством меха, пригодных для клеточного содержания. Большая селекционная работа осуществляется в заповедниках в целях сохранения и восстановления исчезающих видов: зубров, соболей, бобров и других животных.

Выведены различные породы крупного рогатого скота (молочные, мясные, мясо-молочные), свиней, овец (меринос, асканийский рамбуйе), кур (яйценосные, бройлерные). При отдаленной гибридизации получены межвидовые гибриды: мул (гибрид лошади и осла), архаромеринос (гибрид овцы меринос и горного барана архара), рыба бестер (гибрид белуги и стерляди). Б.Б. Астауровым впервые выведены полиплоидные формы тутового шелкопряда. Как правило, межвидовые гибриды животных бесплодны.

Селекция микроорганизмов — отрасль селекции, направленная на получение высокопродуктивных микроорганизмов при воздействии рентгеновскими, ультрафиолетовыми лучами и химическими мутагенами. Чередование обработки мутагенами с отбором через несколько этапов дает новый штамм, по количеству продукции в десятки раз превосходящий исходный.

Получаемые мутантные штаммы используют для наработки антибиотиков, применяемых в медицине и животноводстве. Аналогичным методом получают штаммы продуцентов аминокислот, витаминов и других органических ве-

ществ. Селекция и *биотехнология* — технология получения необходимых человеку продуктов из живых клеток или с их помощью — направлена на получение новых штаммов микроорганизмов, используемых в хлебопечении, виноделии, пивоварении, сыроварении и других отраслях пищевой промышленности.

3.5.7. Биотехнология, клеточная и генная инженерия, клонирование

Биотехнология — использование живых организмов и биологических процессов в производстве. Современная биотехнология характеризуется использованием биологических методов для борьбы с загрязнением окружающей среды (биологическая очистка сточных вод), защиты растений от вредителей и болезней, производства ценных биологически активных веществ (антибиотиков, ферментов, гормональных препаратов) для народного хозяйства. На основе микробиологического синтеза разработаны промышленные методы получения белков, аминокислот, используемых в качестве кормовых добавок. Развитие *генной* и *клеточной инженерии* позволяет целенаправленно получать ранее недоступные препараты (например, инсулин, интерферон, гормон роста человека и др.), создавать новые полезные виды микроорганизмов, сорта растений, породы животных. К достижениям новейшей биотехнологии можно отнести также применение иммобилизованных ферментов, получение синтетических вакцин, использование клеточной технологии в племенном деле на животноводческих комплексах и др.

Широкое распространение получили *гибридомы* и продуцируемые ими *моноклональные* (одной специфичности) *антитела*, используемые в качестве уникальных реагентов, диагностических и лечебных препаратов.

Биотехнологические методы направлены на получение микробной биомассы хлебопекарных дрожжей, дрожжей из мелассы, дрожжей на этанольной среде, кормовых дрожжей, кормовой биомассы из целлюлозосодержащих субстратов, микробной биомассы из природного газа, биомассы водородных бактерий, медицинских дрожжей, заквасок молоч-

нокислых бактерий, а также на производство вакцин, бактериальных удобрений, бактериальных средств защиты растений.

С помощью клеток микроорганизмов в промышленности получают липиды, полисахариды, этиловый спирт, органические растворители, органические кислоты (уксусную кислоту и уксус, молочную кислоту, пропионовую, лимонную, глюконовую, фумаровую и другие кислоты), различные аминокислоты (лизин, триптофан, глутаминовую кислоту), витамины (группы B, D, каротиноиды), антибиотики (пенициллин, кормовой биомицин), ферментные препараты.

Микроорганизмы используют для трансформации органических соединений, защиты окружающей среды, в том числе очистки сточных вод и микробиологической переработки навоза и пр. Современная биотехнология использует достижения биохимии, микробиологии, молекулярной биологии и генетики.

Клеточная инженерия — метод конструирования клеток нового типа на основе их культивирования, гибридизации и реконструкции. *Клеточная реконструкция* связана с созданием жизнеспособной клетки из отдельных фрагментов разных клеток (ядра, цитоплазмы, хромосом и др.). С помощью клеточной инженерии удается соединять геномы весьма далеких видов. Показана принципиальная возможность слияния соматических клеток животных с клетками растений. Изучение гибридных клеток позволяет решать многие теоретические проблемы биологии и медицины: выяснить взаимные влияния ядра и цитоплазмы, механизмы клеточной дифференцировки и регуляции клеточного размножения, превращения нормальной клетки в раковую и т. д.

При *гибридизации* искусственно объединяют целые клетки (протопласты клеток) с образованием *гибридного генома*. С помощью ферментов или ультразвука удаляют клеточные стенки растительных клеток и соединяют «голые» протопласты клеток. После этого клеточные стенки восстанавливаются, и образуется *каллус* — неорганизованная клеточная масса, вызывая дифференциацию клеток которой получают целое гибридное растение.

Клеточная инженерия широко применяется в биотехнологии, например, использование *гибридов* (гибридных кле-

ток) для получения моноклональных антител. На основе генетически измененных клеток возможно создание новых форм растений, обладающих полезными признаками и устойчивых к неблагоприятным условиям среды и болезням.

Клонирование — точное воспроизведение того или иного живого объекта в некотором количестве копий. *Клон* — совокупность клеток или особей, произошедших от общего предка путем бесполого размножения. В основе образования клона лежит митоз, поэтому генетическая информация между дочерними и материнскими клетками распределяется поровну. Считают, что клон состоит из генетически однородных клеток. Однако спонтанные мутации приводят к генетической неоднородности. Этим термином обозначают *два совершенно разных процесса* — клонирование клеток взрослого организма (т. е. получение группы клеток с одинаковым генотипом) и клонирование (т. е. получение идентичных копий) фрагментов ДНК.

Клонирование клеток — образование идентичных потомков (клонов) путем бесполого размножения с получением популяций клеток или организмов с одинаковым генотипом. Клонирование бактерий происходит в результате простого деления клеток, растений — в процессе вегетативного размножения.

В особых искусственных условиях, применяя специальные питательные среды, используя гормоны и другие биологически активные вещества, удается *культивировать* кусочки тканей или отдельные клетки и получать из них целые, нормально развитые организмы, а также, изменяя условия среды, регулировать процессы индивидуального развития организмов. Благодаря клонированию удается сохранять особенности сортов культурных растений, выращивать целые растения из культивируемых клеток, используя методы клеточной инженерии. Особенно широко эксперименты по клонированию проводятся на растениях, обладающих высокой способностью к регенерации (восстановлению). В 1997 г. в Великобритании осуществлен *первый опыт клонирования млекопитающих* путем пересадки ядра соматической клетки в лишенную ядра яйцеклетку, культивирования эмбриона и последующей его пересадки в организм приемной матери.

Генная инженерия — раздел молекулярной генетики, связанный с целенаправленным созданием in vitro (в пробирке) новых комбинаций генетического материала, способного размножаться в клетке-хозяине и синтезировать продукты обмена веществ. Сопровождается искусственным переносом нужных генов от одного вида живых организмов (бактерий, растений, животных) к другому, зачастую далекому по происхождению. Современные генные технологии используют для *генотерапии*, т. е. лечения наследственных болезней путем введения человеку «здоровых» генов.

Хромосомная инженерия — замещение (замена) отдельных хромосом у растений или добавление новых.

Клонирование ДНК в генной инженерии как технологии внедрения в бактериальную клетку определенных генов — получение множества копий, рекомбинантных (гибридных) молекул ДНК, позволяющее выделять из сложных геномов организмов необходимое количество нужных генов. Ключевое значение при конструировании рекомбинантной ДНК (гибридная ДНК из различных фрагментов прокариот, вирусов, эукариот) имеют ферменты — рестриктазы, разрезающие молекулу ДНК на фрагменты по строго определенным местам и ферменты ДНК-лигазы, сшивающие нужные фрагменты ДНК в единое целое. В результате развития методов генной инженерии получены клоны многих генов рРНК, тРНК, гистонов, глобина мыши, кролика, человека, коллагена, овальбумина, инсулина, пептидных гормонов, интерферонов человека, трансгенные растения и животные.



Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 3

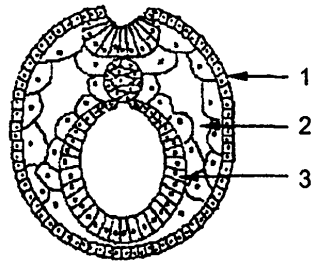
1. ***К какой систематической группе относятся бактериофаги? В чём состоит особенность их обмена веществ?***

1) бактериофаги относятся к группе вирусов, неклеточным формам жизни;
2) они не имеют собственного обмена веществ и могут функционировать только внутри клеток бактерий, являясь их паразитами.

2. ***Докажите, почему вегетативное размножение растений относят к бесполому. Приведите не менее трёх доказательств.***

1) в размножении участвует одна особь;
2) потомки являются копиями родительской особи;
3) новый организм образуется из соматических клеток (вегетативных органов).

3. Назовите зародышевый листок позвоночного животного, обозначенный на рисунке цифрой 3. Какой тип ткани и какие органы формируются из него?



1) зародышевый листок — энтодерма;
2) ткань — эпителиальная (эпителий кишечника и органов дыхания);
3) органы: кишечник, пищеварительные железы, органы дыхания, некоторые железы внутренней секреции.

4. Двух черных самок мыши скрещивали с коричневым самцом. Первая самка в нескольких пометах дала 20 черных и 17 коричневых потомков, а вторая — 33 черных. Определите генотипы родителей и потомков, ответ поясните.

1) от второй самки расщепление в потомстве не произошло (все потомки черные). Следовательно, черная окраска доминирует над коричневой и вторая черная самка гомозиготна, ее генотип АА, коричневый самец аа;
2) первая самка гетерозиготна, так как среди ее потомков произошло расщепление в соотношении примерно, 1:1, ее генотип Аа;
3) генотипы потомков: в первом случае 1Аа (20): 1аа (17), во втором — Аа (единообразие — 33).

5. Красная окраска ягоды земляники (А) неполно доминирует над белой, а нормальная чашечка (В) неполно доминирует над листовидной. Гены располагаются в разных хромосомах. Определите тип скрещивания, генотипы родителей, а также генотипы и фенотипы потомства, полученного от скрещивания растения земляники с розовыми ягодами и промежуточной формой чашечки, с растением, имеющим красные ягоды и листовидную чашечку. Составьте схему решения задачи.

1) дигибридное скрещивание с независимым наследованием признаков и неполным доминированием;
2) генотипы родителей: розовые ягоды и промежуточная чашечка — АаВb (гаметы АВ, Ab, aB, ab), красные ягоды и листовидная чашечка — ААbb (гаметы Ab);

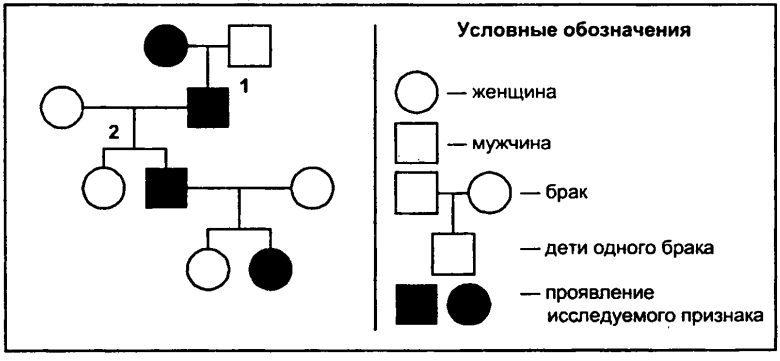
3) генотипы и фенотипы потомков в F_1: 1 AABb — красные ягоды, промежуточная чашечка, 1 AaBb — розовые ягоды, промежуточная чашечка, 1 AAbb — красные ягоды, листовидная чашечка, 1 Aabb — розовые ягоды, листовидная чашечка.

6. ***При скрещивании самок мух дрозофил с серым телом и нормальными крыльями (доминантные признаки) с самцами с черным телом и укороченными крыльями (рецессивные признаки) в потомстве были обнаружены не только особи с серым телом, нормальными крыльями и черным телом, укороченными крыльями, но и небольшое число особей с серым телом, укороченными крыльями и черным телом, нормальными крыльями. Определите генотипы родителей и потомства, если известно, что доминантные и рецессивные гены данных признаков попарно сцеплены. Составьте схему скрещивания. Объясните полученные результаты.***

1) генотипы родителей: самка AaBb (гаметы AB, ab, Ab, aB), самец aabb (гаметы ab);
2) генотипы потомства: AaBb — серое тело, нормальные крылья, aabb — черное тело, укороченные крылья, Aabb — серое тело, укороченные крылья, aaBb — черное тело, нормальные крылья;
3) так как гены сцеплены, то у самки должно образоваться два типа гамет AB, ab, а у самца — один тип гамет ab.

Появление в потомстве других генотипов объясняется ***кроссинговером*** при образовании половых клеток ***у самки*** и образованием дополнительно гамет Ab, aB.

7. ***По изображённой на рисунке родословной установите характер проявления признака (доминантный или рецессивный), обозначенного чёрным цветом. Определите генотипы родителей (оба гомозиготны) и потомства в первом и втором поколениях.***



1) признак доминантный, генотипы родителей: мать — АА, отец — аа;
2) генотип первого поколения: сын — Аа;
3) генотипы детей второго поколения: дочь — аа, сын — Аа (допускается иная генетическая символика, не искажающая смысла решения задачи).

8. У человека ген карих глаз (А) доминирует над голубым цветом глаз (а), а ген цветовой слепоты рецессивный (дальтонизм — d) и сцеплен с Х-хромосомой. Кареглазая женщина с нормальным зрением, отец которой имел голубые глаза и страдал цветовой слепотой, выходит замуж за голубоглазого мужчину с нормальным зрением. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и возможного потомства, вероятность рождения в этой семье детей — носителей гена дальтонизма от общего числа потомков и их пол.

1) генотип матери — AaX^DX^d (гаметы: AX^D, aX^D, AX^d, aX^d), генотип отца — aaX^DY (гаметы: aX^D, aY);
2) генотипы детей: AaX^DX^D, aaX^DX^D, AaX^DX^d, aaX^DX^d (девочки);
   AaX^DY, aaX^DY, AaX^dY, aaX^dY (мальчики);
3) вероятность рождения детей — носителей гена дальтонизма — 25% девочки (AaX^DX^d, aaX^DX^d).

9. Какие трудности возникают при использовании метода отдаленной гибридизации в селекции животных?

1) не совпадают периоды размножения особей;
2) существуют различия в строении полового аппарата;
3) рождается бесплодное потомство (происходят нарушения в механизме мейоза при образовании гамет).

10. Какие исследования, проводимые в области биотехнологии, можно считать наиболее перспективными в решении продовольственной проблемы?

1) создание кормовых добавок для домашних животных, повышающих их продуктивность (микробиологический синтез);
2) создание новых высокопродуктивных пород и сортов на основе клеточной и генной инженерии;
3) создание «искусственных» продуктов питания.

Раздел 4. МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЗМОВ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

4.1. Систематика. Таксоны

Наука о многообразии растений, животных, грибов, микроорганизмов и их объединении в группы (классификации) на основе родства называется **систематикой.** В рамках этой науки организмам присваивают наименования и объединяют их в группы, или **таксоны,** на основе определенных отношений между ними.

Таксон высшего порядка — это *надцарство* (***домен***). Затем идет таксон, называемый *царством*, далее для **животных** идут *тип, класс, отряд, семейство, род* и *вид.* При классификации **растений** выделяют такие же таксоны, что и у животных, но с небольшими отличиями. Таксон того же ранга, что тип у животных, называется *отделом*, а отряду соответствует таксон, называемый *порядком.* Разные исследователи выделяют от 4 до 26 различных царств, типов — от 33 до 132, классов — от 100 до 200.

ТАКСОНЫ ЖИВОТНЫХ	*ТАКСОНЫ РАСТЕНИЙ*
Надцарство (домен)	Надцарство (домен)
Царство	Царство
Тип	**Отдел**
Класс	Класс

ТАКСОНЫ ЖИВОТНЫХ	*ТАКСОНЫ РАСТЕНИЙ*
Отряд	**Порядок**
Семейство	Семейство
Род	Род
Вид	Вид

Биологическая номенклатура основана на **биномиальной системе,** предложенной в XVI в. К. Линнеем (название каждого организма состоит из двух слов, первое обозначает род, второе — вид). Родовое название пишется с большой буквы, видовое — с маленькой. К примеру, *Betula alba* — береза (название рода) белая (название вида); *Viola tricolor* — фиалка трехцветная; *Homo sapiens* — человек разумный. Человек, например, относится к типу хордовые, подтипу позвоночные, классу млекопитающие, подклассу плацентарные, отряду приматы, подотряду высшие обезьяны, семейству человекообразные, роду люди.

Все живые организмы делятся на три больших группы: археи, бактерии (прокариоты) и эукариоты, подразделяемые на царства (рис. 4.1).

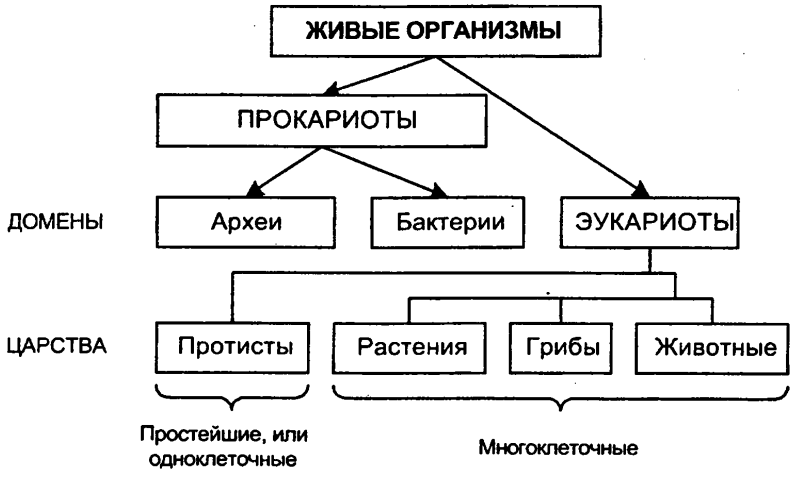


Рис. 4.1. Систематика и таксономия органического мира

Эволюция органического мира показана на рис. 4.2.

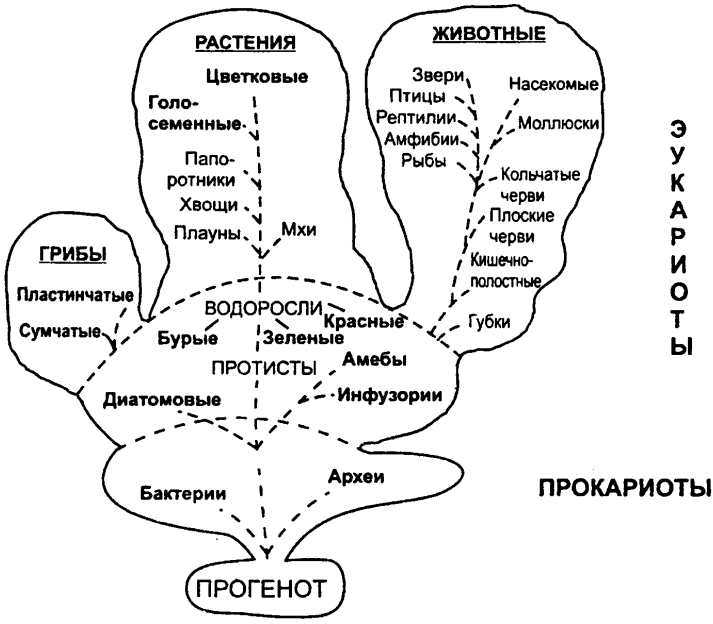


Рис. 4.2. Эволюция органического мира

4.2. Царство бактерии (дробянки)

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

4.2.1. Подцарство бактерии

Подцарство бактерии включает эубактерии и архебактерии. ***Архебактерии*** резко отличаются от истинных бактерий (эубак-

терий) химическим составом и физиологическими свойствами, они сравнительно немногочисленны (более 40 видов).

Эубактерии — одноклеточные организмы, без ядра. Размер бактериальных клеток — 0,2–10 мкм, редко в длину 30–100 мкм (серные пурпурные бактерии). По форме (рис. 4.3, 4.4) — шаровидные кокки, палочковидные бациллы, изогнутые вибрионы, извитые в виде спирали спирохеты и спириллы. Многие бактерии неподвижны, другие имеют жгутики (от 1 до 50) и могут передвигаться.

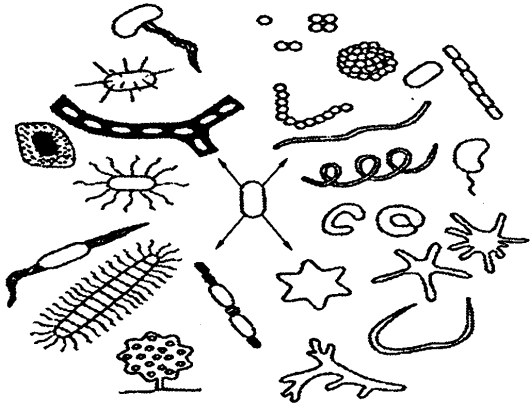


Рис. 4.3. Разнообразие форм прокариот



Рис. 4.4. Формы бактерий

Бактериальные клетки окружены плотной оболочкой — клеточной стенкой из гликопептида муреина, благодаря которой сохраняют постоянную форму. По составу и строению клеточной стенки бактерии существенно отличаются от растений и животных. Многие виды бактерий образуют слизистую капсулу, обеспечивающую устойчивость их к фагоцитозу, и болезнетворную активность. Под капсулой и клеточной стенкой располагается цитоплазматическая мембрана, которая образует впячивания в цитоплазму и формирует мембранные комплексы, выполняющие функции, аналогичные функциям митохондрий, эндоплазматической сети, аппарата Гольджи, структур, участвующих в фотосинтезе. В цитоплазме бактериальных клеток имеются включения крахмала, гликогена, жиров, полифосфатов, серы.

Большинство бактерий ***гетеротрофы,*** т. е. используют для питания готовые органические соединения. *Сапротрофы* питаются мертвыми телами или выделениями других организмов (сахара, аминокислоты, витамины). *Паразиты* живут за счет питательных веществ других организмов, в теле которых они обитают (возбудители чумы, холеры, туберкулеза, дизентерии, дифтерии, менингита). Встречаются так называемые хищные бактерии. Гетеротрофные бактерии получают энергию для биосинтеза путем окисления органических соединений (углеводов и др.). Этот процесс может происходить при участии кислорода (дыхание) или в анаэробных условиях (брожение). В зависимости от конечного продукта различают несколько видов брожения, вызываемого бактериями, — спиртовое, молочнокислое, маслянокислое. Поэтому бактерии широко используют в биотехнологии. В природных условиях большое значение имеют метанообразующие бактерии, которые сбраживают спирты и органические кислоты в метан и CO_2.

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

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

Бактерии играют большую роль в природе в качестве *редуцентов* в цепях питания, при разложении природных органических соединений. Вместе с другими деструкторами они разлагают целлюлозу, либо выделяя в среду гидролитические ферменты, либо тесно прилегая к ее волокнам и поглощая продукты гидролиза.

В *почве* количество бактерий очень велико: в 1 г бедных микрофлорой почв содержится 200–500 млн бактерий гниения — азотфиксирующих, нитрифицирующих, серобактерий и др. Они способствуют образованию почв.

В *водоемах* также много бактерий, особенно в поверхностных слоях воды, ближе к берегу. Количество их зависит от наличия в воде питательных веществ. Наиболее чистыми являются воды артезианских скважин и родников. Чистая вода содержит 100–200 особей в 1 мл, а загрязненная — 100–300 тыс. и более. Со сточными водами в водоемы попадают патогенные микроорганизмы: возбудители туляремии, бруцеллеза, полиомиелита, брюшного тифа, паратифа, дизентерии, холеры и др. В водоемах в большом количестве содержатся различные хемосинтетики, осуществляющие биологическое очищение воды.

В *воздухе* бактерий меньше, они поднимаются вместе с пылью. Каждая пылинка является носителем микроорганизмов, поэтому их много в закрытых помещениях (до 300 тыс. в 1 $м^3$). Особенно много бактерий в воздухе над промышленными городами. Микробиологическое исследование воздуха очень важно, поскольку многие инфекционные заболевания (грипп, ангина, дифтерия, туберкулез, скарлатина и др.) могут распространяться воздушно-капельным путем.

Носителем микрофлоры является *тело* даже здорового *человека.* На коже человека и его одежде оседают разнообразные микроорганизмы, в том числе и патогенные (палочки газовой гангрены, столбняка). Количество таких бактерий на коже одного человека может достигать 85–1200 млн.

На руках — стафилококки, кишечные палочки, в ротовой полости — более 100 видов микробов. В желудке благодаря желудочной кислоте большая часть бактерий гибнет. В кишечнике также много микробов. Ежедневно каждый взрослый человек выделяет с экскрементами около 18 млрд бактерий. Во внутренние органы, не контактирующие с внешней средой, микробы попадают только во время болезни.

Патогенные бактерии, попав в организм, выделяют вещества, ослабляющие иммунитет — *агрессины*, и ядовитые продукты их жизнедеятельности — *экзо-* и *эндотоксины*.

Существует группа *условно-патогенных бактерий*: в обычных условиях они живут как сапрофиты, при подавлении иммунитета вызывают серьезные заболевания. Например, кишечная палочка — сапрофит — может вызывать воспаление в почках, мочевом пузыре, кишечнике.

4.2.2. Подцарство сине-зеленые водоросли

Сине-зеленые водоросли, или ***цианеи***, широко распространены во всех средах жизни и способны существовать практически в любых условиях: при температуре –83 °С в Антарктиде и 85–90 °С в горячих источниках.

Наследственный материал их не отграничен от цитоплазмы и представлен единственной хромосомой, цитоплазма и органоиды устроены просто и напоминают аналогичные структуры бактерий. У сине-зеленых водорослей хорошо развит фотосинтетический аппарат и найдено около 30 различных внутриклеточных пигментов. Разнообразным составом фотоассимилирующих пигментных систем объясняется устойчивость сине-зеленых водорослей к продолжительному затемнению и анаэробным условиям и их существование в экстремальных условиях. Продуктом фотосинтеза является гликопротеид, также отлагаются гранулы липопротеидов и протеинов. В цитоплазме обитателей серных водоемов находится сера. В клетках сине-зеленых водорослей часто встречаются газовые вакуоли. По форме клетки этих водорослей бывают округлые или сильно вытянутые, уплощенные. Всегда имеют толстые многослойные стенки, часто одеты в слизистый чехол. Клетки живут отдельно или образуют нити и колонии.

Основной способ размножения — деление клеток надвое или образование спор (для перенесения неблагоприятных условий среды). Многие виды сине-зеленых водорослей могут фиксировать атмосферный азот. Обусловленная этим пищевая независимость позволяет им заселить необитаемые (без следов почвы) скалы, лавовые потоки, вулканические острова.

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

4.3. Царство грибы

Грибы насчитывают около 100 тыс. видов, широко распространенных на нашей планете. Они встречаются даже в морях и океанах, пустынях, на скалах, высоко в горах и пещерах.

По ряду существенных признаков грибы отличаются и от растений, и от животных. Грибы лишены хлорофилла, крахмал в клетках не образуется, поэтому по типу питания они *гетеротрофны*. Запасными питательными веществами у них служат жиры, волютин, гликоген. В обмене веществ грибов присутствует мочевина, что сближает их с животными. По способу питания — путем всасывания, а не заглатывания, по неограниченному росту они приближаются к растениям. Клетка большинства грибов имеет клеточную стенку, состоящую в основном из полисахарида целлюлозы (общность с растениями). Кроме того, в ее состав входят хитин, полифосфаты, пигменты и другие вещества. Протопласт клеток гриба содержит одно или несколько (до 20–30) ядер, митохондрии, эндоплазматический ретикулум и другие органеллы. Комплекс Гольджи и центриоли обнаружены у небольшого числа грибов.

Строение грибов разнообразно — от одноклеточных форм до сложно устроенных шляпочных грибов. Основа вегетативного тела гриба — *грибница*, или *мицелий*, — система тонких бесцветных ветвящихся нитей (гиф). Поверхность грибницы обычно очень велика и служит для поглощения пита-

тельных веществ. Мицелий имеет разную продолжительность жизни: от нескольких дней (у плесени) до многих лет (шляпочные грибы). Параллельно растущие гифы образуют тяжи, достигающие иногда нескольких метров в длину. Гифы могут плотно переплетаться, образуя ложную ткань — *плектенхиму* (у многих шляпочных грибов). Различают *субстратный мицелий*, непосредственно контактирующий со средой, из которой извлекаются питательные вещества (например, почвой), и *воздушный мицелий*, располагающийся на поверхности. На воздушном мицелии образуются органы размножения. Выступающие над поверхностью земли *плодовые тела шляпочных грибов* — это плотное сплетение гиф воздушного мицелия, на поверхности или внутри которых образуются споры. Внутреннее строение мицелия служит основанием для условного деления грибов на низшие и высшие.

У *низших грибов* мицелий представляет собой как бы одну гигантскую клетку со множеством ядер, поскольку гифы не имеют клеточных перегородок. К низшим грибам относятся мукор, развивающийся на овощах, ягодах, плодах в виде белого пушка, и фитофтора, вызывающая гниль клубней картофеля. У *высших грибов* гифы многоклеточные, клетки содержат одно или несколько ядер.

Грибы размножаются вегетативным, бесполым и половым путем. *Вегетативное размножение* происходит частями мицелия или распадением его на отдельные клетки, покрытые толстой буроватой оболочкой, которые дают начало новому мицелию (рис. 4.5).

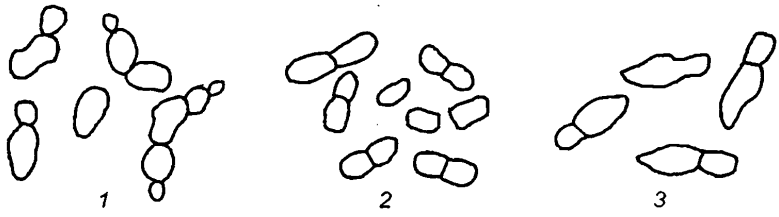


Рис. 4.5. Способы вегетативного размножения дрожжей:
1 — почкование; 2 — деление; 3 — почкующееся деление

Собственно *бесполое размножение* осуществляется посредством эндогенных или экзогенных спор. Эндогенные споры образуются внутри спорангиев, а экзогенные споры,

или *конидии*, возникают открыто на концах особых выростов мицелия, называемых *конидиеносцами* (рис. 4.6).

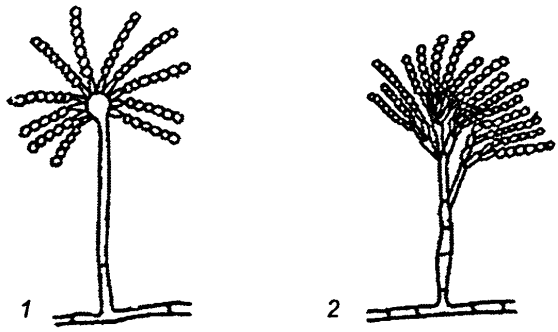


Рис. 4.6. Конидиеносцы у грибов рода аспергилл — *1* и пенициллл — *2*

Половое размножение грибов представлено разными формами и заключается в формировании мужских и женских гамет и последующем их слиянии. У некоторых групп грибов происходит слияние содержимого половых структур — гаметангиев, не дифференцированных на гаметы. Для грибов характерно также слияние содержимого двух вегетативных клеток мицелия, которое часто происходит путем образования между ними выростов, или анастомозов. В жизненном цикле грибов выделяют гаплоидную и диплоидную фазы. Есть грибы, у которых клетки вегетативного тела гаплоидны (гаплобионты), а диплоидна только зигота. При ее прорастании происходит редукционное деление и в дальнейшем мицелий растет за счет размножения гаплоидных клеток. Другие грибы на протяжении всей жизни диплоидны и только при образовании гамет происходит редукционное деление. Существует и промежуточная группа, у которой гаплоидная и диплоидная фазы равны по продолжительности. Перед образованием спор бесполого размножения диплоидные ядра редукционно делятся и образующиеся споры, таким образом, гаплоидны. Наконец, у несовершенных грибов (называемых так из-за отсутствия полового процесса в жизненном цикле) клетки мицелия всегда гаплоидны. К этой группе относятся такие распространенные плесневые грибы, как пенициллл и аспергилл.

По способу питания различают три основные группы грибов: сапротрофы, паразиты и симбионты. К ***грибам-***

сапротрофам относятся шляпочные грибы, которые живут на богатой перегноем лесной почве, полях и лугах, встречаются на гниющей древесине (опенок летний и зимний, вешенки). Их вегетативное тело состоит из гиф, образующих в субстрате разветвленную грибницу, с помощью которой гифы поглощают из почвы воду и растворенные в ней питательные вещества. В процессе развития на грибнице формируются органы спороношения — *плодовые тела* (рис. 4.7), состоящие из ножки и шляпки, которые образованы плотными пучками гиф.

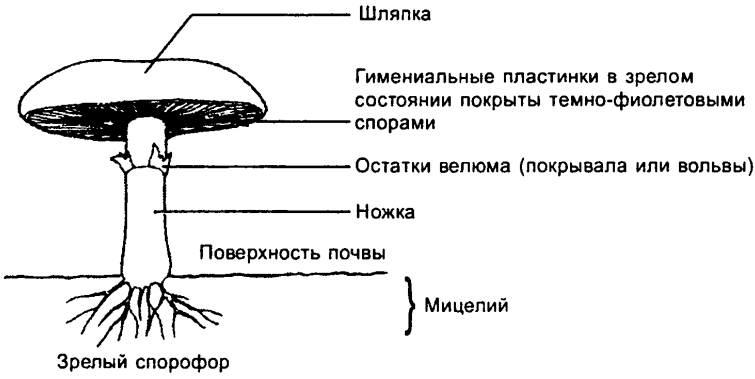


Рис. 4.7. Строение шляпочного гриба

В шляпке можно различить два слоя: плотный верхний, часто окрашенный, покрытый кожицей, и нижний. У одних грибов нижний слой шляпки состоит из радиально расположенных пластинок (сыроежки, грузди, шампиньоны, лисички, бледная поганка) — это *пластинчатые грибы*. У белого гриба, подберезовика, подосиновика, масленка он состоит из многочисленных трубочек — их называют *трубчатыми*. На пластинках, в трубочках, а у некоторых представителей на шипиках или иголочках образуются миллионы спор. После созревания они высыпаются, подхватываются и разносятся ветром, водой, насекомыми и другими животными, способствуя тем самым широкому распространению грибов.

Среди шляпочных грибов есть как съедобные, так и ядовитые. Известно более 150 видов съедобных шляпочных грибов. Некоторые из них (шампиньоны) культивируются. Свежие *съедобные грибы* на 80–90% состоят из воды. В сухом веществе плодового тела содержится в среднем 20–40% бел-

ка, 17–60 — углеводов, 1,5–10 — липидов, 6–25% — минеральных элементов (K, P, Ca, Fe), органических кислот, витаминов (A, B_1, B_2, D, PP), смол и эфирных масел, придающих грибам своеобразный запах и вкус. Поэтому грибы являются ценным пищевым продуктом, хотя их белки усваиваются значительно хуже, чем белки растительных продуктов. Наиболее ценные съедобные грибы — белый, рыжик, груздь настоящий, подберезовик, подосиновик, масленок, шампиньон и др. *Ядовитые грибы*, такие как бледная поганка, желчный гриб, мухоморы, ложные опята и др., попадая в пищу, могут вызвать серьезные, а иногда и смертельные отравления.

Сапротрофно развиваются *плесневые грибы* в почве, на увлажненных продуктах, плодах и овощах, вызывая их порчу. Например, *пеницилл* встречается в виде плесени зеленого, сизого, голубого цвета на почве и продуктах растительного происхождения (на плодах, овощах, варенье, томатной пасте и др.) и делает их непригодными к употреблению. Некоторые виды пеницилла используются для приготовления пенициллина — одного из основных антибиотиков, открытого в 1929 г. А. Флемингом.

Грибы-паразиты поражают преимущественно растения, причиняя значительный ущерб сельскохозяйственному производству за счет снижения урожайности многих культур. У большинства фитопатогенных грибов грибница развивается внутри тканей корня, стебля, листа и плода, а у некоторых — на поверхности органов растения (*фитофтора* — паразит картофеля, *мучнисторосяные грибы* — опасные паразиты пшеницы, ржи, люпина, крыжовника, виноградной лозы). На зерновых культурах часто паразитируют также головневые, ржавчинные и спорыньевые грибы. Известны и многие другие заболевания растений, вызываемые грибами-паразитами: парша плодовых деревьев, фузариоз льна и др. *Трутовые грибы* приносят большой вред лесному хозяйству, поражают деревья. Около тысячи видов грибов паразитируют также на животных и человеке, вызывая различные заболевания кожи, ногтей, волос (бластомикозы, молочница, парша, стригущий лишай и др.).

Грибы-симбионты связаны преимущественно с высшими растениями и протистами, реже — с животными. Примером симбиоза могут быть лишайники, микориза. Многие виды

грибов образуют *микоризу* — взаимовыгодное сожительство с корнями высших растений, некоторые специализируются на разрушении лесной подстилки и древесины. Мицелий гриба оплетает корни растений и проникает только под эпидермис или в клетки паренхимы корня, где может образовывать клубки (эндотрофная микориза). Микоризный гриб в 10 раз увеличивает всасывающую поверхность корня, поглощает воду и минеральные вещества (фосфор), выделяет витамины и ростовые вещества, которые стимулируют развитие корня. От высшего растения гриб получает органические соединения, кислород и корневые выделения, способствующие прорастанию спор.

Таким образом, грибы широко распространены и приспособлены к различным условиям обитания. Многие виды заселили почву, наряду с бактериями играют важную роль в общем круговороте веществ в биосфере, участвуют в минерализации органического вещества и образовании плодородного слоя почвы — *гумуса*, выполняют большую санитарную работу по очищению среды.

Широкое разнообразие и повсеместное распространение грибов обусловливают их важную роль в природе и жизни человека (образование гумуса, гниение, увядание (вилт) или усыхание растений, выделение ядовитых веществ и отравление, возбудители болезней человека (стригущий лишай, парша и др.)). Грибы широко используются в народном хозяйстве для получения белка, лимонной кислоты, ферментов, витаминов, антибиотиков, ростовых веществ. Грибы находят применение в хлебопекарной промышленности (дрожжи), изготовлении сыров, виноделии и т. д.

Велика и отрицательная роль грибов. Паразитируя на растениях и животных, а также развиваясь сапротрофно на пищевых продуктах, промышленных материалах и изделиях из кожи, дерева, бумаги, пластмассы, произведениях искусства, грибы вызывают их порчу и наносят большой ущерб народному хозяйству.

4.4. Царство растения

Ботаника изучает строение, жизнедеятельность, закономерности индивидуального и эволюционного развития, рас-

пространение и условия обитания растений. Значение растений в биосфере огромно. Фотосинтезирующие растения являются источником органического вещества и кислорода, оказывают значительное влияние на климат. Жизнь современного человека зависит от использования культурных растений, которых в настоящее время насчитывается около 1500 видов. Человек широко использует природные и культивируемые растения для изготовления лекарственных препаратов или в декоративных целях.

Размеры и строение растений колеблются — от 2–3 мкм у одноклеточных водорослей (хлорелла) до сложно устроенных покрытосеменных с высокодифференцированными тканями и органами (эвкалипты до 150 м).

Общие черты растений:

- Наличие в составе клеток твердой клеточной оболочки из целлюлозы.

Способ питания — адсорбционный (всасывательный). Органы растения, обеспечивающие питание, — побеги и корни, достигают высокой степени расчлененности.

- Прикрепление к твердому субстрату и ограничение подвижности.
- Расселение растений зачатками (спорами, семенами), находящимися в состоянии покоя.
- По типу питания растения — ***автотрофы***, запасное питательное вещество — крахмал.
- Закономерное *чередование двух поколений* в жизненном цикле, проходящем от зиготы одного растения до зиготы другого: *бесполого диплоидного поколения* — спорофита, и *полового гаплоидного* — гаметофита.

При чередовании поколений ***гаметофит*** — растительный организм, на котором формируются гаметы, закономерно сменяется спорофитом. Гаплоидные гаметы сливаются, образуя диплоидную зиготу, из которой развивается зародыш и вырастает взрослое растение — ***спорофит***. Спорофит имеет ***спорангий*** и производит ***споры***, одинаковые или разные. *При образовании спор происходит* ***мейоз***, поэтому споры гаплоидные. Из спор вырастает следующее поколение *гаметофит*. Это поколение гаплоидное, на гаметофите образуются *половые органы*, производящие ***гаметы*** (половые клетки: сперматозоиды и яйцеклетки). Все наземные

растения имеют половые органы одного типа: мужские называются ***антеридии***, а женские — ***архегонии***. В мужских органах образуется много сперматозоидов, а в женских — одна крупная неподвижная яйцеклетка. Гаметофит и спорофит могут быть одинаковыми как по строению, так и по продолжительности жизни. Но у наземных растений оба поколения различны. При этом оба поколения могут быть самостоятельными или одно развивается на другом. Так, у *мхов* спорофит (коробочка со спорами) — часть одного растения, тело которого является гаметофитом. *У семенных растений* сильно редуцированный, лишенный хлорофилла гаметофит представлен клетками зародышевого мешка. В процессе эволюции при приспособлении к дефициту воды происходили постепенная редукция (сокращение продол-

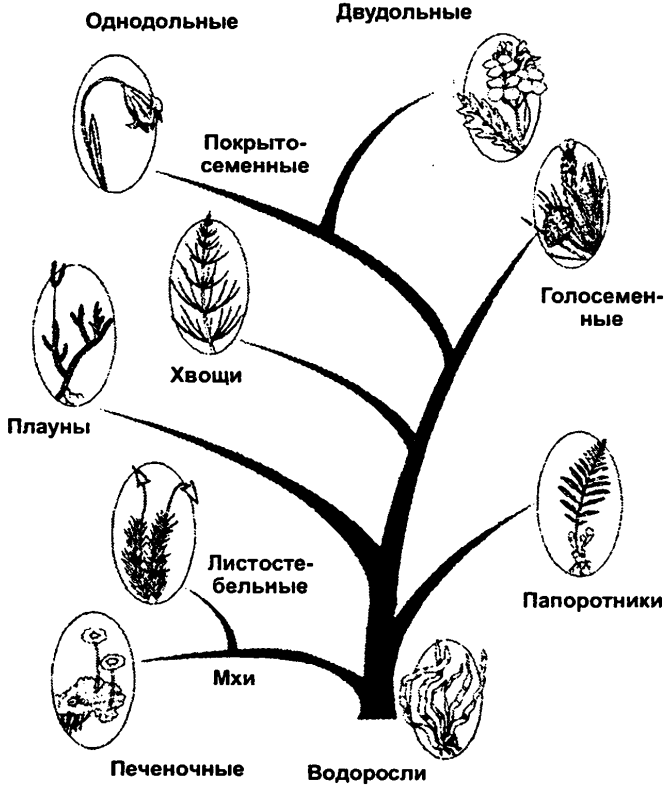


Рис. 4.8. Родословное древо царства растений

жительности жизненных циклов) полового поколения — гаметофита, упрощение половых органов и увеличение размеров бесполого поколения — спорофита (рис. 4.8).

Около 600 тыс. видов растений условно делят на низшие и высшие. У ***низших растений*** тело не расчленено на органы и ткани и называется *слоевищем*, или *талломом*. К этой группе относятся *водоросли* и *лишайники*. У ***высших растений*** имеются органы (корень, стебель и лист), образованные сложно дифференцированными тканями. Зигота высших растений развивается в многоклеточный зародыш. К высшим растениям относятся отделы *моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные* и *покрытосеменные (цветковые)*.

4.4.1. Ткани высших растений

В процессе эволюции у высших растений совершенствование организации сопровождалось усложнением внутреннего строения — появлением органов и тканей.

Ткань — совокупность клеток, сходных по морфологическим и физиологическим признакам и выполняющих определенные функции. Орган состоит обычно из нескольких тканей. Различают образовательные, покровные, проводящие, механические, основные и выделительные (секреторные) ткани.

Тело растений формируется и растет в результате деятельности ***образовательной ткани (камбия)***. Образовательная ткань входит в состав кончика корня и конуса нарастания стеблей, обеспечивая их нарастание в длину, и располагается параллельно боковым поверхностям осевых органов, образуя цилиндры. В толщину корень и стебель растут за счет деления клеток камбия. Клетки других тканей к делению неспособны.

Покровные ткани растений находятся на границе с внешней средой и защищают их от высыхания, механического повреждения, действия высоких и низких температур, чрезмерного испарения воды, проникновения микроорганизмов. Они состоят из плотно сомкнутых живых или реже мертвых клеток. В ряде случаев покровные ткани принимают участие и в регуляции газообмена. К покровным тканям относятся эпидерма (кожица), пробка и корка.

Эпидерма в виде однорядного слоя клеток покрывает листья и молодые зеленые побеги. Наружная поверхность клеток этой ткани часто покрыта кутикулой или восковым налетом, особенно развитых у растений засушливых местообитаний. Основные функции эпидермы — защитная и регуляция газообмена и испарения воды (через устьица).

Под эпидермой стеблей и корней располагается *пробка*. Она возникает из мертвых клеток основной паренхимы и постепенно сменяет эпидерму, вследствие чего к осени зеленый цвет побегов переходит в бурый. Клетки пробки пропитаны жироподобным веществом, непроницаемым для воды и газов. Многослойная пробка образует вокруг стебля своеобразный чехол, предохраняющий живые ткани от иссушения, резких температурных колебаний, проникновения микроорганизмов, спор грибов. На некоторых деревьях (пробковый дуб) слой пробки достигает нескольких сантиметров в толщину. В то же время живые ткани, лежащие под пробкой, нуждаются в газообмене и удалении избытка влаги. Эту функцию выполняют разрывы в пробке, заполненные рыхло расположенными клетками — *чечевички*.

Пробка вместе со слоями отмерших клеток других тканей входит в состав *корки*. Толстая корка предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных пожаров, резкой смены температур и т. п. Корка ежегодно наращивается за счет клеток находящегося под ней камбия.

Проводящие ткани служат для распространения по всему растению веществ, всасываемых корнями, и веществ, образующихся в листьях и молодых стеблях. Различают *дальний*, или *осевой транспорт веществ* (от листьев к корням и от корней к листьям) и *ближний*, или *радиальный*.

Проводящая система растений состоит из двух частей. Одна часть — *ксилема*, или *древесина*. обеспечивает восходящий ток воды и минеральных солей, другая, располагающаяся снаружи от древесины, — *флоэма*, или *луб*, служит для проведения нисходящим током продуктов фотосинтеза к местам их использования или отложения в запас (подземные органы, созревающие плоды и семена и др.).

Дальний, или осевой, восходящий ток осуществляется по трахеидам и сосудам. *Трахеиды* — мертвые вытянутые клетки, лишенные цитоплазмы, имеющие одревеснев шие

стенки, в которых находятся поры. Через поровую мембрану происходит фильтрация растворов. Ток жидкости по трахеидам медленный, так как поровая мембрана препятствует движению воды. Трахеиды встречаются у всех высших растений, а у большинства хвощей, плаунов, папоротников и голосеменных служат единственными проводящими элементами ксилемы. У покрытосеменных развиты *сосуды* — полые трубки, состоящие из отдельных члеников, расположенных друг над другом. В члениках имеются сквозные отверстия — перфорации, благодаря которым быстрота тока растворов многократно увеличивается. Оболочки сосудов пропитываются лигнином и придают стеблю дополнительную прочность.

Нисходящий ток органических веществ осуществляется по *ситовидным трубкам*, входящим в состав проводящей ткани — флоэмы (луб). Флоэма содержит также элементы механической ткани, паренхимные клетки и др. Ситовидные трубки состоят из члеников, поперечные перегородки которых пронизаны мелкими отверстиями, образующими «сито». Клетки ситовидных трубок лишены ядер, но содержат живую цитоплазму, образующую единое целое с цитоплазмой соседних клеток. Скорость движения по ситовидным трубкам меньше, чем скорость движения по сосудам.

Элементы проводящей системы вместе с волокнами механической ткани образуют пучки. *Сосудисто-волокнистые пучки* хорошо видны в листьях в виде *жилок*, они распространены в стебле, корнях, плодах и объединяют растение в единое целое.

Механические ткани обеспечивают прочность органов растения: сопротивление нагрузкам на растяжение, сжатие и изгиб. Прочность и упругость клеток механических тканей достигается утолщением и одревеснением их оболочек. В молодых участках растущих органов механических тканей нет. Это объясняется тем, что живые клетки, находясь в состоянии тургора, благодаря плотным клеточным стенкам приобретают упругость. Механические ткани наиболее развиты в стебле, где они представлены лубяными и древесинными волокнами. В корнях механическая ткань — в центре органа. У многих растений волокна механической ткани окружают проводящие пучки снаружи.

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

Клетки *ассимиляционной ткани* содержат хлоропласты, в них осуществляется фотосинтез. Они располагаются под прозрачной эпидермой в листьях, молодых зеленых стеблях.

В *запасающих тканях* откладываются белки, жиры, углеводы и другие вещества (эндосперм и зародыши семян, клубни, луковицы). Клетки запасающей ткани имеются в стеблях, корнях и корневищах.

Водоносная паренхима содержится в стеблях и листьях растений пустынных местообитаний (кактусы, агавы, алоэ) и солончаков, злаков. Удержанию воды в этих клетках способствуют слизистые вещества.

Рыхлая *воздухоносная паренхима* с межклеточными пространствами (межклетниками), в которые проникает воздух служит для снабжения тканей кислородом.

Выделительные (секреторные) ткани представлены смоляными и эфирномасляными ходами, железами, железистыми волосками, нектарниками, млечниками, образованиями, выделяющими капельно-жидкую воду. Капельно-жидкая вода выделяется в основном у обитателей влажных мест особыми водяными устьицами. Секреты, образуемые выделительными тканями, выполняют разнообразные функции (защитная, участие в опылении, выделение нерастворимых веществ).

4.4.2. Органы высших растений

Орган — часть организма, имеющая определенную форму и строение, состоящая из тканей, занимающая определенное положение в организме и выполняющая специфическую функцию. Выделяют органы вегетативные и репродуктивные (органы размножения) (рис. 4.9).

К ***вегетативным органам*** высших растений относят *корень, стебель* и *лист*. ***Генеративными органами*** являются *цветок, семя* и *плод*.

КОРЕНЬ закрепляет растение в почве, поглощает из почвы воду и минеральные вещества, запасает питательные ве-

щества, синтезирует физиологически активные вещества. Совокупность корней одного растения — ***корневая система.*** В состав корневой системы входят главный корень, боковые и придаточные корни. Главный корень происходит от зародышевого корешка, придаточные — от листьев или стебля. Известны два типа корневых систем — стержневая и мочковатая. У *стержневой корневой системы*, свойственной большинству двудольных растений, главный корень хорошо выражен.

Если зародышевый корешок быстро отмирает, вместо него у основания побега образуются придаточные корни, от них отходят боковые корни. Так формируется *мочковатая корневая система*, свойственная однодольным растениям и многим травянистым двудольным.

Корень обладает неограниченным ростом. Растет верхушкой, защищенной корневым чехликом. Корневой чехлик определяет также направленность роста корня.

На *продольном разрезе* растущего корня (рис. 4.10) можно выделить зону деления клеток, роста, всасывания и про-

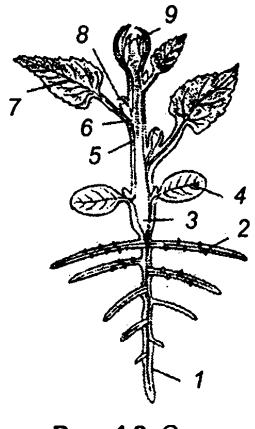


Рис. 4.9. Строение растения:
1 — главный корень; 2 — боковой корень; 3 — подсемядольное колено; 4 — семядольный лист; 5 — междоузлия главного стебля; 6 — узел; 7 — лист; 8 — боковая пазушная почка; 9 — верхушечная почка

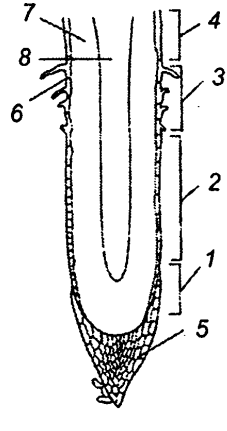


Рис. 4.10. Продольный разрез корня:
1 — зона роста; 2 — зона растяжения; 3 — зона корневых волосков (зона всасывания); 4 — зона проведения; 5 — корневой чехлик; 6 — кожица корня с корневыми волосками; 7 — кора корня; 8 — центральный цилиндр корня

ведения. В *зоне деления* клетки интенсивно размножаются, обусловливая рост корня в длину. Клетки, переставшие делиться, вытягиваются вдоль оси корня и увеличиваются в размерах (*зона роста* или *растяжения*). На расстоянии 1–3 мм от кончика корня — *зона всасывания*, где корневые волоски поглощают воду и минеральные соли. Выше — *зона проведения*, обеспечивающая транспорт всасываемых веществ к другим органам растения.

В процессе приспособления растений к условиям существования корни приобрели некоторые *дополнительные функции*: накопление запасных питательных веществ в корнеплодах, корневых клубнях, развитие сократительных, или втягивающихся, дыхательных корней, образование микоризы с грибами.

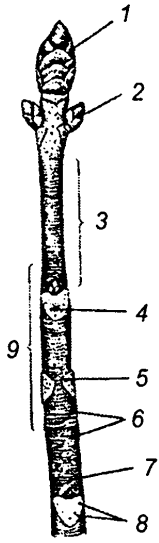


Рис. 4.11. Строение побега:
1 — верхушечная почка; 2 — боковая пазушная почка; 3 — междоузлие; 4 — листовой рубец; 5 — узел; 6 — граница годичного прироста; 7 — чечевички; 8 — листовые следы — проводящие пучки в листе (после опадения листа); 9 — годичный прирост

СТЕБЕЛЬ. Надземная часть растений — система ветвящихся побегов. ***Побег*** — орган растения, состоящий из стебля, листьев и почек (рис. 4.11). ***Стебель*** — часть побега, осуществляющая связь между корнями и листьями. Участок стебля, от которого отходит лист (или листья) — *узел*, а расстояние между соседними узлами — *междоузлие*. Первый (главный) побег растения образуется из зародышевого побега. Побеги второго, третьего и т. д. порядков развиваются из боковых почек.

Почка — зачаточный побег, состоит из укороченного стебля с зачаточными листьями и окружена почечными чешуями, выполняющими защитную функцию. *Чешуи* — видоизмененные листья. Различают верхушечные и боковые почки. *Верхушечная почка* — верхушка стебля, включающая конус нарастания, размножение клеток которого обеспечивает рост стебля в длину, формирование листьев и бо-

ковых почек. Из верхушечной почки вырастает главный побег, а из боковых почек — боковые побеги (побеги второго порядка). *Придаточные почки* на любой части стебля, корнях, листьях обеспечивают вегетативное размножение растений. *Цветочные почки* образуют цветки. *Боковые почки* возникают в пазухе листа и располагаются определенным образом.

Ветвление стебля необходимо для увеличения площади соприкосновения со средой. Различают верхушечное и боковое ветвление. *Верхушечное ветвление* наиболее простое и древнее, встречается у разных групп растений — от водорослей до плаунов. Верхушка главной оси растения дихотомически ветвится и дает начало двум осям следующего порядка. *Боковое ветвление* — от главной оси растения отходят боковые оси. При *моноподиальном боковом ветвлении* верхушечная почка активна на протяжении всей жизни растения и главная ось имеет неограниченный верхушечный рост (характерно для многих голосеменных и части травянистых покрытосеменных). Большинству покрытосеменных растений свойствен *симподиальный тип ветвления* — верхушечная почка отмирает или прекращает рост, в то время как боковые побеги усиленно развиваются, формируются наземная часть кустарников, кроны деревьев.

Формы побегов очень разнообразны по направлению роста, очертаниям. По направлению роста: прямостоячие, вьющиеся, лазающие, ползучие побеги. По степени одревеснения: одревесневшие (деревья и кустарники) и травянистые растения.

Строение стебля древесного растения. На поперечном разрезе (рис. 4.12) стебля различаются несколько слоев. Снаружи —

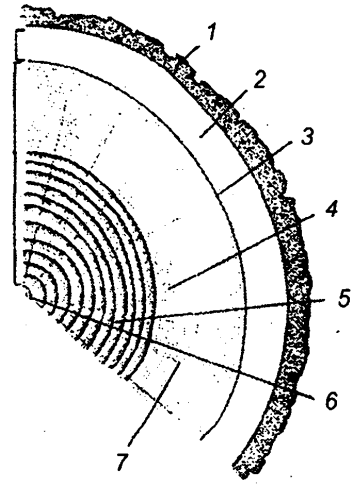


Рис. 4.12. Строение стебля дерева на поперечном срезе;
1 — корка; 2 — кора; 3 — камбий; 4, 5 — древесина, 6 — сердцевина; 7 — сердцевинный луч

корка — комплекс отмерших тканей, которые покрывают стволы деревьев и защищают их от обморожения и потери воды. Молодые (однолетние) стебли снаружи покрыты *кожицей*, которая затем замещается *пробкой*. У древесных растений наружные слои коры постепенно переходят в корку.

Кора — поверхностный слой стебля, представленный живыми функционирующими тканями. У молодых органов кора представлена основной тканью, у зрелых образуется за счет камбия и содержит элементы луба, выполняет проводящую функцию. В состав коры входят лубяные волокна и ситовидные трубки (флоэма служит для проведения углеводов от листьев к корням).

Под корой — широкий слой *древесины*, которая составляет основную часть стебля (ксилема содержит сосуды и служит для проведения воды и минеральных солей от корней к листьям). Между корой и древесиной — *камбий* — образовательная ткань. Размножение клеток камбия обеспечивает формирование проводящей системы и рост стебля в толщину.

В центре — *сердцевина* — основная ткань, расположенная в центре стебля, выполняет запасающую функцию. Сердцевина образована паренхимными клетками, в которых накапливаются питательные вещества. У древесных растений сильно развиты механические ткани.

Стебель выполняет *функции* опоры, транспорта, запасания веществ, вегетативного размножения растений и защиты их от поедания. *Видоизменения стебля* — клубни, луковицы, корневища, колючки.

ЛИСТ осуществляет 3 основные *функции*: фотосинтез, газообмен, транспирация (испарение). По строению лист включает *листовую пластинку* и *черешок*. Без черешка — *сидячие листья*. У некоторых видов при основании черешка развиваются *прилистники*.

По форме листья бывают округлыми, ланцетовидными, стреловидными и т. д. Листья подразделяют на простые и сложные (рис. 4.13, 4.14). *Простой лист* состоит из листовой пластинки и черешка, сложный имеет несколько листовых пластинок на одном черешке. Простые листья могут быть цельными (свойственны многим деревьям) и лопастными (пластинка рассечена на лопасти). У *сложных ли-*

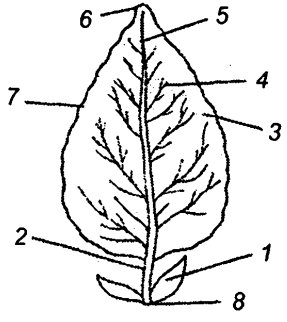


Рис. 4.13. Простой лист: *1 — прилистники; 2 — черешок; 3 — листовая пластинка; 4 — боковые жилки; 5 — главная жилка (проводящий пучок); 6 — верхушка листа; 7 — выемчатый край; 8 — основание листа*

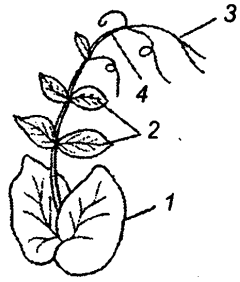


Рис. 4.14. Сложный лист: *1 — прилистники; 2 — листочки; 3 — усики; 4 — ось листа (рахис)*

стьев несколько листовых пластинок могут прикрепляться в одной точке (пальчатосложные листья у каштана, люпина). Различают также перистосложные листья, у которых листовые пластинки прикрепляются по всей длине черешка. Перистосложные листья бывают двух видов: парноперистые и непарноперистые. Парноперистые заканчиваются парой листовых пластинок (например, у гороха), непарноперистые — одним листком (рябина).

Листовые пластинки пронизаны *жилками* (проводящие пучки). *Жилкование* бывает перистое или сетчатое (у двудольных растений), параллельное или дуговое (у однодольных).

Листья располагаются на стеблях в определенном порядке (очередное, супротивное, мутовчатое).

Строение листа. Сверху и снизу лист покрыт *эпидермисом*, выполняющим защитную функцию. Внутри листа — *хлорофиллоносная паренхима.* Клетки, примыкающие к верхнему эпидермису, располагающиеся перпендикулярно поверхности листа, образуют *столбчатую ткань*, содержат множество хлоропластов, осуществляющих фотосинтез. К нижнему эпидермису примыкает *губчатая ткань* из клеток неправильной формы с межклетниками. Хлоропластов в клетках губчатой ткани меньше; помимо фотосинтети-

ческой функции эта ткань осуществляет функцию газообмена. Газообмен и испарение воды осуществляются через *устьица*, состоящие из двух замыкающих клеток эпидермиса и щели, открывающейся в зависимости от величины тургорного давления в клетках (рис. 4.15, 4.16).

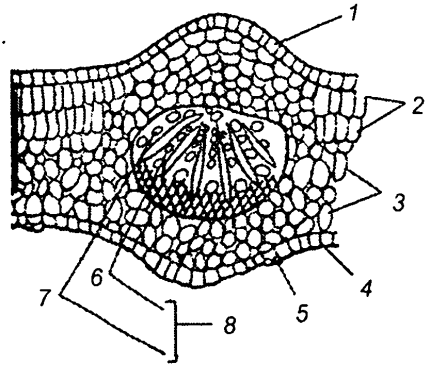


Рис. 4.15. Строение листа на поперечном срезе:
1 — верхняя кожица; 2 — столбчатая ткань; 3 — губчатая ткань; 4 — нижняя кожица; 5 — устьице; 6 — луб; 7 — древесина; 8 — главная жилка (сосудисто-волокнистый проводящий пучок)

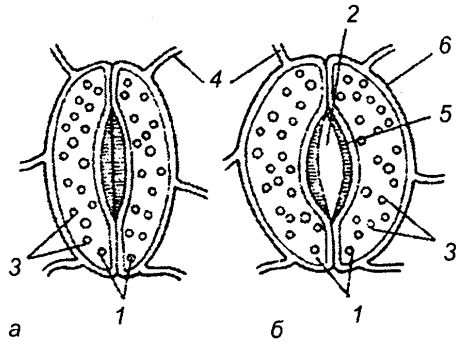


Рис. 4.16. Строение устьица:
а — закрытое; б — открытое;
1 — замыкающие клетки устьица; 2 — щель устьица; 3 — хлоропласты; 4 — прилегающие клетки кожицы листа (основная эпидерма); 5 — утолщенная клеточная стенка; 6 — тонкая клеточная стенка

Механизм работы устьиц. Устьица имеют полукруглые замыкающие клетки. Та их сторона, которая обращена к щели, более утолщена по сравнению с остальными тонки-

ми стенками. Она содержит хлоропласты, способные осуществлять фотосинтез. В результате накапливаются углеводы, их концентрация увеличивается, соответственно, концентрация воды уменьшается, и в это время начинает поступать вода из окружающих клеток. Поскольку замыкающие клетки устьиц по-разному утолщены, то они выпячиваются в ту сторону, где стенка толще. Так происходит раскрытие устьиц, туда поступает углекислый газ, выделяется кислород, т. е. происходит газообмен.

Процесс испарения воды листьями способствует передвижению воды и растворенных в ней веществ от корней к листьям, охлаждению растения и служит защитой от перегрева. Механическая ткань обеспечивает упругость и эластичность листа.

Видоизменения листьев в колючки, усики, чешуи, выполняют защитную и влагосберегающую, запасающую роль.

ЦВЕТОК — орган семенного размножения растений, видоизмененный, укороченный и ограниченный в росте побег (рис. 4.17). Часть стебля под цветком, лишенная листьев, — *цветоножка* продолжается в *цветоложе*. В центре цветка — *пестик*, образующий плодолистики, состоит из *рыльца, столбика* и *завязи*, защищающей семяпочку. Пестик окружен *тычинками* из *тычиночной нити* и *пыльника*, каждая тычинка несет 4 микроспорангия (пыльцевых мешка).

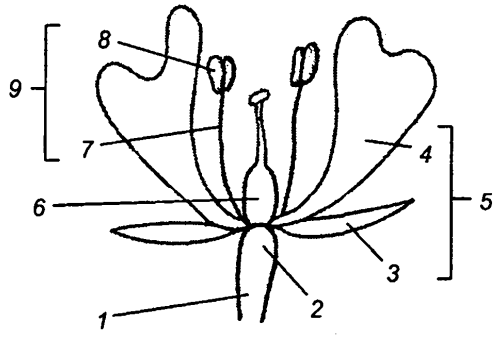


Рис. 4.17. Строение цветка:
1 — цветоножка; 2 — цветоложе; 3 — чашелистики; 4 — лепестки венчика; 5 — двойной околоцветник; 6 — пестик; 7 — тычиночная нить; 8 — пыльник; 9 — тычинка

Тычинки и пестики окружены *венчиком* из лепестков, вокруг — *чашелистики*. Лепестки и чашелистики образуют *околоцветник*. Чашелистики происходят от листьев и выполняют защитную функцию. Лепестки произошли от тычинок либо листьев и служат для привлечения насекомых-опылителей.

Цветки, несущие и тычинки и пестики, *обоеполые*. Цветки, имеющие только тычинки или только пестики, *однополые*.

Растения, на которых образуются тычиночные (мужские) и пестичные (женские) цветки, *однодомные* (обоеполые). Если мужские цветки располагаются на одном растении, а женские — на другом, растения *двудомные* (однополые). Число частей околоцветника, количество тычинок и пестиков у каждого вида постоянно. В состав цветка входят особые железы — *нектарники*, образующие нектар.

Соцветия — группа из нескольких цветков, расположенных на одной цветоножке. *Типы соцветий* (рис. 4.18) следующие: простой зонтик (от верхушки стебля отходят короткие цветоножки: вишня, яблоня), сложный зонтик (морковь, укроп, петрушка, простой колос (соцветие из цветков на цветоносном стебле), сложный колос (пшеница, рожь, ячмень), кисть (с цветками на ножках, выходящих из пазух листьев: черемуха, ландыш, капуста), метелка (овес, сирень), корзинка (мелкие цветки расположены на цветоложе: одуванчик, подсолнечник) и др.

Опыление — перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Известны самоопыление и перекрестное опыление. *Самоопыление* в пределах одного цветка происходит у растений, образующих нераскрывающиеся цветки, либо у обоеполых цветков, когда на одном растении образуются и мужские и женские цветки. *Перекрестное опыление* — перенос пыльцы между цветками разных особей, осуществляется разными способами: с помощью насекомых, птиц, летучих мышей, ветра и воды. У растений выработались различные приспособления, облегчающие опыление: лепестки цветков ярко окрашены, сильный запах, источаемый цветками, легкая пыльца, переносимая ветром и др. Биологическая целесообразность перекрестного опыления в увеличении генетического разнообразия внутри вида.

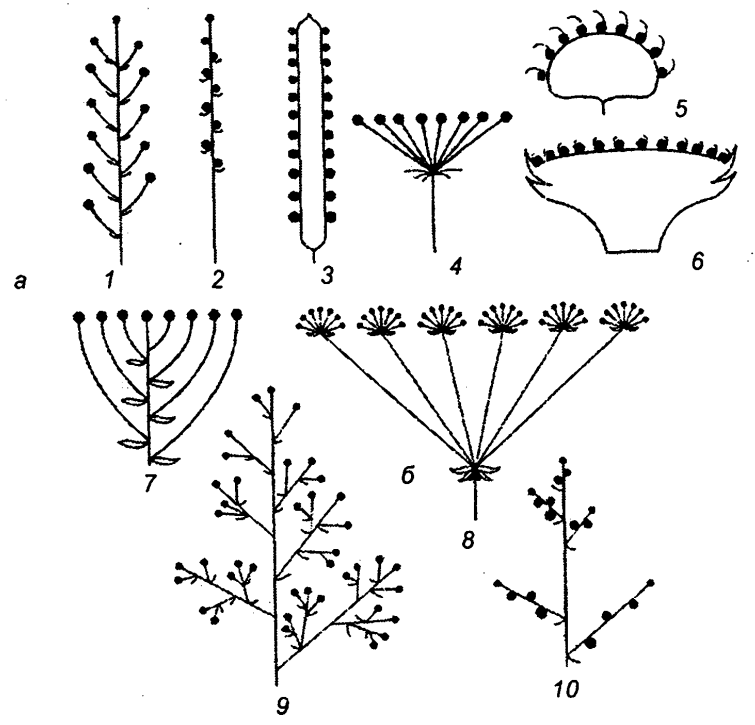


Рис. 4.18. Типы соцветий:
***а*: *1–7 — простые соцветия**: 1 — кисть; 2 — простой колос; 3 — початок; 4 — зонтик; 5 — головка; 6 — корзинка; 7 — щиток;*
***б*: *8–10 — сложные соцветия**: 8 — сложный зонтик; 9 — метелка; 10 — сложный колос*

Развитие половых клеток и оплодотворение у цветковых растений происходит в цветке (рис. 4.19) (см. подробное описание процесса двойного оплодотворения в разделе 2).

Строение семени. Из оплодотворенной яйцеклетки формируется *тело зародыша*, состоящее из *корешка, стебелька, семядолей* и *почечки*. Стебелек переходит в корешок — зачаток главного корня. Вверху стебелька находятся семядоли (зародышевые листья) с запасными питательными веществами. Из центральной клетки образуется *эндосперм*. Процессы, развивающиеся после двойного оплодотворения, завершаются формированием из семяпочки *семени*. Ткань, покрывающая зародышевый мешок снаружи, превращается в *кожуру семени*.

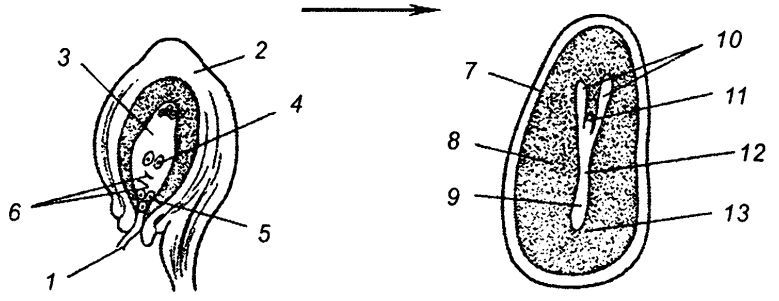


Рис. 4.19. Процесс двойного оплодотворения и образование семени:
1 — пыльцевход; 2 — покров семязачатка; 3 — зародышевый мешок; 4 — образующаяся из двух ядер центральная клетка; 5 — яйцеклетка со спутницами; 6 — два спермия; 7 — кожура семени; 8 — эндосперм семени; 9 — зародыш семени; 10 — семядольные листья; 11 — почка; 12 — стебелек; 13 — корешок

Плод. После образования зародыша цветок вступает в новую фазу развития, которая завершается образованием *плода.* Функция плода — защита и распространение семян. Классификация плодов осуществляется по следующим признакам: консистенция околоплодника (сухой или сочный плод); количество семян (одно или много); нераскрывающийся (замкнутый) плод или раскрывающийся и др. (рис. 4.20).

У плодов коробочковидных семян много и они свободно высыпаются при растрескивании созревшего плода. К многосеменным сухим плодам относят *боб* (горох, акация), *стручок* (капуста), *коробочку* (мак). К ореховидным (плод односеменной, при созревании не растрескивается, семена не высеиваются) относят *орех* с жестким деревянистым околоплодником (лещина), *семянка* — семя не срастается с околоплодником (подсолнечник), *крылатка* — семянка, околоплодник которой имеет крыловидный вырост (вяз), *зерновка* — околоплодник срастается с семенной кожурой (пшеница, рожь).

Плоды с сочным околоплодником: *ягодовидные* (томат, картофель, яблоко), *костянковидные* (плод с деревянистым внутриплодником, чаще односеменной) — вишня, боярышник, абрикос.

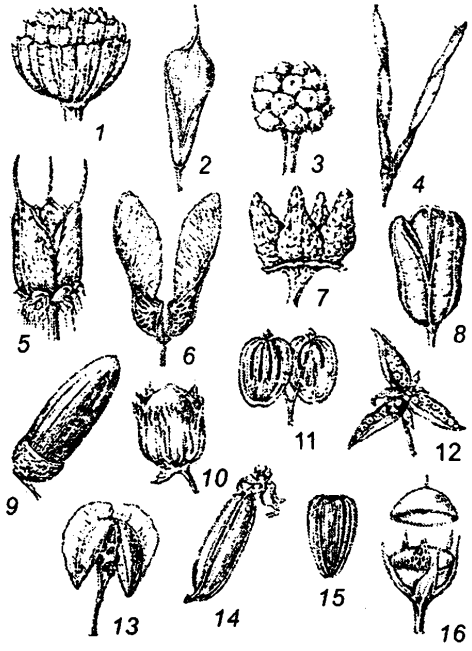


Рис. 4.20. Типы плодов:
Апокарпные: *1 — многолистовка (купальница); 2 — однолистовка (живокость); 3 — многоорешек (чистяк); 4 — боб (акация);* ***синкарпные****: 5 — верхняя коробочка (зверобой); 6 — двукрылатка (клен); 7 — ценобий (воробейник); 8 — нижняя коробочка (касатик); 9 — желудь (дуб); 10 — орех (лещина); 11 — вислоплодник (борщевик);* ***паракарпные:*** *12 — верхняя коробочка (фиалка); 13 — стручочек (ярутка); 14 — нижняя коробочка (ятрышник); 15 — семянка (подсолнечник); 16 — лизикарпная крыночка (очный цвет)*

4.5. Низшие растения

4.5.1. Группа отделов водоросли

Водоросли — низшие растения, населяющие преимущественно водную среду — текучие, стоячие, морские соленые и пресные водоемы. Водоросли могут жить и на суше в пленке воды. В основном это почвенные водоросли и водоросли, обитающие на других растениях. Группа включает

около 30 тыс. видов. Тело водорослей может быть размером от одной клетки (25–30 мкм) до многоклеточного слоевища (10–50 м). Настоящих тканей нет, вегетативные органы отсутствуют. Питание автотрофное. Запасные питательные вещества — крахмал, масла. В Мировом океане водоросли являются основными продуцентами и выделяют кислород для дыхания гидробионтов.

Встречаются одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы. Одноклеточные водоросли могут иметь жгутики или передвигаются другими способами. Различают по форме слоевища нитчатые, разнонитчатые, пластинчатые, сифональные, сифонокладальные водоросли. Представители ***одноклеточных водорослей*** показаны на рис. 4.21.



а *б*

Рис. 4.21. Одноклеточные водоросли:
а — диатомовые; б — эвгленовые

Диатомовые водоросли. Их тело состоит из одной клетки, которая заключена в прозрачный панцирь. Причем панцири бывают украшены различными рисунками, и по этим рисункам водоросли различаются. Панцирь состоит из кремнезема, прозрачен для света, поэтому водоросли могут осуществлять фотосинтез. Интересно, что когда водоросли отмирают, панцири осаждаются на дно водоема и образуют породу диатомит. Эта легкая, прочная порода может использоваться как фильтр.

Эвгленовые водоросли тоже относятся к одноклеточным, сочетают в себе признаки растений (фотоавтотрофы) и простейших животных (могут двигаться, терять хлорофилл и питаться готовыми органическими веществами, т. е. они гетеротрофы). Имеют жгутик, благодаря которому движутся. Жгутик вращается и продвигает клетку вперед заостренным концом (эвгленоидное движение).

Представители ***многоклеточных водорослей*** показаны на рис. 4.22.

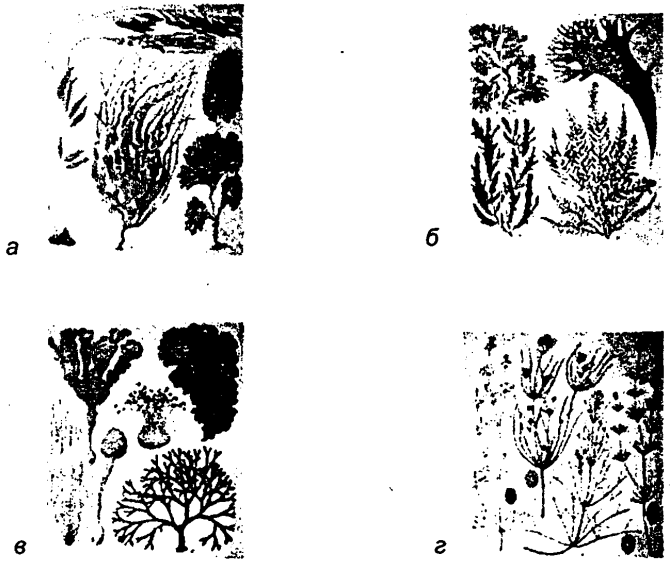


Рис. 4.22. Многоклеточные водоросли:
а — бурые, б — красные, в — зеленые, г — харовые

Бурые водоросли — это многоклеточные водоросли, обитающие исключительно в соленых водах. Тело бурых водорослей может быть устроено очень сложно, но тем не менее, это все слоевище. Настоящих органов ни у каких водорослей нет. Бурые и красные водоросли называются так, потому что бурые водоросли содержат хлорофилл и, кроме того, желтые и оранжевые пигменты, которые помогают улавливать свет и осуществлять фотосинтез. К бурым водорослям относится морская капуста ламинария, которую можно есть, а также саргассум, единственная бурая водоросль, которая не прикрепляется к субстрату, а плавает сама по себе. Они накапливают много йода, содержащегося в морской воде.

Красные водоросли — совершенно особая группа водорослей. Благодаря особым пигментам эти водоросли способны обитать на больших глубинах (до 500 м), улавливая на этой глубине то ничтожное количество света, которое туда дохо-

дит. Красные водоросли также могут быть устроены достаточно сложно, но это все — слоевище.

Зеленые водоросли содержат в основном пигмент хлорофилл. Среди них бывают водоросли самой разнообразной формы: кустистые, нитчатые, слоевищные. Но у них клетки не дифференцированы. Зеленые водоросли имеют большое значение в эволюции растений. Считается, что именно от них произошли высшие растения, которые являются сухопутными наземными растениями.

Харовые водоросли по строению похожи на хвощи, их тело состоит из отдельных члеников, ветвеподобных образований.

Размножаются водоросли бесполым и половым путем. Одноклеточные размножаются путем деления надвое. У многоклеточных форм бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор, а половое — с помощью гамет (изогамия, гетерогамия, оогамия), образующихся в специализированных органах (архегониях и антеридиях). У некоторых нитчатых водорослей половое размножение происходит путем конъюгации (сближение вегетативных тел и обмен ядрами через мостики — анастамозы). Жизненные циклы водорослей разнообразны, но чаще наблюдается чередование ядерных фаз (гаплоидного и диплоидного поколений).

Значение водорослей для создания морских экосистем очень большое. В основном все пищевые цепи в морях и океанах начинаются с *планктонных водорослей*. Они участвуют в построении коралловых рифов. Водоросли имеют большое хозяйственное значение: широко используются в пищевой, фармацевтической и парфюмерной промышленности. Их возделывают для получения биомассы как дополнительного источника белка, витаминов и биостимуляторов для животноводства. Они служат сырьем для получения ценных органических веществ: спиртов, лака, аммиака, органических кислот, йода, брома (бурые), агар-агара (красные).

4.5.2. Отдел лишайники

Лишайники — группа живых симбиотических организмов, тело (слоевище) которых состоит из двух компонентов — автотрофного (водоросль, цианобактерии, протисты) и гетеротрофного (гриб). Симбионты образуют устойчивые морфо-

логические типы и характеризуются особыми физиологическими и биохимическими процессами. Автотрофы снабжают гриб созданными им в процессе фотосинтеза органическими веществами, а получает от него воду с растворенными минеральными солями. Кроме того, гриб защищает автотрофный организм от высыхания. Комплексная природа лишайников позволяет им получать питание не только из почвы, но и из воздуха, атмосферных осадков, влаги росы и туманов, частиц пыли, оседающей на слоевищах. Поэтому лишайники обладают уникальной способностью существовать в крайне неблагоприятных условиях, часто совершенно непригодных для других организмов, — на голых скалах и камнях, крышах домов, коре деревьев и даже на стекле.

Вегетативное тело лишайников целиком состоит из переплетения *грибных гиф*, между которыми располагаются водоросли. У большинства лишайников плотные сплетения грибных нитей образуют *верхний* и *нижний корковые слои*. Под верхним корковым слоем располагается слой водорослей, где осуществляется фотосинтез и накапливаются органические вещества. Ниже находится *сердцевина*, состоящая из рыхло расположенных гиф и воздушных полостей. Функция сердцевины — проведение воздуха к клеткам водорослей. Стенки клеток гриба перфорированы, и клетки соединяются цитоплазматическими мостиками. Оболочки гиф утолщены, обеспечивая механическую устойчивость слоевища. У многих лишайников гифы могут ослизняться. Лишайниковые грибы также имеют жировые гифы в местах прикрепления к субстрату. Большинство лишайниковых водорослей встречаются в свободноживущем состоянии. Лишайнику присущи биологические свойства, которых нет у гриба и водоросли, взятых отдельно, когда гриб обеспечивает водоросли водой и минеральными солями, а сам пользуется органическими веществами, синтезируемыми водорослью.

Известно более 20 тыс. видов лишайников. В зависимости от строения, внешнего вида слоевища выделяют накипные, листоватые и кустистые лишайники (рис. 4.23).

Слоевища лишайников обычно серого, светлого или темно-бурого цвета. Возраст их достигает десятков и даже сотен лет. Лишайники широко распространены, являются

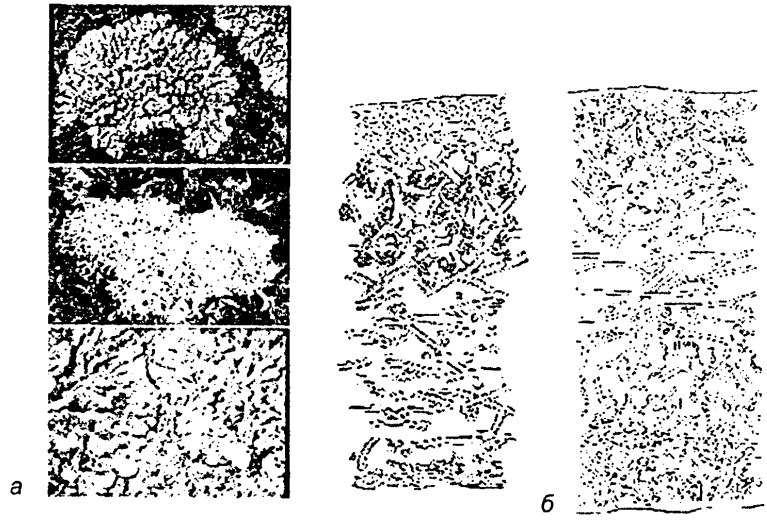


Рис. 4.23. Строение корковых и кустистых лишайников: *а — внешний вид; б — внутреннее строение (между гифами гриба размещаются водоросли)*

пионерами в освоении скудных местообитаний. Характерен медленный рост. В силу крайне малой скорости накопления органических веществ ежегодный прирост слоевища невелик и составляет в среднем 0,5–0,7 мм в год.

Накипные лишайники (около 80% видов) имеют таллом в виде тонкой корочки, прочно срастающейся с субстратом и неотделимой от него.

Листоватые лишайники наиболее высокоорганизованные имеют вид чешуек или пластинок, прикрепляющихся к субстрату пучками гиф, называемых *ризинами.*

Кустистые лишайники представляют собой кустики, образованные тонкими ветвящимися нитями или стволиками, прикрепленными к субстрату лишь основаниями.

Размножение лишайников происходит главным образом вегетативным путем — кусочками слоевищ и спорами, которые образует гриб. Лишайники размножаются также особыми специализированными образованиями — *соредиями* и *изидиями,* возникающими под верхней корой слоевища и состоящими из клеток водоросли, окруженных гифами гриба. При разрывании коркового слоя они разносятся ветром

и, попав в благоприятные условия, сразу начинают разрастаться в новое слоевище.

Лишайники являются настолько своеобразной группой живых организмов, что у исследователей до сих пор нет единого мнения об их положении в системе органического мира. Существуют две точки зрения на лишайники. Согласно первой, лишайники — самостоятельный таксон (наличие специфических жизненных форм, накипные и кустистые слоевища, способность расти на субстратах, непригодных для роста растений, например, камни, специфический способ размножения как комплексного организма при помощи соредий и изидий, медленный рост и особенный тип метаболизма, в результате которого образуются специфические лишайниковые кислоты, отсутствующие у грибов и автотрофов). Согласно второй, это биологическая, а не систематическая группа; лишайникам свойственны два важнейших признака, характерных только для растений, — это автотрофный способ питания и неограниченный рост на протяжении сотен лет; гриб, входящий в организм лишайника, будучи отделен от автотрофа, существовать не может. Автотрофы, в том числе и водоросли как представители растений, могут жить самостоятельно.

Лишайники играют важную роль в наземных биоценозах, участвуя в круговороте веществ в биосфере, образуя почвенный гумус, будучи индикаторами экологической обстановки в городах. В хозяйственной деятельности человека важную роль играют прежде всего кормовые лишайники, такие как ягель, которые поедаются не только северными оленями, но и маралами, кабаргой, косулями, лосями. Некоторые виды лишайников используют в пищу, парфюмерной промышленности для получения ароматических веществ, производстве антибиотиков и др.

4.6. Высшие растения

К высшим относятся растения, развитие которых сопровождается образованием зародыша, а тело расчленено на стебель, корень и лист. Это сложные многоклеточные орга-

низмы, клетки которых дифференцированы и образуют различные ткани. Наземные высшие растения представлены ***споровыми***: моховидные, риниофитовидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные и ***семенными растениями***: голосеменные и цветковые.

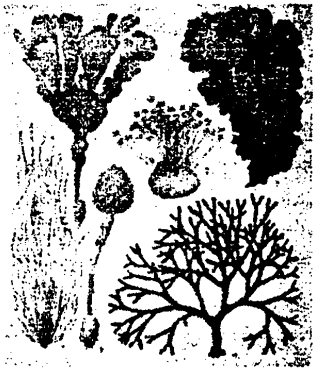
4.6.1. Отдел риниофитовидные

Высшие растения появились на суше в конце силурийского периода — около 415–430 млн лет назад в виде небольших по размерам и примитивных по строению ***риниофитов*** (ранее называемых ***псилофитами***). Этот тип споровых растений представлен самыми примитивными сосудистыми формами. Они имели ребристый стебель, покрытый чешуевидными придатками; крупные двойные спорангии. Корней у этих растений не было, вместо них — корневищеподобные образования, покрытые ризоидами. Гаметофит вел подземный образ жизни. Эти растения обладали многожгутиковыми сперматозоидами. В настоящее время данная группа не имеет практического значения, так как это вымершие высшие древнейшие растения. Изучение их в ботанике представляет интерес главным образом как связующего звена между существующими низшими и высшими растениями. Некоторые ботаники считают, что представители этого отдела являются первенцами сухопутных растений (рис. 4.24).

Предполагается, что предками всех существующих наземных растений были зеленые водоросли, а именно те из них, у которых диплоидная фаза жизненного цикла преобладала над гаплоидной (за исключением моховидных). Основное направление эволюции наземных растений заключалось в совершенствовании спорофита, в наземных условиях значительно более жизнеспособного, чем гаметофит. Основную часть биомассы на Земле — около 90% — составляют наземные растения.

При плоской форме нет надобности развивать опору, она благоприятна для фотосинтеза, поскольку свет и диоксид углерода улавливаются поверхностью, но в этом случае растения быстро бы покрыли всю поверхность суши.





При цилиндрической форме тела увеличение фотосинтезирующей поверхности возможно при росте тела. Но при этом объем увеличивается как куб, а поверхность — как квадрат линейного прироста. Увеличения фотосинтезирующей поверхности можно достичь образованием плоских органов — листьев.

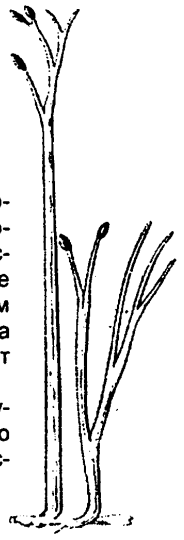


Рис. 4.24. Форма тела первых наземных растений

4.6.2. Отдел моховидные

Моховидные, или ***мхи,*** — обособленная группа высших растений, развитие которой привело к эволюционному тупику. В жизненном цикле мхов гаплоидный гаметофит преобладает над спорофитом и осуществляет функции фотосинтеза, обеспечения водой и минеральным питанием. По своему строению и образу жизни мхи являются как бы связующим звеном между низшими и высшими растениями.

Моховидные существовали уже в каменноугольном периоде (произошли от зеленых или бурых водорослей) и в настоящее время их насчитывается около 25 тыс. видов. Мхи имеют некоторые приспособления к наземному образу жизни, и в то же время у них сохранились черты водных растений. Это в основном многолетние растения, широко распространенные во влажных местообитаниях, — на болотах, в лесах, на сырых лугах, в воде. Обычно размеры мхов со-

ставляют от 1 мм до 20–40 см. Водные и эпифитные мхи имеют стебли до 60 см и более. По строению мхи представляют собой слоевище или же имеют стебель и листья. Характерный признак мхов — *отсутствие корней* и сосудистопроводящих пучков. Всасывание воды и прикрепление к субстрату осуществляются *ризоидами* — выростами эпидермиса.

Моховидные подразделяются на классы: ***печеночные мхи,*** или ***печеночники*** (маршанция), ***антоцеротовые*** и ***листостебельные мхи*** (кукушкин лен, сфагнум) (рис. 4.25).

Размножаются мхи бесполым, половым и вегетативным способами. Спора, прорастая, образует *протонему* в виде зеленой нити. Часто эта нить разветвляется, напоминая зеленые нитчатые водоросли. Протонема представляет собой начальную стадию развития, из нее развивается взрослое растение.

Половое размножение у моховидных связано с образованием *архегониев* и *антеридиев* и осуществляется только в водной среде. Характерной особенностью в цикле развития всех представителей этого отдела является преобладание полового поколения (*гаметофита)* над бесполым (*спорофитом).* Половое и бесполое поколения не разделены и представляют одно растение. Гаметофит у мхов более развит и несет на себе спорофит, который ведет полупаразитический образ жизни за счет гаметофита. Спорофит через специальную присоску получает от гаметофита воду и частично питательные вещества, но одновременно спорофит способен фотосинтезировать, так как содержит хлорофилл. Гаметофит развивается из гаплоидной споры и может быть однополым (однодомным) или двуполым (двудомным). Органы полового размножения (гаметангии) образуют гаметы. Оплодотворение яйцеклетки происходит в капельно-жидкой среде внутри женского полового органа. Из зиготы медленно развивается диплоидный спорофит — *коробочка* (спорангий), находящаяся на гаметофите. В коробочке путем мейоза образуются гаплоидные споры.

Вегетативное размножение мхов осуществляется специальными выводковыми почками, подземными побегами, участками вегетативного тела.

Мхи образуют залежи торфа, играют роль в природе как накопители влаги и регуляторы водного баланса лесов.



Рис. 4.25. Многообразие мхов:
1 — антоцеротовые мхи; 2–4 — печеночные мхи; 5–9 — листостебельные мхи

4.6.3. Отдел плауновидные

Плауновидные — очень древняя группа растений, произошедших от риниофитов в середине девонского периода палеозойской эры и достигшая расцвета в каменноугольном периоде. Все разнообразие древесных плауновидных вымерло. В настоящее время группа представлена примерно 1 тыс. видов.



Рис. 4.26. Внешний вид плауна (плаун булавовидный) со спорами

Это травянистые многолетние вечнозеленые растения, живущие на земле или стволах деревьев (рис. 4.26). Плауны имеют прямостоячие, ползучие, полегающие, свисающие или стелющиеся побеги. Длина прямостоячих побегов у наземных растений — до 1–1,5 м, у стелющихся — до 10 м. У стелющихся видов от главного стебля отходят боковые, а также придаточные корни. Верхушечные побеги заканчиваются спороносными колосками из стержня, покрытого мелкими и тонкими листочками. Листья мелкие, различной формы (шиповидной, овальной, шиловидной и др.), располагаются на побегах поочередно, супротивно (друг против друга) или мутовчато — в виде венчика вокруг стебля.

Бесполое размножение осуществляется спорами, образующимися в спорангиях, собранных на прямостоячем побеге в виде колосков. У основания листочков развиваются спорангии, в которых споры созревают в зависимости от вида в течение нескольких месяцев или даже лет. Зрелые споры, прорастая, образуют мелкие (от 1 до 5 мм) обоеполые или однополые гаметофиты (заростки). Они несут мужские и женские половые органы, которые созревают не одновременно (спермии созревают раньше, чем яйцеклетки). Это повышает вероятность перекрестного оплодотворения. Из образовавшейся в результате оплодотворения зиготы развивается спорофит. Отличительной особенностью размножения плаунов является то, что гаметофит прорастает под землей. Он обязательно должен встретиться с грибом, который внедрится в тело гаметофита и будет его кормить (так как само растение не имеет хлоропластов). Такой гаметофит живет 15–20 лет, он долго развивается, поэтому плауны остались в считанном количестве видов.

Плаунам свойственно также вегетативное размножение — почками, побегами — за счет отмирания участков старых побегов и укоренения жизнеспособных фрагментов, которые дают начало новым растениям.

Плауны растут очень медленно, продолжительность жизни — несколько десятилетий. Некоторые — ядовиты. Споры плаунов используют в медицине в качестве детской присыпки (натуральный тальк), ветеринарии, а также в промышленности для получения желтой и зеленой красок.

4.6.4. Отдел хвощевидные

Хвощевидные также произошли от риниофитов (псилофитов). Ископаемые древовидные формы вместе с папоротниками и плаунами формировали леса каменноугольного периода около 300 млн лет назад. В настоящее время сохранилось всего около 30 видов, распространенных преимущественно во влажных местах.

Современные хвощи — многолетние травянистые растения с жестким стеблем и хорошо развитым подземным стеблем — *корневищем* (рис. 4.27). От корневища отходят придаточные корни. В отличие от остальных споровых растений хвощевидные характеризуются *членистостью побегов*, т. е. их стебли расчленены на узлы и междоузлия. На стебле в узлах расположены мутовки ветвей и мелких чешуевидных листьев. Листья — сильно измененные боковые веточки. Фотосинтез происходит в зеленых стеблях и ветвях. Надземная часть стебля достигает 0,5–1 м и более.

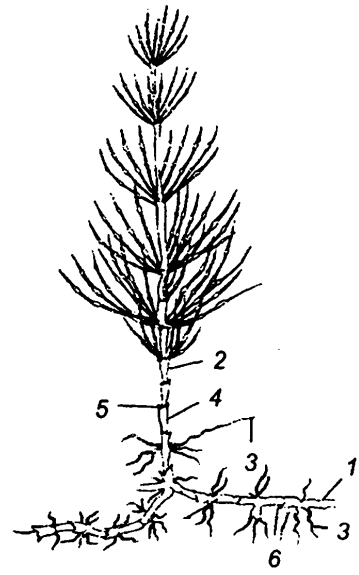


Рис. 4.27. Внешний вид и строение хвоща полевого: *1 — корневище; 2 — надземный фотосинтезирующий побег; 3 — придаточные корни; 4 — междоузлие; 5 — узел; 6 — чешуевидный лист с пазушной почкой*

Другая особенность хвощей — накопление кремнезема в стенках клеток всего растения, играющего механическую и защитную роль. Подземный стебель — *корневище* — располагается на разной глубине. Бывают два типа корневищ — горизонтальные и вертикальные. Горизонтальные корневища более толстые, с более длинными междоузлиями, чем у вертикальных. На корневищах образуются клубни — утолщенное и видоизмененное междоузлие ветви. Клетки клубней очень крупные и заполнены крахмальными зернами.

Хвощи довольно широко распространены в основном в северном полушарии. Они поселяются в местах с достаточным увлажнением. Весной на корневищах вырастают побеги, которые заканчиваются *спороносными колосками*. Колоски содержат спорангии, в которых путем митоза формируются гаплоидные споры. После раскрытия спорангия споры высыпаются и разносятся ветром. Из спор развиваются гаметофиты (заростки) в виде пластинок диаметром от нескольких мм до 3 см. На нижней стороне гаметофита возникают бесцветные ризоиды длиной до 1 см, с помощью которых он прикрепляется к почве и всасывает воду с растворенными в ней минеральными солями. У хвощей имеются три типа гаметофитов: мужские, женские и обоеполые, при этом женские гаметофиты крупнее мужских. Оплодотворение у хвощей осуществляется в присутствии капельно-жидкой влаги на поверхности гаметофита. Зигота прорастает в спорофит.

После созревания и осыпания спор весенние спороносные побеги хвоща отмирают, а вместо них образуются летом из этого же корневища другие светло-зеленые побеги спорофита, называемые *вегетативными*. По своему строению вегетативные побеги резко отличаются от спороносных. Они сильно ветвятся, ветви расположены на стебле мутовчато и покрыты редуцированными чешуйчатыми листьями. На вегетативных побегах споры не образуются, их функция иная: они осуществляют процесс фотосинтеза.

Большого практического значения хвощи не имеют, хотя некоторые виды (хвощ пестрый, хвощ камышковый) являются довольно ценными кормовыми растениями для северных оленей. В агрономической практике хвощи рассматриваются как злостные сорняки, а иногда как вредные и ядовитые для животных растения лугов и пастбищ.

4.6.5. Отдел папоротниковидные

Папоротниковидные, или ***папоротники***, произошли от риниофитов в девоне и достигли расцвета в каменноугольном периоде палеозойской эры, когда занимали на суше огромные территории и были широко распространены по всему земному шару. Они были представлены большим разнообразием форм, в том числе мощными древовидными папоротниками. В настоящее время папоротниковидные сохранились в основном в виде травянистых растений. Высокая приспособленность папоротников обусловила большое разнообразие их жизненных форм в пустынях, болотах, лугах, скалах, озерах, солоноватых водах и особенно широко в тропических лесах. Папоротников насчитывается около 10 тыс. видов. Это многолетние растения, возраст отдельных особей составляет 300 лет и более.

В цикле развития папоротников преобладает бесполое поколение — спорофит (растение с крупными листьями, на котором образуются спорангии со спорами), гаметофит сильно редуцирован, особенно у разноспоровых папоротников. Семенные папоротники в настоящее время вымерли, они являются родоначальниками более высоко организованных растений — голосеменных. Наиболее широко распространенный в настоящее время вид папоротников — *щитовник мужской.*

Тело папоротников расчленено на *корень, стебель* и *лист.* Корни придаточные, т. е. первичный корень отмирает и вместо него развиваются корни из стебля. Стебли слабо развиты (листва преобладает над стеблем) и содержат хорошо развитую *проводящую ткань*, между пучками которой расположены клетки паренхимы. Листья образуются на верхушке корневища; они соответствуют ветвям риниофитов, уплощены и дифференцированы на черешок и пластинку, совмещают функции фотосинтеза и спороношения. В молодом возрасте листья закручены улиткообразно и по мере роста развертываются. Листья крупные (до 1 и даже 1,2 м длины), двоякоперисторассеченные, с довольно длинным черешком, покрытым узкими чешуйками коричневого цвета. Черешок переходит в ясно выраженную центральную жилку листа. Листья папоротника имеют стеблевое происхождение. Они образовались в результате срастания верх-

них ветвей в одной плоскости. Такое явление носит название *фасциации*. Растут они не основанием, как у цветковых растений, а верхушкой, как стебель, и имеют специальное название *вайи*. На нижней поверхности листа (вайи) развиваются спорангии, в которых образуются гаплоидные споры (рис. 4.28).

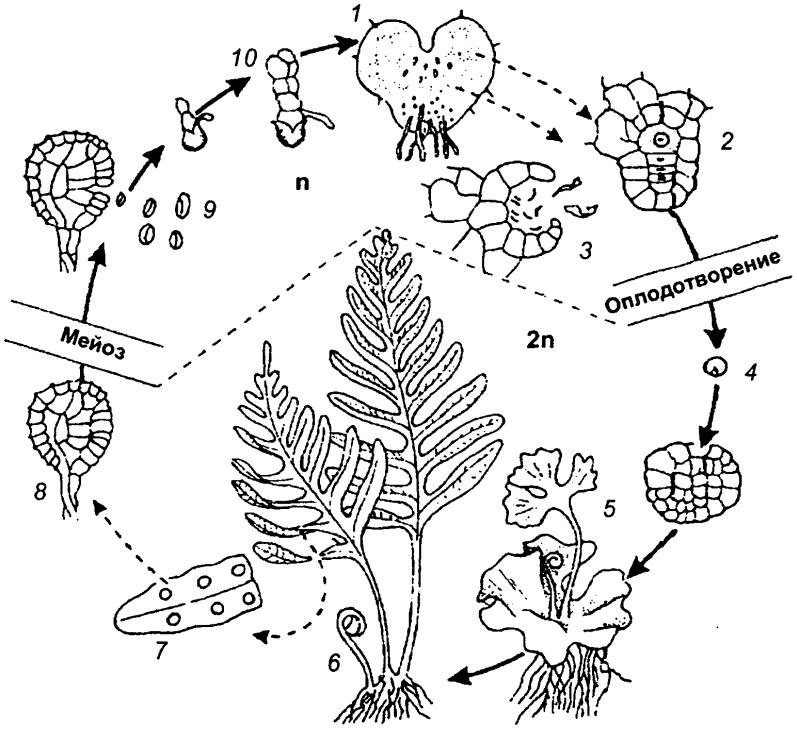


Рис. 4.28. Жизненный цикл папоротника:

1 — заросток (гаметофит); 2 — архегоний (♀орган полового размножения); 3 — антеридий (♂орган полового размножения); 4 — зигота; 5 — молодой спорофит; 6 — спорофит; 7 — сорусы на обратной стороне листа; 8 — спорангий; 9 — споры; 10 — прорастание споры

Размножается папоротник главным образом спорами. В середине и к концу лета на нижней стороне листа папоротника образуются в большом количестве органы спорообразования — *спорангии*, которые сидят всегда пучками, или кучками, и называются *сорусами*. Внешне спорангий

имеет форму округло-овальной, сплюснутой коробочки и сидит на тонкой ножке, которой он прикрепляется к особому выросту листа (плаценте). Созревшие спорангии вскрываются с помощью механического кольца, расположенного по окружности спорангия. Клетки кольца имеют утолщенные стенки и прочно соединены между собой. При подсыхании клеток происходит сокращение всего механического кольца, спорангий разрывается, и споры с силой выбрасываются. Спора округлой формы, имеет двойную оболочку: наружную (экзину) толстую и внутреннюю (интину) тонкую. У папоротника мужского споры одинаковые, из них развиваются обоеполые заростки, каждый из которых несет архегонии и антеридии.

Спора, попадая в благоприятные условия, прорастает, из нее образуется зеленая пластиночка сердцевидной формы, очень малого размера — с 10-копеечную монету, которая называется *заростком*. Заросток — это половое поколение (гаметофит) папоротника. На нижней стороне заростка развиваются ризоиды и половые органы папоротника: женские — архегонии и мужские — антеридии.

Архегонии папоротника, как и у большинства высших споровых растений, имеют форму колбочки с расширенным основанием — брюшком. *Антеридии* — мелкие тельца в виде мешочков. Внутри антеридия из сперматогенных клеток образуется большое количество сперматозоидов со жгутиками, которые способствуют передвижению сперматозоидов в воде. При созревании антеридий лопается, обычно это происходит либо во время дождя, либо при большой росе. При помощи воды сперматозоиды переносятся к архегонии. Один из сперматозоидов проникает к яйцеклетке и оплодотворяет ее, в результате чего образуется зигота. Из зиготы образуется зародыш папоротника, который первое время питается за счет заростка. Затем у зародыша папоротника развиваются корни, стебелек, листья, и он начинает питаться самостоятельно, а заросток погибает. В дальнейшем из зародыша папоротника вырастает настоящий папоротник, т. е. бесполое поколение — *спорофит*.

В процессе эволюции число спор в спорангиях прогрессивно уменьшается. Многие виды папоротников (равноспоровые) образуют споры, одинаковые по строению и физиоло-

гическим свойствам. Из таких спор при прорастании развивается обоеполый гаметофит — заросток. У разноспоровых папоротников спорангии образуют споры неравной величины: мелкие микроспоры и более крупные мегаспоры. Из микроспор развиваются мужские гаметофиты, продуцирующие сперматозоиды, из мегаспор — женские гаметофиты (гаметофиты однополые, имеют более простое строение). Оплодотворение происходит в присутствии воды, и из диплоидной зиготы развивается спорофит. Биологические преимущества разноспоровости заключаются в том, что гаметофит развивается внутри споры за счет накопления в ней питательных веществ.

Папоротники используют в хозяйстве как источник соединений азота, употребляют в пищу, корневище щитовника — в медицинских целях.

4.6.6. Отдел голосеменные

Голосеменные — растения, размножающиеся семенами, но не образующие плодов, ***покрытосеменные*** — растения, у которых семена заключены в плоды. Семенные растения отличаются наличием семени — маленький спорофит с корешком, почечкой, зародышевыми листьями — семядолями и запасом питательных веществ.

Семя образуется в мегаспорангии (семязачаток или семяпочка). Мегаспора постоянно находится внутри мегаспорангия. Здесь развивается женский гаметофит, образуется яйцеклетка и происходит оплодотворение. Из оплодотворенной яйцеклетки формируется зародыш, а сам семязачаток превращается в семя. Следовательно, процесс оплодотворения у семенных растений не нуждается в воде, и это громадное преимущество обусловило их повсеместное распространение и превратило в доминирующие группы во всех биоценозах. В связи с этим мужские гаметы (спермии), возникающие внутри микроспоры, утрачивают органоиды движения — жгутики и теряют подвижность.

В отделе ***голосеменных растений*** выделяют 6 классов: *семенные папоротники, саговниковые, беннеттитовые, гнетовые, гинкговые, хвойные.* Из них классы семенных папоротников и беннеттитовых полностью вымерли. Наиболее широко голосеменные были распространены в конце палеозойской и в

мезозойскую эру. В конце каменноугольного периода на Земле климат изменился в сторону сухости и похолодания. Голосеменные растения оказались наиболее приспособленными к новым суровым условиям. Характерной отличительной особенностью голосеменных является то, что семена и семяпочки лежат у них открыто на семенных чешуях, а не заключены в плод, как у покрытосеменных. Поэтому они и называются *голосеменными*. Наличие у голосеменных семян с зародышем характеризует этот отдел растений как более приспособленный к наземному образу жизни. Ныне живущих голосеменных насчитывается около 720 видов, они широко распространены, особенно в северном полушарии, образуя массивы хвойных лесов.

Большинство голосеменных относятся к древесным или кустарниковым вечнозеленым растениям. Травянистых растений среди голосеменных нет. Наиболее распространены хвойные (сосна, ель, пихта, лиственница, кедр, кипарис, можжевельник) (рис. 4.29).

Современные голосеменные характеризуются наличием мелких листьев, чаще всего в виде *иголок (хвоинок)*. Только вымершие виды голосеменных и небольшая группа представителей более древних, поныне живущих голосеменных (саговники), имеют крупные листья. Листья у листопадных видов (лиственница) мягкие, плоские, располагаются спирально или пучками. У большинства хвойных листья вечнозеленые (листья-иглы существуют от 2 до 5 лет и опадают ежегодно только частично, поэтому дерево кажется вечнозеленым), жесткие, игольчатые по форме и разной длины, покрыты слоем кутикулы, клетки эпидермы имеют сильно утолщенные стенки. Под эпидермой лежат 1–3 слоя толстостенных клеток, играющих роль своеобразного наружного скелета. Устьица глубоко погружены в ткань листа, что уменьшает испарение воды. Стебель ветвится, включает кору, древесину и слабо выраженную сердцевину. Голосеменные отличаются своеобразным анатомическим строением древесины, которая заполняет почти всю массу ствола, тогда как сердцевина у них развита слабо и кора очень тонкая. Древесина содержит очень мало паренхимы и на 90% представлена проводящей тканью — *трахеидами* (мертвые клетки с толстыми стенками). В отличие от проводя-

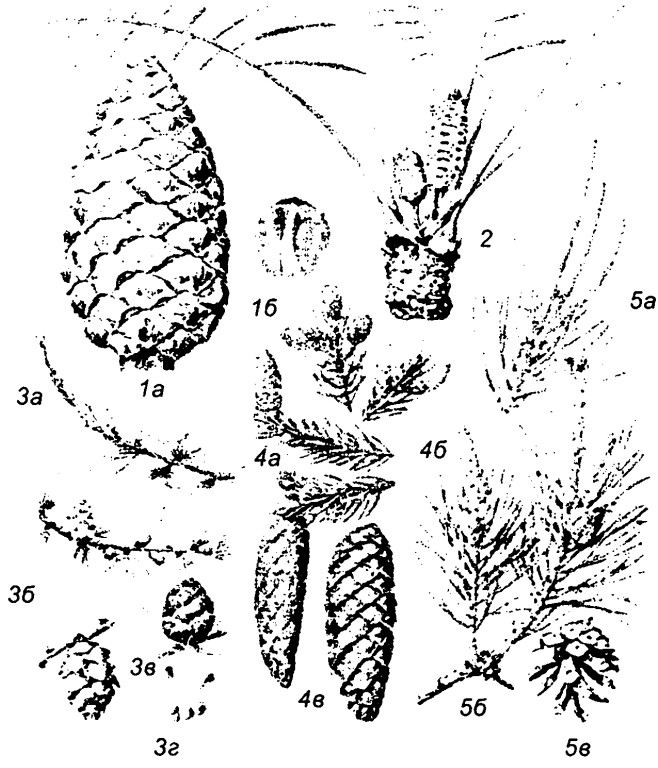


Рис. 4.29. Многообразие голосеменных:
1, 2 — саговниковые; 3–5 — сосновые

щей системы покрытосеменных проводящая система древесины голосеменных состоит только из *трахеид* и не имеет сосудов. Фильтрация жидкости с помощью трахеид осуществляется через поры, наибольшее число которых сосредоточено на концах трахеид, в местах соединения клеток. В коре и древесине имеются смоляные ходы, заполненные эфирными маслами, смолой. Большинство хвойных в стволе имеют *кольца прироста древесины*, обусловленные сезонной периодичностью активности камбия. У хвойных стержневой корень, от которого отходят боковые. Корни часто содержат *микоризу*.

Размножаются голосеменные преимущественно ***семенами*** и очень редко вегетативно. Процесс оплодотворения у них значительно усложнен. У более древних представите-

лей голосеменных (саговники, гинкго) оплодотворение женских клеток происходит сперматозоидами, которые имеют жгутики, но передвижение их происходит не в воде, а в жидкости особой пыльцевой камеры. В процессе же эволюции у большинства представителей голосеменных (сосна, ель, кедр, кипарис и др.) сперматозоиды заменяются *спермиями*, которые утрачивают жгутики. Они пассивно передвигаются к яйцеклетке пыльцевыми трубками. Такой процесс оплодотворения голосеменных является результатом лучшего приспособления к наземному образу жизни, при котором растения не всегда располагают водой, необходимой для переноса сперматозоидов.

У голосеменных происходит чередование двух поколений — бесполого (*спорофита*) и полового (*гаметофита*). Преобладает спорофит — само растение. Половое поколение — гаметофит — у голосеменных еще в большей степени редуцировано, чем у их предшественников — папоротников. У голосеменных различают *женский* и *мужской гаметофиты*. *Женский гаметофит* состоит из заростка и архегониев. *Мужской гаметофит* представляет собой проросшую микроспору и в отличие от предшествующих высших споровых растений совершенно лишен антеридиев.

Мужские спорангии — *пыльники* и женские — *семязачатки* развиваются на чешуях соответственно мужских и женских шишек (рис. 4.30). *Мужская шишка* состоит из оси, одетой чешуйками. На нижней стороне чешуек располагаются два микроспорангия (пыльцевых мешка). В них в результате митотических делений возникают гаплоидные микроспоры, где развивается сильно редуцированный гаметофит, состоящий из нескольких клеток. В результате последовательных делений формируется пыльцевое зерно. Оно состоит из оболочек, вегетативной клетки, образующей пыльцевую трубку, и генеративной клетки (из нее формируется спермий).

Женские шишки также состоят из оси, на которой расположены семенные чешуйки, они возникают на концах побегов текущего года. Чешуи состоят из двух частей: наружной — кроющей и внутренней — семенной. На семенных чешуях формируются по два семязачатка. Семязачаток включает мегаспорангий, который одет оболочкой и имеет канал для проникновения пыльцевой трубки. В мегаспоран-

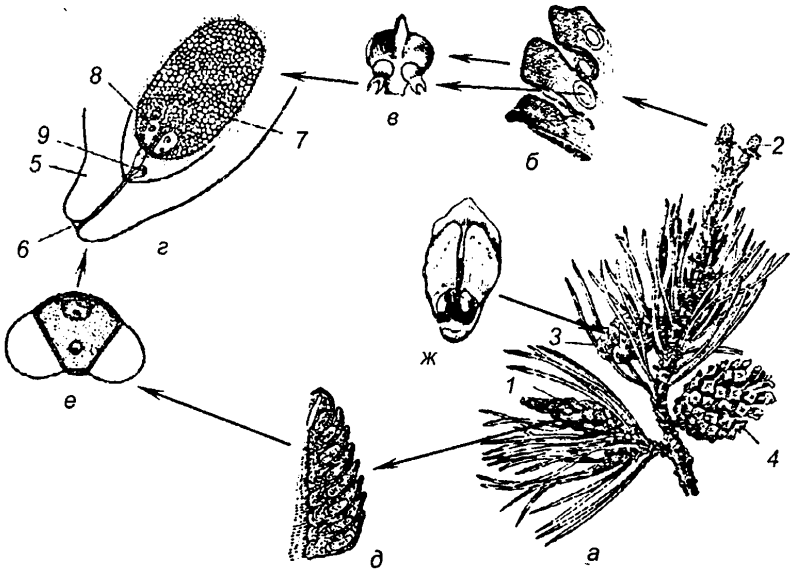


Рис. 4.30. Строение шишек и схема опыления у сосны: *а — ветка с шишками; б — женская шишка в разрезе; в — семенная чешуя с семязачатками; Г — семязачаток в разрезе; Д — мужская шишка в разрезе; е — пыльца; ж — семенная чешуя с семенами: 1 — мужская шишка; 2 — молодая женская шишка; 3 — шишка с семенами; 4 — шишка после высыпания семян; 5 — покров; 6 — семявход; 7 — эндосперм; 8 — яйцеклетка; 9 — пыльцевая трубка со спермиями*

гии возникает крупная мегаспора, которая путем ряда клеточных делений превращается в женский гаметофит. В гаметофите образуется яйцеклетка, а сам он превращается в гаплоидный эндосперм. На женском гаметофите образуются архегонии, но антеридиев на мужских гаметофитах нет.

Выбрасываемая из пыльцевых мешков пыльца *(мужской гаметофит)* при помощи ветра попадает на женскую шишку и прилипает, так как семяпочки выделяют сахаристую липкую жидкость. При прорастании пыльцевого зерна образуется пыльцевая трубка, врастающая в архегоний, и освобождает спермии, которые по трубке проводятся к яйцеклетке. Происходит *внутреннее оплодотворение без участия воды*. Далее внутри семяпочки из зиготы развивается *зародыш*, из которого образуется *семя*.

Зародыш — уже следующее поколение спорофита, хорошо защищенное внутри семени. Семя еще защищено оболочкой, семенной кожурой, кроме того, некоторые семена имеют древовидные выросты, с помощью которых они и распространяются. Попав в благоприятные условия, семя прорастает и дает новый спорофит, который вырастает в дерево.

Таким образом, расселение голосеменных осуществляется с помощью зачатков спорофита — семян. В отличие от покрытосеменных питательная ткань семени у голосеменных растений — *гаплоидна* (а не триплоидна). Семязачатки и семена развиваются открыто — на верхней поверхности семенных чешуй женских шишек.

Хвойные широко используются в хозяйственной деятельности как строительный материал и сырье для целлюлозно-бумажной промышленности.

4.6.7. Отдел покрытосеменные (цветковые)

Покрытосеменные, или ***цветковые***, — эволюционно наиболее молодая и самая многочисленная группа растительного мира, для которых характерно наличие *цветка* и *плода*. Они возникли в середине мезозойской эры и господствуют в современных ландшафтах. В настоящее время на Земле насчитывается свыше 260 тыс. видов цветковых растений, произрастающих во всех климатических зонах. Покрытосеменные растения являются главными пищевыми, кормовыми, лекарственными, техническими, декоративными растениями, а также сорняками.

Особенности организации покрытосеменных:

- Формирование цветка — органа, совмещающего функции полового и бесполого размножения.
- Образование в составе цветка завязи, заключающей в себе семязачатки (семяпочки) и предохраняющей их от действия неблагоприятных условий среды.
- Двойное оплодотворение с образованием триплоидного эндосперма.
- Запасающая (питательная) ткань.
- Редукция гаметофита (мужской гаметофит — пыльцевое зерно — состоит из двух клеток: вегетативной и гене-

ративной; генеративная делится, образуя 2 спермия). Женский гаметофит состоит из 8 клеток зародышевого мешка.

- Усложнение и высокая степень дифференциации вегетативных органов и тканей. В частности, покрытосеменные имеют наиболее совершенную проводящую систему, обеспечивающую быстрый ток воды и минеральных солей от корней к листьям и цветкам и быстрый отток органических веществ от листьев к стеблю и корням. Жизненный цикл цветкового растения показан на рис. 4.31.

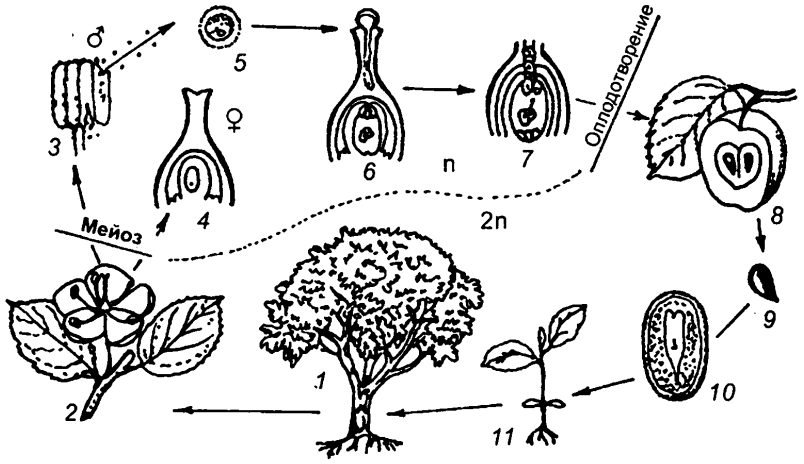


Рис. 4.31. Жизненный цикл цветкового растения (яблони) (доминирует спорофит, гаметофиты раздельнополые, крайне редуцированы, мужской гаметофит образуется внутри пыльцевого зерна, женский (зародышевый мешок) — внутри семяпочки):
1 — дерево (спорофит); 2 — цветок; 3 — тычинка; 4 — пестик (формирование семяпочки (мегаспоры) в завязи); 5 — микроспоры (пыльца); 6 — прорастание пыльцевой трубки в зародышевый мешок; 7 — оплодотворение; 8 — плод; 9 — семя; 10 — прорастание зародыша семени; 11 — проросток

У покрытосеменных растений наблюдается наибольшее разнообразие их жизненных форм — деревья, кустарники, травы — одно-, дву- и многолетники, образующие сложные многоярусные сообщества.

4.6.8. Многообразие цветковых растений

Классы цветковых растений. Отдел покрытосеменных, или цветковых, делится на два класса: двудольные и однодольные растения (табл. 4.1).

Двудольные растения — класс отдела покрытосеменных растений, для которого характерны *следующие признаки*: в зародыше семени содержатся две семядоли (редко больше), которые обычно прорастают надземно; корневая система стержневая (у многих травянистых видов мочковатая); листья простые и сложные, цельные и рассеченные, жилкование сетчатое, перистое и пальчатое, черешок обычно ясно выражен; в стебле хорошо различаются кора и сердцевина; имеется камбий, цветки преимущественно пятичленные (число членов цветка кратно 4 или 5). К двудольным растениям относятся семейства *розоцветных, бобовых, капустных, сельдерейных, пасленовых, тыквенных, астровых* и др. Насчитывается 200 тыс. видов.

Однодольные растения — класс отдела покрытосеменных растений, для которого характерны *следующие признаки*: в зародыше семени одна семядоля, которая прорастает, как правило, подземно; корневая система мочковатая, листья простые, цельные, с параллельным и дуговым жилкованием, не расчленены на черешок и пластинку; в стебле нет ясно дифференцированных коры и сердцевины; камбий в стебле и корне отсутствует, цветки трехчленные (число час-

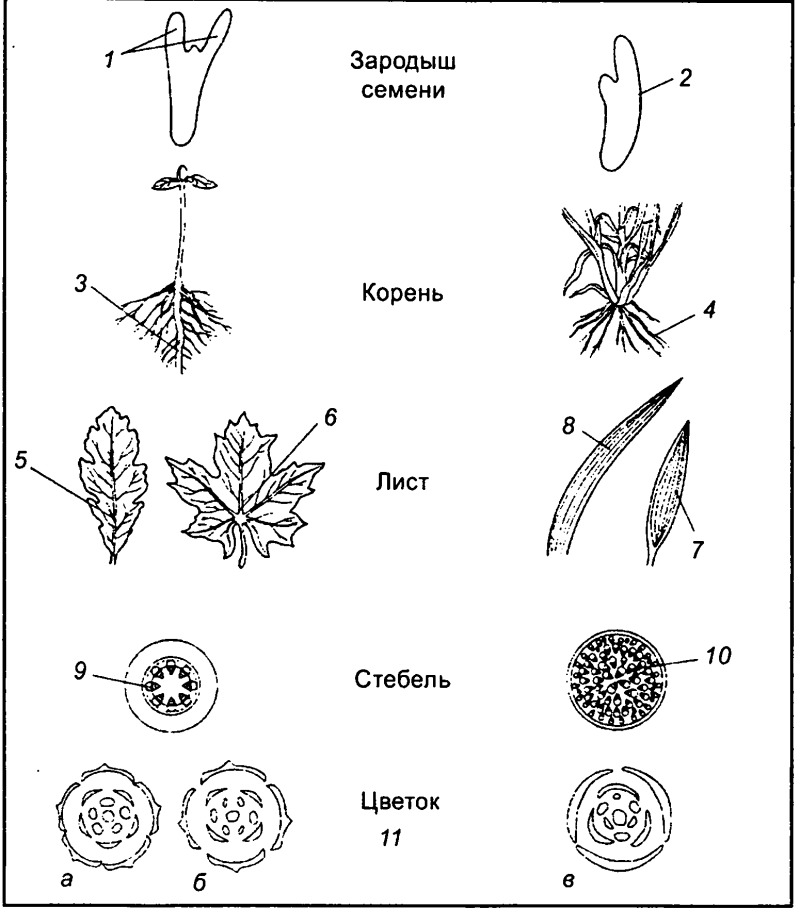
Таблица 4.1

Сравнительная характеристика двудольных и однодольных растений

Двудольные растения	Однодольные растения
1 — две семядоли в зародыше семени	*2* — одна семядоля в зародыше семени
3 — главный корень, стержневая корневая система	*4* — придаточные корни, мочковатая корневая система
5 — лист с перистым жилкованием; *6* — лист с пальчатым жилкованием	*7* — лист с дуговидным жилкованием; *8* — лист с параллельным жилкованием
9 — проводящие пучки в стебле расположены по кругу	*10* — проводящие пучки в стебле расположены беспорядочно

Окончание табл. 4.1

Двудольные растения	Однодольные растения
11 — цветок пятимерного типа (*а*) или четырехмерного типа (*б*), т. е. число частей цветка кратно 5–4	*11* — цветок трехмерного типа (*в*), т. е. число частей цветка кратно 3



тей цветка кратно 3). К классу однодольных относятся семейства *лилейных, орхидных, осоковых, мятликовых, пальмовых*. Насчитывается 64 тыс. видов. Однодольные представлены травами, иногда вторично древовидными формами (пальмы, бамбук).

Культурные растения. Из всех групп растений цветковые наиболее широко используются человеком. Почти все

важнейшие культурные растения, в том числе хлебные злаки, овощи, плодовые деревья и кустарники, относятся к цветковым. Они служат сырьем для строительной промышленности (древесина), для изготовления бумаги, одежды (хлопчатник, лен), получения различных масел. Многие растения используются в медицине (наперстянка, красавка, анис, облепиха, горицвет, ромашка аптечная, женьшень и др). В нашей стране с различными климатическими поясами возделывают разнообразные культурные растения. Преимущественно выращивают зерновые культуры, которые относятся к семейству злаков, таких как пшеница, рожь, ячмень, овес.

4.7. Царство животные

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

Животные — царство гетеротрофных эукариот. Животные на Земле представлены огромным разнообразием форм, отличаются от других организмов рядом *характерных особенностей организации:*

- по типу питания все животные — гетеротрофы (голозойное или паразитическое питание);
- клетки животных лишены целлюлозных стенок, имеются центриоли, основной запасной углевод — гликоген;
- подвижность, обеспечиваемая цитоплазматическими органоидами (у одноклеточных — реснички, жгутики);
- развитие опорно-двигательных систем (у многоклеточных);
- наличие цитоскелета (у одноклеточных) и скелета — наружного или внутреннего — у многоклеточных;
- реакция на внешние воздействия у животных реализуется в форме движения, у большинства многоклеточных с помощью развитой нервной системы (мышечные и нервные клетки обладают возбудимостью);
- животным присущи сложные поведенческие реакции, отсутствующие у растений (обусловленные развитой нервной системой);
- слабая регенерирующая способность (в отличие от растений);

- характерен ограниченный диффузный рост (всей поверхностью);
- жизненные циклы не так сложны, как у растений (гаплоидная стадия представлена гаметами, характерна гаметическая редукция);
- распространение животных во всех средах обитания;
- свойственны горизонтальные или вертикальные миграции.

Перечислим основные черты сходства и различия (табл. 4.2) между растениями и животными.

Таблица 4.2

Основные черты различия между растениями и животными

Признаки	Растения	Животные
Способ питания	Автотрофное (фототрофное)	Гетеротрофное
Обмен веществ	Идет за счет расщепления органических веществ, образующихся в процессе фотосинтеза, из неорганических	Идет за счет расщепления органических веществ, полученных с пищей
Целлюлозная клеточная стенка	Имеется	Отсутствует
Способность к росту	На протяжении всей жизни	У большинства — только в молодом возрасте
Способность к передвижению	Не перемещаются, кроме жгутиковых организмов. Имеются тропизмы, таксисы	Активное передвижение
Активность в поисках пищи	Неактивны	Активны
Роль в цепи питания	Продуценты	Консументы
Высшая нервная деятельность	Отсутствует	Имеется (кроме низкоорганизованных)
Цикл развития	Зигота → зародыш → проросток → молодое растение → цветущее растение → плодоносящее растение → стареющее растение → отмершее растение	Зигота → зародыш → детеныш (личинка) → молодое животное → взрослое животное → половозрелое активное животное → стареющее животное → умершее животное

Окончание табл. 4.2

Признаки	Растения	Животные
Системы органов	**Вегетативные:** корневая, побеговая	**Соматические:** опорно-двигательная, кровеносная, дыхательная, пищеварительная, выделительная, покровная, эндокринная, нервная и органов чувств
	Репродуктивные: цветок, семя, плод	**Репродуктивные:** половая
Ткани	Образовательная, покровная, проводящая, механическая, основная	Эпителиальная, мышечная, соединительная, нервная

Сходство между растениями и животными:

- общность происхождения одноклеточных форм;
- обмен веществ и энергии (питание, дыхание, выделение);
- клеточное строение;
- рост и способы размножения;
- кодирование, передача и реализация наследственной информации;
- раздражимость.

Таким образом, сходство между растениями и животными доказывает родство и единство происхождения, а различия — дивергентный путь развития органического мира. Эволюция животных показана на рис. 4.32.

Зоология условно делится на два раздела: зоологию беспозвоночных и зоологию позвоночных животных. Термин «беспозвоночные» введен Ж.-Б. Ламарком и объединяет всех животных, за исключением типа хордовых.

4.7.1. Беспозвоночные животные

Подцарство одноклеточные (простейшие)

К ***одноклеточным*** относятся животные, тело которых состоит из одной клетки, по своим функциям являющейся самостоятельным организмом (рис. 4.33–4.35).

Общее число видов простейших превышает 30 тыс. Форма тела разнообразна, постоянна (жгутиковые, инфузории) или изменчива (амебы). Относительное постоянство фор-



Рис. 4.32. Эволюция животных

мы тела у простейших обусловлено наличием многослойной наружной оболочки, в состав которой входят фибриллы. Размеры этих организмов колеблются от 2–4 мкм до 1,5 мм (инфузории), 1 см (грегарина), 5–6 см (фораминиферы). Органоиды движения — ложноножки, жгутики или

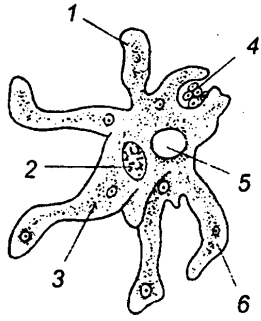


Рис. 4.33. Амеба обыкновенная: *1 — ложная ножка; 2 — ядро; 3 — цитоплазма; 4 — фагоцитоз и образование пищеварительной вакуоли; 5 — сократительная вакуоль; 6 — наружная клеточная мембрана*

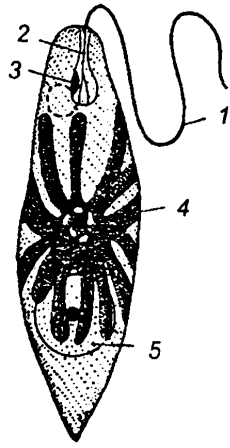


Рис. 4.34. Эвглена зеленая: *1 — жгутик; 2 — глотка; 3 — глазок; 4 — хлоропласт; 5 — ядро с ядрышком*

реснички. Дышат простейшие всей поверхностью тела. Питание автотрофное или гетеротрофное. Основные компоненты тела простейших: цитоплазма и ядро. В цитоплазме находятся органоиды, свойственные всем клеткам: митохондрии, рибосомы, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи и специальные органоиды: пищеварительные и сократительные вакуоли, опорные волоконца и др.

У простейших есть одно или несколько ядер, одинаковых или различных по форме и функциям. Основная форма деления ядра простейших — митоз. Наряду с бесполым размножением путем деления наблюдается половой процесс, заключающийся или в образовании зиготы с последующим

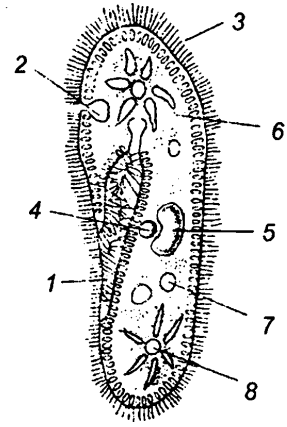


Рис. 4.35. Инфузория-туфелька: *1 — клеточное ротовое отверстие; 2 — порошица; 3 — ресничка; 4 — малое ядро; 5 — большое ядро; 6 — цитоплазма; 7 — пищеварительная вакуоль; 8 — сократительная вакуоль*

бесполым размножением путем митоза, или в форме обмена генетическим материалом при контакте двух особей.

Важная биологическая особенность простейших — способность переносить неблагоприятные условия в виде *цист*. Среда обитания простейших чрезвычайно разнообразна (свободный образ жизни, живут в море и пресных водах, во влажной почве). Широкое распространение получил паразитизм. Многие виды паразитических простейших вызывают тяжелые формы заболевания человека, домашних и промысловых животных, а также растений. Известны хищные простейшие, нападающие на представителей других видов.

К подцарству одноклеточных относят следующие типы. ***Тип саркожгутиконосцы*** включает классы саркодовые (корненожки) — типичный представитель *амеба обыкновенная*, ***класс жгутиковые*** — *эвглена зеленая*. ***Тип инфузории*** — типичный представитель *инфузория-туфелька*.

Движение амебы происходит с помощью ложноножек. Питание и выделение — посредством фагоцитоза и пиноцитоза.

В клетках жгутиконосцев имеются жгутики. Эвглена зеленая сочетает гетеротрофное питание с автотрофным (путем фотосинтеза).

Для инфузорий характерны наличие ресничек, постоянная форма тела, более двух ядер, ротовое отверстие и порошица, пищеварительная и сократительная вакуоли, бесполое и половое размножение.

Колониальной формой одноклеточных является вольвокс (рис. 4.36).

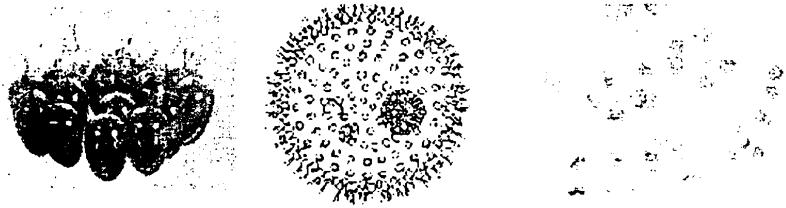


Рис. 4.36. Вольвокс — колониальное одноклеточное

Подцарство многоклеточные

Многоклеточные характеризуются телом из множества клеток, дифференцированных по форме и функциям. Характер-

ная особенность — сложный индивидуальный цикл развития, в процессе которого из оплодотворенной яйцеклетки (при партеногенезе — из неоплодотворенной) образуется взрослый организм. Среди современных многоклеточных выделяют две большие группы: ***лучистые***, или двухслойные, и ***двусторонне-симметричные***, или трехслойные. Отдельно стоят наиболее примитивные многоклеточные — ***пластинчатые*** и ***губки***.

Для *лучистых* характерны несколько плоскостей симметрии и радиальное расположение органов вокруг главной оси тела. В теле лучистых существует одна главная ось симметрии, вокруг которой в радиальном порядке располагаются органы животных. От числа повторяющихся органов зависит порядок симметрии. Через тело лучистого животного можно провести несколько плоскостей симметрии (2, 4, 6, 8). В процессе онтогенеза у них образуются лишь два отчетливо выраженных пласта клеток: эктодерма и энтодерма, тогда как третий зародышевый листок находится в зачаточном состоянии и представлен студенистым веществом — мезоглеей. К лучистым относится тип кишечнополостные.

Двустороннесимметричные обладают одной плоскостью симметрии, по обе стороны которой располагаются различные органы. Помимо эктодермы и энтодермы у этих животных всегда есть третий зародышевый листок (мезодерма), за счет которого развивается значительная часть внутренних органов.

4.7.1.1. Тип кишечнополостные

Включает низших многоклеточных животных (более 9 тыс. видов). ***Кишечнополостные*** ведут водный образ жизни (в морях). Среди них есть свободноплавающие и прикрепленные ко дну формы.

Тело цилиндрической формы (у гидры) или уплощено в направлении главной оси (медузы). Строение гидры показано на рис. 4.37.

Ротовое отверстие, окруженное щупальцами, ведет в слепо замкнутую пищеварительную полость. Непереваренные остатки пищи удаляются через ротовое отверстие. Наряду с полостным сохраняется внутриклеточное переваривание пищевых частиц энтодермой.

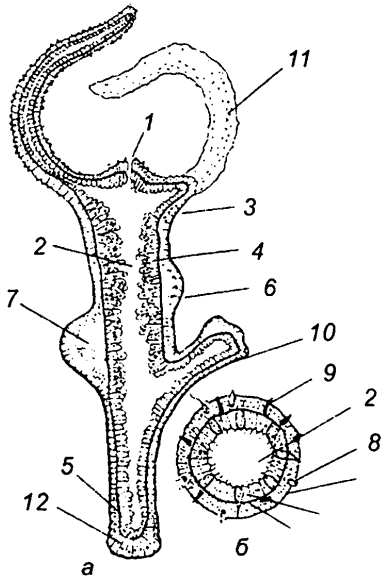


Рис. 4.37. Пресноводный полип — гидра:
а — продольный разрез; б — поперечный срез;
1 — ротовое отверстие; 2 — кишечная полость; 3 — эктодерма; 4 — энтодерма; 5 — мезоглея; 6 — бугорок со сперматозоидами; 7 — бугорок с яйцеклеткой; 8 — стрекательная клетка; 9 — нервная клетка; 10 — «почка»; 11 — щупальце; 12 — подошва

Стенка тела образована двумя пластами клеток: эктодермой, выполняющей покровную и двигательную функции, и энтодермой, клетки которой снабжены жгутиками и выполняют пищеварительную функцию. Эктодерма и энтодерма разделены бесструктурной мезоглеей.

Характерная черта кишечнополостных — наличие стрекательных клеток в эктодерме.

У кишечнополостных впервые появляется диффузная нервная система, состоящая из разбросанных нервных клеток, соединенных отростками и образующих нервную сеть.

Дыхание осуществляется всей поверхностью тела.

Размножение половое и бесполое. Гаметы выводятся в воду, оплодотворение наружное. Раздельнополы, встречаются и гермафродиты. Живут в виде отдельных особей или образуют колонии.

Тип кишечнополостные включает классы: ***гидроидные (гидра), сцифоидные медузы, коралловые полипы.***

Известные нам красивые кораллы — это скелет коралловых полипов. *Полипы* — похожие на гидру существа, у которых есть общий проток воды по общим объединяющим их каналам. Они строят для себя известковый скелет. У некоторых этот скелет включает в себя соединения железа, которые окрашивают его в красивый красный цвет. Коралловые полипы живут в море. На рис. 4.38 представлены разные формы коралловых полипов.

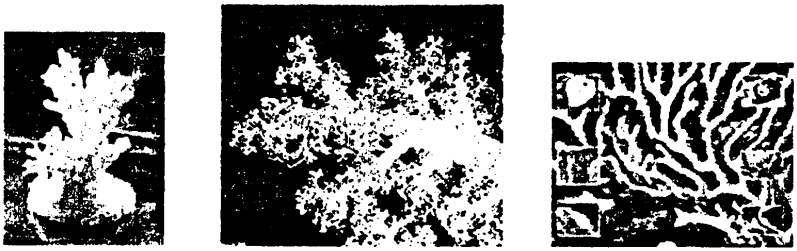


Рис. 4.38. Коралловые полипы

Внешний вид и строение губки (представитель другого типа — ***тип губки***) показаны на рис. 4.39.

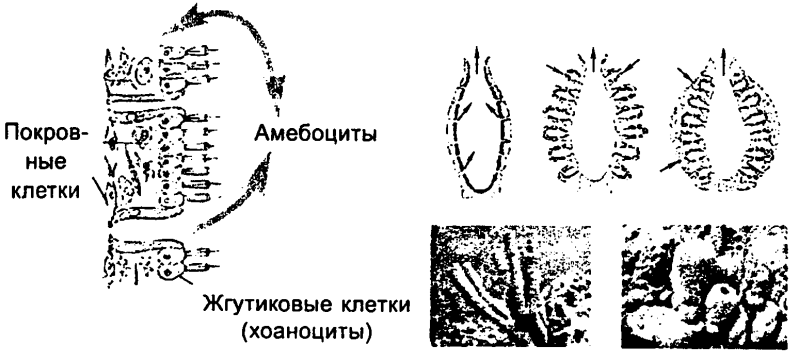


Рис. 4.39. Внешний вид и строение губки

4.7.1.2. Тип плоские черви

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

зации они стоят выше кишечнополостных, имеют третий зародышевый листок — мезодерму и ее производные — мышечную систему, паренхиму.

Мускулатура позволяет активно передвигаться в поисках пищи. Тело у плоских червей двустороннесимметричное, т. е. различают правую и левую, брюшную и спинную стороны. Благодаря брюшной стороне тело имеет возможность перемещаться по твердой поверхности.

Появление мезодермы и *двусторонней симметрии* предопределило возможность выхода многоклеточных животных на сушу.

Строение плоского червя показано на рис. 4.40.

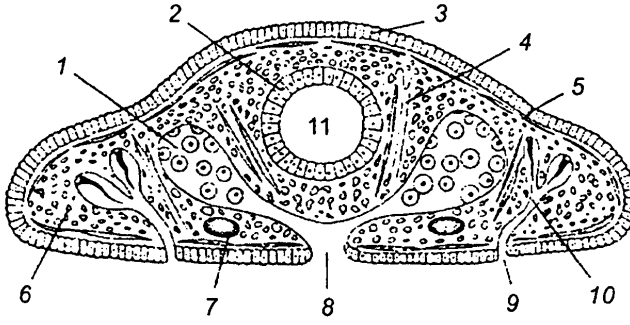


Рис. 4.40. Плоский червь на поперечном срезе:
1 — половые клетки; 2 — энтодерма; 3 — эктодерма; 4 — продольные и косые мышцы; 5 — кольцевые мышцы; 6 — паренхима; 7 — продольные нервные стволы; 8 — половое отверстие; 9 — выделительная пора; 10 — протонефридий; 11 — полость кишки

Для плоских червей характерен кожно-мускульный мешок. Внутри него — рыхлая ткань паренхима, заполняющая пространство между внутренними органами. Паренхима выполняет опорную роль и служит местом отложения резервных веществ, в частности гликогена.

На головном конце тела концентрируются нервные клетки и органы чувств, что улучшает ориентацию в пространстве. Нервная система плоских червей представлена нервными узлами в головной части и отходящими от них двумя нервными стволами, есть органы зрения, отсутствующие у паразитических видов, а также органы химического чувства.

Кишечник состоит из передней кишки (глотки) и средней кишки, которая заканчивается слепо.

У плоских червей впервые появились органы выделения — *протонефридии*, регулирующие осмотическое давление, выводя из тела избыток воды и растворимые продукты обмена. Протонефридии — клетки грушевидной формы, со звездчатыми отростками, разбросанные в паренхиме.

Половая система плоских червей устроена очень сложно, включает половые железы, половые протоки и желточники. За редким исключением, все плоские черви — гермафродиты. Характерен сложный цикл развития (у сосальщиков и ленточных).

Включает три основных класса: *ресничные* (молочная планария), *сосальщики* (печеночный сосальщик), *ленточные черви* (бычий цепень).

Печеночный сосальщик обитает в желчных протоках печени и желчном пузыре. *Жизненный цикл* связан со сменой хозяев, окончательный хозяин — травоядные млекопитающие, промежуточный — моллюск (прудовик).

Яйцо печеночного сосальщика начинает развиваться, попав в воду, где из него выходит личинка, снабженная ресничками. Личинка внедряется в малого прудовика, где превращается в следующую личиночную стадию. Затем паразит покидает тело моллюска, активно передвигается в воде, прикрепляется к стенкам растений и превращается в цисту. Проглоченная животным циста проникает из кишечника в печень, где достигает половозрелости. Паразитический образ жизни сопровождается выработкой приспособлений: развитие присосок, шипиков, крючьев, оболочки, большая плодовитость. Происходит морфологическая дегенерация: редукция органов чувств, зрения, упрощение нервной системы.

Бычий цепень имеет головку, шейку и сплющенное тело из члеников, отшнуровывающихся по мере роста. В каждом членике — свой половой аппарат. Окончательный хозяин паразита — человек, промежуточный — крупный рогатый скот.

Развитие бычьего цепня. За сутки червь отделяет 5—7 члеников, в которых находится до 2 млн яиц. Яйцо попадает с фекалиями человека в почву, затем вместе с травой — в пищеварительный тракт крупного рогатого скота, в кишечнике

из яйца выходит личинка, вооруженная острыми крючьями, которая пробуравливает стенку кишечника и с током крови проникает в мышцы. В мышцах личинка растет и превращается в финну — пузырек с ввернутой внутрь головкой и шейкой. В организм человека финна попадает с плохо проваренным мясом, где и превращается в половозрелую форму.

4.7.1.3. Тип круглые, или первичнополостные, черви

Центральная группа этого типа — ***класс круглые черви***, включает около 500 тыс. видов. Представители ведут как свободный, так и паразитический образ жизни. Круглые черви заселяют моря, пресноводные водоемы, почву, паразитируют на растениях, животных, человеке. Строение круглого червя показано на рис. 4.41–4.42.

Тело круглых червей не сегментировано, снаружи покрыто оболочкой — кутикулой, которая выполняет защитную функцию. Мышцы состоят из одного слоя мышечных клеток, которые располагаются четырьмя отдельными тяжами, тянущимися вдоль всего тела.

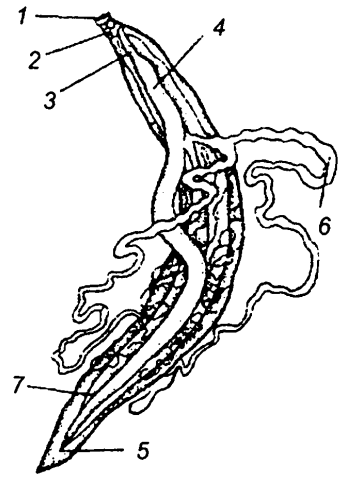


Рис. 4.41. Вскрытая самка аскариды — продольный разрез:
1 — рот с губами; 2 — окологлоточное нервное кольцо; 3 — пищевод; 4 — кишечник; 5 — заднепроходное отверстие (анус); 6 — яичник; 7 — кожно-мускульный мешок

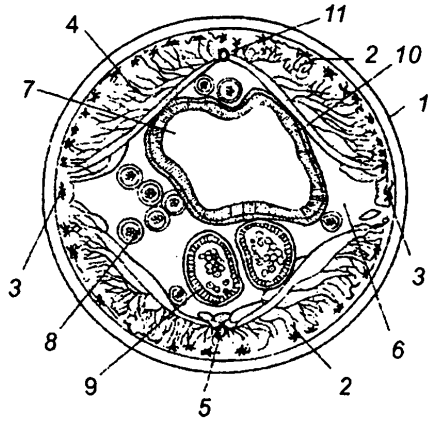


Рис. 4.42. Самка аскариды — поперечный срез:
1 — кутикула; 2 — гиподерма; 3 — два выделительных канала; 4 — продольные мышцы; 5 — брюшной нервный ствол; 6 — первичная полость тела; 7 — полость кишечника; 8 — яичник; 9 — матка с яйцами; 10 — кишечник; 11 — спинной нервный ствол

Важнейшая особенность круглых червей — наличие *первичной полости тела*, образовавшейся путем распада паренхимы — пространство между стенкой тела и стенками внутренних органов, заполненное жидкостью. Первичная полость тела выполняет опорную, транспортную, защитную функции.

- Нервная система состоит из окологлоточного кольца и нервных стволов: спинного, брюшного, боковых. Органы чувств развиты очень слабо.
- Пищеварительная система представлена передней, средней и задней кишкой, заканчивающейся анальным отверстием. Ротовой отдел снабжен режущими пластинками, крючьями, стилетами. Переваривание пищи может происходить во внешней среде и кишечнике червя.
- Выделительная система представлена видоизмененными протонефридиями.
- Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.
- Круглые черви раздельнополы, редко гермафродиты.

Аскарида паразитирует в кишечнике человека. Оплодотворенное яйцо начинает развиваться в матке червя. Попадая с фекалиями в среду, яйца развиваются, и образуется личинка. С загрязненной водой, овощами, фруктами яйца

попадают в кишечник человека, где из них выходят личинки, внедряющиеся в стенки кишечника и проникающие в кровь. Ток крови переносит их в легкие. В легких личинки пробуравливают стенки капилляров и альвеол, проникая в просвет альвеол. Далее они проходят в бронхи, трахею, ротовую полость и вторично заглатываются. В кишечнике образуется взрослая аскарида. Аскариды отравляют организм токсическими продуктами обмена, а также воздействуют механически.

4.7.1.4. Тип кольчатые черви

В состав типа входят ***классы многощетинковые черви*** *(нескожил, нереида),* ***малощетинковые черви*** *(дождевой червь)* и ***пиявки***. Многощетинковые — морские животные, малощетинковые, пиявки — обитатели пресноводных водоемов, почв.

Тело кольчатых червей (рис. 4.43) подразделяется на голову, туловище и анальную лопасть. Тело расчленено на повторяющиеся сегменты, причем наружная сегментация совпадает с расположением поперечных перегородок внутри тела. Параподии, узлы нервной системы, органы выделения, в некоторых случаях половые железы, иногда выросты кишечника повторяются в каждом сегменте. Такое строение больше характерно для многощетинковых.

Тело кольчатых червей покрыто оболочкой — кутикулой, которая выделяется эпителием. Под ней находятся мышцы, состоящие из двух слоев: кольцевого и продольного. У большинства многощетинковых — по бокам сегмента — органы движения — *параподии* — примитивные конечности.

Строение нервной системы кольчатых червей сложнее, чем у круглых. Вокруг глотки расположено нервное кольцо, состоящее из надглоточного и подглоточного узлов. На брюшной стороне находятся два нервных ствола, имеющих в каждом сегменте утолщение — нервные узлы, соединенные перемычками. Голова кольчатых червей снабжена органами чувств, хорошо развиты глаза. Имеются органы обоняния, химического чувства, равновесия. Для многих многощетинковых характерны органы свечения.

Характерная особенность кольчатых червей — *наличие вторичной полости тела*, стенки ее выстланы особым эпи-

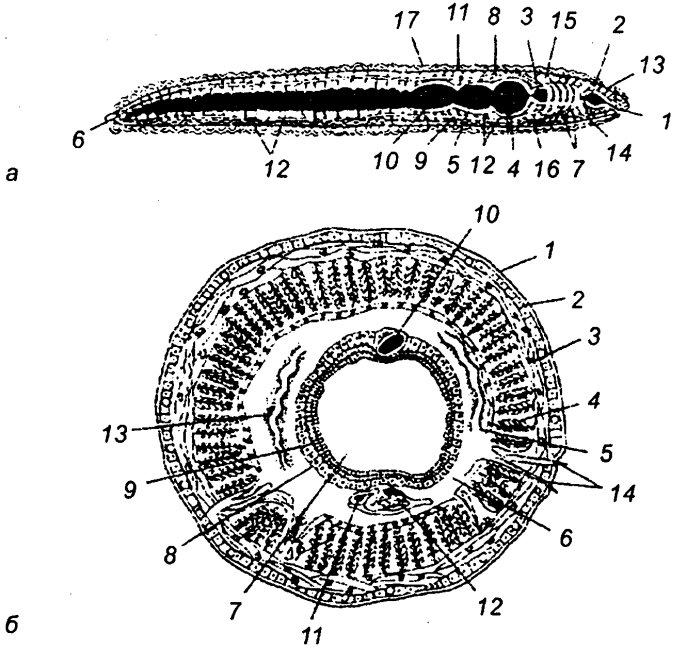


Рис. 4.43. Дождевой червь:
***а — продольный разрез**: 1 — рот; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — зоб; 5 — желудок; 6 — анус; 7 — «сердца»; 8 — спинной кровеносный сосуд; 9 — брюшной кровеносный сосуд; 10 — кишечник; 11 — продольные мышцы; 12 — членики тела; 13 — окологлоточное нервное кольцо; 14 — брюшная нервная цепочка; 15 — семенные пузырьки; 16 — семяприемники; 17 — кольцевые мышцы;*
***б — поперечный срез:** 1 — кутикула; 2 — эпидермис (кожа); 3 — кольцевые мышцы; 4 — продольные мышцы; 5 — выстилающий эпителий; 6 — вторичная полость тела; 7 — полость кишечника; 8 — эпителий, покрывающий кишечник; 9 — стенка кишечника; 10 — спинной кровеносный сосуд; 11 — брюшной кровеносный сосуд; 12 — брюшная нервная цепочка; 13 — выделительная трубочка (метанефридий); 14 — щетинки*

телием, отделяющим полостную жидкость от окружающих тканей и органов. Жидкость, наполняющая полость, находится в постоянном движении, осуществляя перенос питательных веществ, кислорода, диоксида углерода, выделений желез внутренней секреции. Полостная жидкость служит гидравлическим «скелетом». В полость тела поступают продукты обмена веществ и половые клетки.

Впервые в эволюции у кольчатых червей появляется *кровеносная система*, замкнутая, состоит из брюшного и спинного сосудов, соединяющихся между собой. Кровь движется по сосудам благодаря ритмическим сокращениям спинного и передних кольцевых сосудов. По брюшному сосуду кровь движется спереди назад, а по спинному — в обратном направлении. Кровь красная, по составу сходная с кровью позвоночных, или имеет зеленый цвет в зависимости от типа дыхательных пигментов.

Дыхание осуществляется всей поверхностью тела. У некоторых видов появились жабры.

Пищеварительная система представлена глоткой, пищеводом, зобом, мышечным желудком, средней и задней кишкой, заканчивающейся анальным отверстием.

Выделительная система представлена метанефридиями, начинающимися в полости тела воронкой, от которой идет проток.

Среди кольчатых червей есть раздельнополые и гермафродиты. Так, дождевые черви гермафродиты, но оплодотворение у них перекрестное.

У большинства малощетинковых червей хорошо развита способность к регенерации.

4.7.1.5. Тип моллюски

Моллюски, или ***мягкотелые***, — водные, реже наземные животные. Строение моллюска показано на рис. 4.44.

Тело их не сегментировано, состоит из головы, туловища и ноги.

Органом движения служит нога — мускулистый вырост брюшной стенки тела. Основание туловища у моллюсков окружено большой кожной складкой — мантией. Между мантией и телом — мантийная полость, в которой лежат жабры, некоторые органы чувств и открывается отверстие задней кишки, протоки почек и половых желез.

На спинной стороне расположена выделяемая мантией защитная раковина — цельная, реже двустворчатая или состоящая из нескольких пластинок. Наружный слой раковины образован органическим рогоподобным веществом, внутренний — тончайшими пластинками извести.

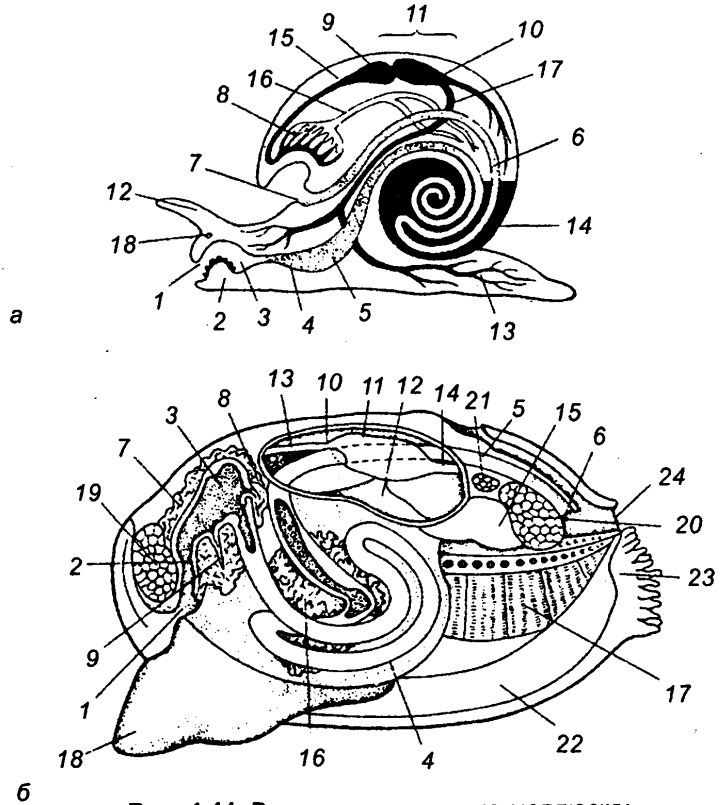


Рис. 4.44. Внутреннее строение моллюска:

а — **Прудовик большой:**

1 — рот; 2 — язык с зубчиками; 3 — глотка; 4 — пищевод; 5 — желудок; 6 — петлеобразная кишка; 7 — анус; 8 — легкое; 9 — предсердие; 10 — желудочек; 11 — сердце; 12 — щупальце; 13 — нога; 14 — печень; 15 — артериальная кровь; 16 — венозная кровь; 17 — аорта; 18 — глаз

***б* — Беззубка:**

1 — рот; 2 — пищевод; 3 — желудок; 4 — средняя кишка; 5 — прямая кишка; 6 — анальное отверстие; 7 — печень; 8 — протоки печени; 9 — ротовые лопасти; 10 — околосердечная сумка; 11 — желудочек сердца; 12 — предсердие; 13 — передняя аорта; 14 — задняя аорта; 15 — почка; 16 — половая железа; 17 — жабра; 18 — нога; 19 — передний мускул-замыкатель; 20 — задний мускул-замыкатель; 21 — клоака; 22 — мантийная складка; 23 — вводной сифон; 24 — выводной сифон

Нервная система состоит из окологлоточного кольца и отходящих от него двух пар нервных узлов, соединенных друг

с другом. Моллюски имеют органы химического чувства и равновесия. У многих представителей типа есть глаза.

Органы дыхания представлены жабрами, у наземных представителей и форм, вторично перешедших к водному образу жизни, — легкими.

Моллюски сохранили остатки вторичной полости тела в виде полости околосердечной сумки и полости, окружающей половые железы. Для кровеносной системы характерно сердце, состоящее из желудочка и одного или двух предсердий, она не замкнута, и часть своего пути кровь проходит по полостям между внутренними органами.

- Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. В глотке обычно имеется орган для измельчения пищи — *терка* с роговыми зубчиками. В среднюю кишку открываются протоки пищеварительной железы — печени.
- Органы выделения представлены *почками*.
- Моллюски — раздельнополые животные, у гермафродитных форм оплодотворение перекрестное.

Основные классы типа моллюсков — ***брюхоногие (прудовик)***, ***двустворчатые (беззубка)***, ***головоногие***.

Характерная черта ***брюхоногих*** — асимметричность строения: нога, имеющая подошву, при помощи сокращений мускулатуры которой животное ползет по поверхности и спирально закрученная раковина.

Двустворчатые имеют двустороннесимметричное тело, покрытое раковиной из двух створок, соединенных эластичной связкой и замыкательными мышцами.

Моллюски имеют хозяйственное значение, их употребляют в пищу, являются источником перламутра и жемчуга, некоторые (слизни) наносят вред сельскохозяйственным культурам, служат промежуточными хозяевами паразитов.

4.7.1.6. Тип членистоногие

Включает более 1,5 млн видов. Благодаря ряду крупных ароморфозов представители типа заселили воду, почву, воздушную среду.

Тело ***членистоногих*** сегментировано. Сегменты разных участков тела неодинаковы по строению. Группы сходных сегментов выделяются в отделы: голова, грудь, брюшко. Сег-

менты тела могут сливаться друг с другом. Снаружи они покрыты хитиновой оболочкой, образующей наружный скелет.

- Конечности членистые, имеют две ветви — спинную и брюшную, подвижно соединяются с туловищем суставами. Конечности выполняют разные функции: захвата и измельчения пищи, движения, дыхания.
- Мускулатура представлена отдельными пучками поперечно-полосатых мышц.
- Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. Имеются пищеварительные железы.
- Кровеносная система незамкнутая, сердце располагается на спинной стороне тела.
- Органы дыхания — жабры, легкие или трахеи.
- Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки.
- Выделительная система представлена видоизмененными метанефридиями или мальпигиевыми сосудами.
- Членистоногие раздельнополы и размножаются только половым путем.

Возникновение типа членистоногих обусловлено развитием ряда *ароморфозов*: наружного скелета, поперечно-полосатой мускулатуры, сложных конечностей, сердца, нервных элементов.

Класс ракообразные. Представители: речные раки, омары, лангусты, крабы, креветки и другие виды — обитатели морей, озер, рек. Размеры тела от 1–2 мм до 3 м. Строение речного рака показано на рис. 4.45.

Тело ракообразных покрыто хитиновым панцирем и состоит из головы, груди и брюшка; часто наблюдается слияние головы и груди.

Конечности головы представлены пятью парами головных придатков. Первая и вторая пары конечностей выполняют осязательную функцию, третья пара — верхние челюсти, четвертая и пятая пара — нижние челюсти.

Число грудных конечностей варьирует. У речного рака *первые три пары грудных конечностей* превращены в ногочелюсти. Основная функция — в удержании пищи и перемещении ее ко рту. *Вторая* и *третья пары грудных конечностей* несут жабры, а их движение вызывает ток воды через

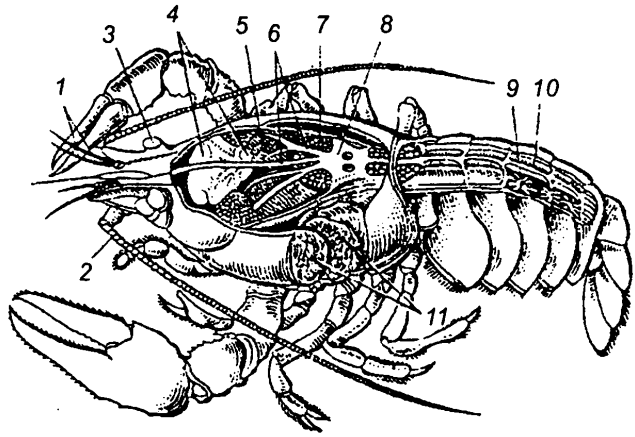


Рис. 4.45. Вскрытая самка речного рака:
1 — короткие усики; 2 — длинные усики; 3 — глаз; 4 — желудок; 5 — пищеварительная железа; 6 — артерии; 7 — яичник; 8 — сердце; 9 — брюшная нервная цепочка; 10 — задняя кишка; 11 — жабры

жаберную полость. *Пятая — восьмая пары конечностей* — ходильные ноги.

Брюшные ноги у рака являются совокупительным аппаратом.

- Нервная система состоит из парного надглоточного ганглия (головного мозга), подглоточного ганглия и брюшной нервной цепочки. Органы чувств — усики — органы обоняния, осязания и химического чувства. Орган зрения — фасеточные глаза. Есть орган равновесия.
- Дыхание осуществляется с помощью жабр.
- Кровеносная система незамкнутая, состоит из сердца и сети сосудов. Сердце находится на спинной стороне тела и имеет несколько отверстий с клапанами.
- Пищеварительная система хорошо развита. Пища попадает в рот, затем в пищевод и желудок, который состоит из двух отделов. В первом пища перерабатывается механически, а второй работает как цедильный аппарат, пропускающий только хорошо обработанную пищу. Крупные частицы пищи проходят прямо в заднюю кишку, минуя среднюю. Большая часть переваренной пищи из желудка попадает в кишечник. Значительную роль в переваривании играет пищеварительная железа, совмещающая функции печени и поджелудочной железы.

• Органы выделения представлены видоизмененными метанефридиями. У речного рака они расположены в головной части тела и открываются у основания антенн.

Почти все ракообразные раздельнополы. У речного рака развитие прямое, у некоторых других видов — с метаморфозом. Среди ракообразных широко распространен паразитизм.

Ракообразные имеют хозяйственное значение, служат пищей рыбам, объектом промысла человека.

Класс паукообразные. Представители: скорпионы, сенокосцы, паук-крестовик, тарантулы, клещи и др. Паукообразные обитают на суше.

Паукообразные — хищники, питающиеся насекомыми, мелкими ящерицами, птенцами, есть паразитические формы (клещи), растительноядные.

Схема строения паука показана на рис. 4.46. Тело паукообразных состоит из головогруди и брюшка. Для захвата пищи служит первая пара конечностей головогруди, оканчивающихся клешней, крючком или стилетом. Вторая пара конечностей может превращаться в ходильные ноги или мощные клещи (скорпионы). У многих пауков вблизи заострен-

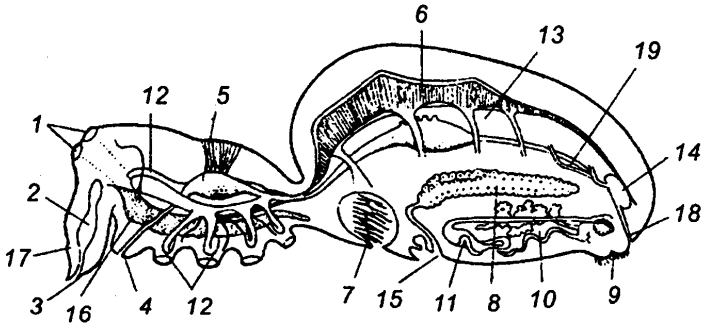


Рис. 4.46. Внутреннее строение паука:
1 — простые глаза (две пары); 2 — ядовитая железа; 3 — проток ядовитой железы в коготке верхней челюсти (хелицеры); 4 — ротовое отверстие; 5 — желудок; 6 — сердце; 7 — легочный мешок; 8 — половая железа; 9 — паутинные бородавки; 10 — трахеи; 11 — паутинная железа с протоком; 12 — отростки сосательного желудка; 13 — печень; 14 — клоака; 15 — отверстие половой железы; 16 — передний отдел нервной системы узлового типа; 17 — хелицеры; 18 — анус; 19 — мальпигиевы сосуды

ного конца коготков открывается проток ядовитой железы. Яд, впрыскиваемый в жертву, умерщвляет добычу.

Конечности членистые, концевой членик служит для осязания, хеморецепции, захвата пищи. Брюшные конечности отсутствуют, преобразовались в ряд органов — паутинные бородавки, половые придатки, легкие.

Производные кожного эпителия — различные железы: ядовитые, паутинные, пахучие.

- Нервная система представлена надглоточным узлом (головной мозг). Количество брюшных нервных узлов зависит от расчлененности тела. У паукообразных — несколько пар простых глаз, хорошо развиты органы осязания. Имеются органы химического чувства, влажности воздуха.
- Пищеварительная система дифференцирована. Паукообразные питаются только разжиженной пищей. С помощью конечностей паук разминает добычу и впрыскивает в нее пищеварительный сок. Добыча поступает в глотку, всасывающую жидкую пищу, далее в кишечник. Имеются пищеварительные железы — слюнные и печень. Паукообразные способны поглощать большое количество пищи и долго голодать.
- Основные органы выделения — мальпигиевы сосуды, впадающие в заднюю кишку.
- Органы дыхания представлены легкими или трахеями.
- У паукообразных имеется пульсирующий спинной сосуд — сердце с клапанами. От сердца отходят сосуды, кровеносная система незамкнутая. Кровь бесцветна. У клещей кровеносная система наименее развита. Степень развития кровеносной системы зависит от строения легких или трахей и от размеров животного.

Паукообразные — раздельнополые животные. В связи с выходом на сушу наружное оплодотворение сменятся наружно-внутренним. Размножение интенсивное, некоторые самки клещей откладывают до 30 тыс. яиц.

Для пауков характерно развитие паутинных желез. Паутина используется для построения гнезд, защиты, спаривания, устройства яйцевых коконов, расселения.

Класс насекомые. Самый разнообразный, многочисленный класс членистоногих, насчитывающий более 750 тыс. видов. Насекомые приспособились ко всем условиям жизни. Строение насекомого показано на рис. 4.47.

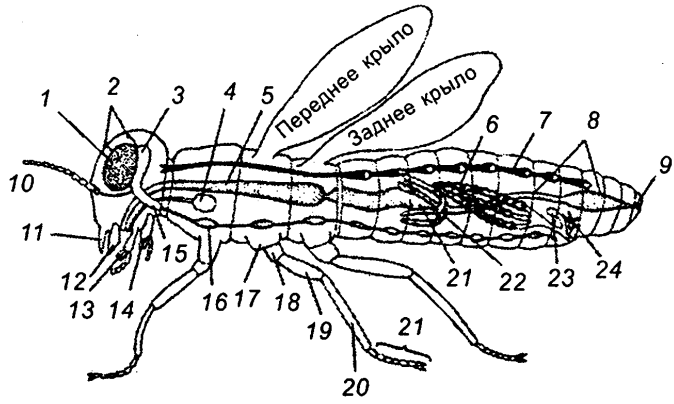


Рис. 4.47. Внутреннее строение насекомого:
1 — сложный глаз; 2 — простые глазки; 3 — мозг; 4 — слюнная железа; 5 — передняя кишка; 6 — яичник; 7 — сердце; 8 — задняя кишка; 9 — анальное отверстие; 10 — антенны; 11 — верхняя губа; 12 — верхняя челюсть; 13, 14 — первая и вторая нижние челюсти; 15 — подглоточный нервный узел; 16 — брюшная нервная цепочка; 17–21 — части ноги: 17 — тазик; 18 — вертлуг; 19 — бедро; 20 — голень; 21 — лапка; 22 — средняя кишка; 23 — мальпигиевы сосуды; 24 — семяприемник; 25 — выводной канал яичника

Тело насекомых состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. В головной части находятся ротовой аппарат, органы чувств — зрения, обоняния, осязания. На груди, состоящей из трех сегментов, расположены три пары конечностей. В брюшке сосредоточены средняя и задняя кишка, жировое тело, выделительная система, половые органы, дыхательный аппарат.

Одна из характерных черт насекомых — *наличие летательного аппарата.* Крылья — складки стенки тела, пронизаны жилками, внутри проходят трахеи и нервы. При смене образа жизни, например при переходе к паразитизму (вши, блохи) или изменении экологической ниши, наблюдается редукция крыльев. Помимо функции полета крылья выполняют защитную функцию, например, у жуков передние крылья видоизменены в надкрылья. У некоторых форм насекомых (мухи) развивается одна передняя пара крыльев, задняя же редуцирована.

Конечности насекомых состоят не более чем из пяти члеников. Они приспособлены для хождения, бега, хватания,

прыгания, плавания, размножения и т. д. Наиболее древние функции конечностей — хождение и бегание, остальные связаны с идиоадаптациями.

Мышечная система представлена отдельными пучками поперечно-полосатых волокон.

Тело и конечности имеют хитинизированный покров — *кутикулу* (наружный скелет). Кутикула многих насекомых снабжена большим количеством волосков, выполняющих функцию осязания.

Окраска насекомых очень разнообразна. Она может быть покровительственной или предупреждающей. На поверхность тела насекомого открываются протоки многих желез. Пахучие выделения помогают особям одного вида находить друг друга или отпугивать врагов.

- Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Головной мозг насекомых имеет сложное строение и состоит из переднего, среднего и заднего отделов. Передний отдел связан с развитием зрительного аппарата, в его состав входят «грибовидные тела», одна из функций которых — формирование условных рефлексов. Наибольшего развития они достигают у общественных насекомых. Нервные узлы как брюшка, так и груди могут сливаться. У насекомых наблюдаются сложные формы поведения. Пчелы, термиты, муравьи могут передавать полученную информацию посредством танцев, движений. Осы и пчелы после первого вылета запоминают место гнезда и ближайшие ориентиры. У общественных насекомых в гнезде существует разделение труда.
- Органы чувств насекомых чрезвычайно многообразны и способствуют тончайшим приспособлениям к разнообразным условиям среды. Насекомые различают цвета, форму предмета. Цветовое зрение у насекомых отличается от цветовой гаммы, воспринимаемой человеком. Так, пчелы и муравьи воспринимают ультрафиолетовые лучи, большинство насекомых плохо различают красный цвет. Насекомые лучше видят движущиеся предметы, чем неподвижные. У насекомых есть рецепторы, реагирующие на изменение температуры, слух, органы обоняния и вкуса.
- Органы дыхания представлены трахеями, начинающимися дыхальцами, через которые воздух поступает в трахеи,

по их разветвлениям — в отдельные клетки. Отверстия дыхалец расположены на боковых поверхностях груди и брюшка. Вентиляции трахей способствует сокращение брюшка.

- Кровеносная система незамкнутая, упрощена вследствие развития трахейной системы, кровь почти не принимает участия в обмене газов, а выполняет транспортную функцию и разносит гормоны и питательные вещества к тканям тела. Сердце представляет собой сокращающийся спинной сосуд, состоящий из нескольких камер, разделенных клапанами, которые пропускают кровь лишь в одном направлении.
- Многообразие в строении ротового аппарата: грызущий, колющий (двукрылые), сосущий (чешуекрылые), колюще-сосущий (клопы), лижущий (мухи), грызуще-сосущий (пчелы, шмели). С передней кишкой связаны слюнные железы. Их секрет смачивает и частично растворяет твердую пищу. У пчел секрет слюнных желез при смешивании с нектаром превращается в мед. У гусениц слюнные железы превратились в прядильные, которые выделяют тонкую нить — шелковинку. Рабочие пчелы секретом глоточных желез вскармливают личинки будущей пчелиной матки.
- Пищеварительная система имеет сложное строение. Из ротовой полости пища попадает в мускулистую глотку, которая у многих насекомых способна засасывать пищу. Глотка ведет в пищевод, который может сильно расширяться и образовывать зоб (рабочие пчелы). За зобом обычно следует мускулистый жевательный желудок. Из передней кишки пища попадает в среднюю кишку, где происходят переваривание и всасывание, и далее в заднюю кишку, заканчивающуюся анальным отверстием. В задней кишке всасывается излишек воды.
- Выделительная система представлена тонкими трубчатыми слепыми выростами кишечника — мальпигиевыми сосудами.
- Половая система представлена парными половыми железами — семенниками и яичниками, от которых отходят семяпроводы и яйцеводы, впадающие соответственно в семяизвергательный канал и влагалище, открывающиеся половыми отверстиями. Насекомые — раздельнополые животные. Размножение — половое, оплодотворение — внут-

реннее. Развитие насекомых происходит с неполным и полным превращением.

Развитие насекомых с неполным превращением. Самки откладывают яйца, из которых выходят молодые особи, внешне и по образу жизни мало отличающиеся от взрослых особей — имаго (характерно для тараканов, богомолов, клопов, прямокрылых (саранча, кузнечики, медведки)), равнокрылых (тля, медяница): *яйцо → молодая особь → имаго.*

Развитие насекомых с полным превращением. Самки откладывают яйца, из которых выходят личинки, внешне и по образу жизни не похожие на взрослых особей — имаго (характерно для жуков, бабочек, перепончатокрылых (муравьи, осы, шмели, пчелы), двукрылых (мухи, комары, слепни)). Для того чтобы личинка превратилась в имаго, должен произойти *метаморфоз* — сложная анатомо-морфологическая перестройка, сопровождающаяся образованием *куколки: яйцо → личинка → куколка → имаго.*

Развитие с превращением дает возможность насекомым сохраниться при неблагоприятных условиях жизни, а личинки насекомых с полным превращением не конкурируют со взрослыми особями.

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

Сравнительная характеристика основных типов беспозвоночных животных представлена в табл. 4.3. Сравнительная характеристика беспозвоночных и позвоночных животных представлена в табл. 4.4.

Таблица 4.3

Сравнительная характеристика основных типов беспозвоночных животных

Признаки	Тип простейшие			Тип кишечно-полостные	Тип плоские черви		Тип круглые черви
1	2	3	4	5	6	7	8
Класс, представитель	**Корненожки** (амеба обыкновенная)	**Жгутиковые** (эвглена зеленая)	**Инфузории** (инфузория-туфелька)	**Гидроидные** (пресноводный полип – гидра)	**Ленточные** (бычий цепень)	**Ресничные** (белая планария)	**Круглые черви** (аскарида)
Строение тела	одноклеточное			Многоклеточное, двуслойное, радиальная симметрия	Членистое, трехслойное, двусторонняя симметрия	Нечленистое, трехслойное, двусторонняя симметрия	Нечленистое, трехслойное, двусторонняя симметрия
Покров, мышцы	Наружная клеточная мембрана			Эктодерма, покровно-мышечные клетки	Кожно-мускульный мешок, гладкие мышцы		Кожно-мускульный мешок
Полость тела	Нет			Нет	Нет		Первичная полость тела заполнена жидкостью
Пищеварительная система	Фагоцитоз, пиноцитоз	На свету – автотрофное (фототрофное)	Клеточный рот, глотка, пищеварительная вакуоль, порошица	Рот, отверстие, кишечная полость, клетки энтодермы, фагоцитоз, пищеварительная вакуоль	Всасывание пищи всей поверхностью тела (паразит)	Рот, глотка, трехветвистый кишечник (переваривание пищи)	Пищеварительная трубка: рот, кишечник, анальное отверстие
Дыхательная система	Нет, дыхание всей поверхностью тела			Нет, дыхание всей поверхностью тела	Нет	поверхностью тела	Нет

Продолжение табл. 4.3

Признаки	Тип простейшие			Тип кишечно-полостные	Тип плоские черви		Тип круглые черви
1	2	3	4	5	6	7	8
Кровеносная система	Нет			Нет	Нет		Нет
Выделительная система	Сократительные вакуоли			Сократительные вакуоли	Выделительные трубочки – протонефридии, открываются на заднем членике	Выделительные трубочки с порами – протонефридии	2 канала, открывающиеся в головной части, протонефридии
Нервная система	Нет, реакция на раздражение			Диффузного типа	Головной нервный узел, 2 нервных ствола, нервы		Окологлоточное нервное кольцо, нервы
Органы чувств	Нет, рецепторы осязания, вкуса, света	Чувствительные щупальца со стрекательными нитями	Нет	2 глаза, осязательные головные лопасти	Осязательные клетки		
Размножение Развитие	Митоз	Митоз	Митоз, конъюгация	Гермафродиты. В эктодерме – яйцеклетки и сперматозоиды, перекрестное оплодотворение. Половое, бесполое, вегетативное	Гермафродиты. В каждом членике – яичники, матки, семенники	Гермафродиты. 2 яичника и 200–300 семенников. Откладывают кокон с яйцами. Оплодотворение перекрестное, внутреннее	Раздельнополые. У самок – яичники, у самцов – семенники

Продолжение табл. 4.3

Признаки	Тип кольчатые черви	Тип моллюски		Тип членистоногие		
1	2	3	4	5	6	7
Класс, представитель	Малощетинковые (дождевой червь)	Брюхоногие (прудовик)	Двустворчатые (беззубка)	Ракообразные (речной рак)	Паукообразные (паук крестовик)	Насекомые (майский жук)
Строение тела	Членистое, трехслойное, двусторонняя симметрия	Голова, туловище, нога	Туловище, нога	Головогрудь, брюшко, членистые конечности. Ходильные ноги: 5 пар – у рака, 4 пары – у паука		Голова, грудь, брюшко, крылья, членистые конечности, 3 пары ходильных ног у жука
Покров, мышцы	Кожно-мускульный мешок	Раковина, мантия, мышцы		Хитиновый покров, поперечно-полосатые мышцы		
Полость тела	*Вторичная полость тела* выстлана эпителием, заполнена жидкостью	Вторичная		Смешанная		
Пищеварительная система	Пищевая система: рот, глотка, пищевод, зоб, желудок, кишечник, анус	Пищевая система: рот, глотка, пищевод, желудок, кишечник, печень, анус (слюнная железа – у брюхоногих)		Передний отдел: рот, глотка, пищевод, зоб, желудок. Средний отдел: кишка, пищеварительная железа, печень. Задний отдел: кишка, анус. У рака – челюсти, грызущий рот. аппарат, печень. У паука – сосущий рот. аппарат, внеорганизменное пищеварение. У насекомых – слюнные железы, печени нет, различные типы рот. аппаратов		
Дыхательная система	Всей поверхностью тела, у нереид – жабры	Легкое	Жабры	Жабры	Легкие, трахеи	Трахеи

Окончание табл. 4.3

Признаки	Тип кольчатые черви	Тип моллюски		Тип членистоногие		
1	2	3	4	5	6	7
Кровеносная система	Замкнутая, продольные и поперечные кольцевые сосуды («сердца»)	Незамкнутая, двухкамерное сердце	Незамкнутая, трехкамерное сердце	Незамкнутая, сердце пятиугольной формы	Незамкнутая, сердце в виде трубки	Незамкнутая, сердце в виде трубки
Выделительная система	Парные трубочки в члениках – метанефридии	Почка	Почки	2 зеленые железы, метанефридии	2 трубочки – выросты кишечника – мальпигиевы сосуды	Жировое тело и несколько пар мальпигиевых сосудов
Нервная система	Узлового типа, окологлоточное нервное кольцо и брюшная нервная цепочка	Узлового типа, окологлоточное нервное кольцо и 3–4 пары нервных узлов		Окологлоточное нервное кольцо и брюшная нервная цепочка		
Органы чувств	Светочувствительные и осязательные клетки	Глаза, щупальца, статоцист	Осязательные клетки в ноге и по краю мантии	Сложные глаза, усики (органы обоняния, осязания, равновесия, слуха)	Простые глаза (4 пары). Ногощупальца, органы слуха	Сложные и простые глаза, усики обоняния и осязания
Размножение Развитие	Гермафродиты. Яичники и семенни-ки – в разных члениках. Оплодотворение перекрестное, внутреннее. Откладывают кокон с яйцами	Гермафродиты. Откладывают яйца, в воде развиваются зародыши. Оплодотворение перекрестное, внутреннее	Раздельнополые. Оплодотворение внутреннее. Личинки развиваются на теле рыбы	Раздельнополые. Оплодотворение вне организма. Потомство развивается на брюшных ножках матери	Раздельнополые. Оплодотворение наружно-внутреннее. Самка откладывает яйца в кокон	Раздельнополые. Оплодотворение внутреннее. Яйцо – личинка – куколка – имаго (взрослое насекомое) = развитие с полным превращением

Таблица 4.4

Сравнительная характеристика беспозвоночных и позвоночных животных

Беспозвоночные	Ланцетники	Позвоночные
Скелет		
Наружный	Внутренний (хорда)	Внутренний: хорда, костный или хрящевой
Нервная система		
Узлового типа, нервные стволы	Спинной мозг в виде трубки	Спинной мозг в виде трубки, головной мозг – из 5 отделов
Органы дыхания: местоположение		
Грудь, брюшко	Голова (глотка)	Голова, грудь
Органы дыхания: формы		
Поверхность тела, дыхательные трубки, трахеи, жабры, легкие	Жабры	Выросты кишечника: плавательный пузырь, легкие, жабры, кожа
Строение и положение сердца		
Одно- или многокамерное, на спинной стороне тела	Нет	Двух-, трех, четырехкамерное, на брюшной стороне тела
Кровеносная система		
Незамкнутая (за исключением кольчатых червей)	Замкнутая	Замкнутая
Расположение органов чувств		
Различные части тела	Различные части тела	Голова
Органы захвата пищи		
Конечности	Нет, питается пассивно	Челюсти, конечности

4.7.2. Позвоночные животные

4.7.2.1. Тип хордовые

Тип включает около 40 тыс. видов, обитающих в морях, на суше, в воздухе, и 3 подтипа: ***оболочники, бесчерепные***

(головохордовые) и ***черепные (позвоночные)***. Представители типа хордовых характеризуются следующими ***основными признаками:***

- Имеют внутренний осевой скелет — хорду: у бесчерепных она сохраняется всю жизнь, у позвоночных — замещается хрящевым или костным позвоночником.
- Центральная нервная система имеет вид трубки, расположенной на спинной стороне тела над хордой. Полость нервной трубки — невроцель. У большинства хордовых передний отдел нервной трубки разрастается и образует головной мозг (невроцель — желудочки головного мозга).
- Пищеварительная трубка расположена под хордой. В переднем ее отделе — жаберные щели, сообщающиеся с внешней средой и сохраняющиеся либо всю жизнь (бесчерепные, из позвоночных — круглоротые, рыбы), либо только в эмбриональном периоде развития (амфибии, наземные позвоночные).
- Сердце расположено на брюшной стороне тела и направляет кровь к головному концу тела.
- Наружные покровы имеют двухслойное строение и состоят из эпидермиса и соединительнотканной дермы.
- Хордовые имеют двустороннюю симметрию тела, вторичную полость тела (целом), метамерное (сегментарное) строение многих органов.

Подтип бесчерепные

Класс ланцетники

Немногочисленная группа примитивных хордовых животных, у которых в течение жизни сохраняются все признаки типа (известно около 20 видов ланцетников). Обитают исключительно в морях, ведут донный образ жизни (в песке). Классический представитель — ***ланцетник***. Строение ланцетника показано на рис. 4.48.

Это небольшое полупрозрачное животное длиной 5–8 см, тело его имеет торпедовидную форму, развит хвостовой плавник (в виде ланцета) и парные брюшные складки (метаплевральные складки). Ротовое отверстие окружено многочисленными щупальцами. Кожа представлена однослойным эпидермисом. Мускулатура четко сегментирована (мышечные сегменты называются *миомерами*).

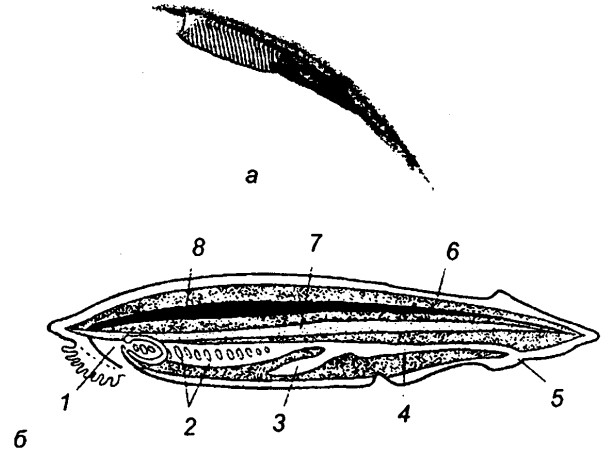


Рис. 4.48. Внешний вид (А) и строение ланцетника (Б):
1 — рот со щупальцами; 2 — глотка с жаберными щелями; 3 — печень; 4 — кишка; 5 — анус; 6 — мышцы; 7 — хорда; 8 — нервная трубка

- Внутренний осевой скелет представлен хордой, покрытой плотной соединительнотканой оболочкой.
- По способу питания ланцетник — фильтратор. Пищеварительная система слабо дифференцирована. Глотка пронизана жаберными щелями, открывающимися в околожаберную полость. На дне глотки лежит железистое образование, выделяющее слизь. Поступающие с током воды пищевые частицы прилипают к слизи и с помощью ресничек мерцательного эпителия, выстилающего глотку, направляются в кишечник. Кишечная трубка образует слепое выпячивание — печеночный вырост (подобен настоящей печени позвоночных).
- Кровеносная система замкнутая, развит один круг кровообращения, сердца нет. Ток крови поддерживается пульсирующей брюшной аортой.
- Выделительная система представлена многочисленными парными нефридиями — трубочками, располагающимися посегментно. Выделительные отверстия открываются в околожаберную полость.
- Дыхание осуществляется с помощью жабер.
- Ланцетники — раздельнополые животные, их половые железы не имеют собственных выводных протоков.

Оплодотворение и развитие личинки (с метаморфозом) происходят в воде.

Над хордой вдоль всего тела тянется нервная трубка. Центральная нервная система образована трубкой с невроцелем внутри. От нервной трубки отходят периферические нервы. Органы чувств развиты слабо, имеются световоспринимающие пигментные пятна, осязательная клетка и обонятельная ямка.

Подтип позвоночные, или черепные

Классы хрящевые и костные рыбы

Рыбы — водные позвоночные животные, широко распространенные в морских и пресных водах.

К ***хрящевым рыбам*** относятся *акулы, скаты* и *цельноголовые*, или *химеровые*, насчитывающие около 600 видов, распространенные в морях и океанах тропических широт.

Размеры тела составляют от 20 см до 15–20 м. Форма тела веретеновидная, обтекаемая у пловцов (акул) или сплющенная в спинно-брюшном направлении у донных форм (скатов).

Тело подразделяется на 3 отдела: голова, туловище и хвост. На голове помещаются глаза (без век) и ноздри. Позади глаз располагаются пара брызгалец и обычно 5 пар жаберных щелей (иногда 7). Жаберных крышек нет.

- Кожа покрыта плакоидной чешуей, образованной дентином, и покрытой снаружи эмалью. На мощных челюстях располагаются, обычно в несколько рядов, зубы (видоизмененные плакоидные чешуи). По мере изнашивания стертые зубы замещаются.
- Скелет полностью хрящевой. Хорда сохраняется внутри позвоночного столба и имеет четковидную форму.
- Органами движения являются парные и непарные плавники. К первым относятся грудные и брюшные плавники. Непарными плавниками являются спинной, анальный и хвостовой. У скатов и химер хвостовой плавник тонкий, хлыстовидный.
- Сердце двухкамерное, один круг кровообращения.
- Пищеварительная система сложно дифференцирована, в кишечнике развит спиральный клапан. Прямая киш-

ка впадает в клоаку. Нет плавательного пузыря, почему акулы и должны находиться в постоянном движении.

- Дыхательная система представлена жабрами. Из-за отсутствия жаберных крышек дыхание напорного типа. Поэтому акулы плывут, приоткрыв рот: вода самопроизвольно (противоточный механизм) поступает в глотку и омывает жабры.
- Выделительная система представлена туловищными почками.
- Половая система раздельнополая. Оплодотворение внутреннее. Яйцеклетки содержат много желтка, некоторые акулы живородящи. При этом у самок развивается орган, аналогичный плаценте млекопитающих.
- Головной мозг состоит из пяти отделов, хорошо развиты мозжечок и обонятельные доли переднего мозга. Зрение слабое.

Подавляющее большинство рыб относится к классу ***костных рыб*** (около 20 тыс. видов), имеющих костный или костно-хрящевой скелет. Класс включает 4 подкласса: *хрящекостные (осетровые), лучеперые (сельди, лососи, карпы, угри, щуки, колюшки, окуни, камбалы и др.), двоякодышащие (протоптерус), кистеперые (латимерия).*

Костные рыбы распространены в различных водоемах, что определяет многообразие их видов. Форма тела костных рыб разнообразна: шаровидная (кузовки), лентовидная (угорь), уплощенная (камбала), стреловидная (щука), но чаще — обтекаемая торпедовидная (тунец, скумбрия).

Строение рыбы показано на рис. 4.49.

- Внешнее строение такое же, как и у хрящевых рыб: три отдела тела и основные группы парных и непарных плавников. Двигаются рыбы благодаря движениям хвостового плавника. Парные конечности (грудные и брюшные плавники) выполняют функции рулей глубины.
- Наружные покровы рыб образованы многослойным плоским эпителием и соединительнотканной дермой. В эпителии — многочисленные железы, образующие слизь (уменьшение трения при плавании). Кожа покрыта костными чешуями с гладким или зазубренным краем. У некоторых рыб (например, у панцирных щук, осетров) чешуи покрыты особым веществом ганоином — это так называемые ганоид-

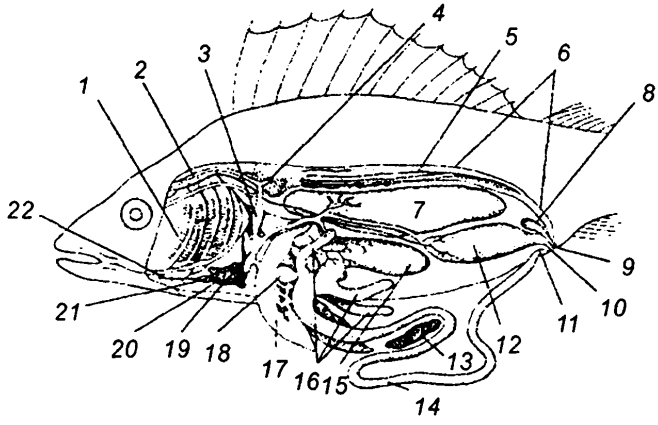


Рис. 4.49. Строение костной рыбы:
1 — жабры; 2 — передние кардинальные вены; 3 — кювьеров проток; 4 — задняя кардинальная вена; 5 — спинная аорта; 6 — туловищная почка; 7 — плавательный пузырь; 8 — мочевой пузырь; 9 — мочевое отверстие; 10 — половое отверстие; 11 — анус; 12 — яичник; 13 — селезенка; 14 — кишка; 15 — желудок; 16 — пилорические выросты желудка; 17 — печень; 18 — желчный пузырь; 19 — венозный синус; 20 — сердце; 21 — луковица аорты; 22 — брюшная аорта

ные чешуи. Иногда чешуи вообще нет (например, у настоящих сомов).

Скелет в большей или меньшей степени окостеневает, состоит из позвоночника, мозгового черепа, висцерального скелета и конечностей (парных плавников и их поясов). У хрящевых ганоидов (осетрообразных) сохраняется хорда, окруженная соединительнотканной оболочкой с зачатками позвоночных дуг. Череп сложный, состоит из мозгового и висцерального отделов (каждый включает большое количество костей). Имеются жаберные крышки. Зубы могут располагаться на челюстных костях, сошниках и небных костях. У карповых рыб (карась, сазан, лещ и др.) дополнительно имеются глоточные зубы. Кости поясов конечностей не связаны с осевым скелетом.

- Системы внутренних органов развиты подобно тем, которые характерны для хрящевых рыб.
- Дыхание осуществляется через жабры, нагнетательного типа, что связано с наличием подвижных жаберных

крышек. У некоторых рыб имеются дополнительные органы дыхания — легочные выросты (у двоякодышащих).

- Кровеносная система состоит из двухкамерного сердца (1 предсердие и 1 желудочек), брюшной аорты, жаберных артерий, жаберной капиллярной сети.
- Пищеварительная система дифференцирована на отделы. Почти у всех групп рыб имеется плавательный пузырь (особый гидростатический орган) — производное пищеварительной трубки.
- Анатомические отличия костных рыб от хрящевых касаются строения органов выделительной и половой систем. Половая и выделительная системы связаны друг с другом.
- Органами выделения служат почки. У большинства рыб конечный продукт белкового обмена — аммиак.
- Размножение — половым путем. Половая система рыб раздельнополая. Оплодотворение наружное (во время нереста) или внутреннее. В случае внутреннего оплодотворения самцы имеют совокупительный орган. Из яйца выходит молодое животное (малек), снабженное остатками желточного мешка. Рыбы характеризуются большой плодовитостью.
- Центральная нервная система включает головной (5 отделов) и спинной мозг.
- Органы чувств (зрение, обоняние, вкус, слух, равновесие) позволяют ориентироваться в пространстве. Для рыб характерны органы боковой линии (группы чувствительных клеток вдоль тела, воспринимающие колебания воды, скорость и направление течений и др.).

Рыбы имеют большое промысловое значение.

Появление в эволюции рыб связано со следующими ароморфозами:

- замена хорды хрящевым, затем костным позвоночником;
- образование черепа, защищающего мозг;
- появление челюстей;
- возникновение парных конечностей — плавников;
- развитие мозга;
- образование органов дыхания — жабр;
- дифференцировка пищеварительной железы на поджелудочную и печень;
- образование первичных почек.

Класс земноводные

Земноводные, или ***амфибии***, — первые наземные позвоночные, еще сохранившие связь с водной средой. Класс насчитывает 3900 видов и включает 3 отряда: *хвостатые (саламандры, тритоны), безногие (тропические червяги) и бесхвостые (жабы, квакши, чесночницы, лягушки, пиповые* и др.).

На разных стадиях жизненного цикла земноводные ведут наземный или полуводный образ жизни, распространены практически повсеместно, преимущественно в районах с высокой влажностью по берегам пресных водоемов и на сырых почвах. Среди земноводных нет форм, которые могли бы жить в соленой морской воде. Характерны различные способы передвижения: известны виды, совершающие довольно длинные прыжки, передвигающиеся шагом или «ползающие», лишенные конечностей (например, червяги). Строение земноводных на примере лягушки показано на рис. 4.50, 4.51.

Размеры тела невелики: от 5 до 40 см (исполинская саламандра 160 см). Характерна влажная, голая, лишенная

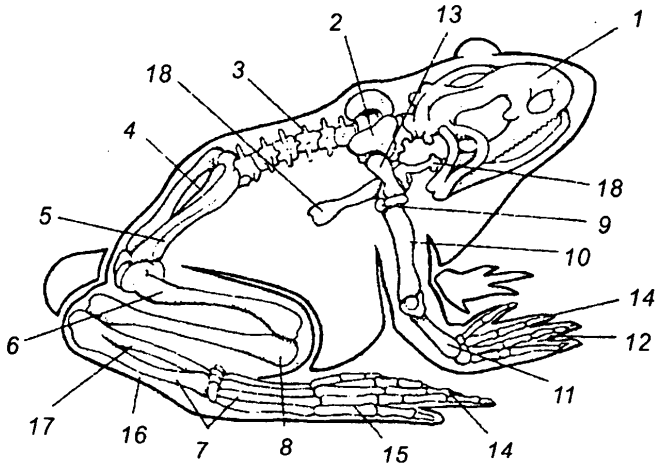


Рис. 4.50. Скелет лягушки:
1 — кости черепа; 2 — лопатка; 3 — позвоночник; 4 — хвостовая кость; 5 — тазовые кости; 6 — бедренная кость; 7 — кости стопы; 8 — кость голени; 9 — ключица (скрыта вороньей костью); 10 — плечевая кость; 11 — кость предплечья; 12 — кости кисти; 13 — воронья кость; 14 — фаланги пальцев; 15 — плюсна; 16 — пяточная кость; 17 — таранная кость; 18 — грудина

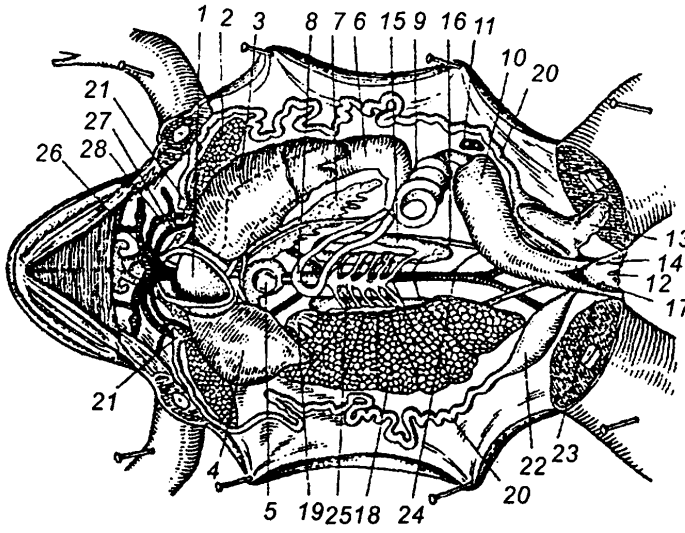


Рис. 4.51. Внутреннее строение лягушки:
1 — сердце; 2 — легкое; 3, 4 — печень; 5 — желчный пузырь; 6 — желудок; 7 — поджелудочная железа; 8 — двенадцатиперстная кишка; 9 — тонкая кишка; 10 — толстая кишка; 11 — селезенка; 12 — клоака; 13 —мочевой пузырь; 14 — отверстие мочевого пузыря в клоаку; 15 — почка; 16 — мочеточник; 17 — отверстие мочеточника в клоаку; 18; 19 — яичник; 20–22 — яйцевод; 23 — отверстие яйцевода в клоаку; 24 — спинная аорта; 25 — задняя полая вена; 26 — сонная артерия; 27 — дуга аорты; 28 — легочная артерия

чешуи кожа, состоящая из эпидермиса и дермы. Увлажнение кожи происходит благодаря секреции многочисленных кожных желез. Некоторые из этих желез выделяют ядовитый секрет — средство пассивной защиты (околоушные железы у жаб). Через слизь осуществляется также *кожное дыхание*. Через кожу активно всасывается вода. Под кожей располагаются обширные лимфатические мешки, заполненные жидкостью. Некоторые пустынные виды (например, австралийская лягушка-водонос) запасают в них воду.

Скелет земноводных окостеневает не полностью. Состоит скелет из черепа уплощенной формы, позвоночника, костей конечностей и их поясов. Имеется только один шейный позвонок, поэтому голова малоподвижна (для сравнения: у рыб голова неподвижна относительно туловища). Грудная клетка не выражена, так как ребра короткие или

отсутствуют. Конечности типично наземного типа (исходно пятипалые).

• Мышечная система значительно усложняется и специализируется, что связано с передвижением по твердому субстрату (выходом на сушу).

• Пищеварительная система образована органами желудочно-кишечного тракта и пищеварительными железами. Имеется клоака. Все земноводные — активные хищники, реагирующие на подвижную добычу. Питаются мелкими беспозвоночными, мальками рыб.

• Органы дыхания — парные тонкостенные *легкие* ячеистого строения. Дыхание обеспечивается колебательными движениями дна ротоглоточной полости. Воздух засасывается через ноздри и проталкивается в легкие. Дыхательная поверхность легких невелика. Помимо легких газообмен происходит также и в коже (у дальневосточных безлегочных тритонов дыхание только кожное).

• Температура тела непостоянная. В связи с развитием легочного дыхания у земноводных *2 круга кровообращения*: большой и малый (легочный). *Сердце трехкамерное*, состоящее из двух предсердий и одного желудочка, внутренняя поверхность которого имеет складчатое строение. От желудочка отходит общий артериальный ствол с тремя парами боковых ветвей. В едином желудочке кровь перемешивается не полностью (полному перемешиванию мешают складки внутренней поверхности). Поэтому при сокращении желудочка в общий ствол порционно выбрасываются фракции чистой артериальной (поступает в головной мозг и переднюю часть туловища), венозной (поступает в легкие и кожу для газообмена) и смешанной (поступает в большой круг к внутренним органам) крови.

Выделительная система представлена парными туловищными почками, связанными с органами половой системы. В почечных канальцах почек осуществляется обратное всасывание воды, что имеет большое значение для жизни на суше. Конечный продукт белкового метаболизма — мочевина, для выведения которой требуется меньше воды, чем для аммиака.

Земноводные, как и рыбы, принадлежат к группе *анамний* (развитие зародыша в водной среде). Земноводные —

раздельнополы (оплодотворение наружное, у некоторых форм — внутреннее). Оплодотворенные яйца откладывают в воду, где и происходит развитие личинки (головастика). Червяги (безногие) откладывают икринки на суше — во влажный мох, листья. В этом случае развитие прямое, т. е. из яйца выходит молодое животное (личиночная стадия проходит под покровами яйца). Забота о потомстве обычно не выражена. Строение головастика (личинки) заметно отличается от взрослой формы. Головастики имеют много «рыбоподобных» черт. Так, для них характерно жаберное дыхание, один круг кровообращения, двухкамерное сердце, развит орган боковой линии, отсутствуют конечности. В результате метаморфоза временные личиночные органы преобразуются в качественно иные структуры.

- Центральная нервная система организована в целом сложнее по сравнению с рыбами. В головном мозге развит настоящий свод, выражены обонятельные доли переднего мозга. Мозжечок недоразвит, поэтому амфибии не могут совершать таких быстрых и координированных движений, как рыбы. Поведение амфибий несложно и основано на безусловных рефлексах. В строении органов чувств возникает ряд изменений, связанных с выходом на сушу. Глаза приобретают подвижные веки (защита от высыхания), лучше развиты зрение, слух.

Значение земноводных состоит в том, что они поедают многих вредных беспозвоночных и сами служат пищей другим организмам.

Возникновение земноводных в эволюции сопровождалось рядом ароморфозов, определивших дальнейшее развитие позвоночных на суше:

- образование пятипалой конечности;
- формирование мешковидных легких;
- прогрессивное развитие нервной системы;
- возникновение второго круга кровообращения;
- дифференцировка мышц.

Класс пресмыкающиеся

Современные ***пресмыкающиеся***, или ***рептилии***, — широко распространенный класс позвоночных животных, насчитывающих около 7 тыс. видов, и относящихся к четырем

отрядам: *крокодилы, черепахи, чешуйчатые (змеи, ящерицы, хамелеоны), клювоголовые* (с единственным видом *гаттерия*).

Пресмыкающиеся — морфологически более разнообразная группа животных по сравнению с рыбами и земноводными, представлены различными формами, обитающими в самых разных условиях. К этому классу относятся пустынные, степные, лесные почвенные и вторично-водные формы. Строение пресмыкающихся на примере ящерицы показано на рис. 4.52.

Тело пресмыкающихся покрыто кожей, состоящей из эпидермиса и дермы. Кожа у них сухая, покрыта роговыми чешуями или щитками (у черепах и крокодилов), лишена желез (защита от потерь воды). На пальцах имеются роговые образования — когти, чего нет (за небольшим исключением) у земноводных. Периодически (например, у змей 2–4 раза в год) происходит линька, при этом старая кожа сбрасывается и замещается новой. Подкожные лимфатические мешки отсутствуют.

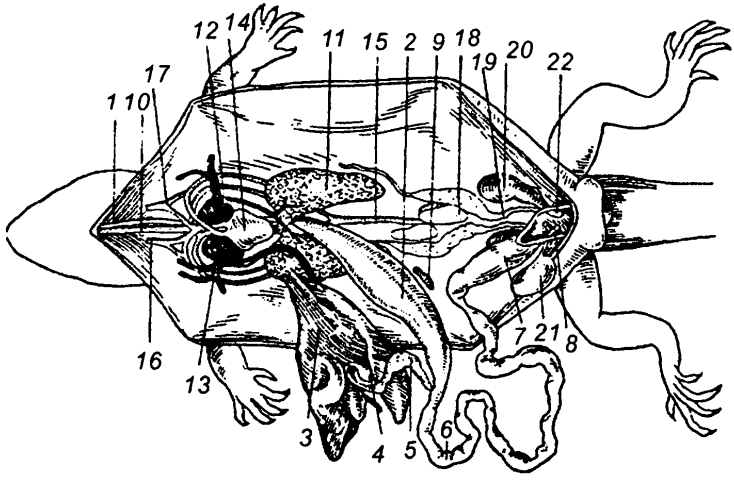


Рис. 4.52. Внутреннее строение ящерицы:
1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — печень; 4 — желчный пузырь; 5 — поджелудочная железа; 6 — двенадцатиперстная кишка; 7 — прямая кишка; 8 — клоака; 9 — селезенка; 10 — трахея; 11 — легкое; 12 — левое предсердие; 13 — правое предсердие; 14 — желудочек сердца; 15 — спинная аорта; 16, 17 — сонная артерия; 18 — семенник; 19 — семяпровод; 20 — почка; 21 — мочевой пузырь; 22 — отверстие мочеточника в клоаке

Скелет окостеневает полностью. Зубы располагаются на челюстях и не дифференцированы. По мере изнашивания старые зубы замещаются новыми. У ядовитых змей внутри зубов проходят каналы ядовитых желез (видоизменение слюнных). Яд — мощное средство, служащее для защиты и умерщвления жертв. У пресмыкающихся хорошо развит шейный отдел позвоночника, поэтому голова и шея подвижны. Развиты ребра и грудная клетка (у змей есть ребра, а грудина отсутствует). Конечности типично наземного типа, пятипалые. Панцирь черепах состоит из верхнего (карапакс) и нижнего (пластрон) щитов. Карапакс образован сросшимися ребрами, телами позвонков и костными пластинками. Пластрон возникает при сращении грудной кости, ключиц и брюшных ребер. Мускулатура более дифференцирована, чем у амфибий. Развиваются жевательные, межреберные мышцы.

- Дыхательная система представлена мешковидными легкими (развиты воздухоносные пути — трахея и бронхи). У змей сохраняется только одно правое легкое.
- Кровеносная система развивается в направлении более полного разделения артериального и венозного кровотока. Сердце трехкамерное, а у крокодилов — четырехкамерное. От желудочка отходит не единый ствол (как у земноводных), а три дугообразных сосуда: легочная артерия, правая и левая дуги аорты. Полному смешиванию крови в желудочке препятствует зачаточная перегородка. Тем не менее в большой круг поступает смешанная (артериально-венозная) кровь.
- Пищеварительный тракт имеет хорошо обособленные отделы: ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкую, толстую кишку, клоаку.

Пресмыкающиеся — это типично наземные животные, относящиеся вместе с птицами и млекопитающими к группе *амниот*.

- Органами выделения служат тазовые почки, не связанные в своем развитии с органами половой системы.
- Пресмыкающиеся раздельнополы. Оплодотворение всегда внутреннее. Развитие прямое. Самки откладывают крупные кожистые (реже известковые) яйца. Зародыш снабжен защитными провизорными органами: амнионом, хорионом (серозной оболочкой) и аллантоисом, а также запа-

сом питательных веществ (желточный мешок). Забота о потомстве обычно не развита, исключение составляют крокодилы и некоторые змеи, охраняющие кладку. Редко встречаются живородящие (точнее, яйцеживородящие) виды, например: сцинки, живородящие ящерицы. У некоторых видов наблюдается партеногенез.

Центральная нервная система пресмыкающихся по сравнению с земноводными еще более сложно устроена. В головном мозге появляются зачатки коры. Полушария разделены на правую и левую доли. Мозжечок хорошо развит. Органы чувств более совершенного строения, чем у амфибий. Глаза снабжены веками, имеется третье веко — мигательная перепонка. Хорошо развито обоняние.

Рептилии занимают все климатические зоны земного шара, кроме арктической и антарктической. Значение их в биогеоценозах заключается в том, что они служат регуляторами численности беспозвоночных и мелких позвоночных животных. Ящерицы и змеи уничтожают вредителей сельского хозяйства. Используется кожа змей, крокодилов для различных изделий. Интенсивное истребление крупных рептилий требует их охраны.

Ароморфозы на этапе возникновения пресмыкающихся следующие:

- развитие мозга, появление зачатка коры больших полушарий;
- образование вторичной почки с обратным всасыванием веществ;
- появление ячеистых легких;
- образование диафрагмы;
- прогрессивные преобразования скелета;
- развитие неполной перегородки в желудочке сердца;
- возникновение зародышевых оболочек, обеспечивающих развитие эмбриона в наземных условиях.

Класс птицы

Птицы — специализированный к полету класс высших позвоночных. Они обитают в наземно-воздушной среде, широко расселены и представлены многочисленными формами. Насчитывается более 8500 видов, объединенных в 39 отрядов (это самый многочисленный класс среди наземных

ных позвоночных). Класс птиц делится на 3 надотряда: *пингвины; бескилевые птицы (африканские страусы, киви); килегрудые (куриные, голуби, пастушки, журавли, кулики, чистики, голенастые, ястребиные, совы, попугаи, дятловые, воробьиные* и др.).

Особенности внешнего и внутреннего строения птиц связаны с их способностью к полету (рис. 4.53, 4.54). Нелетающие формы (например, страусы, пингвины) вторично утратили эту способность, но сохранили общие для птиц черты организации. Размеры и масса птиц очень разнообразны: от 2 г (колибри) до 90 кг (страусы).

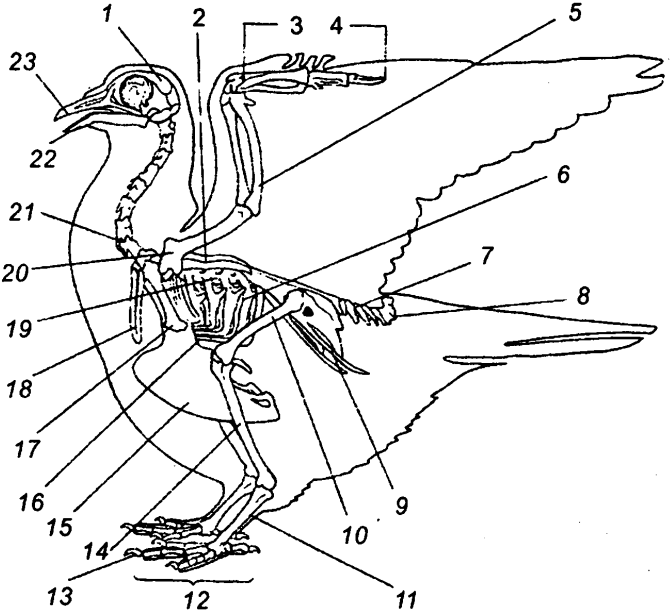


Рис. 4.53. Скелет птицы (голубя):
1 — череп; 2 — лопатка; 3, 4 — кисть; 5 — предплечье; 6 — ребра; 7 — хвостовые позвонки; 8 — копчиковая кость; 9 — таз; 10 — бедро; 11 — цевка; 12 — стопа; 13 — пальцы стопы; 14 — голень; 15 — киль; 16 — грудина; 17 — воронья кость; 18 — ключица; 19 — грудные позвонки; 20 — плечо; 21 — шейные позвонки; 22 — нижняя челюсть; 23 — верхняя челюсть

Тело у птиц округлое, имеет обтекаемую форму, голова небольшая. Кожа тонкая, сухая, почти лишена желез (за исключением копчиковой, выделяющей маслянистый секрет, которым птицы смазывают оперение) и покрыта перьями.

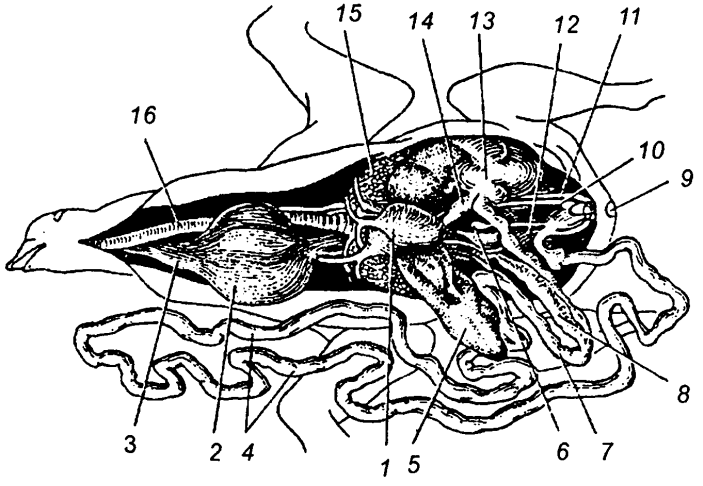


Рис. 4.54. Внутреннее строение птицы:
1 — сердце; 2 — зоб; 3 — пищевод; 4 — тонкая кишка; 5 — печень; 6 — семенники; 7 — двенадцатиперстная кишка; 8 — поджелудочная железа; 9 — клоака; 10 — семяпровод; 11 — мочеточник; 12 — почки; 13 — мускульный желудок; 14 — железистый желудок; 15 — легкие; 16 — трахея

Морфологически перо представляет собой видоизмененную роговую чешую рептилий. Настоящие чешуи сохраняются у птиц на ногах. В зависимости от строения и выполняемых функций различают контурные (кроющие, маховые, рулевые), пуховые перья и пух.

Скелет птиц легкий и прочный. Череп с крупными глазницами. Челюсти узкие и тонкие, без зубов, покрыты роговым веществом (роговые чешуи — клюв). Шея длинная и очень подвижная. Позвонки грудного отдела неподвижно срастаются друг с другом, в результате чего образуется спинная кость. Хорошо развита грудная клетка. Грудина имеет выраженный киль — место прикрепления мощных грудных мышц, обеспечивающих движения крыла (нелетающие птицы — страусы — не имеют киля). Ключицы срастаются в вилочку. Передняя конечность преобразована в крыло, причем развиты только 3 пальца без когтей. Пояс задних конечностей представлен тазовыми костями, сочленяющимися с крестцовыми позвонками. Позвонки поясничного и крестцового отдела срастаются между собой (такое образование называ-

ют *сложным крестцом*, служащим опорой задним конечностям). Таз у птиц открытый и широкий, что позволяет откладывать довольно крупные яйца. Задняя конечность состоит из бедренной кости, голени и цевки (дополнительный рычаг, необходимый для взлета или посадки). Пальцев на ногах 4 (у африканских страусов — только 2), причем (чаще) 3 направлены вперед, а 1 палец назад.

- Мышечная система птиц более дифференцирована, чем у рептилий, имеет ряд особенностей. Крупные мышцы, приводящие в движение конечности, располагаются на туловище, а к конечностям идут сухожилия. Основная масса мускулатуры сосредоточена на груди (мышцы, движущие крыло).

Для птиц характерно сложное поведение. Они образуют устойчивые семейные пары, в которых функции самца и самки различны, собирают запасы на зиму, совершают миграции. У птиц сложный брачный ритуал, забота о потомстве, способность к обучению, накопление индивидуального опыта.

- Дыхательная система очень своеобразна и представлена губчатыми легкими и отходящими от бронхиол тонкостенными воздушными мешками. Часть из них помещается между внутренними органами, а другая часть — в трубчатых костях. У птиц вентиляция легких осуществляется как при вдохе, так и при выдохе. Это физиологическое явление называют *двойным дыханием*. При вдохе воздух проходит через легкие и попадает в воздушные мешки (но газообмен происходит только в легких). При выдохе воздух, насыщенный углекислым газом, выталкивается из легких, а из воздушных мешков устремляется резервный запас воздуха, богатого кислородом.

- В состав кровеносной системы входят сердце и сосуды. *Сердце четырехкамерное* (2 предсердия и 2 желудочка), при этом камеры левой части сердца заполнены артериальной кровью, правой части — чисто венозной кровью. В большой круг кровообращения артериальная кровь поступает только по одному сосуду — правой дуге аорты, отходящей от левого желудочка, снабжающего тело птиц максимально насыщенной кислородом кровью. В малый (легочный) круг венозная кровь поступает по легочной артерии,

отходящей из правого желудочка. Все птицы — теплокровные животные (имеют постоянно высокую температуру тела).

• Интенсивная и разнообразная двигательная активность птиц сопряжена с большой затратой энергии. Пищеварительная система сложно устроена, способствует быстрому перевариванию пищи и выведению остатков наружу. Пищевод ведет в зоб, где пища накапливается и подвергается начальной химической обработке. Поскольку зубы у птиц отсутствуют, желудок состоит их двух отделов: железистого и мускулистого (в этом отделе пища измельчается). Зерноядные птицы заглатывают песчинки и мелкие камешки (гастролиты), выполняющие функцию жерновов. Кишечник длинный, его задний отдел открывается в клоаку. У птенцов стенка клоаки образует небольшой вырост — фабрициеву сумку (лимфоидный орган).

• Выделительная система представлена тазовыми почками, при этом мочевой пузырь отсутствует (исключение составляют африканские страусы), а мочеточники открываются непосредственно в клоаку. Конечный продукт белкового обмена — мочевая кислота (как и у пресмыкающихся). Потери воды при мочевыделении невелики, потребности птиц в воде ограничены.

• Птицы — раздельнополые яйцекладущие животные. Мужские половые железы (семенники) парные, их увеличение в размерах носит сезонный характер и наступает в период размножения (обычно стимулирующим фактором является продолжительность светового дня). У самок развиты только левый яичник и левый яйцевод. Оплодотворение внутреннее, ему предшествуют брачные игры. Яйца крупные, имеют 3 оболочки: скорлуповую (известковую), пергаментную и белочную. На тупом конце яйца развита воздушная камера. Птицы — типичные амниоты, поэтому зародыш снабжен амниотической и серозной оболочками, а также аллантоисом. Все птицы проявляют заботу о потомстве (насиживание яиц). Различают следующие пути постэмбрионального развития птенцов по степени их зрелости: *гнездовой* (рождаются беспомощные, голые, слепые птенцы, с непостоянной температурой тела: воробьиные, дятлы, стрижи, голуби) и *выводковый* (рождаются самостоятельные зрячие птенцы, способные ходить, клевать корм, покрытые густым пухом: страусы, куриные, гусиные, дрофы).

• Птицы отличаются высоким уровнем развития нервной и сенсорной систем. Головной мозг увеличивается в размерах и составляет в среднем 5–8% от массы всего тела. Хорошо развит мозжечок, регулирующий в основном координацию сложных движений во время полета. Передний мозг имеет крупные полушария и зрительные доли. Обонятельные доли невелики. Большая часть переднего мозга образована полосатыми телами. Развит первичный свод (древняя кора). От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов. Орган зрения представлен крупными глазами с веками, причем глаза птиц обладают двойной аккомодацией (изменяются кривизна хрусталика и его расстояние до сетчатки). Острота зрения очень большая (различают цвета и оттенки). Орган слуха представлен наружным, средним и внутренним ухом. Ушные раковины отсутствуют.

Из наземных позвоночных птицы наиболее широко распространены, они — обязательный компонент практически любого биогеоценоза, выступают в роли регуляторов численности насекомых, паукообразных, истребляют мелких грызунов, служат опылителями растений (колибри), распространяют семена, являются объектом промысла.

Возникновение птиц в эволюции сопровождалось следующими ароморфозами:

• прогрессивное развитие нервной системы (кора, мозжечок);

• появление четырехкамерного сердца с полным разделением артериального и венозного кровотока;

• формирование губчатых легких;

• возникновение теплокровности.

Класс млекопитающие, или звери

Млекопитающие — теплокровные наземные позвоночные животные, характеризующиеся живорождением и вскармливанием детенышей молоком. Это самая морфологически разнообразная группа современных животных. В настоящее время этот класс включает около 5 тыс. видов и делится на 3 подкласса.

Первозвери (клоачные) — группа примитивных млекопитающих, откладывающих яйца и распространенных в Австралии (отряд однопроходные: утконос, ехидна). Челюсти превращены в клюв, одетый роговым чехлом. Имеют клоа-

ку, как у птиц и рептилий. Протоки млечных желез открываются на железистых полях. У взрослых особей зубов нет. Имеют волосяной покров, но температура тела низкая и непостоянная.

Сумчатые (отряд сумчатые: кенгуру, сумчатый волк, сумчатая белка, американский опоссум) — низшие млекопитающие, у которых очень слабо развита плацента. После короткого периода внутриутробного развития у них рождаются слаборазвитые детеныши, последующее их развитие продолжается в кожистой сумке на брюхе, в полость которой открываются соски.

Плацентарные (высшие звери) — самая многочисленная и высокоорганизованная группа современных млекопитающих, распространенных на всех материках и в самых различных условиях (насекомоядные, рукокрылые, приматы, лемуры, неполнозубые, грызуны, зайцеобразные, парнокопытные, непарнокопытные, хищные, китообразные и др.). Млекопитающие очень разнообразны по строению и размерам: от 2 г (землеройка) до 120 т и более (синий кит). Среди них есть наземные, летающие, водные, полуводные, почвенные виды. В целом характерен высокий уровень организации. Внутреннее строение млекопитающего показано на рис. 4.55.

Кожа имеет более сложное строение, богата потовыми и сальными железами. Млечные железы (видоизмененные потовые) секретируют молоко, которым самки вскармливают детенышей. Характерной особенностью является развитие волосяного (шерстного) покрова. У некоторых представителей класса он слабо выражен или полностью редуцирован (у китообразных). Шерстный покров и подкожный жир (у китов, тюленей) способствуют сохранению тепла в теле. Эпидермис образует у млекопитающих различные производные: волосы и роговые образования — когти, ногти у приматов, копыта носорогов, роговые чехлы у быков и буйволов, китовый ус, чешуи панголинов, иглы ежей, ехидн и дикобразов. На лицевой части головы (в надбровной области и на верхней губе) сидят редкие чувствительные волоски (вибриссы, или усы).

Тело млекопитающих состоит из 4 отделов: головы, шеи, туловища и хвоста. Конечности располагаются не по бокам (как у пресмыкающихся), а под телом. Скелет млекопита-

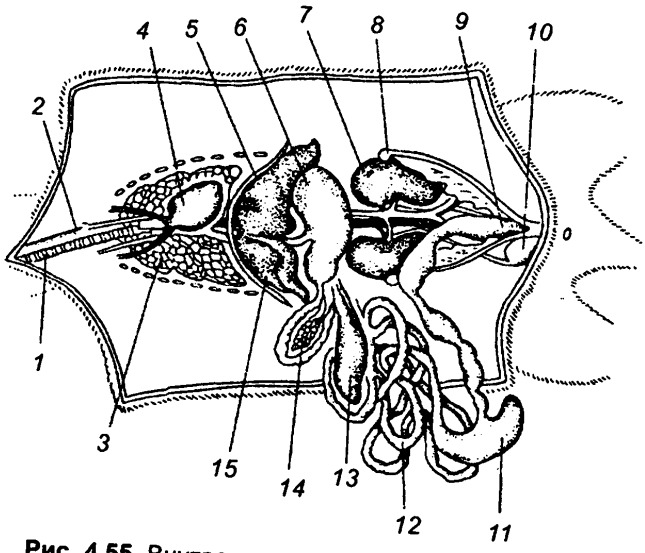


Рис. 4.55. Внутреннее строение млекопитающего:
1 — трахея; 2 — пищевод; 3 — легкое; 4 — сердце; 5 — диафрагма; 6 — желудок; 7 — почка; 8 — яичник; 9 — прямая кишка; 10 — мочевой пузырь; 11 — слепая кишка; 12 — кишечник; 13 — селезенка; 14 — поджелудочная железа; 15 — печень

ющих состоит из тех же основных отделов, что и скелет других наземных позвоночных. Череп характеризуется значительным развитием лицевого отдела. Челюсти обычно массивные. Зубы помещаются в альвеолах челюстей, при этом корень погружен в альвеолу, а коронка возвышается над десной. Особенностью млекопитающих является *дифференцированная зубная система* (4 типа зубов): резцы, клыки, предкоренные и коренные зубы. Соотношение названных типов в зубной системе строго постоянно и определяется характером питания животных. На затылочной кости черепа помещаются 2 мыщелка (вместо одного, как у птиц и пресмыкающихся), с помощью которых череп сочленяется с первым шейным позвонком — атлантом.

Позвоночный столб включает следующие отделы: шейный, грудной, поясничный, крестцовый (не выражен у китообразных и сирен из-за редукции пояса задних конечностей) и хвостовой. В шейном отделе количество позвонков постоянно и равно 7 (независимо от длины шеи). Исключение составляют ленивцы (6–10) и ламантины (6 позвонков).

Развита грудная клетка. У рукокрылых (летучие мыши) и некоторых насекомоядных грудина имеет выраженный киль, подобно птицам. Это связано со значительным развитием грудной мускулатуры и большой нагрузкой, приходящейся на передние конечности. Пояса конечностей и свободные конечности имеют типичное для наземных позвоночных строение. Однако в связи с разнообразием условий обитания детали строения различны.

- Мышечная система очень дифференцирована. Характерно наличие диафрагмы. Развита подкожная мускулатура, мимическая (у приматов).
- Пищеварительная система сложно устроена, разделена на четко выраженные отделы. Начальным ее отделом является предротовая полость, образованная мягкими губами и щеками. Особенности организации пищеварительной системы связаны с характером питания и отличаются у представителей различных систематических групп. Например, хищные и всеядные формы имеют простой желудок и относительно короткий кишечник, растительноядные млекопитающие (особенно жвачные копытные) обладают сложным многокамерным желудком и длинной слепой кишкой. У всех групп хорошо развиты пищеварительные железы: слюнные, желудочные, кишечные, печень и поджелудочная железа. Прямая кишка открывается самостоятельным заднепроходным отверстием (анусом). Исключение представляют низшие однопроходные млекопитающие (утконос, ехидна), имеющие клоаку.
- Дыхательная система образована глоткой, гортанью, трахеей, бронхами и альвеолярными легкими. Брюшная и грудная полости тела разделены мышцей — *диафрагмой*. Вентиляция легких имеет существенное значение для теплорегуляции.
- Кровеносная система характеризуется (как и у птиц) полным разделением артериального и венозного кровотока. Сердце четырехкамерное, из левого желудочка отходит крупная артерия (аорта), поставляющая артериальную кровь в большой круг кровообращения. В малый (легочный) круг венозная кровь поступает по легочной артерии, отходящей от правого желудочка. Характерны высокий уровень обмена веществ и постоянная температура тела — *теплокровность*.
- Выделительная система представлена парными тазовыми почками, отходящими от них мочеточниками, впада-

ющими в мочевой пузырь. Из организма моча выводится по мочеиспускательному каналу. Конечный продукт белкового обмена — мочевина.

- Млекопитающие — раздельнополые животные. Оплодотворение всегда внутреннее. В половой системе самок влагалище ведет в матку — особый мышечный орган. Зародыш развивается в организме матери (кроме однопроходных, откладывающих яйца, подобно рептилиям). Питание эмбрионов осуществляется с помощью *плаценты* (детского места) — специфического для высших млекопитающих образования, возникающего в результате срастания двух зародышевых оболочек — аллантоиса и серозы. В месте срастания формируется губчатое тело — хорион, образующий ворсинки, проникающие в эпителий матки. Здесь кровеносные сосуды детского и материнского организмов сплетаются, и зародыш получает необходимые для своего развития кислород и питательные вещества из организма матери. Все млекопитающие проявляют заботу о потомстве, выражающуюся в защите детенышей и вскармливании их молоком. Иногда наряду с самкой заботу проявляет и самец, но чаще самцы не принимают в этом участия и даже могут быть опасны для детенышей (у многих кошек, медведей, куниц). Если животные ведут стадный образ жизни, то в процессе ухаживания за потомством принимают участие все зрелые самки. Это встречается, например, у слонов, китообразных, приматов и некоторых других.

- Нервная система млекопитающих наиболее развита и сложно устроена по сравнению с предыдущими группами животных. Млекопитающие способны к индивидуальному обучению путем образования сложных условных рефлексов, передаче накопленного опыта потомству, для них характерно сложное поведение. Это обусловлено развитием структур головного мозга, главным образом коры больших полушарий. Развивается вторичный мозговой свод — неопаллиум. Старая кора (архипаллиум) сдвигается и подворачивается внутрь (так называемый *гиппокамп*). В новой коре развиваются ассоциативные центры зрения и слуха. Поскольку у млекопитающих обычно хорошо развито обоняние, это приводит к увеличению обонятельных долей переднего мозга. Поверхность коры увеличена за счет развития борозд и извилин. У представителей низших отрядов (насекомоядные,

рукокрылые и др.) поверхность мозга остается гладкой. Выделяются крупная продольная (сильвиева) и поперечная (роландова) борозды. У приматов и человека появляется еще большая поперечная борозда. Средний мозг образован четверохолмием (со зрительными и слуховыми буграми). Мозжечок имеет большие размеры, состоит из двух полушарий, что связано со сложным характером движений. От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов. Органы чувств представлены: органами зрения (глаза лишены мигательных перепонок), обоняния, осязания, вкуса и слуха. Слуховой аппарат состоит из наружного (ушная раковина и наружный слуховой проход, упирающийся в барабанную перепонку), среднего (полость среднего уха) и внутреннего уха (представлено улиткой, внутри которой помещается кортиев орган со слуховыми рецепторами). Передача колебаний барабанной перепонки к улитке внутреннего уха осуществляется с помощью трех слуховых косточек: молоточка, наковальни и стремечка. Развитие этих косточек связано с появлением вторичного челюстного сустава. Спинной мозг имеет типичное для позвоночных строение. Ряд животных обладают способностью к эхолокации (дельфины, летучие мыши, тюлени).

В целом для класса млекопитающих характерна широкая и совершенная адаптация к разным условиям жизни, местообитаниям. Хозяйственное значение млекопитающих исключительно велико. Многие виды — объект охоты с целью получения мяса и пушнины.

Эволюция млекопитающих сопровождалась рядом следующих ароморфозов:

- высокое развитие нервной системы (сложные формы поведения);
- дифференцировка позвоночника на отделы, перемещение конечностей под тело;
- возникновение органов, обеспечивающих развитие зародыша в теле матери и выкармливание детенышей молоком;
- появление шерстного покрова;
- полное разделение кругов кровообращения, возникновение теплокровности;
- возникновение альвеолярных легких.

Сравнительная характеристика основных классов типа хордовых представлена в табл. 4.5.

Таблица 4.5

Сравнительная характеристика основных классов типа хордовых

Ланцетники	Рыбы	Земноводные	Пресмыкающиеся	Птицы	Млекопитающие
Строение тела: отделы тела					
Туловище, хвост, плавник	Голова, туловище, хвост, плавники	Голова, туловище, передние и задние конечности, м.б. хвост	Голова, шея, туловище, хвост, передние и задние конечности	Голова, шея, туловище, хвост, крылья, ноги	Голова, шея, туловище, хвост, передние и задние конечности
Покров тела					
Однослойный эпидермис, бесструктурный кориум	Кожа, костные чешуи, слизистые железы	Кожа, многоклеточные слизистые железы	Кожа сухая, линяющая, роговые чешуи, панцирь	Кожа сухая, роговые перья	Кожа, потовые, сальные, млечные железы, волосы (роговое вещество)
Скелет: туловище					
Хорда	Череп и отделы позвоночника: туловищный, хвостовой, ребра	Череп и отделы позвоночника: туловищный, крестцовый, хвостовой	Череп и отделы позвоночника: шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой; грудная клетка (исключение: змеи, черепахи)		
Конечности					
Нет	Пояса парных конечностей: плечевой и тазовый, плавники	Пояса передних и задних конечностей, свободные конечности (у птиц передние конечности – крылья)			

Продолжение табл. 4.5

Ланцетники	Рыбы	Земноводные	Пресмыкающиеся	Птицы	Млекопитающие
Пищеварительная система					
Пищеварительный канал: рот, глотка, кишечная трубка, печень, анус	Рот, глотка, пищевод, желудок, печень, поджелудочная железа, кишечник, анус (плават. пузырь – вырост кишечника)	То же (вместо ануса – клоака)			То же (вместо клоаки – анальное отверстие, клоака – у однопроходных); слюнные железы
Кровеносная система					
1 круг кровообращения, холоднокровные		2 круга кровообращения, холоднокровные		2 круга кровообращения, теплокровные	
Сердце					
Нет	двухкамерное	трехкамерное	трехкамерное, с неполной перегородкой	четырехкамерное	
Дыхательная система					
Жаберные щели в глотке	Жабры	Кожа, легкие (у личинок – жабры)	Легкие	Легкие, воздушные мешки	Легкие
Выделительная система					
Выделительные трубочки в каждом сегменте – метанефридии	2 туловищные почки, мочеточники, мочевой пузырь, мочевое отверстие	2 туловищные почки, мочеточники, мочевой пузырь, клоака	Тазовые почки, мочеточники, мочевой пузырь, клоака	Тазовые почки, мочеточники, клоака (нет мочевого пузыря)	Почки, мочеточники, мочевой пузырь

Окончание табл. 4.5

Ланцетники	Рыбы	Земноводные	Пресмыкающиеся	Птицы	Млекопитающие
Нервная система					
Нервная трубка	Головной и спинной мозг, нервы (спинной мозг – в спинномозговом канале позвоночника)		Головной и спинной мозг, нервы. Кора больших полушарий	Головной и спинной мозг, нервы. Центры зрения и движения в коре мозга	То же. Развита кора гол. мозга с извилинами и центрами органов чувств и регуляции инстинктов
Органы чувств					
Щупальца, светочувствительные глазки, осязание по всей коже	Глаза, органы слуха, осязания (боковая линия), обоняния, равновесия	Глаза, органы слуха, осязания, обоняния, вкуса			Глаза, уши, органы осязания (вибриссы), обоняния, вкуса
Размножение, развитие					
Яичники и семенники расположены посегментно. Наружное оплодотворение. Развитие зародыша в воде	В парных или непарных яичниках – икра (яйцеклетки), в семенниках (молоках) – сперматозоиды. Наружное оплодотворение	В парных яичниках – икра (яйцеклетки), в семенниках – сперматозоиды. Наружное оплодотворение. Развитие головастика в воде	В парных яичниках – яйца, в семенниках – сперматозоиды. Внутреннее оплодотворение. Развитие зародыша в воздушной среде и организме матери	В 1 яичнике – яйца, в семенниках – сперматозоиды. Внутреннее оплодотворение. Развитие зародыша в воздушной среде	В парных яичниках – яйцеклетки, в семенниках – сперматозоиды. Внутреннее оплодотворение. Развитие зародыша у плацентарных – в матке, вскармливание молоком

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 4

1. Чем отличаются грибы от растений?

1) отсутствием хлорофилла и гетеротрофным способом питания;
2) наличием в клетках гликогена как запасного питательного вещества;
3) наличием хитиноподобного вещества в оболочке клеток;
4) наличием грибницы (мицелия).

2. По каким признакам отличают царство грибов от царства животных?

1) ведут прикрепленный образ жизни;
2) имеют неограниченный рост;
3) имеют твердую клеточную стенку;
4) размножаются спорами;
5) отсутствуют органы и ткани, тело представлено мицелием.

3. В чём проявляется усложнение папоротников по сравнению с мхами? Приведите не менее трёх признаков.

1) у папоротников появились корни;
2) у папоротников, в отличие от мхов, сформировалась развитая проводящая ткань;
3) в цикле развития папоротников бесполое поколение (спорофит) преобладает над половым (гаметофитом), который представлен заростком.

4. Чем отличается семя сосны от споры папоротника и в чём их сходство?

1) семя, в отличие от одноклеточной споры, многоклеточное образование, состоящее из зародыша и запаса питательных веществ;
2) спора имеет гаплоидный набор хромосом и даёт начало гаметофиту (заростку), а зародыш семени диплоидный и даст начало спорофиту (взрослому растению);
3) семя, как и спора, обеспечивает размножение и расселение растений.

5. Какие приспособления к жизни на суше сформировались у растений в процессе эволюции? Приведите не менее трёх примеров.

1) расчленение тела на вегетативные органы и наличие разнообразных тканей;
2) совершенствование проводящей системы, обеспечивающей быстрое передвижение веществ в растении;
3) переход к семенному размножению;
4) независимость процесса полового размножения от воды.

6. По каким признакам растения семейств Лилейные и Злаки относят к классу Однодольные? Укажите не менее 4-х признаков.

1) семя с одной семядолей;
2) мочковатая корневая система;
3) простые листья с параллельным или дуговым жилкованием;
4) цветок трехчленного типа с простым околоцветником.

7. Найдите ошибки в приведенном тексте. Укажите номера предложений, в которых сделаны ошибки, исправьте их.

1. Плоские черви — это трехслойные животные. 2. К типу Плоские черви относят белую планарию, человеческую аскариду и печеночного сосальщика. 3. Плоские черви имеют вытянутое уплощенное тело. 4. У них более развита нервная система, чем у кольчатых червей. 5. Плоские черви — раздельнополые животные, откладывают яйца.

Ошибки допущены в предложениях:

1) 2 — к типу Плоские черви не относят человеческую аскариду. Это круглый червь;
2) 4 — у плоских червей нервная система развита слабее, чем у кольчатых червей;
3) 5 — Плоские черви гермафродиты.

8. Чем отличается кровеносная система членистоногих от кровеносной системы кольчатых червей? Укажите не менее 3-х признаков, которые доказывают эти отличия.

1) у членистоногих кровеносная система незамкнутая, а у кольчатых червей — замкнутая;
2) у членистоногих имеется сердце на спинной стороне;
3) у кольчатых червей сердца нет, его роль выполняют кольцевые сосуды.

9. Один из ароморфозов у насекомых — появление трахейного дыхания. Каково строение трахей и их значение в жизни насекомых?

1) трахеи — система разветвлённых трубочек, пронизывающих тело насекомого, начинаются дыхальцами;
2) кислород из воздуха быстро поступает по трахеям непосредственно к тканям и органам;
3) это обеспечивает интенсивный обмен веществ и снабжение организма энергией.

10. Чем костные рыбы отличаются от хрящевых? Назовите не менее 3-х отличий.

1) наличием костного скелета;
2) имеют плавательный пузырь;
3) жабры прикрыты жаберными крышками.

11. Какие ароморфозы позволили древним земноводным освоить сушу?

1) появление легочного дыхания;
2) формирование расчлененных конечностей;
3) появление трехкамерного сердца и двух кругов кровообращения.

12. Почему крокодилов и водных черепах относят к классу Пресмыкающиеся? Укажите не менее 4-х признаков.

1) у этих животных кожа сухая, покрыта роговыми или костными пластинками;
2) они дышат кислородом воздуха с помощью лёгких;
3) клетки тела снабжаются смешанной кровью, в желудочке сердца неполная перегородка (у крокодилов — полная перегородка);
4) размножаются на суше, оплодотворение внутреннее, яйца с большим запасом питательных веществ.

13. Какие ароморфозы позволили птицам широко распространиться в наземно-воздушной среде обитания? Укажите не менее трех примеров.

1) особенности строения и функций, связанные с полетом: полые кости, превращение передних конечностей в крылья, быстрое переваривание пищи и др.;
2) особенности, обеспечивающие высокий уровень обмена веществ и теплокровность: 4-х камерное сердце, особое строение органов дыхания, потребление большого количества пищи и др.;
3) развитие центральной нервной системы, сложное поведение (перелеты, забота о потомстве и др.).

14. Какие ароморфозы обеспечили теплокровность млекопитающим? Укажите не менее 3-х ароморфных признаков.

1) 4-х камерное сердце;
2) альвеолярные лёгкие;
3) волосяной покров.

15. Какие функции выполняют кожные железы млекопитающих?

1) потовые — выделяют воду, конечные продукты обмена веществ и соли, участвуют в терморегуляции;
2) сальные — смазывают волосы и кожу, придавая ей эластичность;
3) пахучие — выполняют сигнальную функцию;
4) млечные — образуют молоко.

Раздел 5. ЧЕЛОВЕК И ЕГО ЗДОРОВЬЕ

Анатомия, физиология и гигиена человека составляют основу современной медицины. Развитие этих наук помогает медицине разрабатывать эффективные методы лечения нарушений деятельности жизненно важных органов человеческого организма и вести эффективную борьбу с инфекционными заболеваниями.

Анатомия человека — наука, изучающая строение, форму человеческого организма, его органов и образующих их тканей с учетом возрастных, половых и индивидуальных особенностей. Она выявляет взаимосвязь между формой, структурой органов и их функциями и строением тела человека в целом.

Физиология человека — наука, изучающая процессы жизнедеятельности (функции) и механизмы их регулирования в клетках, тканях, органах, системах органов и целостном организме человека.

Гигиена человека — наука, изучающая влияние разнообразных факторов окружающей среды и производственной деятельности на здоровье человека, его работоспособность, продолжительность жизни.

5.1. Строение и жизнедеятельность тканей, органов и систем органов человека

Целостность многоклеточного организма обеспечивается структурным соединением всех частей организма (клеток, тканей, органов и др.), взаимосвязью всех частей организма при помощи жидкостей, циркулирующих в его сосудах, полостях и пространствах (гуморальная связь), а также

нервной системы, которая регулирует все процессы организма (нервная связь). Определяющим (детерминирующим) началом организма является генотип, а регулирующими системами — нервная и эндокринная. Понятие целостности организма человека включает в себя единство психического и соматического. Она является функцией головного мозга, представляющего наиболее высокоразвитую и особым образом организованную материю, способную мыслить.

ТКАНИ состоят из клеток и неклеточных образований (межклеточное вещество), однородных по происхождению, строению и функции.

Все разнообразие тканей организма человека и животных может быть сведено к четырем типам: *эпителиальные*, или пограничные, ткани; *соединительные*, или ткани внутренней среды организма; *мышечные*, сократимые ткани и ткани *нервной системы*.

Эпителиальная ткань — пограничная ткань, покрывающая организм снаружи, выстилающая внутренние полости и органы, входящая в состав печени, легких, желез.

Клетки эпителиальной ткани располагаются в виде пласта (рис. 5.1–5.6). Особенностью клеток эпителия является их *полярность*, так, различают верхнюю часть клетки (апикальную) и нижнюю часть (базальную). Эпителиальные клетки обладают высокой способностью к регенерации (восстановлению). В эпителиальной ткани отсутствуют кровеносные сосуды, питание клеток происходит диффузно через базальную пластинку, состоящую из коллагеновых волокон нижележащих тканей.



Рис. 5.1. Однослойный плоский эпителий

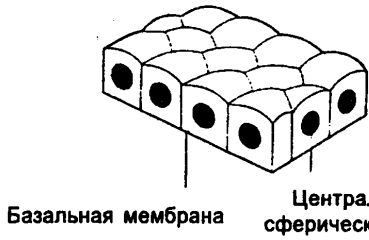


Рис. 5.2. Кубический эпителий



Рис. 5.3. Цилиндрический эпителий

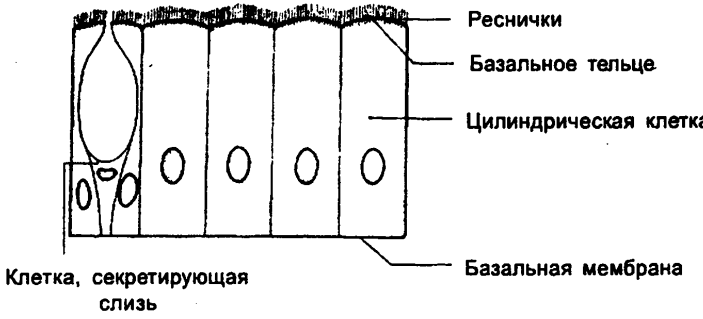


Рис. 5.4. Однослойный мерцательный эпителий

Классификация эпителия по *форме клеток:*

- Плоский эпителий.
- Кубический эпителий.
- Цилиндрический эпителий.

Классификация эпителия по *взаимному расположению клеток:*

Однослойный эпителий (все клетки располагаются в виде одного слоя пласта, либо касаются базальной мембраны).

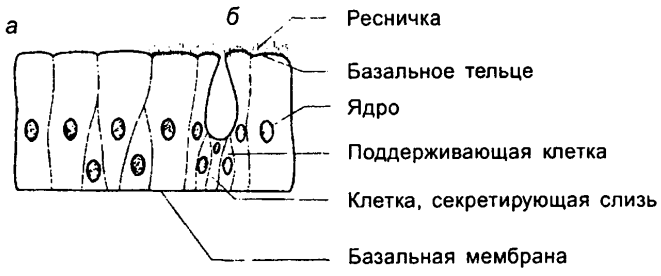


Рис. 5.5. Псевдомногослойный эпителий:
а — цилиндрический, б — мерцательный

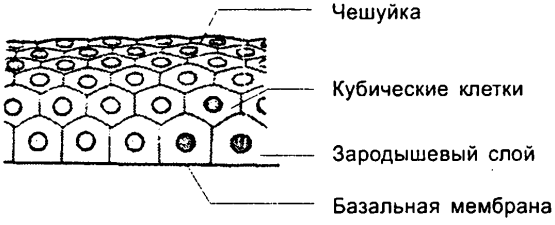


Рис. 5.6. Многослойный ороговевающий эпителий

- Однорядный эпителий (ядра всех клеток расположены на одном уровне).
- Многорядный эпителий (ядра всех клеток расположены на разных уровнях).

Многослойный эпителий (не все клетки касаются базальной мембраны).

Классификация эпителия по *локализации в организме* и *выполняемым функциям:*

- Покровный эпителий (эпителий кожи).
- Эпителий паренхимы внутренних органов (эпителий легкого, печени).
- Железистый эпителий (эпителий желез, секретирующих различные вещества).
- Эпителий слизистых оболочек (выстилает полые органы, покрытые слизью, например, всасывающий эпителий кишечника).

Эпителий серозных оболочек (выстилает стенки полостей тела, например, перикардиальной, брюшной, плевральной).

Таким образом, ***эпителиальной ткани*** присущи следующие ***функции:***

- покровная;
- защитная;
- трофическая (питательная);
- секреторная.

Ткани внутренней среды представлены кровью, лимфой и соединительной тканью. Особенностью организации соединительной ткани является наличие, наряду с клеточными элементами, большого количества ***межклеточного вещества***, представленного *основным веществом* и *волокнистыми структурами* (образованы фибриллярными белками — коллагеном, эластином и др.).

Соединительная ткань в свою очередь классифицируется на:

- собственно соединительную;
- хрящевую;
- костную.

Собственно соединительная ткань формирует прослойки внутренних органов, подкожную клетчатку, связки, сухожилия и др. Собственно соединительная ткань подразделяется на *волокнистую* и соединительную ткань с особыми свойствами, к которой относятся *ретикулярная, пигментная, жировая* и *слизистая ткани.* Волокнистая ткань представлена рыхлой неоформленной соединительной тканью, сопровождающей кровеносные сосуды, протоки, нервы, отделяющей органы друг от друга и от полостей тела, образующей при этом строму органов, а также плотной оформленной и неоформленной соединительной тканью, образующей связки, сухожилия, фасции, фиброзные перепонки и эластическую ткань.

Хрящевая ткань образована клетками хондроцитами и межклеточным веществом повышенной плотности (рис. 5.7). Хрящи выполняют опорную функцию и входят в состав различных частей скелета. Хрящевая ткань образует следующие виды хряща:

- гиалиновый хрящ (локализован на суставных поверхностях костей, концов ребер, трахеи, бронхов);
- волокнистый хрящ (локализован в межпозвоночных дисках);
- эластический хрящ (входит в состав надгортанника, ушных раковин).

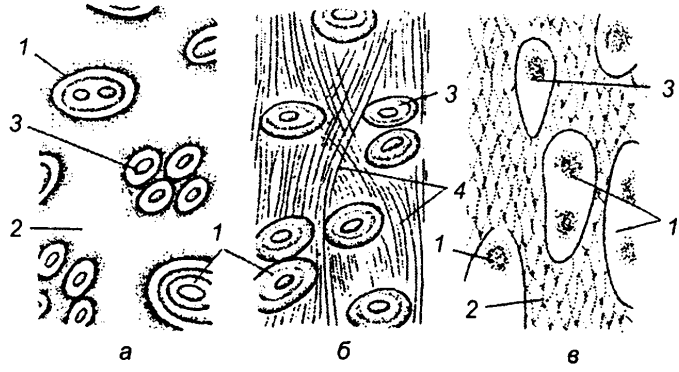


Рис. 5.7. Виды хрящевой ткани:
а — гиалиновая; б — эластическая; в — волокнистая; 1 — хондробласты; 2 — межклеточное вещество; 3 — группы хондроцитов (зрелые хрящевые клетки); 4 — эластические волокна

Костная ткань формирует различные кости скелета, прочность которых обусловлена отложением в них нерастворимых кальциевых солей. Так, костная ткань участвует в минеральном обмене организма. Кроме того, костная ткань определяет форму тела. Она состоит из клеток, которыми являются остеоциты, остеобласты и остеокласты, и из межклеточного вещества, содержащего коллагеновые волокна кости и костное основное вещество, где откладываются минеральные соли, составляющие до 70% от общей массы кости. Благодаря такому количеству солей костное основное вещество характеризуется повышенной прочностью.

Костная ткань (рис. 5.8) подразделяется на *грубоволокнистую*, или ретикулофиброзную, характерную для зародышей и молодых организмов, и *пластинчатую ткань*, составляющую кости скелета, которая в свою очередь делится на *губчатую*, содержащуюся в эпифизах костей, и *компактную*, находящуюся в диафизах трубчатых костей.

Функции соединительной ткани следующие:

- опорная;
- защитная (предохраняет органы от повреждений, вирусов, микроорганизмов);
- трофическая (питательная).

Мышечная ткань. Клетки мышечной ткани (рис. 5.9) обладают особыми свойствами возбудимости, сократимости, проводимости.

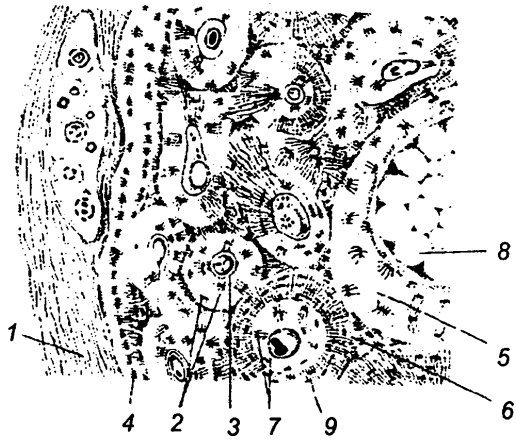


Рис. 5.8. Строение пластинчатой костной ткани (поперечный шлиф):
1 — надкостница; 2 — пластинки остеона; 3 — каналы остеона (гаверсовы каналы); 4 — наружные главные пластинки; 5 — внутренние главные пластинки; 6 — вставочные пластинки; 7 — остеоциты; 8 — костномозговая полость; 9 — остеон

Различают три типа мышечной ткани в организме:

- гладкая;
- поперечно-полосатая;
- сердечная.

Гладкая мышечная ткань образует мускулатуру внутренних органов, входит в состав стенок кровеносных и лимфатических сосудов. Гладкомышечные клетки имеют веретенообразную форму, содержат одно ядро и не имеют поперечной исчерченности. Гладкие мышцы иннервируются вегетативной нервной системой и осуществляют относительно медленные движения и тонические сокращения.

Поперечно-полосатая мышечная ткань формирует скелетную мускулатуру, а также мышцы языка, глотки, начальной части пищевода. Структурно-функциональной единицей поперечно-полосатой мышечной ткани является ***мышечное волокно*** — длинная многоядерная клетка с поперечной исчерченностью, обусловленной определенным составом и расположением мышечных белков (актин, миозин и др.), участвующих в мышечном сокращении. Скелетные мышцы содержат множество независимо сокращающихся волокон. Поперечно-полосатые мышцы сокращаются в ответ на

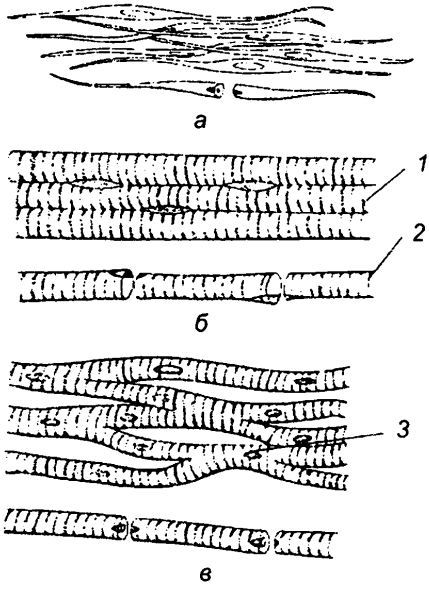


Рис. 5.9. Типы мышечной ткани и элементы строения:
а — гладкомышечные клетки; б — поперечно-полосатые мышечные волокна; в — сетевидные волокна сердечной мышцы; 1 — миофибриллы; 2 — сарколемма; 3 — ядро

импульсы, приходящие от двигательных нейронов спинного и головного мозга.

Сердечная мышечная ткань (миокард) сочетает свойства гладкой и поперечно-полосатой мышечной тканей. Так, сердечная мышца имеет исчерченность, но не поддается произвольному управлению и обладает *автоматией*. Клетки сердечной мышцы соединены друг с другом с помощью особых отростков (вставочных дисков) с образованием единой структурно-функциональной единицы, отвечающей на раздражение одновременной сократительной реакцией всех мышечных элементов.

Функции мышечной ткани. В результате сокращения мышц происходит:

- перемещение тела в пространстве;
- смещение и фиксация частей тела;
- изменение объема полости тела, просвета сосуда, движение кожи;
- работа сердца.

Нервная ткань формирует головной и спинной мозг, нервные ганглии и волокна. Клетками нервной ткани являются нейроны и глиальные клетки.

Нейрон (нервная клетка) является основной функциональной единицей нервной системы (рис. 5.10). Он состоит из *тела клетки (сомы)* и двух видов отростков — дендритов и аксонов с концевыми пластинами.

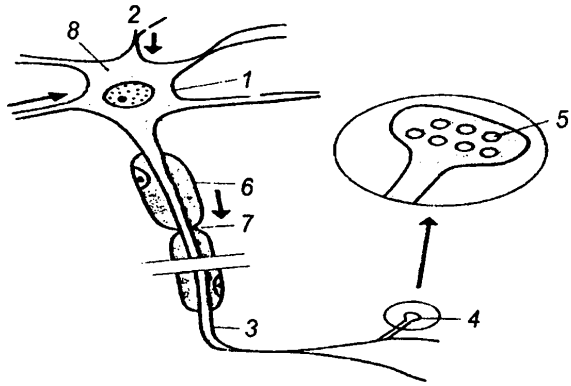


Рис. 5.10. Строение нейрона:
1 — тело нейрона; 2 — дендриты; 3 — аксоны; 4 — концевые пластины; 5 — синаптические пузырьки; 6 — миелиновая оболочка; 7 — перехват Ранвье; 8 — вещество Ниссля

Дендриты (обычно нейрон имеет несколько дендритов) — короткие, толстые, сильно ветвящиеся отростки, проводящие нервные импульсы (возбуждение) к телу нервной клетки. *Аксон* — один, длинный (до 1,5 м в длину) неветвящийся отросток нервной клетки, проводящий нервный импульс от тела клетки к ее концевому отделу (к периферии). Отростки по сути дела представляют собой полые трубочки, наполненные цитоплазмой, которая течет по направлению к *концевым пластинам*. Цитоплазма увлекает с собой ферменты, образовавшиеся в структурах гранулярного эндоплазматического ретикулума (вещество Ниссля) и катализирующие синтез *медиаторов* в концевых пластинах. Медиаторы запасаются в *синаптических пузырьках*. Будучи окруженными мембраной, медиаторы биологически инертны. Аксоны некоторых нейронов защищены с поверхности *миелиновой оболочкой*, образованной *шванновскими клетками*, обвивающи-

ми аксон. Места, в которых он не покрыт миелиновой оболочкой, называют *перехватами Ранвье*. Миелин является остатком мембран мертвых клеток. На 78% он состоит из липидов и на 22% — из белков. Состав миелина обеспечивает хорошие изолирующие свойства клетки.

Нервные клетки соединяются друг с другом посредством *синапсов*. ***Синапс*** — место контакта двух нейронов, где происходит передача нервного импульса от одной клетки к другой. Различают *химические* и *электрические синапсы* в зависимости от механизма передачи нервного импульса. Синапс состоит из:

- пресинаптической мембраны;
- синаптической щели;
- постсинаптической мембраны.

В пресинаптической области нейрона содержатся везикулы с *нейромедиатором* — веществом, высвобождающимся в синаптическую щель при поступлении нервного импульса в клетку и воздействующим на постсинаптическую мембрану, вызывая изменение ее проницаемости, и, как следствие, мембранного потенциала. По характеру воздействия нейромедиатора различают *возбудительные* и *тормозные синапсы*.

В зависимости *от типов нервных отростков, участвующих в формировании синапса,* наиболее часто встречаются *синапсы*:

- аксодендритические — аксон образует синапс на дендрите;
- аксосоматические — аксон образует синапс на теле клетки.

По положению в рефлекторной дуге и функционально выделяют следующие ***группы нейронов*** (рис. 5.11):

- Рецепторные нейроны (афферентные) ответственны за восприятие информации извне.
- Вставочные нейроны (ассоциативные) — являются посредниками передачи информации между рецепторными и двигательными нейронами.
- Двигательные нейроны (эфферентные или мотонейроны) ответственны за передачу импульса на исполнительный рабочий орган.

Клетки ***глии*** различаются по форме, расположению в нервной ткани. Они могут формировать плотные миелиновые оболочки вокруг аксонов, изолируя нервное волокно и спо-

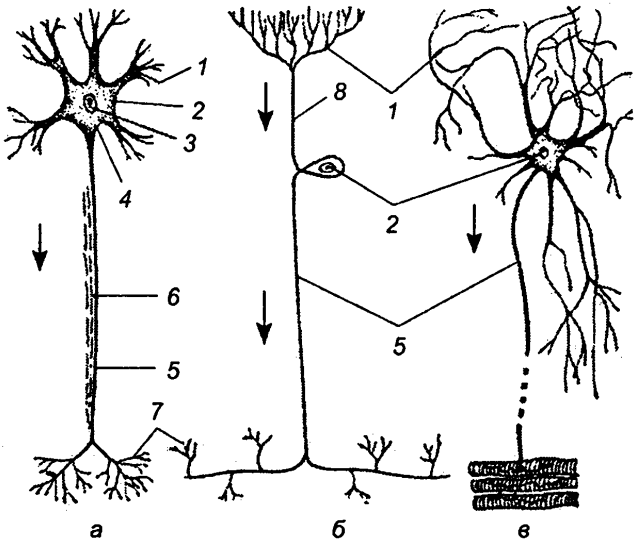


Рис. 5.11. Типы нейронов:
а — униполярный нейрон (двигательный; центробежный); б — псевдобиполярный нейрон (чувствительный; центростремительный); в — мультиполярный нейрон (входит в состав головного мозга): 1 — дендриты; 2 — тело нейрона; 3 — клеточное ядро; 4 — цитоплазма; 5 — аксон; 6 — шванновская клетка; 7 — окончания аксона; 8 — дендрон

собствуя тем самым значительному увеличению скорости передачи нервного импульса.

Так, глия выполняет следующие вспомогательные функции:

- изолирующую;
- опорную;
- трофическую;
- защитную.

Функции нервной ткани:

- получение, переработка, хранение, передача информации, поступающей из внешней среды и внутренних органов
- регуляция и согласование деятельности всех систем организма.

ОРГАНЫ И СИСТЕМЫ ОРГАНОВ. Различные ткани сочетаются между собой и образуют органы. ***Орган*** занимает постоянное положение в организме, частью которого он является; у него определенные строение, форма и функции. Органы находятся в тесном взаимодействии. В их форме и

величине наблюдаются индивидуальные, половые и возрастные различия. Органы, объединенные общей функцией и происхождением, составляют ***систему органов***.

Органы, посредством которых организм воспринимает пищевые вещества и кислород, необходимый для тканевого дыхания, окислительно-восстановительных процессов, составляют *пищеварительную* и *дыхательную системы*, а органы, выделяющие наружу отработанные вещества,— *мочевыделительную систему*. Системы органов, которые объединяются для выполнения совместной функции, называют ***аппаратом***. Например, опорно-двигательный аппарат включает костную систему, соединения костей и мышечную систему.

Временную комбинацию разнородных органов, объединяющихся в данный момент для выполнения общей функции, называют ***функциональной системой***.

Таким образом, можно выделить следующие иерархические *уровни строения организма*: клетки и их производные → → ткани (эпителиальные, внутренней среды, мышечная, нервная) → морфофункциональные единицы органов → органы → аппараты (опорно-двигательный, мочеполовой, эндокринный, сенсорный) и системы органов (мышечная, костная, мочевая, половая, пищеварительная, дыхательная, сердечно-сосудистая, кровеносная, иммунная, нервная, органы чувств) → организм.

5.2. Опорно-двигательная система

Кости и их соединения образуют скелет человека. Скелет составляет структурную основу тела, определяет его размер и форму. Основные функции скелета: опора и движение (вместе с мышцами). При этом кость выполняет пассивную функцию (роль рычагов, приводимых в движение сокращающимися мышцами). Движение организма возможно благодаря строению костей в виде длинных и коротких рычагов, соединенных подвижными сочленениями — суставами и приводимыми в движение мышцами, управляемыми нервной системой. Защитная функция скелета состоит в предохранении внутренних органов от механических воздействий. Кроме того, скелет выполняет кроветворную функцию, поскольку внутри костей содержится красный

костный мозг, где образуются форменные элементы крови. Костный мозг является важной составной частью иммунной системы организма. *Костная ткань* — депо кальция, фосфора и других элементов — участвует в минеральном обмене, а *мышечная ткань* — в обмене углеводов, жиров и белков.

5.2.1. Структура и функции скелета

Скелет (рис. 5.12) — пассивная часть опорно-двигательного аппарата человека — состоит из *костей черепа, позвоночника* и *грудной клетки* (так называемый *осевой скелет*), а также *костей верхних* и *нижних конечностей (добавочный скелет)*. Скелет характеризуется высокой прочностью и гиб-

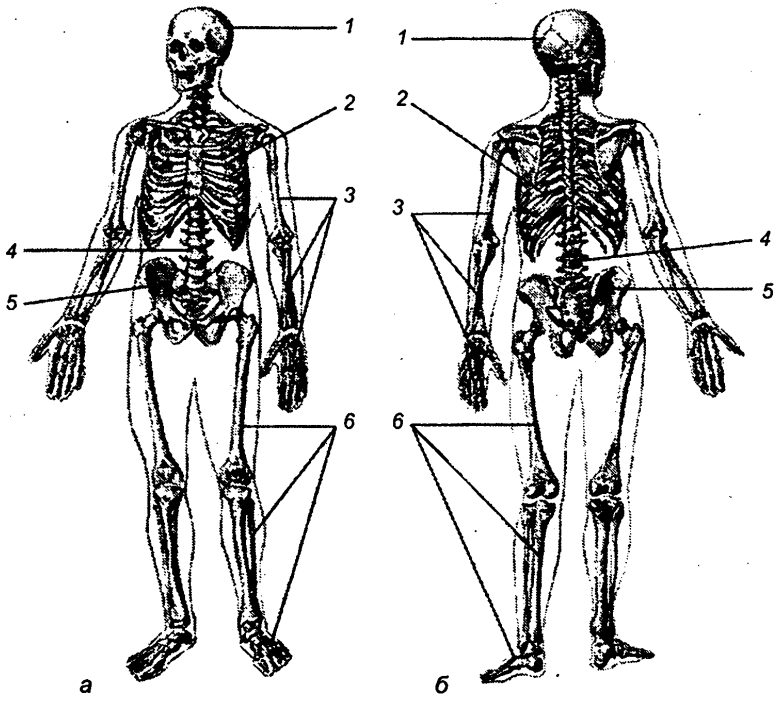


Рис. 5.12. Скелет человека:
а — вид спереди; б — вид сзади;
1 — череп; 2 — грудная клетка; 3 — кости верхней конечности; 4 — позвоночный столб; 5 — тазовая кость; 6 — кости нижних конечностей

костью, которая обеспечивается способом соединения костей друг с другом.

Скелет взрослого человека состоит более чем из 200 костей; его масса (в среднем) составляет у мужчин примерно 10 кг, у женщин около 7 кг. Структурной единицей опорного аппарата, образующей кости скелета, а также хрящи, связки, фасции и сухожилия, является соединительная ткань. Скелет человека продолжает свое формирование в течение всей жизни: кости постоянно обновляются и растут, отвечая росту всего организма; отдельные кости (например, копчиковые или крестцовые), которые у детей существуют раздельно, по мере взросления срастаются в единую кость. К моменту рождения кости скелета окончательно еще не сформированы и многие из них состоят из хрящевой ткани.

Скелет головы — череп (рис. 5.13) образован мозговым и лицевым отделами. *Мозговой отдел черепа* составляют две парные кости (височная и теменная) и четыре непарные (лобная, решетчатая, клиновидная и затылочная). Все они неподвижно соединены между собой швами. В затылочной кости находится большое затылочное отверстие, соединяющее полость черепа с позвоночным каналом. Затылочная кость сочленяется с первым шейным позвонком. *Лицевой отдел черепа* состоит из 6 парных и 3 непарных костей. Ниж-

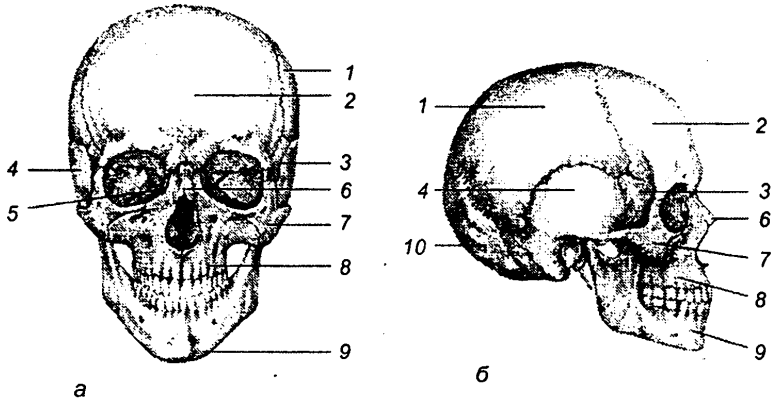


Рис. 5.13. Строение черепа:
а — вид спереди; б — вид сбоку;
1 — теменная кость; 2 — лобная кость; 3 — клиновидная кость; 4 — височная кость; 5 — слезная кость; 6 — носовая кость; 7 — скуловая кость; 8 — верхняя челюсть; 9 — нижняя челюсть; 10 — затылочная кость

няя челюсть — единственная подвижная кость черепа — сочленяется двумя головками суставного отростка с нижнечелюстными ямками височной кости. Верхняя и нижняя челюсти (рис. 5.14–5.17) содержат по 16 ячеек, в которых помещаются корни зубов.

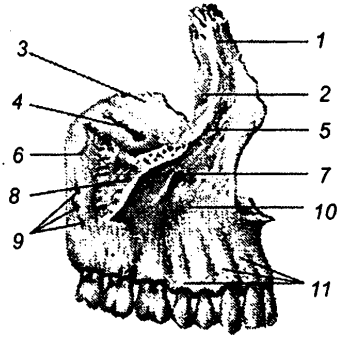


Рис. 5.14. Верхняя челюсть (вид снаружи):
1 — лобный отросток; 2 — слезная борозда; 3 — глазничная поверхность; 4 — подглазничная борозда; 5 — подглазничный край; 6 — верхнечелюстной бугорок; 7 — подглазничное отверстие; 8 — скуловой отросток; 9 — альвеолярные отверстия; 10 — клыковая ямка; 11 — альвеолярные возвышения

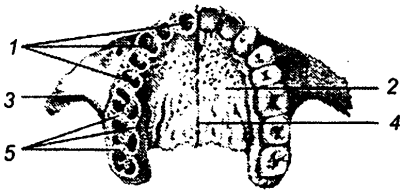


Рис. 5.15. Верхняя челюсть (вид снизу):
1 — зубные альвеолы; 2 — небный отросток; 3 — скуловой отросток; 4 — срединный небный шов; 5 — межальвеолярные перегородки

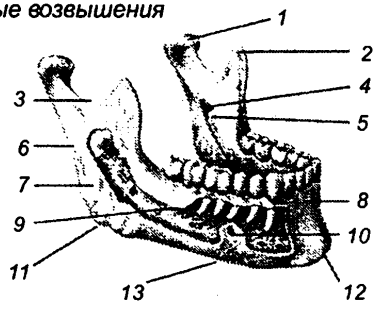


Рис. 5.16. Нижняя челюсть (вид снаружи):
1 — мыщелковый отросток; 2 — венечный отросток; 3 — вырезка нижней челюсти; 4 — отверстие нижней челюсти; 5 — язычок нижней челюсти; 6 — ветвь нижней челюсти; 7 — жевательная бугристость; 8 — альвеолярная часть; 9 — тело нижней челюсти; 10 — подбородочное отверстие; 11 — угол нижней челюсти; 12 — подбородочный выступ; 13 — основание нижней челюсти

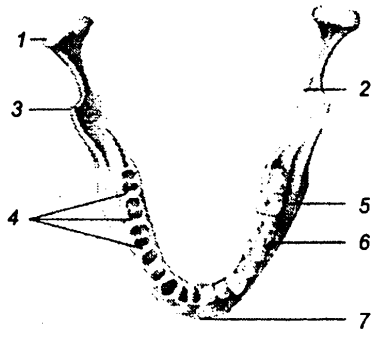


Рис. 5.17. Нижняя челюсть (вид сверху):
1 — мыщелковый отросток; 2 — язычок нижней челюсти; 3 — венечный отросток; 4 — межальвеолярные перегородки; 5 — тело нижней челюсти; 6 — подбородочное отверстие; 7 — подбородочный выступ

Скелет туловища. Позвоночный столб (рис. 5.18, 5.19) — основа скелета, опора всего организма. Конструкция его позволяет, сохраняя гибкость и подвижность, выдерживать ту же нагрузку, которую может выдержать в 18 раз более толстый бетонный столб. Позвоночный столб отвечает за сохранение осанки, служит опорой для тканей и органов, а также принимает участие в формировании стенок грудной полости, таза и брюшной полости.

Позвоночник образован 33–34 позвонками, расположенными друг над другом. Между ними находятся прослойки из хрящевой ткани (межпозвоночные диски), что придает позвоночнику гибкость и упругость. Различают пять отделов позвоночника: шейный, состоящий из 7 позвонков, грудной — из 12, поясничный — из 5, крестцовый — из 5 и копчиковый — из 4–5 сросшихся в крестец позвонков.

Каждый позвонок (рис. 5.20) состоит из тела, дуги и отростков. Между телом и дугой находится отверстие. Позвоночные отверстия в совокупности образуют позвоночный канал, защищающий находящийся в нем спинной мозг. Чем ближе к крестцу, тем массивнее позвонки, что связано с возрастающей нагрузкой.

Для взрослого человека характерны четыре изгиба позвоночника, отсутствующие у новорожденного и формирующиеся окончательно в юношеском возрасте. Изгибу позвоночника, обращенному вперед (лордозу), соответствует

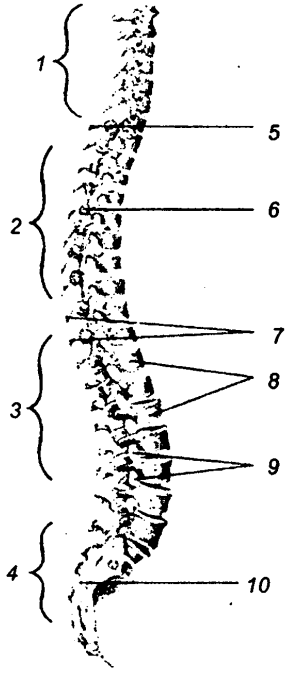


Рис. 5.18. Позвоночный столб (вид справа):
1 — шейный лордоз; 2 — грудной кифоз; 3 — поясничный лордоз; 4 — крестцовый кифоз; 5 — выступающий позвонок; 6 — позвоночный канал; 7 — остистые отростки; 8 — тело позвонка; 9 — межпозвоночные отверстия; 10 — крестцовый канал

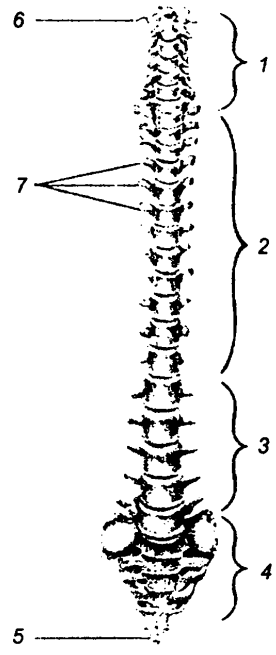
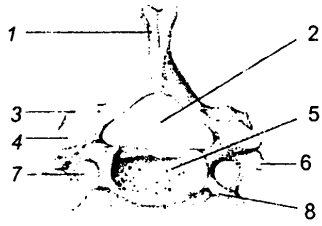


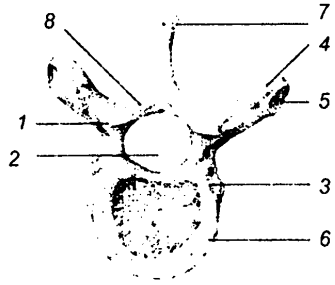
Рис. 5.19. Позвоночный столб (вид спереди):
1 — шейные позвонки; 2 — грудные позвонки; 3 — поясничные позвонки; 4 — крестцовые позвонки; 5 — копчик; 6 — атлант; 7 — поперечные отростки

изгиб, обращенный назад (кифоз), т. е. шейному и поясничному лордозам отвечают грудной и крестцовый кифозы. Изгибы позвоночника связаны с вертикальным положением тела и обеспечивают пружинные движения позвоночника при ходьбе и прыжках.

Грудная клетка состоит из 12 пар ребер, сочлененных с телами грудных позвонков и их поперечными отростками (рис. 5.21). Ребра могут приподниматься и опускаться. Семь



Шейный позвонок:
1 — остистый отросток; 2 — позвоночное отверстие; 3 — нижний суставной отросток; 4 — верхний суставной отросток; 5 — тело позвонка; 6 — поперечный отросток; 7 — отверстие поперечного отростка; 8 — реберный отросток



Грудной позвонок:
1 — верхний суставной отросток; 2 — позвоночное отверстие; 3 — верхняя реберная ямка; 4 — поперечный отросток; 5 — реберная ямка поперечного отростка; 6 — тело позвонка; 7 — остистый отросток; 8 — дуга позвонка

Поясничный позвонок:
1 — остистый отросток; 2 — верхний суставной отросток; 3 — нижний суставной отросток; 4 — поперечный отросток; 5 — позвоночное отверстие; 6 — тело позвонка

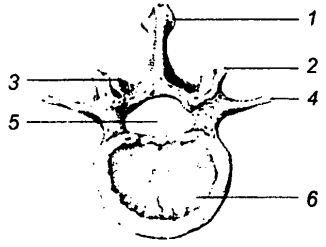


Рис. 5.20. Строение позвонков (вид сверху)

пар верхних, истинных ребер спереди соединяются с плоской костью — грудиной. Следующие 3 пары ребер соединяются друг с другом хрящами. Две нижние пары ребер свободно лежат в мягких тканях. Грудные позвонки, грудина и ребра вместе с расположенными между ними дыхательными мышцами образуют грудную полость, которая снизу отделена диафрагмой.

Пояс верхних конечностей состоит из двух треугольных лопаток, лежащих на задней поверхности грудной клетки, и сочлененных с ними ключиц, соединенных с грудиной. Скелет верхней конечности (рис. 5.22) образован костями:

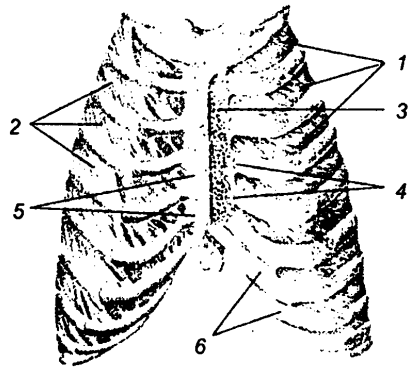


Рис. 5.21. Суставы и связки грудной клетки — грудины и ребер (вид спереди):
1 — внутренние межреберные мышцы; 2 — наружные межреберные мышцы; 3 — тело грудины; 4 — грудино-реберные суставы; 5 — грудино-реберные связки; 6 — межхрящевые суставы

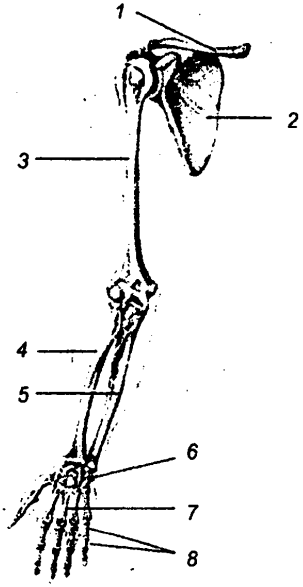


Рис. 5.22. Скелет верхней конечности (вид спереди):
1 — ключица; 2 — лопатка; 3 — плечевая кость; 4 — лучевая кость; 5 — локтевая кость; 6 — кости запястья; 7 — пястные кости; 8 — фаланги пальцев

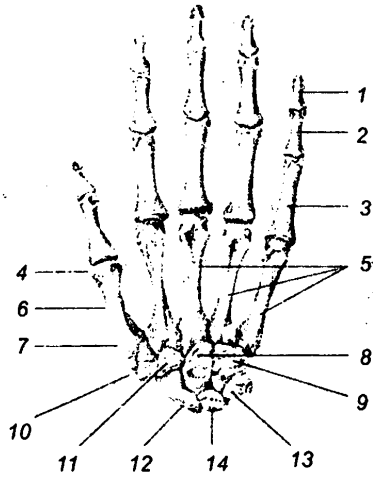


Рис. 5.23. Кости кисти (тыльная поверхность):
1 — дистальная фаланга; 2 — средняя фаланга; 3 — проксимальная фаланга; 4 — головка пястной кости; 5 — пястные кости; 6 — тело пястной кости; 7 — основание пястной кости; 8 — головчатая кость; 9 — крючковидная кость; 10 — кость-трапеция; 11 — трапециевидная кость; 12 — ладьевидная кость; 13 — трехгранная кость; 14 — полулунная кость

плечевой, соединенной с лопаткой, предплечья (лучевая и локтевая) и кисти. Скелет кисти (рис. 5.23) образован 8 мелкими костями запястья, 5 длинными костями пястья и костями пальцев.

Пояс нижних конечностей состоит из 2 массивных тазовых костей, прочно соединенных с крестцом (рис. 5.24). Они имеют круглые впадины, куда входят головки бедренных костей.

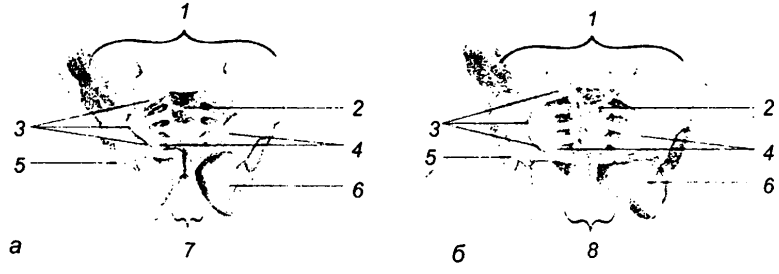


Рис. 5.24. Строение таза (вид спереди):
а — мужской; б — женский; 1 — большой таз; 2 — крестец; 3 — пограничная линия; 4 — малый таз; 5 — вертлужная впадина; 6 — запирательное отверстие; 7 — подлобковый угол; 8 — лобковая дуга

Скелет нижней конечности (рис. 5.25) состоит из костей: бедренной, голени (большой и малой берцовой) и стопы. Коленный сустав — место соединения бедра и голени — защищен спереди небольшим плоским надколенником. Скелет стопы (рис. 5.26) образован короткими костями предплюсны, в которую входит пяточная кость, 5 длинными костями плюсны и костями пальцев ног. Кости конечностей соединены подвижно суставами, что обусловлено выполняемыми функциями (движения тела). Суставная впадина одной кости и входящая в нее головка другой покрыты слоем гладкого хряща, который совместно с суставной жидкостью обеспечивает скольжение головок во впадинах. Суставная жидкость образуется в суставной сумке.

Особенности скелета человека, связанные с прямохождением и трудовой деятельностью, — четыре плавных изгиба позвоночника, широкая грудная клетка, массивность костей нижних конечностей, широкие кости таза, сводчатая стопа, преобладание мозгового отдела черепа над лицевым.

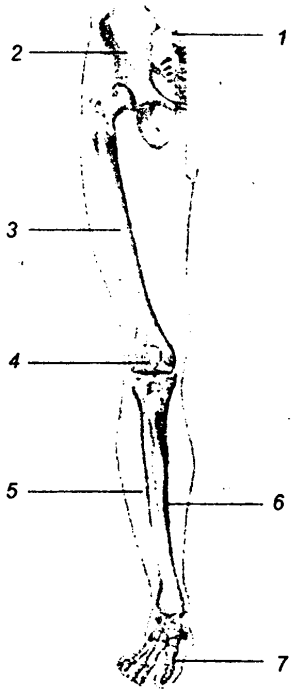


Рис. 5.25. Тазовая кость и скелет нижней конечности: *1 — крестец; 2 — тазовая кость; 3 — берцовая кость; 4 — надколенник; 5 — малоберцовая кость; 6 — большеберцовая кость; 7 — кости стопы*

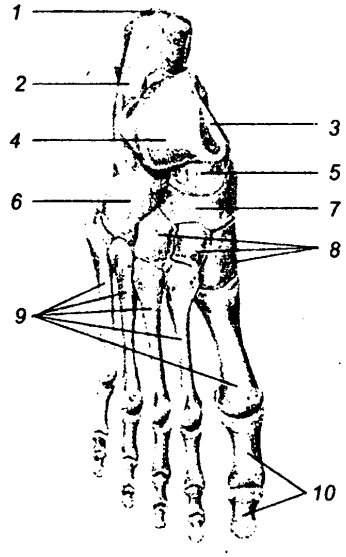


Рис. 5.26. Кости стопы (тыльная поверхность): *1 — бугорок пяточной кости; 2 — пяточная кость; 3 — таранная кость; 4 — блок таранной кости; 5 — головка таранной кости; 6 — кубовидная кость; 7 — ладьевидная кость; 8 — клиновидные кости; 9 — кости плюсны; 10 — кости пальцев стопы*

Состав, строение, рост костей и их соединение. В состав костей входят органические вещества (оссеин и оссеомукоид) и неорганические (соли кальция и фосфорнокислой извести). Органические вещества придают гибкость и упругость кости, а неорганические — твердость, механическую прочность. На долю органического вещества приходится 1/3, а неорганического — 2/3 веса кости. С возрастом состав кости несколько меняется — уменьшается (в процентах) содержание органических веществ и увеличивается содержание

неорганических, вследствие чего у пожилых людей хрупкость костей выше (больше вероятность переломов).

В строении кости выделяют надкостницу (периост), компактное вещество, губчатое вещество и костный мозг. Большую часть массы кости составляет костная ткань, из которой образовано компактное и губчатое костное вещество. Внутри кости между костными пластинками расположен красный и желтый костный мозг.

Надкостница покрывает поверхность кости снаружи (кроме сустава) и представляет собой соединительнотканую пластинку, наружный слой которой несет защитную функцию, а внутренний содержит нервные волокна и кровеносные сосуды. Внутренний слой надкостницы, кроме того, содержит клетки — остеобласты, участвующие в образовании костной ткани в период ***роста кости в толщину***, а также при заживлении переломов костей. Кость, лишенная надкостницы, гибнет.

Компактное вещество, состоящее из костных пластинок, плотным слоем покрывает периферию кости. Часть костных пластинок, составляющих компактное вещество, образует собственно структурную единицу кости — остеон. *Остеон* — цилиндрическое образование, состоящее из нескольких слоев костных пластинок цилиндрической формы, как бы вставленных друг в друга и окружающих центральный канал, в котором проходят нервы и кровеносные сосуды.

Губчатое вещество кости расположено под компактным, отличается пористой структурой. Оно образовано костными перекладинами (трабекулами), которые в свою очередь также состоят из костных пластинок, ориентированных в соответствии с направлением действующих на кость нагрузок.

Костный мозг обеспечивает функционирование кости как органа. Различают желтый и красный костный мозг. *Желтый костный мозг* расположен в костномозговой полости и состоит в основном из жировых клеток (именно они определяют его цвет). *Красный костный мозг*, расположенный в губчатом веществе кости, — орган костеобразования и кроветворения. Он состоит из ретикулярной ткани и густо пронизан кровеносными сосудами. По этим сосудам клетки крови, созревающие в кроветворных элементах (стволовых клетках) красного костного мозга, попадают в общий

кровоток организма. В петлях ретикулярной ткани, помимо стволовых клеток, располагаются также клетки, образующие и разрушающие кость, — остеобласты и остеокласты.

Большинство костей человека проходят *три стадии развития*: соединительнотканую, хрящевую и костную. Кости развиваются из среднего зародышевого листка — мезодермы. До рождения ребенка соединительная ткань заменяется хрящевой, которая постепенно замещается костной тканью. В длинных костях в течение длительного времени сохраняются хрящевые прослойки между *диафизом* — телом кости и *эпифизом* — головкой кости (эпифизарный хрящ), за счет которых ***кость растет*** определенное время ***в длину*** (их рост прекращается к 20–25 годам). Кости крыши черепа, почти все кости лица проходят в своем развитии только две стадии — соединительнотканную и костную.

По форме все многообразие костей скелета разделяется на четыре группы: выделяют трубчатые, губчатые, плоские и смешанные кости. Неодинаковая роль этих костей в скелете обусловливает и различия в их внутреннем строении.

Трубчатые кости (рис. 5.27) отличаются наличием более или менее вытянутой цилиндрической средней части — диафиза, или тела кости, состоящего из компактного вещества, окружающего внутреннюю костномозговую полость, содержащую желтый костный мозг. Диафиз длинных трубчатых костей с обеих сторон оканчивается эпифизами (головками), заполненными губчатым веществом, содержащим красный костный мозг. Между

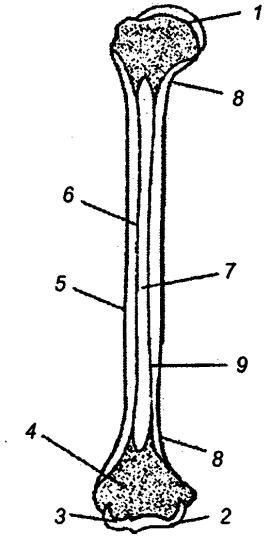


Рис. 5.27. Строение длинной трубчатой кости:
1 — головка (эпифиз); 2 — ямка; 3 — хрящ; 4 — красный костный мозг; 5 — надкостница; 6 — костная ткань тела кости; 7 — желтый костный мозг; 8 — зона роста (метафиз); 9 — тело кости (диафиз)

собой эпифиз и диафиз разделяются метафизом. Различают *длинные* и *короткие трубчатые кости*: к длинным костям относят костй плеча, предплечья, бедра и голени, а к коротким — фаланги пальцев, а также кости пясти и плюсны.

Губчатые кости, состоящие из губчатого вещества, также разделяют на длинные и короткие. К *длинным губчатым костям* относят кости грудной клетки — ребра и грудину, а к *коротким* — позвонки, кости запястья, предплюсны, а также сесамовидные кости (расположенные в сухожилиях мышц рядом с суставами). От трубчатых костей губчатые отличаются отсутствием костно-мозговой полости; снаружи губчатые кости покрыты тонким слоем компактного вещества.

К *плоским костям* относят кости лопатки, тазовую кость, кости крышки черепа. Плоские кости по строению сходны с губчатыми (также состоят из губчатого вещества, снаружи покрытого компактным веществом) и отличаются от последних формой.

Смешанные кости состоят из частей, различных по своим функциям, форме и происхождению. Смешанные кости встречаются среди костей основания черепа.

Все кости соединяются друг с другом. ***Виды соединений костей*** отличаются строением и степенью подвижности и подразделяются на две группы:

- непрерывные соединения, не имеющие полости (неподвижны или слабоподвижны);
- прерывные соединения, в которых имеется полость (подвижные).

Непрерывные соединения связаны при помощи волокнистой соединительной ткани — это связки, перепонки, швы (соединения костей черепа) или при помощи хряща, например, соединения тел позвонков. В некоторых отделах тела хрящи замещаются костной тканью, например, сращения крестцовых позвонков.

Подвижное соединение большинства костей придает скелету необходимую гибкость и обеспечивает свободу движений. Помимо фиброзных и хрящевых непрерывных соединений (ими в основном соединяются между собой кости черепа), в скелете существует несколько видов менее жестких соединений костей. Каждый из типов соединения зависит от требуемой степени подвижности и вида нагрузок на дан-

ный участок скелета. Соединения с ограниченной подвижностью называются *полусуставами*, или симфизами, а прерывные (синовиальные) соединения — *суставами*. Сложная геометрия суставных поверхностей в точности отвечает степени свободы данного соединения.

В каждом суставе (рис. 5.28) имеются три основных элемента: *суставные поверхности*, *суставная сумка* и *суставная полость*. Суставные поверхности большинства суставов покрыты хрящом. Суставная сумка натянута между сочленяющимися костями и переходит в надкостницу. Различают наружный — фиброзный и внутренний — синовиальный слои. Снаружи суставная сумка укреплена связками. В полости сумки находится небольшое количество жидкости — синовии, которую выделяет синовиальный слой. Синовия смазывает суставные хрящи и способствует уменьшению трения. По форме суставных поверхностей различают следующие суставы: *шаровидные* (движение вокруг трех осей и более), *эллипсоидные* и *седловидные* (двухосные), *цилиндрические* и *блоковидные* (одноосные). Шаровидные суставы — плечевой и бедренный; двухосные — лучезапястный; одноосные — межфаланговые суставы пальцев. Простой сустав образован двумя костями, сложный — тремя и более костями (коленный сустав); два или несколько суставов, в которых движения могут происходить только одновременно, составляют вместе так называемый *комбинированный сустав*.

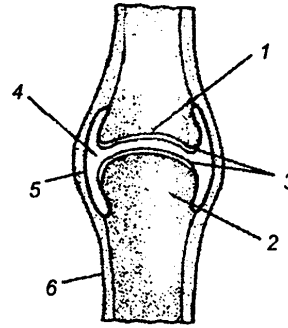


Рис. 5.28. Строение сустава: *1 — ямка трубчатой кости; 2 — головка; 3 — хрящ; 4 — суставная жидкость; 5 — суставная сумка; 6 — надкостница*

5.2.2. Мышечная система

Мышцы в отличие от костей и соединений являются активным элементом аппарата движения. Благодаря мышечным сокращениям человеческий организм может выполнять

различные движения, сохранять равновесие и определенное положение тела в пространстве. Функционально различают непроизвольную и произвольную мускулатуру. *Непроизвольная мускулатура* образована ***гладкой (неисчерченной) мышечной тканью***. Она формирует мышечные оболочки полых органов, стенок кровеносных и лимфатических сосудов. Структурной единицей гладкой мышечной ткани является *миоцит*, в цитоплазме которого находятся тонкие волокна — миофибриллы. Гладкая мышечная ткань обеспечивает перистальтику полых органов, тонус кровеносных и лимфатических сосудов.

Произвольная мускулатура образована ***поперечно-полосатой (исчерченной) скелетной мышечной тканью***, которая составляет активную часть двигательного аппарата и обеспечивает перемещение тела в пространстве. Особое место занимает миокард, состоящий из поперечно-полосатой мышечной ткани, но сокращающийся непроизвольно, — ***сердечная мышца***. Структурно-функциональной единицей скелетной мышечной ткани служит поперечно-полосатое *мышечное волокно*, представляющее собой многоядерное симпластическое образование. Длина мышечных волокон колеблется от нескольких миллиметров до 10–12 см, диаметр — от 12 до 100 мкм. Мышечное волокно (рис. 5.29) имеет цитоплазму — саркоплазму, снаружи окружено мембраной — сарколеммой. Специфический сократительный аппарат мышечного волокна составляют миофибриллы. Поперечная исчерченность мышечного волокна определяется особым строением миофибрилл, в которых чередуются участки с различными физико-химическими и оптическими свойствами, так называемые *анизотропные* (А) и *изотропные* (I) диски. Различные оптические свойства этих дисков обусловлены разным сочетанием в них тонких и толстых миофиламентов — тончайших белковых нитей, входящих в состав миофибрилл. Тонкие миофиламенты построены из белка актина, а толстые — из миозина. При взаимодействии этих белков происходит укорочение миофибриллы, возникает сокращение мышечного волокна.

В мышечных волокнах содержится специфический белок миоглобин, который осуществляет накопление кислорода, поступающего в процессе дыхания в мышцы, и отдает его по мере необходимости при сокращении мышц.

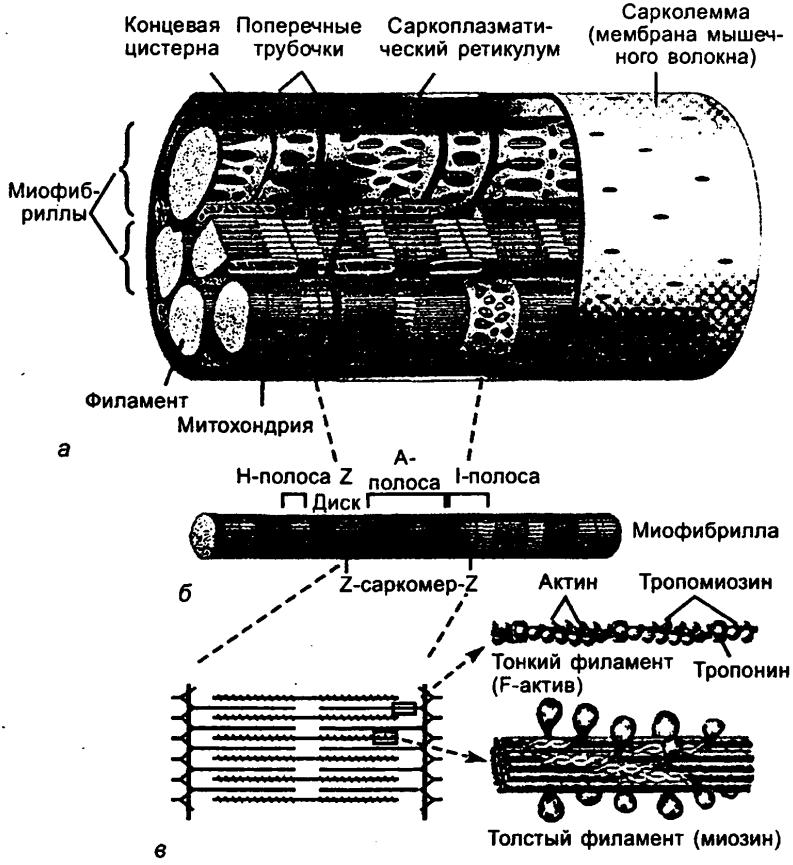


Рис. 5.29. Уровни организации скелетной мышцы: *отдельное мышечное волокно (а) состоит из множества миофибрилл, тесно связанных с системой трубочек. В структуре миофибриллы (б) выделяются функциональные единицы мышечного сокращения — саркомеры.* ***Саркомер*** *— участок миофибриллы, расположенный в промежутке между двумя Z-линиями. На макромолекулярном уровне (в) каждый саркомер состоит из чередующихся толстых и тонких филаментов. Толстые филаменты содержат белок миозин, тонкие филаменты состоят в основном из белка актина*

Мышечные волокна объединяются в пучки различных порядков. Рыхлая соединительная ткань внутри мышечных пучков называется *эндомизием*. Между собой пучки мышечных волокон соединяются рыхлой волокнистой соедини-

тельной тканью — *внутренний перимизий*. Снаружи мышцы покрыты более плотной соединительной тканью — *наружный перимизий*.

В местах прикрепления скелетных мышц (рис. 5.30) к костям они нередко переходят в *сухожилия*, особенно хорошо выраженные у длинных мышц. Все сухожилия построены из плотной соединительной ткани и отличаются большой сопротивляемостью растяжению. Мышечные волокна соединяются с сухожилиями посредством коллагеновых волокон, а волокна эндомизия и перимизия непосредственно вплетаются в ткань сухожилия.

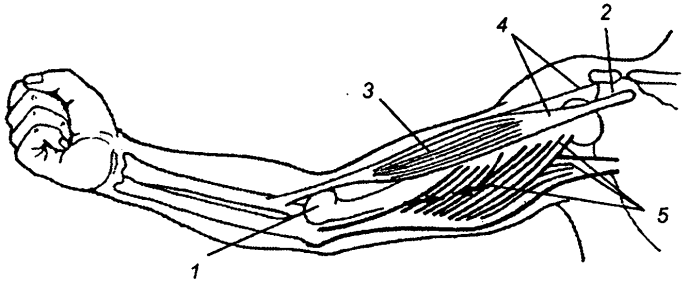


Рис. 5.30. Схема прикрепления мышц плеча:
1 — локтевой сустав; 2 — плечевой сустав; 3 — тело мышцы; 4 — два сухожилия двуглавой мышцы; 5 — трехглавая мышца

Снаружи мышцы окружены *фасциями*, представляющими собой плотные фиброзные оболочки. Фасции могут окружать не только отдельные мышцы, но и целые группы мышц; местами они утолщаются до сильно выраженных соединительнотканных прослоек. К *вспомогательным аппаратам мышц* относят также синовиальные влагалища, синовиальные сумки, мышечные блоки и сесамовидные кости.

У человека насчитывают около 600 скелетных мышц, которые составляют в среднем до 40% массы тела. Мышцы имеют различное местоположение, форму, архитектонику мышечных пучков, характер прикрепления к костям, отношение к суставам, по-разному участвуют в выполнении тех или иных движений.

Различают мышцы головы, шеи, туловища, верхних и нижних конечностей (рис. 5.31). По *топографическому признаку* описывают поверхностные и глубокие, наружные и

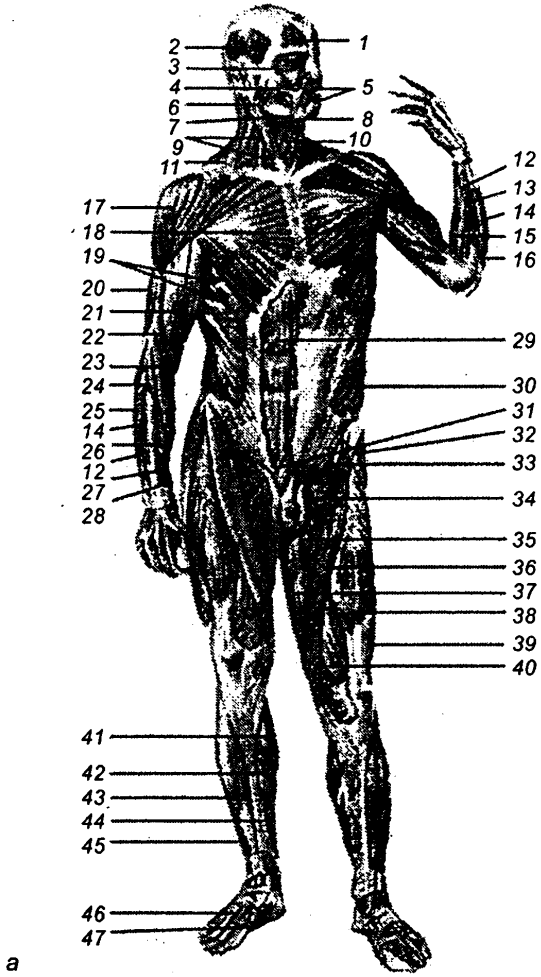


Рис. 5.31. Мышцы человека
а — вид спереди:

1 — лобное брюшко затылочно-лобной мышцы; 2 — височная мышца; 3 — круговая мышца глаза; 4 — большая скуловая мышца; 5 — круговая мышца рта; 6 — жевательная мышца; 7 — мышца, опускающая угол рта; 8 — подбородочная мышца; 9 — грудино-ключично-сосцевидная мышца; 10 — грудино-подъязычная мышца; 11 — трапециевидная мышца; 12 — локтевой разгибатель запястья; 13 — разгибатель мизинца; 14 — разгибатель пальцев; 15 — локтевой сгибатель запястья; 16 — локтевая мышца; 17 — дельтовидная мышца; 18 — большая грудная мышца; 19 — передняя зубчатая мышца; 20 — трехглавая мышца плеча; 21 — двуглавая мышца плеча; 22 — плечевая мышца; 23 — плечелучевая мышца; 24 — длин-

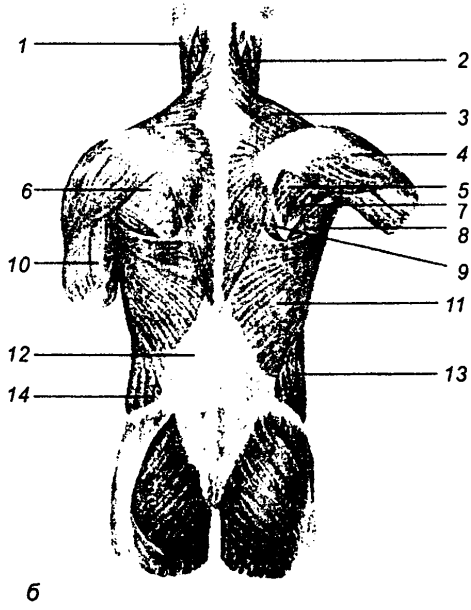


Рис. 5.31. Окончание

ный лучевой разгибатель запястья; 25 — лучевой сгибатель кисти; 26 — короткий лучевой разгибатель запястья; 27 — длинная мышца, отводящая большой палец кисти; 28 — короткий разгибатель большого пальца кисти; 29 — прямая мышца живота; 30 — наружная косая мышца живота; 31 — пирамидальная мышца живота; 32 — мышца, натягивающая широкую фасцию бедра; 33 — подвздошно-поясничная мышца; 34 — гребешковая мышца; 35 — длинная приводящая мышца; 36 — портняжная мышца; 37 — тонкая мышца; 38 — самая длинная прямая мышца бедра; 39 — латеральная широкая мышца бедра; 40 — медиальная широкая мышца бедра; 41 — икроножная мышца; 42 — камбаловидная мышца; 43 — передняя большеберцовая мышца; 44 — длинный разгибатель пальцев; 45 — длинный сгибатель пальцев; 46 — сухожилие длинного разгибателя пальцев; 47 — мышца, приводящая большой палец стопы

б — поверхностные мышцы спины:

1 — грудино-ключично-сосцевидная мышца; 2 — ременная мышца головы; 3 — трапециевидная мышца; 4 — дельтовидная мышца; 5 — подостная мышца плеча; 6 — подостная фасция; 7 — малая круглая мышца; 8 — большая круглая мышца; 9 — большая ромбовидная мышца; 10 — трехглавая мышца плеча; 11 — широчайшая мышца спины; 12 — грудопоясничная фасция; 13 — наружная косая мышца живота; 14 — внутренняя косая мышца живота

внутренние, медиальные и латеральные мышцы. В зависимости от *размеров* и *формы* различают длинные и короткие, плоские, веретенообразные, ромбовидные, квадратные, трапециевидные мышцы. Мышцы туловища обычно имеют плоскую форму, мышцы конечностей — веретенообразную. Форма мышц тесно связана с их функциональными особенностями. Длинные тонкие мышцы, имеющие незначительную площадь прикрепления к кистям (например, длинный сгибатель пальцев руки), как правило, участвуют в точных движениях, выполняемых с большой амплитудой. Движения, в которых участвуют короткие толстые мышцы (например, квадратная мышца поясницы), имеют небольшой размах, но могут быть произведены с большой силой.

По *архитектонике мышечных пучков* различают прямые, косые, поперечные, круговые мышцы. Мышцы с косым направлением мышечных пучков обладают большой силой. Мышечные пучки, прикрепленные к одной стороне сухожилия, называются *одноперистыми*, прикрепленные с двух сторон — *двуперистыми*. Круговые мышцы образуют сфинктеры, замыкающие отверстия и каналы.

В мышце выделяют *головку* — начальную часть, *брюшко* — среднюю часть и *хвост* — конечную часть. От длины мышцы зависит степень размаха, который она может обеспечить. Форма мышц (рис. 5.32) разнообразна и зависит от соотношения мышечных волокон и сухожилий. Названия мышц могут быть обусловлены их формой (дельтовидная, ромбовидная, зубчатая, камбаловидная, грушевидная, червеобразные); особенностями строения (двубрюшная, полуперепончатая, полусухожильная, двуглавая, трехглавая); местоположением (межреберные, подколенная, поясничная); направлением мышечных волокон (прямая, косая) и др.

По *функции* мышцы делят на сгибатели и разгибатели, отводящие и приводящие, супинаторы (вращатели кнаружи) и пронаторы (вращатели кнутри). В зависимости от количества суставов, на которые они непосредственно действуют, различают односуставные, двухсуставные и многосуставные мышцы.

Кровоснабжение мышц осуществляется многочисленными мышечными ветвями, отходящими от магистральных артерий. Внутри мышц артерии образуют густое сетевидное

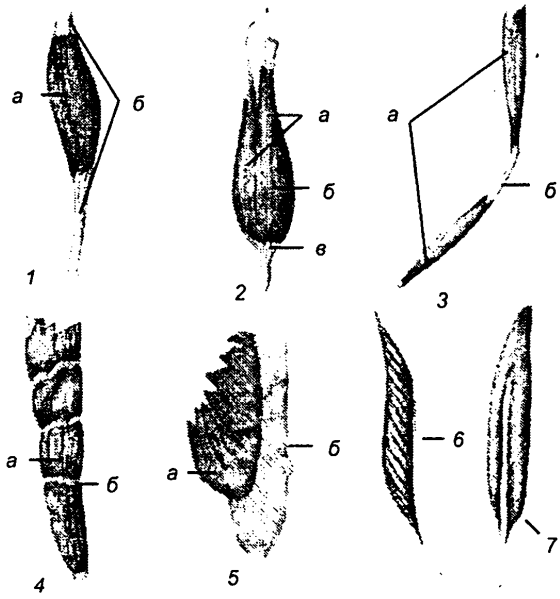


Рис. 5.32. Формы мышц:
1 — веретенообразная мышца: а — брюшко; б — сухожилие; 2 — двуглавая мышца: а — головка; б — брюшко; в — хвост; 3 — двубрюшная мышца: а — брюшко; б — сухожильная дуга; 4 — многобрюшная мышца: а — брюшко; б — сухожильная перемычка; 5 — широкая мышца: а — брюшко; б — апоневроз; 6 — одноперистая мышца; 7 — двуперистая мышца

сплетение, постепенно переходящее в микроциркуляторное русло, капилляры которого оплетают каждое мышечное волокно.

Работа мышц связана с расходованием энергии. Энергию для мышечного сокращения дает АТФ, образующаяся при окислении глюкозы. Кровь, протекающая через мышцы, снабжает их необходимыми питательными веществами, кислородом и уносит углекислый газ, воду и другие продукты распада органических веществ, образовавшиеся в процессе их работы. Таким образом, эффективность и продолжительность работы мышц зависят от их кровоснабжения, следовательно, от работы сердечно-сосудистой системы. Механизм мышечного сокращения представлен на рис. 5.33.

Мышцы сокращаются под влиянием нервных импульсов, поступающих из ЦНС. На каждом поперечно-полоса-

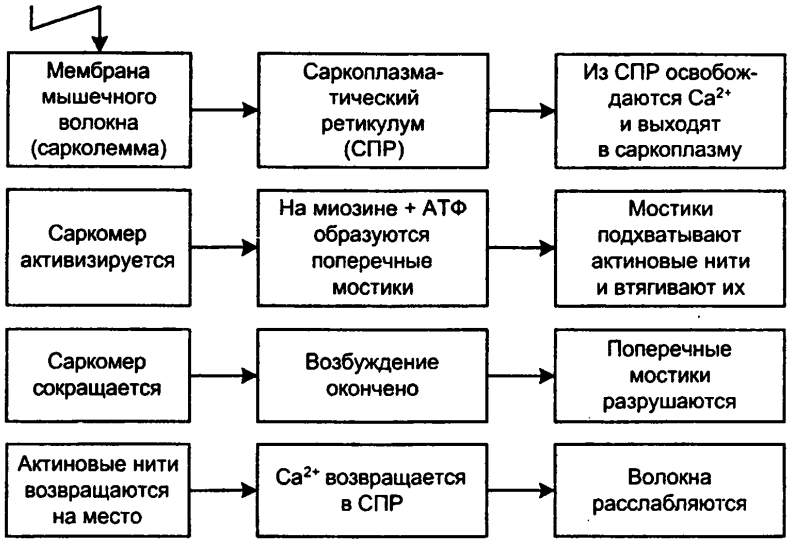


Рис. 5.33. Механизм мышечного сокращения

том мышечном волокне имеется специальное двигательное нервное окончание (концевая моторная бляшка), посредством которого нервный импульс передается с нервного волокна на мышечное. Один мотонейрон иннервирует до нескольких десятков мышечных волокон, расположенных в разных частях мышцы. В связи с этим мотонейрон и иннервируемые им мышечные волокна принято называть *нейромоторной единицей*. Чувствительная иннервация в мышцах осуществляется нервно-мышечными и сухожильно-мышечными веретенами, передающими в центральную нервную систему информацию о состоянии мышечных волокон и степени их напряжения.

Сила мышц зависит от сократительной силы входящих в ее состав отдельных мышечных волокон, исходной длины мышцы, площади ее прикрепления к костям, физиологического поперечника, соотношения быстрых и медленных, фазных и тонических волокон, частоты поступающих в мышцы нервных импульсов, тренированности испытуемых, степени утомления.

Выполнение любого двигательного акта представляет собой результат действия ряда отдельных мышц. Согласованная работа нескольких мышц, при которой действие одной

мышцы противодействует действию другой, называется *антагонизмом*. Содружественная работа нескольких мышц, обусловливающая выполнение определенного движения, называется *синергизмом*. Антагонизм и синергизм мышц представляют собой их временное функциональное объединение. Мышцы, являющиеся синергистами в одном движении, могут стать антагонистами в другом. Координация работы мышц находится под контролем нервной системы.

Утомление. Когда кровоснабжение не соответствует возросшим потребностям интенсивно работающей мышцы, в крови накапливаются продукты распада органических веществ. Они угнетающе действуют на нервные центры, иннервирующие мышцу. Вследствие этого снижается работоспособность, развивается утомление. И.М. Сеченов показал, что утомление развивается медленнее всего, а самая высокая работоспособность при средних ритме и нагрузке. Восстановление работоспособности утомленных мышц руки ускоряется, если в период отдыха производить работу другой рукой. В отличие от покоя такой отдых — активный. В его основе лежит распространение процессов возбуждения из центра работающей руки на заторможенный центр утомленной руки и его растормаживание. Для борьбы с утомлением необходимо чередовать разнообразную деятельность. Физические упражнения, проводимые с учетом возрастных особенностей, способствуют правильному формированию мышц и скелета.

5.3. Покровная система

Кожа представляет собой общий наружный покров тела, площадь которого у взрослого человека составляет 1,5–2 м^2. В 1 см^2 кожи содержится до 300 чувствительных нервных окончаний. Кожа — огромная рецепторная поверхность, обеспечивающая осязательную, температурную и болевую чувствительность, выполняющая функцию теплорегуляции, дыхания, выделения вредных веществ и защиты, препятствуя проникновению микробов и ядовитых веществ в организм, предохраняя от механических повреждений лежащих под ней тканей и органов.

В коже (рис. 5.34) различают два слоя: тонкий поверхностный — *эпидермис* и внутренний более толстый слой — собственно *кожу (дерму)*.

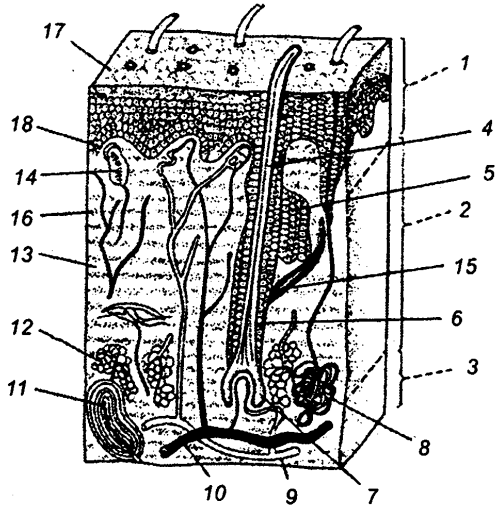


Рис. 5.34. Схема строения кожи:
1 — эпидермис; 2 — дерма; 3 — подкожная жировая клетчатка; 4 — волос; 5 — сальная железа; 6 — волосяная сумка; 7 — корень волоса; 8 — потовая железа; 9 — кожная артерия; 10 — кожная вена; 11 — нервные окончания; 12 — группа жировых клеток; 13 — рыхлая соединительная ткань; 14 — нервные окончания; 15 — гладкая мышца; 16 — коллагеновые и эластические волокна рыхлой соединительной ткани; 17 — многослойный ороговевающий эпителий; 18 — базальный слой, где размножаются клетки эпидермиса, образуется меланин и синтезируется витамин D

Эпидермис состоит из многослойного эпителия, наружные клетки которого ороговевают и слущиваются. Толщина эпидермиса составляет от 0,07 до 0,4 мм. Эпидермис состоит из пяти слоев клеток. Самый глубокий включающий 5–15 рядов клеток слой носит название *росткового*, или *зернистого*. Ряд клеток этого слоя, прилегающий к собственно коже, называется *базальным слоем*, в котором образуются новые слои эпидермиса по мере ороговевания самого верхнего слоя. В ростковом слое содержится пигмент *меланин*, определяющий цвет кожи. Под влиянием солнечных лучей пигментация увеличивается, и загорелая кожа защищает организм от чрезмерных световых воздействий. Следующий

слой называется *шиповатым*, а над ним располагается зернистый слой — состоит из ряда клеток, в протоплазме которых содержится кератогиалин. Пятый слой называется *стекловидным*, он образован 3–4 рядами клеток и наполнен блестящим веществом — элеиндином. Верхний слой состоит из плоских по форме ороговевших клеток и поэтому носит название *рогового слоя*. По мере полного ороговевания клетки превращаются в чешуйки, отслаиваются, и им на смену образуются новые.

Дерма, залегающая под эпидермисом, образована волокнистой соединительной тканью со множеством эластических волокон. В ней находятся кровеносные и лимфатические сосуды, нервные рецепторы, мышцы, сальные и потовые железы, волосяные сумки, волосы и ногти. В дерме различают более глубокий сетчатый слой и поверхностный сосочковый слой, на поверхности которого располагаются сосочки, врастающие в эпидермис. В бороздках между сосочками находятся петли кровеносных сосудов и нервные окончания, которые вместе с нервными окончаниями сетчатого слоя представляют собой рецепторы, воспринимающие тактильные раздражения. Гладкомышечная ткань, содержащаяся в дерме, образует мышцы, поднимающие волосы. За счет их сокращения происходят выделение секрета кожных желез и возникновение «гусиной кожи».

Между эпидермисом и собственно кожей находится основная мембрана, срастающаяся с базальным слоем. Дерма плавно переходит в подкожную основу, где содержится рыхлая соединительная ткань с жировыми клетками, благодаря которой кожа может смещаться и образовывать складки. На ладонной поверхности кистей и подошвах стоп есть места скопления большого количества жира, нервов и плотной соединительной ткани. Они называются *осязательными валиками*.

К ***придаткам кожи*** относятся потовые и сальные железы, волосы и ногти.

Потовые железы по форме представляют собой трубчатые железы, залегающие концевыми отделами, образующими клубочки, в самых глубоких слоях дермы. Они располагаются в подкожной основе и на границе подкожной основы и дермы практически по всему телу, кроме красной каймы

губ и головки полового члена. Особенно много их на ладонях и подошвах. Выводной проток потовой железы по спирали пронизывает все слои кожи, а в области эпидермиса открывается на его поверхности потовой порой. Все потовые железы выделяют жидкий секрет, в результате чего происходит процесс теплорегуляции организма и выведения из него вредных продуктов обмена. Секрет, выделяемый железами, залегающими в области подмышечных впадин, паховых сгибов, лобка и грудных сосков, обладает характерным запахом.

Сальные железы — по форме простые разветвленные альвеолярные железы, располагающиеся по всей поверхности тела, кроме ладоней и ступней. Выводные протоки сальных желез открываются в волосяной мешочек — фолликул — и на поверхности кожи в тех местах, где волосяной покров отсутствует: на ладонях, ступнях, красной кайме губ, грудных сосках, внутренней поверхности отверстия заднего прохода и др. К каждому фолликулу подходят от 1 до 3 выводных протоков. Протоки сальных желез открываются в волосяные сумки, выделяя кожное сало, служащее смазкой волос и кожи и препятствующее высыханию кожи и развитию микробов. Потовые железы выделяют пот, который при испарении охлаждает организм. В состав пота входят мочевина, соли и другие вещества. Измененной потовой железой является *молочная железа*.

Волосы — эластические роговые нити, производные эпидермиса. Они покрывают все тело, кроме ладоней, боковых поверхностей пальцев, подошв, красной каймы губ, малых половых губ, головки полового члена и внутреннего листа крайней плоти. Волосы подразделяются на первичные (нежный младенческий пушок), вторичные — более толстые пушковые волосы тела, волосы головы, брови и ресницы и третичные, появляющиеся в период полового созревания: волосы лица (борода и усы), лобковые волосы, волосы подмышек, волосы ноздрей и наружного слухового прохода. Волос состоит из мозгового и коркового слоя, покрыт кутикулой, содержит пигмент, обусловливающий его цвет. Волос подразделяют на стержень волоса, располагающийся над поверхностью кожи, и корень волоса, который залегает в толще кожи. Корень заканчивается небольшим уплотне-

нием — луковицей волоса. Снизу в нее врастает сосочек волоса. Сам корень располагается в корневом влагалище, образованном ростковым слоем эпидермиса. Корневое влагалище в свою очередь находится в фолликуле, или сумке волоса. Рост волоса обеспечивают производящие клетки, покрывающие волосяной сосочек. При прекращении питания этих клеток новые уже не образуются, луковица отмирает, отделяется от сосочка, а волос выпадает.

Ногти — производные эпидермиса, представляющие собой плотные роговые пластинки. Они имеют выпуклую форму и располагаются на тыльной стороне дистальных фаланг пальцев рук и ног. Пластинки образованы плотно прилегающими друг к другу роговыми чешуйками. Ноготь располагается в ногтевом ложе, образованном соединительной тканью дермы и ростковым слоем эпидермиса и ограниченном по краям и сзади бороздкой ложа. Над бороздкой располагается валик ногтя. Поверхность ногтевого ложа представляет собой ряды продольных гребешков ложа. В самом ногте выделяют тело ногтя, края и корень ногтя. Рост роговых чешуек происходит за счет росткового слоя эпителия ногтевого ложа. Наиболее сильно он развит у корня ногтя и даже просвечивает через ногтевую пластинку. Этот участок называется *луночкой*.

В коже содержатся ***сосуды*** и чувствительные, двигательные, сосудодвигательные, симпатические и секреторные ***нервы***. Окончания чувствительных нервов располагаются в эпидермисе, благодаря им осуществляется восприятие болевых ощущений. Осязательные тельца находятся в сосочках дермы, имеют овальную форму и окружены соединительнотканой оболочкой. Наибольшее их количество наблюдается в подушечках пальцев, на ладонной поверхности кистей и подошвах.

Подкожная жировая клетчатка предохраняет организм от охлаждения, смягчает ушибы и служит местом отложения жира. Чувствительность кожи к прикосновениям, боли, холоду и теплу, обусловленная наличием множества специализированных рецепторов, помогает организму воспринимать факторы среды и лучше реагировать на изменения ее условий.

Терморегуляция. Температура тела человека благодаря терморегуляции относительно постоянна, несмотря на ко-

лебания температуры внешней среды. Жировая смазка поверхности кожи и подкожная жировая клетчатка препятствуют избыточному поступлению тепла или холода извне и излишней потере тепла. Интенсивность теплоотдачи изменяется при перераспределении крови в многочисленных кровеносных сосудах кожи. На холоде кровеносные сосуды рефлекторно суживаются, и большее количество крови поступает в сосуды внутренних органов, что способствует сохранению в них тепла. При повышении температуры окружающей среды кровеносные сосуды рефлекторно расширяются, через них протекает больше крови и теплоотдача увеличивается.

5.4. Мочеполовая система

Включает в себя две группы органов, выполняющих разные функции: мочеобразующие органы и половые органы. Они объединяются в одну систему, поскольку вместе закладываются в эмбриональном периоде и имеют общие отделы во взрослом организме (рис. 5.35, 5.36).

5.4.1. Выделительная система

Мочеобразующие органы, которые также называются *органами выделения*, очищают организм от шлаков (солей, мочевины и др.), образующихся в результате обмена веществ. Образовавшиеся в процессе обмена веществ конечные продукты распада, являющиеся ядовитыми для организма, удаляются из него через почки, потовые железы, легкие, кишечник. Почки играют главную выделительную роль, выводя из организма 75% различных веществ: мочевину, мочевую кислоту, избыток воды, солей и чужеродные вещества, попавшие в кровь (лекарства и др.). В результате работы почек кровь очищается и сохраняет свой постоянный состав и физико-химические свойства.

Почки — небольшие парные органы (рис. 5.37), имеющие форму бобов, расположены в поясничной области на задней стенке брюшной полости, по бокам от позвоночника. От вогнутой стороны каждой почки отходит тонкая

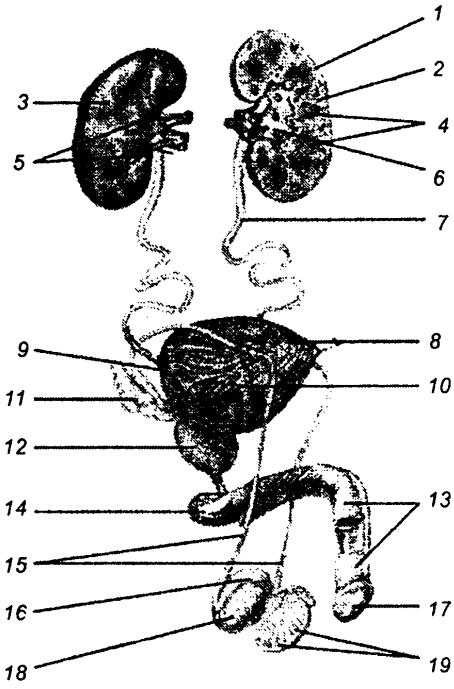


Рис. 5.35. Схема мочеполового аппарата мужчины:
1 — левая почка; 2 — корковое вещество; 3 — правая почка; 4 — почечные пирамиды; 5 — ворота почки; 6 — почечная лоханка; 7 — левый мочеточник; 8 — верхушка мочевого пузыря; 9 — дно мочевого пузыря; 10 — тело мочевого пузыря; 11 — семенной пузырек; 12 — предстательная железа; 13 — тело полового члена; 14 — корень полового члена; 15 — семявыносящие протоки; 16 — придаток; 17 — головка полового члена; 18 — яичко; 19 — дольки яичка

трубочка длиной около 30 см — *мочеточник*. По ней моча, непрерывно образующаяся в почках, стекает в *мочевой пузырь* — вместилище емкостью около 500 мл для накопления мочи, в полости малого таза. При сокращении его мышц моча выводится наружу через *мочеиспускательный канал*. В почке различают два слоя: наружный — *корковый*, где расположены нефроны, и внутренний — *мозговой*, в котором проходят почечные канальцы, впадающие в находящуюся в центре почки почечную лоханку, из которой выходит мочеточник, впадающий в мочевой пузырь.

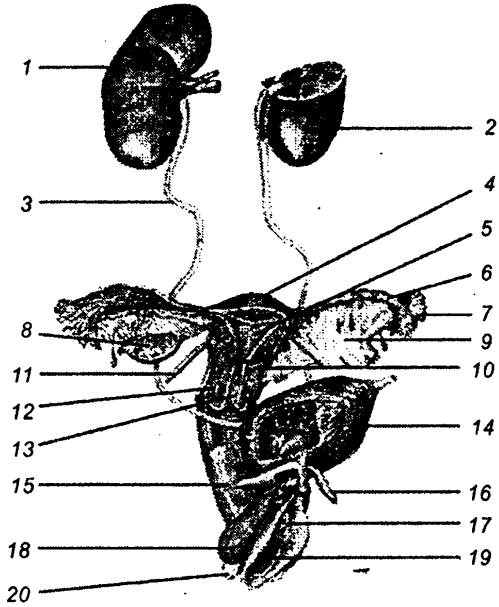


Рис. 5.36. Схема мочеполового аппарата женщины:
1 — правая почка; 2 — левая почка; 3 — правый мочеточник; 4 — дно матки; 5 — полость матки; 6 — ампула маточной трубы; 7 — бахромки маточной трубы; 8 — яичник; 9 — брыжейка яичника; 10 — тело матки; 11 — круглая связка матки; 12 — шейка матки; 13 — канал шейки матки; 14 — мочевой пузырь; 15 — влагалище; 16 — ножка клитора; 17 — наружное отверстие мочеиспускательного канала; 18 — луковица преддверия; 19 — отверстие влагалища; 20 — большая железа преддверия

Нефрон — структурно-функциональная единица почки (рис. 5.38). В его состав входит капсула Боумена – Шумлянского, состоящая из однослойного эпителия и образующая двухслойную чашу, в которую погружен мальпигиев клубочек, состоящий из капиллярных петель. Между стенками капсулы находится полость, от которой в корковом слое начинается извитой мочевой каналец I порядка, выпрямляясь, он переходит в мозговой слой. Здесь каналец образует петлю Генле и вновь возвращается в корковое вещество, продолжаясь в извитой каналец II порядка и впадает в собирательную трубочку — почечную лоханку.

В каждой почке 1–1,2 млн нефронов. Почки очень богаты кровеносными сосудами. Мелкие веточки почечной ар-

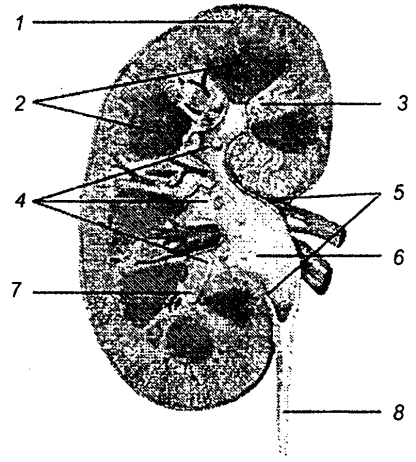


Рис. 5.37. Строение почки в разрезе:
1 — корковое вещество почки; 2 — мозговое вещество почки (пирамиды); 3 — столб почки; 4 — большие почечные чашки; 5 — ворота почки; 6 — почечная лоханка; 7 — малая почечная чашечка; 8 — мочеточник

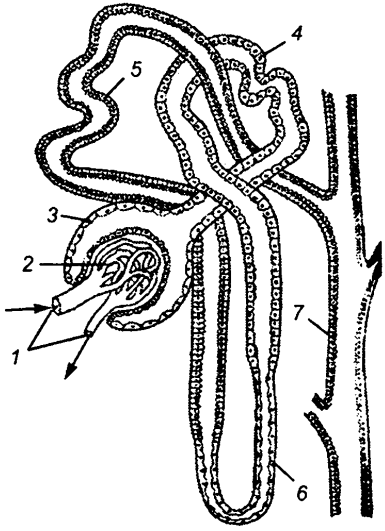


Рис. 5.38. Строение нефрона:
1 — приносящие и выносящие артериолы; 2 — мальпигиев клубочек (клубочек капилляров); 3 — капсула Боумена–Шумлянского; 4 — извитые канальцы I порядка; 5 — извитые канальцы II порядка; 6 — петля Генле; 7 — собирательные трубочки

терии (приносящие сосуды) входят в капсулу и образуют клубки артериальных капилляров. Из каждого клубочка выходят артериальные сосуды меньшего (по сравнению с приносящими сосудами) диаметра (выносящие сосуды). Каждый из них ветвится и образует капиллярную сеть вокруг канальцев. Из капилляров этой сети формируются почечные вены, впадающие в нижнюю полую вену. Таким образом, кровеносные сосуды, ветвящиеся в почках, образуют капилляры дважды: сначала клубочки, лежащие в капсулах, а затем сети, оплетающие петли почечных канальцев.

В нефроне образуется первичная моча: в клубочке за счет разницы диаметра приносящей и выносящей артерий создается повышенное кровяное давление и осуществляется фильтрация воды, солей, мочевины, глюкозы (высокомолекулярные вещества остаются в крови); затем в извитых почечных канальцах происходит обратное всасывание воды и минеральных веществ (реабсорбция) в капилляры, оставшаяся концентрированная вторичная моча выводится.

Процесс образования мочи включает две фазы.

1-я фаза — фильтрация. Через почки, составляющие 1/200 массы тела, за минуту протекает 1200 мл крови, т. е. около 1/4 общего ее количества, поступающего из сердца в кровеносную систему за это время. Вся кровь организма человека (около 5 л) проходит через почки за каждые 4–5 мин, а за сутки более 300 раз. В сутки через почки проходит до 1500–1700 л крови и образуется 150–170 л первичной мочи.

Таким интенсивным кровоснабжением почек, превышающим во много раз кровоснабжение других органов, обеспечиваются условия для очищения крови от непрерывно поступающих в нее из клеток веществ, подлежащих удалению из организма с мочой.

В капсуле мальпигиевых клубочков фильтруются вещества, приносимые кровью, через стенки капилляров в полость капсулы. Фильтрация жидкой части крови со всеми растворенными веществами, за исключением крупных молекул белка, которые не могут пройти через стенки капилляров и мембрану капсулы, происходит в результате *значительной разности давлений крови* в капиллярах и капсуле (давление в клубочке около 70 мм рт. ст., а в полости капсулы около 30 мм рт. ст.).

Высокое кровяное давление в капиллярах создается тем, что диаметр приносящего сосуда больше, чем выносящего. Это обеспечивает фильтрацию растворенных в плазме веществ в капсулу: неорганических солей, мочевины, мочевой кислоты, глюкозы, аминокислот.

Жидкость, поступающая в просвет капсулы — ***первичная моча*** — безбелковая плазма крови, содержащая минеральные соли, глюкозу, гормоны, витамины, аминокислоты и другие соединения, необходимые организму наряду с продуктами распада, подлежащими удалению. По составу она близка плазме крови, но отличается от нее отсутствием белков. Из организма же выводится всего лишь около 1–1,5 л так называемой *вторичной,* или *конечной*, *мочи*, образующейся во второй фазе мочеобразования.

2-я фаза — обратное всасывание. В почках после фильтрации эпителиальными клетками канальцев осуществляется *процесс обратного всасывания*, при котором в кровь возвращаются необходимые организму вещества. В почечных канальцах происходит обратное всасывание воды и некоторых веществ (сахаров, аминокислот). Излишки веществ (например, глюкозы, если ее содержание в крови превышает 150 мг%) и ненужные организму продукты обмена удаляются наружу в небольшом объеме вторичной (конечной) мочи. В моче меньше концентрация хлористого натрия, чем в крови, а концентрация мочевины увеличена почти в 60–70 раз, т. е. до 2% (в плазме ее 0,03%).

Из почек моча выводится через ***мочеточники*** — трубки длиной до 30 см и шириной 3–6 мм, соединяющие почечную лоханку с мочевым пузырем.

Мочевой пузырь лежит в полости таза и представляет собой резервуар емкостью до 750 мл.

Функции почек регулируются импульсами *парасимпатического* (блуждающего) *нерва* — расширяет кровеносные сосуды и *симпатического нерва* — сужает сосуды. Это отражается на скорости образования первичной мочи, обратного всасывания воды и натрия из вторичной мочи.

Всасывание воды из первичной мочи усиливается антидиуретическим гормоном гипофиза (вазопрессином), а гормон надпочечников адреналин вызывает уменьшение образования мочи, так как сужает почечные сосуды.

Обратное всасывание солей натрия и калия в канальцах нефронов регулируется гормоном коры надпочечников — альдостероном.

5.4.2. Половая система

Половая система человека осуществляет репродуктивную функцию. Главной частью половой системы являются **половые железы**: семенники или яички (у мужчин) и яичники (у женщин). Схема строения мужской и женской половой систем показана на рис. 5.39–5.42.

Мужская половая система подразделяется на внутренние и наружные половые органы.

Внутренние мужские половые органы:

- половые железы — яички;
- придатки яичка, где накапливаются зрелые сперматозоиды;
- семенные пузырьки, семявыносящие протоки;
- предстательная и куперова железы, образующие секреты, создающие определенную химическую среду для сперматозоидов.

Яичко представляет собой парную половую железу, располагающуюся в мошонке. Яички имеют овальную форму и достигают веса 20–30 г, покрыты плотной соединительнотканой оболочкой и содержат канальцы общей длиной до 300–400 м, в которых *в течение всей жизни* образуются сперматозоиды. Яичко крепится посредством семенного канатика, образованного мышцами, фасциями, нервами, кровеносными и лимфатическими сосудами, а также семявыносящими протоками. На заднем крае каждого яичка находится придаток.

Сперма — сперматозоиды вместе с секретом придаточных желез. *Эякуляция* — выведение наружу сперматозоидов в составе семенной жидкости.

Наружные мужские половые органы:

- *мошонка*, в которой находятся яички и их придатки, представляет собой выпячивание стенки тела, куда спускаются яички накануне или вскоре после рождения;
- *половой член*, или *пенис*, служащий для введения спермы в половые пути женщины.

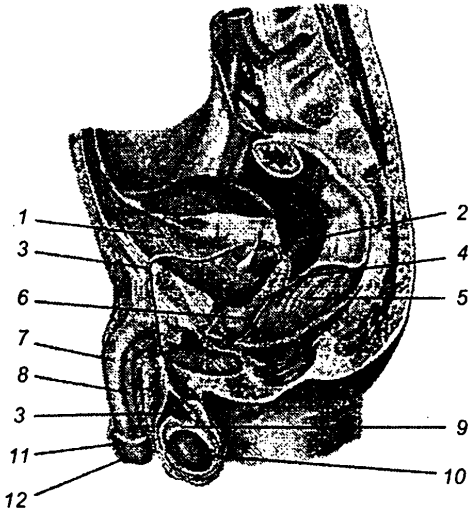


Рис. 5.39. Мужские половые органы (вид сбоку):
1 — мышечная оболочка мочевого пузыря; 2 — мочеточник; 3 — семявыносящий проток; 4 — семенной пузырек; 5 — прямая кишка; 6 — предстательная железа; 7 — пещеристое тело полового члена; 8 — губчатое тело полового члена; 9 — придаток; 10 — яичко; 11 — головка полового члена; 12 — крайняя плоть

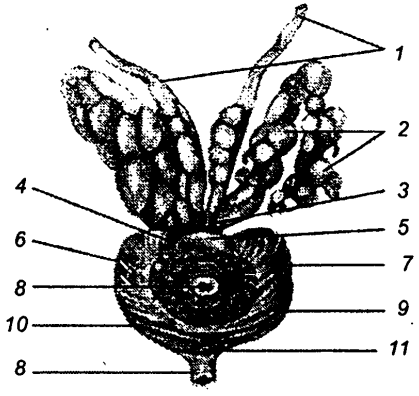


Рис. 5.40. Предстательная железа и семенные пузырьки:
1 — семявыносящие протоки; 2 — семенные пузырьки; 3 — выделительный проток семенного пузырька; 4 — основание предстательной железы; 5 — медиальная доля предстательной железы; 6 — правая доля предстательной железы; 7 — левая доля предстательной железы; 8 — мочеиспускательный канал; 9 — передняя поверхность предстательной железы; 10 — нижнебоковая поверхность предстательной железы; 11 — верхушка предстательной железы

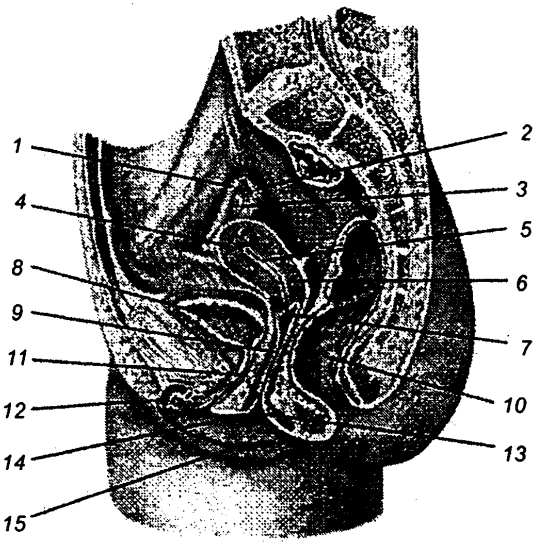


Рис. 5.41. Женские половые органы (вид сбоку):
1 — маточная труба; 2 — бахромки маточной трубы; 3 — яичник; 4 — тело матки; 5 — полость матки; 6 — шейка матки; 7 — отверстие матки; 8 — мочевой пузырь; 9 — влагалище; 10 — прямая кишка; 11 — мочеиспускательный канал; 12 — клитор; 13 — отверстие влагалища; 14 — малые половые губы; 15 — большие половые губы

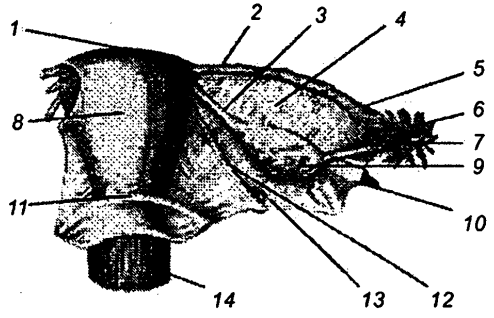


Рис. 5.42. Яичник, маточная труба и матка:
1 — дно матки; 2 — перешеек маточной трубы; 3 — собственная связка яичника; 4 — брыжейка яичника; 5 — ампула маточной трубы; 6 — бахромки маточной трубы; 7 — брюшное отверстие маточной трубы; 8 — тело матки; 9 — яичник; 10 — подвешивающая связка яичника; 11 — шейка матки; 12 — круглая маточная связка; 13 — широкая маточная связка; 14 — влагалище

Внутренние половые органы выполняют *эндокринные функции*. В канальцах семенников помимо сперматогенного эпителия находятся поддерживающие и интерстициальные клетки, одна из функций которых — образование мужского полового гормона тестостерона. Предстательная железа секретирует также гормоны, регулирующие обмен веществ в клетках — простагландины.

Женская половая система делится на внутренние и наружные половые органы.

Внутренние женские половые органы, расположенные в малом тазу, включают:

- половые железы — яичники;
- маточные трубы;
- матку;
- влагалище.

Наружные женские половые органы располагаются в переднем отделе промежности, в области мочеполового треугольника и состоят из:

- больших и малых половых губ;
- клитора — небольшого по размерам органа, по строению сходного с пенисом;
- луковиц преддверия влагалища и больших желез преддверия.

Яичник представляет собой парный орган, располагающийся по обеим сторонам от матки. Масса яичника составляет 5–8 г, длина колеблется от 2,5 до 5 см. В яичнике происходят образование и созревание женских половых клеток. В своем положении яичник удерживается собственной и подвешивающей связками яичника. Кроме того, орган прикрепляется к широкой связке матки при помощи брыжейки яичника, образуемой у его заднего края брюшиной. Выпуклый свободный край яичника обращен назад, к тазовой поверхности крестца. Яичники, подобно семенникам у мужчин, выполняют две *функции*:

- образование половых клеток (яйцеклеток);
- выработка половых гормонов (женских), поступающих в кровь.

Яичники содержат ооциты I порядка, окруженные слоем эпителиальных клеток, — ***фолликулы*** (граафовы пузырьки). У новорожденной девочки к моменту рождения в обо-

их яичниках содержится 800 тыс. — 1 млн фолликулов. Большая часть их погибает, и ко времени наступления половой зрелости сохраняются только 400–500 первичных фолликулов. По мере созревания ооцит претерпевает два мейотических деления, стенка фолликула лопается, и зрелая яйцеклетка выходит в брюшную полость — происходит ***овуляция.*** Оттуда она с током жидкости попадает в маточную трубу. Отверстие маточной трубы окружено бахромой, отростки которой, а также слизистая оболочка трубы покрыты ресничным эпителием. Благодаря движению ресничек эпителия и перистальтическим движениям стенок трубы яйцеклетка засасывается в трубу и продвигается в сторону матки.

На месте бывшего фолликула в яичнике образуется ***желтое тело,*** выполняющее эндокринные функции (секретирует гормон прогестерон, вызывающий изменения в матке по подготовке к беременности). Если оплодотворения не происходит — яйцеклетка разрушается, желтое тело погибает, на его месте образуется соединительнотканный рубец. Происходит ***менструация*** — выведение остатков неоплодотворенной яйцеклетки вместе с кровью (отслоение внутреннего слизистого слоя матки). В ячнике начинается подготовка к оплодотворению новой яйцеклетки, цикл повторяется с периодом 28 дней.

Молочная железа, или грудь (рис. 5.43, 5.44), является парным органом, располагающимся на поверхности большой грудной мышцы на уровне III–IV ребер и функционально тесно связанным с органами половой системы. Форма желез зависит от количества содержащейся в них жировой ткани. На поверхности среднего отдела железы хорошо заметен пигментированный околососковый кружок, в центре которого располагается сосок молочной железы.

Тело молочной железы половозрелой женщины образовано отдельными дольками в количестве 15–20. Дольки отделяются друг от друга прослойками, образованными рыхлой соединительной и жировой тканью. На вершине соска открываются выводные млечные протоки желез. Перед устьем млечные протоки расширяются, образуя млечные синусы. В синусах скапливается вырабатываемое железами молоко.

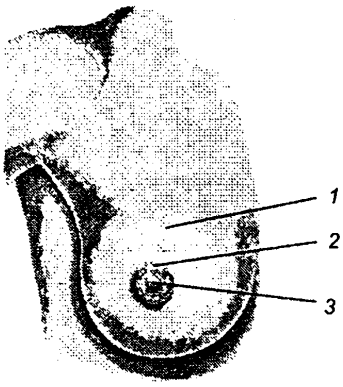


Рис. 5.43. Молочная железа:
1 — тело молочной железы; 2 — околососковый кружок молочной железы; 3 — сосок молочной железы

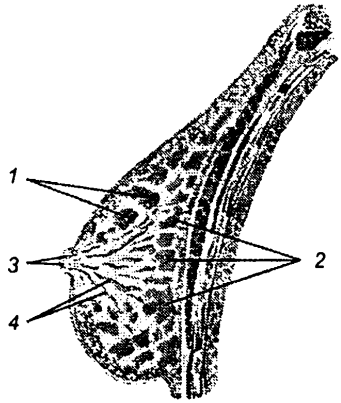


Рис. 5.44. Строение молочной железы (горизонтальный разрез):
1 — дольки молочной железы; 2 — тело молочной железы; 3 — выводные млечные протоки; 4 — млечные синусы

Эмбриональное развитие человека. Если происходит оплодотворение яйцеклетки в маточной трубе, то здесь же начинает развиваться зародыш (рис. 5.45), и осуществляются

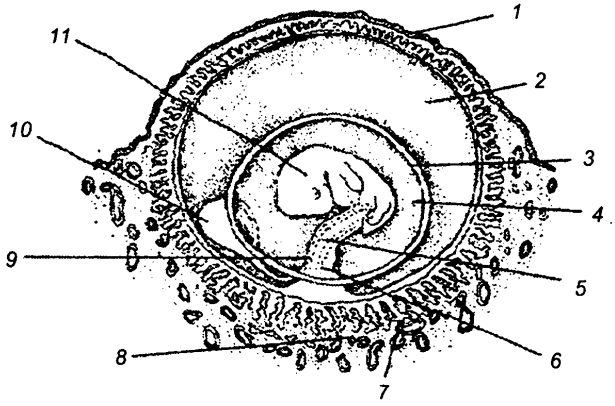


Рис. 5.45. Строение зародыша примата, развивающегося внутри окружающих его оболочек:
1 — хорион; 2 — внезародышевый целом; 3 — амнион; 4 — амниотическая полость; 5 — пупочный канатик; 6 — ножка аллантоиса; 7 — ворсинки хориона; 8 — материнская ткань плаценты; 9 — желточный стебелек; 10 — желточный мешок; 11 — зародыш

первые деления дробления зиготы. Спустя несколько дней зародыш спускается в полость матки, где и прикрепляется к ее стенке, происходит *имплантация*.

Матка представляет собой полый мышечный орган с эластичными стенками. Ее функция состоит в обеспечении развития зародыша с последующим выталкиванием его наружу во время родов. Полость матки выстлана эпителием, который, разрастаясь, вместе с внезародышевой частью эмбриона образует детское место, или ***плаценту***. Через плаценту зародыш снабжается необходимыми питательными веществами и кислородом, поскольку кровеносные сосуды матки и эмбриона здесь объединяются.

К концу третьей недели развития зародыш вступает в стадию органогенеза, во время которой формируются основные системы органов: нервная, пищеварительная, кровеносная. В этот период зародыш крайне чувствителен к разного рода неблагоприятным воздействиям — лекарственным препаратам, алкоголю, никотину, инфекциям. Например, заболевание краснухой между 4–12-й неделями беременности может привести к нарушению формирования сердца у зародыша, органов зрения, слуха и др. В последующие сроки беременности происходят рост и дальнейшая дифференцировка органов и тканей.

Зародыш окружен оболочками и соединен с телом матери пуповиной, в которой проходят кровеносные сосуды. Зародышевые оболочки являются ***провизорными органами*** — временными органами зародыша, выполняющими функции питания, дыхания, кроветворения, выделения и защиты. *Роды* происходят примерно через 270 дней после оплодотворения яйцеклетки. Этот сложный процесс регулируется рядом гормонов. Главную роль играет усиление секреции гормонов корой надпочечников плода, что повышает чувствительность матки к другим гормонам, вызывающим ее сокращение.

5.5. Пищеварительная система

Пищеварение — процесс механической обработки пищи в пищеварительном канале и расщепление ферментами питательных веществ на более простые молекулы, усваиваемые

организмом. Большое значение для организма имеют поступающие с пищей вода, минеральные соли, витамины, которые усваиваются в неизмененном виде. Пищеварительная система обеспечивает усвоение организмом необходимых ему питательных веществ в качестве источника энергии, а также для обновления и роста клеток.

5.5.1. Строение и функции органов пищеварения

Пищеварительный аппарат (рис. 5.46) человека представлен пищеварительной трубкой и сообщающимися с ней выводными протоками крупными железами пищеварительного тракта (слюнные, желудочные, кишечные железы, поджелудочная железа и печень), а также множеством мелких желез, залегающих в слизистой оболочке всех отделов пищеварительного тракта. Общая длина пищеварительного тракта от полости рта до заднего прохода составляет 8–10 м. По большей части он представляет собой изогнутую в виде петель трубку и состоит из переходящих одна в другую частей. Выделяют следующие *отделы пищеварительного канала*: ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкий (двенадцатиперстная, тощая, подвздошная кишка) и толстый кишечник (слепая, ободочная, прямая кишка). Стенка пищеварительного канала состоит из 3 слоев: внутреннего (слизистого), среднего (гладкомышечного) и наружного (соединительнотканого).

Пищеварение в полости рта. В ротовой полости пища пережевывается и измельчается ***зубами*** (рис. 5.47), расположенными в ячейках верхней и нижней челюстей. Общее количество зубов у взрослых — 32. В каждой половине верхней и нижней челюстей находятся 2 резца, 1 клык, 2 малых коренных и 3 больших коренных зуба. Каждый зуб состоит из *зубной коронки*, выступающей над десной, *шейки*, окруженной десной, и *корня*, сидящего в ячейке челюсти. Через отверстие на верхушке корня в зуб входят сосуды и нервы, которые разветвляются в полости зуба, заполненной мякотью — рыхлой соединительной тканью. Твердое вещество зуба представляет собой видоизмененную костную ткань. Особенно тверда эмаль, покрывающая коронку снаружи и

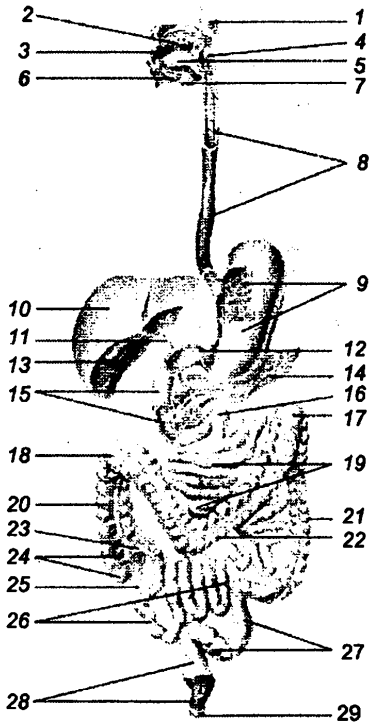


Рис. 5.46. Строение пищеварительной системы:
1 — околоушная железа; 2 — зубы; 3 — полость рта; 4 — глотка; 5 — язык; 6 — подъязычная железа; 7 — поднижнечелюстная железа; 8 — пищевод; 9 — желудок; 10 — печень; 11 — общий желчный проток; 12 — сжиматель (сфинктер) привратника; 13 — желчный пузырь; 14 — поджелудочная железа; 15 — двенадцатиперстная кишка; 16 — крутой изгиб двенадцатиперстной кишки; 17 — левый изгиб ободочной кишки; 18 — правый изгиб ободочной кишки; 19 — тощая кишка; 20 — восходящая ободочная кишка; 21 — нисходящая ободочная кишка; 22 — поперечная ободочная кишка; 23 — илеоцекальный клапан; 24 — слепая кишка; 25 — аппендикс; 26 — подвздошная кишка; 27 — сигмовидная ободочная кишка; 28 — прямая кишка; 29 — наружный сжиматель заднего прохода

защищающая зуб от разрушения. При появлении в эмали трещины в мякоть зуба могут проникнуть микробы.

В полости рта находится ***язык*** (рис. 5.48), рецепторы которого воспринимают вкус. В ротовой полости осуществляется начальная химическая обработка *углеводов фермен-*

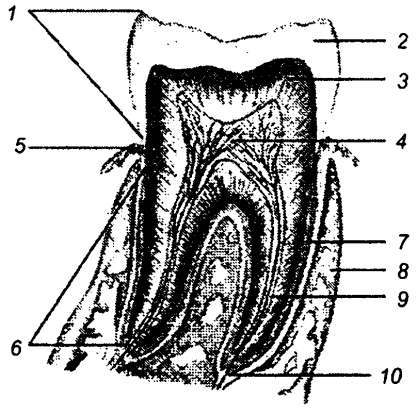


Рис. 5.47. Строение зуба:
1 — коронка зуба; 2 — эмаль; 3 — дентин; 4 — пульпа зуба; 5 — шейка зуба; 6 — корень зуба; 7 — цемент; 8 — альвеола; 9 — канал корня зуба; 10 — отверстие верхушки корня зуба

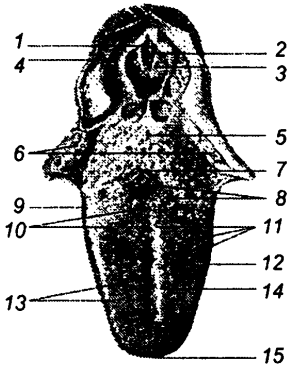


Рис. 5.48. Строение языка:
1 — голосовая щель; 2 — голосовая складка; 3 — складка преддверия; 4 — черпало-надгортанная складка; 5 — корень языка; 6 — небные миндалины; 7 — слепое отверстие языка; 8 — пограничная бороздка; 9 — листовидные сосочки; 10 — сосочки, окруженные валом; 11 — грибовидные сосочки; 12 — корпус языка; 13 — нитевидные сосочки; 14 — спинка языка; 15 — верхушка языка

тами слюны, которые активны при слабощелочной реакции (расщепление крахмала до глюкозы).

Пища действует как раздражитель на нервные рецепторы слизистой оболочки рта, возбуждение которых передается по

чувствительным нервам в пищевой центр головного мозга и вызывает рефлекторные ответные реакции органов пищеварения — усиленное выделение пищеварительных соков: слюны, соков желудочного, кишечного и поджелудочной железы, желчи. Тщательное пережевывание пищи значительно увеличивает ее контактную площадь с ферментами и облегчает дальнейшее переваривание и усвоение питательных веществ. Пищевой комок, пропитанный слюной, попадает в желудок в результате рефлекторного акта глотания, при котором надгортанник опускается и закрывает гортань, мягкое небо поднимается, закрывая носоглотку; сокращаются мышцы, проталкивающие пищу в ***глотку*** и ***пищевод***, который волнообразно сокращается и продвигает ее в желудок (рис. 5.49, 5.50).

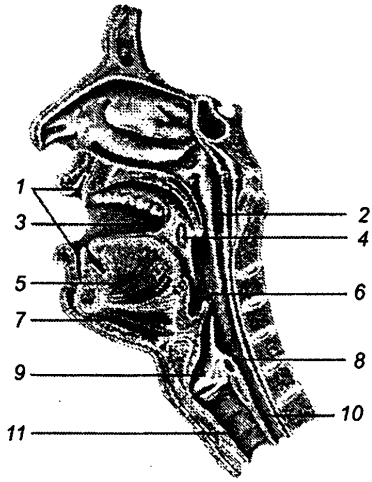


Рис. 5.49. Строение полости глотки:
1 — преддверие рта; 2 — носовая часть глотки (носоглотка); 3 — полость рта; 4 — небная миндалина; 5 — подбородочно-язычная мышца; 6 — ротовая часть глотки; 7 — подбородочно-подъязычная мышца; 8 — гортанная часть глотки; 9 — гортань; 10 — пищевод; 11 — трахея

Пищеварение в желудке. ***Желудок*** — мешкообразное расширение пищеварительного канала (рис. 5.51) емкостью около 2–3 л. В его слизистой оболочке расположено около 14 млн желез, выделяющих желудочный сок. За сутки у человека отделяется от 1,5 до 2,5 л желудочного сока, содер-

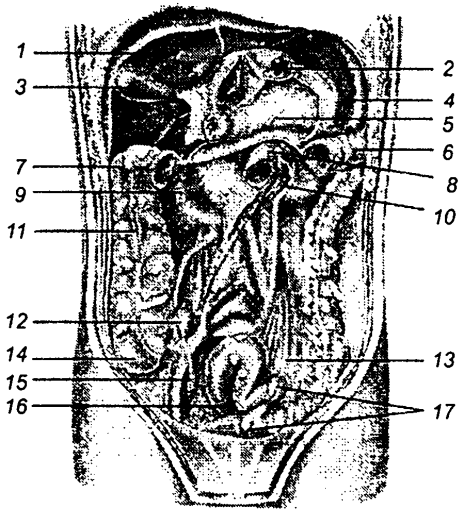


Рис. 5.50. Органы брюшной полости:
1 — печень; 2 — желудок; 3 — желчный пузырь; 4 — селезенка; 5 — поджелудочная железа; 6 — левый изгиб ободочной кишки; 7 — правый изгиб ободочной кишки; 8 — верхний изгиб двенадцатиперстной кишки; 9 — рельеф двенадцатиперстной кишки; 10 — восходящая часть двенадцатиперстной кишки; 11 — восходящая ободочная кишка; 12 — подвздошная кишка; 13 — брыжейка сигмовидной кишки; 14 — слепая кишка; 15 — аппендикс; 16 — прямая кишка; 17 — сигмовидная ободочная кишка

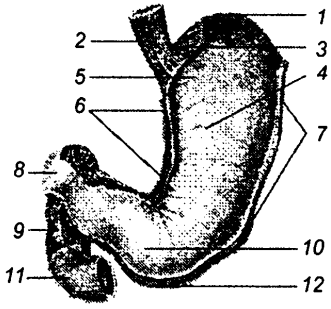


Рис. 5.51. Строение желудка и двенадцатиперстной кишки:
1 — дно желудка; 2 — пищевод; 3 — кардиальная вырезка желудка; 4 — тело желудка; 5 — кардиальная часть (входной отдел) желудка; 6 — малая кривизна желудка; 7 — большая кривизна желудка; 8 — верхняя часть двенадцатиперстной кишки; 9 — мышечная оболочка двенадцатиперстной кишки; 10 — привратниковая часть (выходной отдел) желудка; 11 — нисходящая часть двенадцатиперстной кишки; 12 — мышечная оболочка желудка

жащего 0,5% соляной кислоты, ферменты — расщепляющие *белки до пептидов* (пепсин), *створаживающие молоко* (химозин), расщепляющие жиры (липаза), слизь.

Соляная кислота создает кислую реакцию желудочного сока, переводит в активное состояние ферменты, которые расщепляют белки, вызывают их набухание и денатурацию и способствуют створаживанию молока. Фермент, расщепляющий жиры, проявляет свою активность в щелочной среде тонкого кишечника, куда он поступает в составе полужидкой пищевой кашицы, которую желудок сокращениями своей гладкой мускулатуры выталкивает отдельными порциями в двенадцатиперстную кишку.

Пищеварение в кишечнике. ***Двенадцатиперстная кишка*** длиной 25–30 см — начальный отдел тонкой кишки — подковообразно огибает поджелудочную железу, протоки которой вместе с желчным протоком печени открываются в ее нисходящую часть.

Печень (рис. 5.52) является самой крупной железой тела, расположенной в правой части брюшной полости, жизненно важным органом, разнообразные функции которого по-

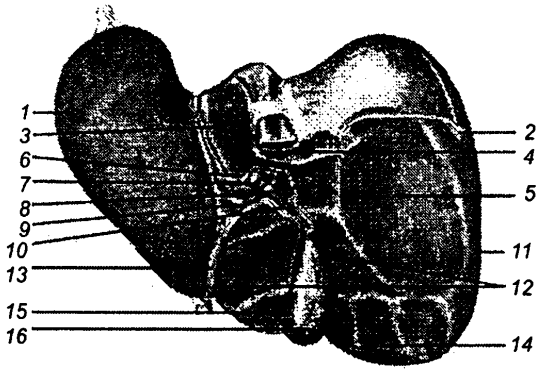


Рис. 5.52. Строение печени:
1 — левая доля печени; 2 — треугольная связка печени; 3 — задняя (хвостатая) доля печени; 4 — надпочечное вдавливание; 5 — почечное вдавливание; 6 — собственная печеночная артерия; 7 — воротная вена; 8 — общий желчный проток; 9 — общий печеночный проток; 10 — пузырный проток; 11 — правая доля печени; 12 — двенадцатиперстно-кишечное вдавливание; 13 — круглая связка печени; 14 — ободочно-кишечное вдавливание; 15 — передняя (квадратная) доля; 16 — желчный пузырь

зволяют назвать его главной химической лабораторией организма.

Вся кровь из пищеварительного канала проходит через печень, где обезвреживаются ядовитые соединения, образовавшиеся при неполном распаде белков и в результате деятельности микробов (барьерная функция). Печень участвует в обмене углеводов, накапливая гликоген, в ней синтезируются белки свертывания крови, расщепляются аминокислоты с образованием мочевины.

В печени непрерывно вырабатывается желчь, которая накапливается в ***желчном пузыре*** (рис. 5.53) и поступает в двенадцатиперстную кишку, когда в ней протекает процесс пищеварения.

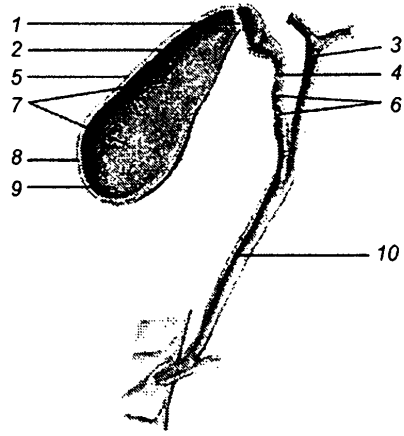


Рис. 5.53. Строение желчного пузыря:
1 — шейка желчного пузыря; 2 — тело желчного пузыря; 3 — общий печеночный проток; 4 — пузырный проток; 5 — слизистая оболочка желчного пузыря; 6 — спиральные складки; 7 — мелкие складки слизистой оболочки желчного пузыря; 8 — мышечная оболочка желчного пузыря; 9 — дно желчного пузыря; 10 — общий желчный проток

В сутки у человека образуется около 1 л желчи. Она активирует ферменты поджелудочного и кишечного сока, дробит жиры на мельчайшие капли, увеличивая их поверхность взаимодействия с ферментами. *Желчь* повышает растворимость жирных кислот, что облегчает их всасывание, стиму-

лирует перистальтику кишок и задерживает гнилостные процессы в кишечнике.

Поджелудочная железа (рис. 5.54) выделяет в двенадцатиперстную кишку поджелудочный сок, содержащий ферменты, расщепляющие все питательные вещества пищи (трипсин, амилаза, мальтаза, липаза). Под влиянием одних ферментов завершается начавшееся в желудке расщепление белков до аминокислот, под действием других происходит расщепление нуклеиновых кислот, углеводов и жиров.

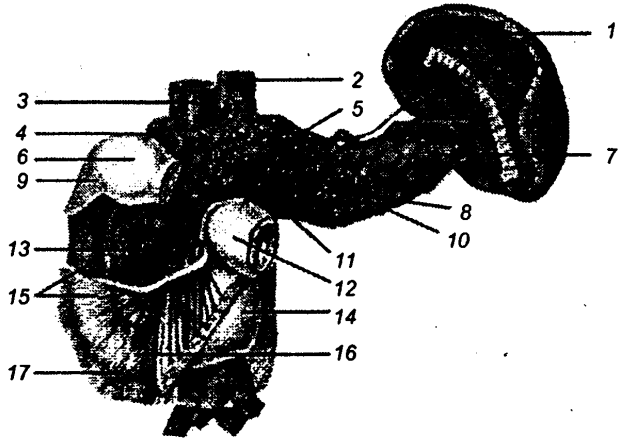


Рис. 5.54. Строение поджелудочной железы и двенадцатиперстной кишки:
1 — селезенка; 2 — брюшная аорта; 3 — нижняя полая вена; 4 — воротная вена; 5 — верхний край поджелудочной железы; 6 — верхняя часть двенадцатиперстной кишки; 7 — хвост поджелудочной железы; 8 — тело поджелудочной железы; 9 — верхний изгиб двенадцатиперстной кишки; 10 — передний край поджелудочной железы; 11 — нижний край поджелудочной железы; 12 — тощая кишка; 13 — головка поджелудочной железы; 14 — нисходящая часть двенадцатиперстной кишки; 15 — восходящая часть двенадцатиперстной кишки; 16 — горизонтальная часть двенадцатиперстной кишки; 17 — нижний изгиб двенадцатиперстной кишки

Тонкая кишка длиной 5–6 м образует в брюшной полости много петель. В слизистой оболочке тонкой кишки имеется много желез, выделяющих кишечный сок. Слизистая оболочка (рис. 5.55, 5.56) образует выросты — ***ворсинки*** — от 2000 до 3000 на 1 см^2.

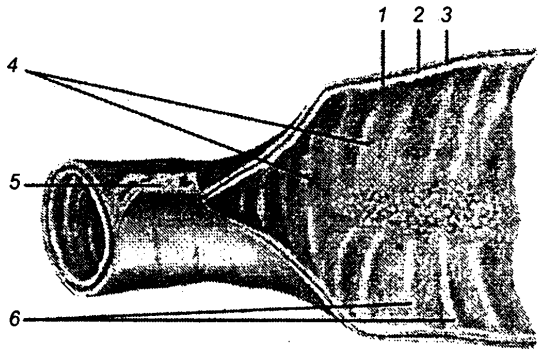


Рис. 5.55. Слизистая оболочка тонкой кишки:
1 — слизистая оболочка тонкой кишки; 2 — подслизистая основа; 3 — мышечная оболочка; 4 — лимфатические фолликулы; 5 — брыжейка; 6 — поперечные круговые складки

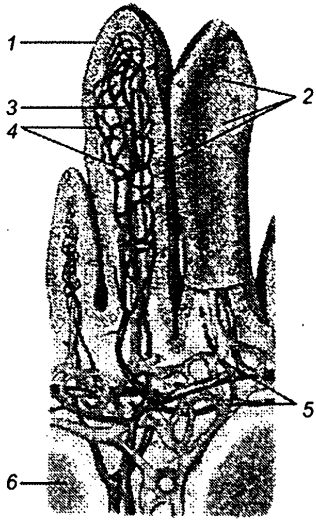


Рис. 5.56. Ворсинки подвздошной кишки:
1 — эпителий; 2 — блокадные клетки; 3 — центральный лимфатический капилляр; 4 — сеть кровеносных капилляров; 5 — внутренний слой сети кровеносных и лимфатических сосудов; 6 — лимфатический фолликул

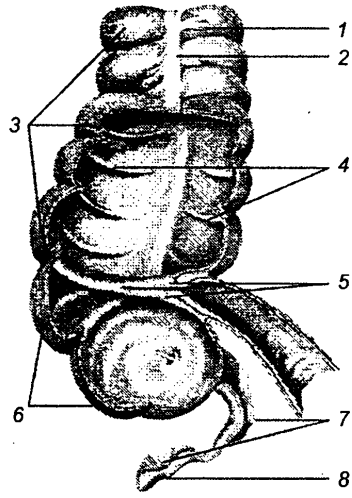


Рис. 5.57. Строение слепой кишки и аппендикса:
1 — сальниковый отросток; 2 — свободная лента ободочной кишки; 3 — гаустры; 4 — полулунные складки ободочной кишки; 5 — илеоцекальный клапан; 6 — слепая кишка; 7 — брыжейка аппендикса; 8 — аппендикс (червеобразный отросток)

Стенки ворсинок состоят из однослойного эпителия, а внутри находятся кровеносные сосуды и капилляры, лимфатический сосуд, нервы и гладкие мышечные клетки, которые обеспечивают их двигательную активность. Аминокислоты, глюкоза, витамины, минеральные соли в виде водных растворов всасываются в кровь капилляров ворсинок. Жирные кислоты и глицерин переходят в эпителиальные клетки ворсинок, где из них образуются характерные для человеческого организма молекулы жиров, которые поступают в лимфу и, пройдя барьер лимфатических узлов, попадают в кровь. Значительная длина, складчатость тонкого кишечника и наличие ворсинок увеличивают площадь всасывающей поверхности этого отдела.

Толстая кишка длиной около 1,5–2 м начинается слепой кишкой, имеющей червеобразный отросток — ***аппендикс*** (рис. 5.57), продолжается ободочной кишкой и заканчивается прямой кишкой. В толстом кишечнике всасывается вода и формируются каловые массы, которые через прямую кишку удаляются наружу. При участии бактерий расщепляется клетчатка и синтезируются витамины группы В и К.

5.5.2. Обмен веществ и превращение энергии в организме человека. Витамины

Обмен веществ и нормы питания. В организме человека непрерывно протекают водный, минеральный (солевой), белковый, жировой и углеводный обмены. Энергетические запасы непрерывно уменьшаются в процессе жизнедеятельности организма и пополняются за счет пищи. Соотношение количества энергии, поступающей с пищей, и энергии, расходуемой организмом, называется *энергетическим балансом.* Количество потребляемой пищи должно соответствовать энергетическим затратам человека. Для составления норм питания необходимо учитывать запас энергии в питательных веществах, их энергетическую ценность.

Питательные вещества и витамины. В пищевых продуктах содержатся питательные вещества — белки, жиры, углеводы. *Витамины* были открыты русским врачом Н.И. Лунины м. Это низкомолекулярные соединения различной химической природы. Они как незаменимые компоненты

входят в состав активных центров многих ферментов и участвуют в реакциях биокатализа (табл. 5.1), в регуляции многих биохимических и физиологических процессов. Витамины способствуют укреплению здоровья, увеличивают сопротивляемость организма простудным и инфекционным заболеваниям, повышают работоспособность.

Таблица 5.1

Витамины, их коферментные формы и катализируемые реакции

Витамин	Коферментная форма	Тип катализируемой реакции
Водорастворимые витамины		
Тиамин (B_1)	Тиаминпирофосфат	Декарбоксилирование α-кетокислот
Рибофлавин (B_2)	Флавинмононуклеотид, флавинадениндинуклеотид	Окислительно-восстановительные реакции
Никотиновая кислота (B_3 или PP)	Никотинамидадениндинуклеотид, никотинамидадениндинуклеотидфосфат	Окислительно-восстановительные реакции
Пантотеновая кислота (B_5)	Кофермент (коэнзим) А	Перенос ацильных групп
Пиридоксин (B_6)	Пиридоксальфосфат	Перенос аминогрупп
Биотин (H)	Биотицин	Перенос CO_2
Фолиевая кислота (B_C)	Тетрагидрофолат	Перенос одноуглеродных групп
Витамин (B_{12})	Дезоксиаденозилкобаламин	Перенос связанного с углеродом атома водорода на соседний атом углерода
Аскорбиновая кислота (C)	Неизвестна	Реакции гидроксилирования
Жирорастворимые витамины		
Витамин A	Ретиналь	Зрительный процесс
Витамин D	1,25-дигидроксихолекальциферол	Регуляция обмена Ca^{2+}
Витамин E	Неизвестна	Защита мембранных липидов
Витамин K	Неизвестна	Реакции декарбоксилирования

При недостатке того или иного витамина — *гиповитаминозе* или отсутствии витамина — *авитаминозе* наступают глубокие нарушения в процессах обмена веществ. Организм человека не способен синтезировать витамины и должен ежедневно получать их с пищей. Наибольшее значение имеют ***жирорастворимые витамины***: А — для развития организма и нормального зрения, D — для формирования скелета (при его недостатке — рахит), К — для нормального свертывания крови. Эти витамины содержатся в мясе, рыбе, печени, масле, молоке, яйцах, моркови, капусте. Не менее важную физиологическую роль играют ***водорастворимые витамины***: С усиливает иммунные процессы, сопротивляемость организма к инфекциям, B_1 необходим для нормальной деятельности нервной системы, B_2 — для тканевого дыхания, B_6 — для нормальной функции нервной системы, кожи, органов кроветворения, РР — для нормальной нервно-психической деятельности, фолиевая кислота и витамин B_{12} — для кроветворения. Много этих витаминов в фруктах и овощах.

5.5.3. Учение И. П. Павлова о пищеварении

Слюна выделяется в полость рта через протоки трех пар крупных слюнных желез и из множества мелких желез, находящихся на поверхности языка и в слизистой оболочке неба и щек. Для изучения функции слюнных желез И.П. Павлов предложил применять у собак операцию выведения на поверхность кожи щеки отверстия выводного протока одной из слюнных желез, сбора слюны, исследования ее состав и количества. Выделение слюны происходит рефлекторно, в результате раздражения пищей нервных рецепторов слизистой оболочки полости рта. Возбуждение передается в центр слюноотделения, расположенный в продолговатом мозге, откуда оно направляется по центробежным нервам к слюнным железам, которые усиленно выделяют слюну. Это *безусловно рефлекторное отделение слюны.* Слюна может выделяться и когда собака только видит пищу или ощущает ее запах. Это открытые И.П. Павловым *условные рефлексы*, т. е. вызванные условиями, предшествующими возникновению безусловного рефлекса.

Изучение пищеварения в желудке, регуляции выделения желудочного сока и его состава в различные стадии процессов пищеварения стало возможно благодаря методам исследования, разработанным И.П. Павловым (рис. 5.58). Он усовершенствовал ***метод наложения фистулы желудка*** у собаки. В образованное отверстие желудка вставляют канюлю из нержавеющего металла, которую выводят наружу и укрепляют на поверхности брюшной стенки. Через фистульную трубку можно брать для исследования содержимое желудка.



а *б*

Рис. 5.58. Опыты И.П. Павлова по изучению пищеварения у собак: *а — мнимое кормление: пища выходит в рассеченный пищевод, но желудочный сок рефлекторно выделяется — это запальный сок, выходящий через фистулу в течение 50–60 мин; б — отделение маленького желудочка путем изоляции внутренней полости, но с сохранением стенок, общих для всего желудка; сначала при попадании пищи в желудок выделяется запальный сок, а затем при гуморальном воздействии происходит многочасовое выделение желудочного сока*

Для изучения роли нервной системы в регуляции деятельности желудка И.П. Павловым разработан специальный ***метод получения чистого желудочного сока.*** И.П. Павлов объединил наложение фистулы на желудок с перерезкой пищевода. При еде заглатываемая пища вываливается наружу через отверстие пищевода, не попадая в желудок. При таком мнимом кормлении в результате раздражения пищей нервных рецепторов слизистой оболочки полости рта в желудке рефлекторно выделяется желудочный сок. Выделение желудочного сока может быть вызвано и условнорефлекторно — видом пищи или любым раздражителем, сочетающимся с едой. Желудочный сок, выделяемый условнорефлекторно до начала еды И.П. Павлов назвал «аппетитным»

соком. Сложнорефлекторная фаза желудочной секреции длится около 2 ч, а пища переваривается в желудке в течение 4–8 ч.

Для выяснения влияния пищи на секрецию желудочных желез И.П. Павлов разработал ***операцию малого желудочка.*** Создаются два желудка: большой, в котором переваривание пищи идет обычным путем, и малый изолированный желудочек, в который пища не попадает. С поступлением пищи в желудок начинается вторая — желудочная, или нервно-гуморальная, фаза желудочной секреции. Пища, поступившая в желудок, механически раздражает нервные рецепторы его слизистой оболочки. Их возбуждение вызывает условнорефлекторное выделение желудочного сока. Кроме того, во время пищеварения в кровь поступают химические вещества — продукты расщепления пищи, физиологически активные вещества (гистамин, гормон гастрин и др.), которые приносятся к железам пищеварительной системы и усиливают секреторную деятельность.

5.6. Дыхательная система

Дыхание — совокупность процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода, использование его в биологическом окислении органических веществ и удаление из организма углекислого газа, образовавшегося в процессе обмена веществ. В результате биологического окисления в клетках освобождается энергия для жизнедеятельности организма.

Органы дыхания — носовая полость, глотка, гортань, трахея, бронхи и легкие — обеспечивают циркуляцию воздуха и газообмен (рис. 5.59).

Носовая полость делится костно-хрящевой перегородкой на две половины. Ее внутреннюю поверхность образуют три извилистых носовых хода. По ним воздух, поступающий через ноздри, проходит в носоглотку. Многочисленные железы, расположенные в слизистой оболочке, выделяют слизь, которая увлажняет вдыхаемый воздух. Обильное кровоснабжение слизистой оболочки согревает воздух. На влажной поверхности слизистой оболочки задерживаются находящиеся

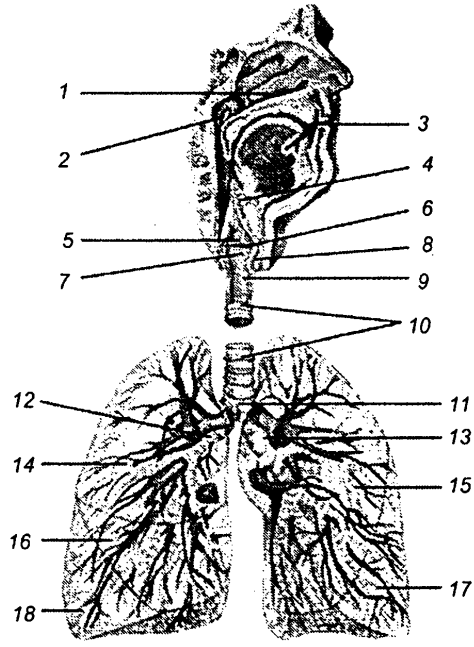


Рис. 5.59. Строение дыхательной системы:
1 — полость носа; 2 — глотка; 3 — полость рта; 4 — надгортанный хрящ; 5 — складка преддверия; 6 — желудочек гортани; 7 — голосовая складка; 8 — щитовидный хрящ; 9 — гортань; 10 — трахея; 11 — раздвоения трахеи; 12 — главный правый бронх; 13 — главный левый бронх; 14 — верхняя доля правого легкого; 15 — верхняя доля левого легкого; 16 — средняя доля правого легкого; 17 — нижняя доля левого легкого; 18 — нижняя доля правого легкого

во вдыхаемом воздухе пылинки и микробы, которые обезвреживаются слизью и лейкоцитами. Слизистая оболочка дыхательных путей выстлана мерцательным эпителием, клетки которого имеют на внешней поверхности тончайшие выросты — реснички, способные сокращаться. Сокращение ресничек совершается ритмически и направлено в сторону выхода из носовой полости. При этом слизь и прилипшие к ней пылинки и микробы выносятся наружу из носовой полости. Через носоглотку воздух проходит в гортань. Гортань служит для проведения воздуха из глотки в трахею и совместно с ротовой полостью является органом звукообразования и членораздельной речи.

Гортань — полый орган, стенки которого образованы парными и непарными хрящами, соединяющимися связками, суставами и мышцами (рис. 5.60). Между передним и задним хрящами натянуты голосовые связки, образующие голосовую щель. Одни из мышц гортани при сокращении суживают щель, а другие — расширяют. Звук голоса возникает в результате колебания голосовых связок при выдыхании воздуха. Оттенки голоса, его тембр зависят от длины голосовых связок и от системы резонаторов, которую составляют полости гортани, глотки, рта, носа и его придаточных пазух.

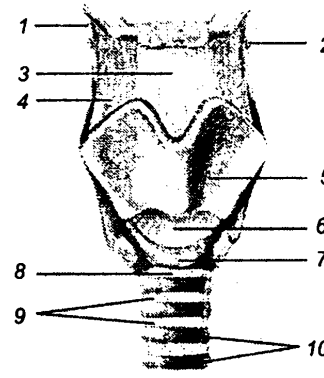


Рис. 5.60. Связки и хрящи гортани (вид спереди):
1 — щитоподъязычная связка; 2 — зерновидный хрящ; 3 — срединная щитоподъязычная связка; 4 — щитоподъязычная перепонка; 5 — щитовидный хрящ; 6 — перстнещитовидная связка; 7 — перстневидный хрящ; 8 — перстнетрахеальная связка; 9 — кольцевые связки трахеи; 10 — дугообразные трахейные хрящи

Трахея, или ***дыхательное горло***, является продолжением гортани и представляет собой трубку длиной 9–11 см и диаметром 15–18 мм. Стенки ее состоят из хрящевых полуколец, соединенных связками. Задняя стенка перепончатая, содержит гладкие мышечные волокна, прилегает к пищеводу. Трахея делится на два главных ***бронха***, которые входят в правое и левое легкие (рис. 5.61, 5.62). Стенка крупных бронхов содержит неполные хрящевые кольца, их просвет всегда открыт. Стенки малых бронхов хрящей не имеют и состоят из эластических и гладкомышечных волокон.

Легкие. В легких бронхи ветвятся, образуя «бронхиальное дерево», на конечных бронхиальных веточках которого находятся крохотные легочные пузырьки ***альвеолы***, диаметром 0,15–0,25 мм и глубиной 0,06–0,3 мм, заполненные воздухом (рис. 5.63). Стенки альвеол выстланы однослойным плоским эпителием, покрытым тонкой пленкой вещества, препятствующего их спадению. Альвеолы оплетены густой сетью капилляров. Через их стенки совершается газообмен.

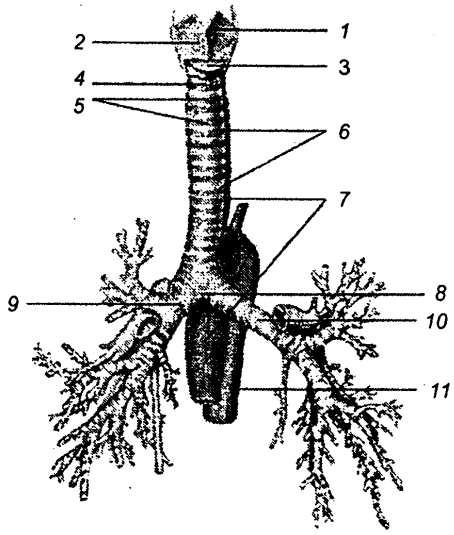


Рис. 5.61. Строение трахеи и бронхов:
1 — гортанный выступ (кадык); 2 — щитовидный хрящ; 3 — перстнещитовидная связка; 4 — перстнетрахеальная связка; 5 — дугообразные трахейные хрящи; 6 — кольцевые связки трахеи; 7 — пищевод; 8 — раздвоение трахеи; 9 — главный правый бронх; 10 — главный левый бронх; 11 — аорта

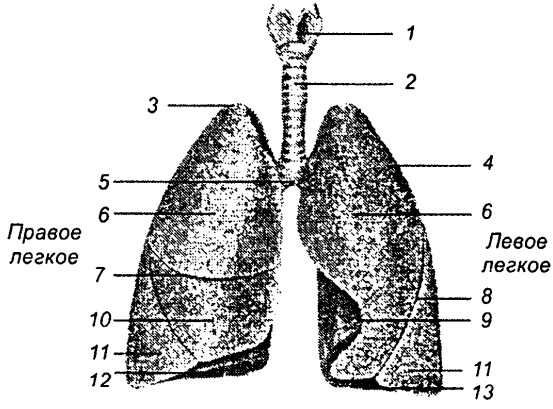


Рис. 5.62. Строение легких:
1 — гортань; 2 — трахея; 3 — верхушка легкого; 4 — реберная поверхность; 5 — раздвоение трахеи; 6 — верхняя доля легкого; 7 — горизонтальная щель правого легкого; 8 — косая щель; 9 — сердечная вырезка левого легкого; 10 — средняя доля легкого; 11 — нижняя доля легкого; 12 — диафрагмальная поверхность; 13 — основание легкого



Рис. 5.63. Строение дольки легкого:
1 — бронхиола; 2 — альвеолярные ходы; 3 — дыхательная (респираторная) бронхиола; 4 — предсердие; 5 — капиллярная сеть альвеол; 6 — альвеолы легких; 7 — альвеолы в разрезе; 8 — плевра

Легкие покрыты оболочкой — легочной плеврой, которая переходит и пристеночную плевру, выстилающую внутреннюю стенку грудной полости. Щелевидное плевральное пространство между ними заполнено плевральной жидкостью, облегчающей скольжение плевры при дыхательных движениях.

Газообмен в легких и тканях (рис. 5.64). Вдыхаемый атмосферный воздух содержит около 79% азота, 21 кислорода и 0,03% углекислого газа. Газообмен в легких происходит путем *диффузии*. Кислород через тонкие стенки альвеол и капилляров поступает из воздуха в кровь, а углекислота — из крови в воздух. В крови кислород проникает в эритроциты и соединяется с гемоглобином (образуется оксигемоглобин). 100 мл крови может связать 18,76 мл O_2, т. е. 19 об% — ***кислородная емкость крови***. Кровь, насыщенная кислородом, становится артериальной и через легочные вены поступает в левое предсердие. Обмен газов в тканях осуществляется в капиллярах. Через их тонкие стенки кислород поступает из крови в тканевую жидкость и клетки, а углекислота из тканей переходит в кровь. Разность концентрации кислорода в тканях и крови способствует разрыву непрочной связи кислорода с гемоглобином и его диффундированию в клетки. Концентрация углекислого газа в тканях, где он образуется, выше, чем в крови. Поэтому он диффундирует в кровь,

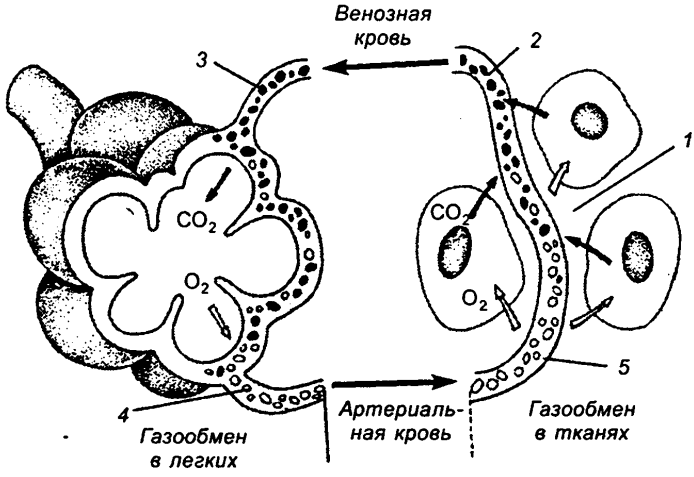


Рис. 5.64. Схема газообмена в организме:
1 — тканевая жидкость; 2 — капилляр с венозной кровью; 3 — капилляр с венозной кровью в альвеолах легких; 4 — капилляр с артериальной кровью в альвеолах легких; 5 — капилляр с артериальной кровью в тканях тела

где связывается с гемоглобином или химическими соединениями плазмы, транспортируется в легкие и выделяется в атмосферу.

Жизненная емкость легких состоит из дыхательного объема, резервного объема вдоха и резервного объема выдоха. *Дыхательным объемом* называется количество воздуха, поступающего в легкие при одном вдохе. В покое он равен примерно 500 см^3 и соответствует объему выдыхаемого воздуха при одном выдохе. Если после спокойного вдоха сделан усиленный дополнительный вдох, то в легкие может поступить еще 1500 см^3 воздуха, который составляет *резервный объем вдоха*. После спокойного выдоха можно при максимальном напряжении выдохнуть еще 1500 см^3 воздуха. Это *резервный объем выдоха*. Таким образом, наибольшее количество воздуха, которое человек может выдохнуть после самого глубокого вдоха, равно около 3500–4500 см^3 и составляет *жизненную емкость легких*. Она больше у спортсменов, чем у нетренированных людей, и зависит от степени развития грудной клетки, от пола и возраста. Под влиянием курения жизненная емкость легких снижается. Даже после

максимального выдоха в легких всегда остается еще 1000–1500 см^3 воздуха, который называется *остаточным объемом.*

Дыхательные движения, т. е. попеременное увеличение и уменьшение объема грудной клетки, обусловленное ритмическими сокращениями дыхательных мышц, осуществляют вдох и выдох — поступление и удаление из легких воздуха — вентиляцию легких. ***При вдохе*** межреберные мышцы сокращаются и приподнимают ребра, а диафрагма, сокращаясь, становится менее выпуклой, в результате объем грудной клетки увеличивается, легкие расширяются, давление воздуха в них становится ниже атмосферного и воздух устремляется в легкие — происходит спокойный вдох. При глубоком вдохе кроме межреберных мышц и диафрагмы одновременно сокращаются мышцы груди и плечевого пояса. ***При выдохе*** межреберные мышцы и диафрагма расслабляются, ребра опускаются, выпуклость диафрагмы увеличивается, в результате объем грудной клетки уменьшается, легкие сжимаются, давление в них становится выше атмосферного, и воздух устремляется из легких — происходит спокойный выдох. Глубокий выдох обусловлен сокращением межреберных выдыхательных и брюшных мышц.

Нервная и гуморальная регуляция дыхания. Согласованность, координация, ритмичность сокращений и расслаблений дыхательных мышц обусловлены поступающими к ним по нервам импульсами от дыхательного центра продолговатого мозга. И.М. Сеченов установил, что в нем примерно через каждые 4 секунды автоматически возникают возбуждения, обеспечивающие чередование вдоха и выдоха. Дыхательный центр не только обеспечивает ритмичное чередование вдоха и выдоха, но и способен изменять глубину и частоту дыхательных движений, приспосабливая легочную вентиляцию к потребностям организма, обеспечивая постоянное содержание газов в крови. *Нервные механизмы* саморегуляции дыхания проявляются в том, что вдох рефлекторно вызывает выдох, а выдох — вдох. Это происходит потому, что во время вдоха, при растяжении легочной ткани в рецепторах, находящихся в ней, возникает возбуждение, которое передается продолговатому мозгу и вызывает торможение центра дыхания. Сокращение дыхательных мышц прекращается, они расслабляются, и происходит выдох.

При выдохе поток импульсов от рецепторов прекращается, дыхательный центр растормаживается, и наступает вдох. *Гуморальная регуляция дыхания* состоит в том, что повышение концентрации углекислого газа в крови возбуждает дыхательный центр — частота и глубина дыхания увеличиваются. Низкое содержание углекислого газа в крови вызывает торможение дыхательного центра — частота и глубина дыхания уменьшаются.

5.7. Сердечно-сосудистая система

Сердечно-сосудистая система, включающая в себя органы кровообращения, поставляет тканям и внутренним органам жизненно необходимые питательные вещества и кислород, выводит из организма отработанные вещества и углекислый газ и вместе с нервной системой координирует работу органов и систем человеческого организма. *Кровеносная система* представляет собой большое количество взаимосвязанных сосудов (артерий, вен, капилляров), отличающихся друг от друга по размеру и строению. *Сердце* является главным элементом сердечно-сосудистой системы, обеспечивающим кровоток в сосудах.

Сердце по строению представляет собой полый мышечный орган конусообразной формы весом 250–350 г, разделенный у человека и млекопитающих животных продольной и поперечной перегородками на четыре камеры: правое предсердие, правый желудочек, левое предсердие и левый желудочек. Оно располагается (рис. 5.65) в левой половине грудной полости на уровне второго — пятого ребер (за грудиной на сухожильном центре диафрагмы, между правой и левой плевральной полостью).

Сердце (рис. 5.66) свободно лежит в околосердечной сумке из соединительной ткани — *перикард*, где постоянно присутствует жидкость, увлажняющая поверхность сердца и обеспечивающая его свободное сокращение. Основную часть стенок сердца составляет мышечный слой (миокард), покрытый внутренней (эндокард) и наружной (эпикард) оболочками из соединительной ткани и плоского эпителия. Наибольшая толщина стенок в левом желудочке 10–15 мм.

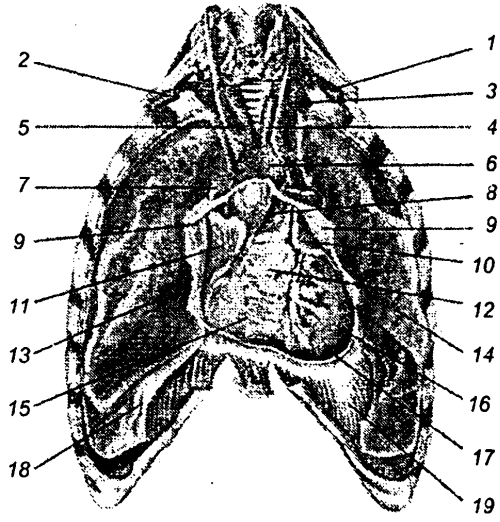


Рис. 5.65. Положение сердца в грудной клетке:
1 — левая подключичная артерия; 2 — правая подключичная артерия; 3 — щитошейный ствол; 4 — левая общая сонная артерия; 5 — плечеголовной ствол; 6 — дуга аорты; 7 — верхняя полая вена; 8 — легочный ствол; 9 — околосердечная сумка; 10 — левое ушко; 11 — правое ушко; 12 — артериальный конус; 13 — правое легкое; 14 — левое легкое; 15 — правый желудочек; 16 — левый желудочек; 17 — верхушка сердца; 18 — плевра; 19 — диафрагма

Стенки правого желудочка тоньше (5–8 мм), еще тоньше стенки предсердий (2–3 мм).

Отличительной особенностью является способность *автоматического действия*. По структуре сердечная мышца сходна с поперечно-полосатыми мышцами, но отличается от них способностью ритмично сокращаться благодаря импульсам, возникающим в самом сердце независимо от внешних воздействий (автоматия сердца). *Сердечные клапаны*, расположенные у входного и выходного отверстий каждого желудочка, обеспечивают односторонний поток крови из предсердий в желудочки, а из них в аорту и легочную артерию. Клапаны представляют собой складки внутренней оболочки сердца. Клапан между правым предсердием и правым желудочком имеет три створки, а между левым предсердием и левым желудочком — две. Между левым желудочком и аортой и правым желудочком и легочной артерией имеются

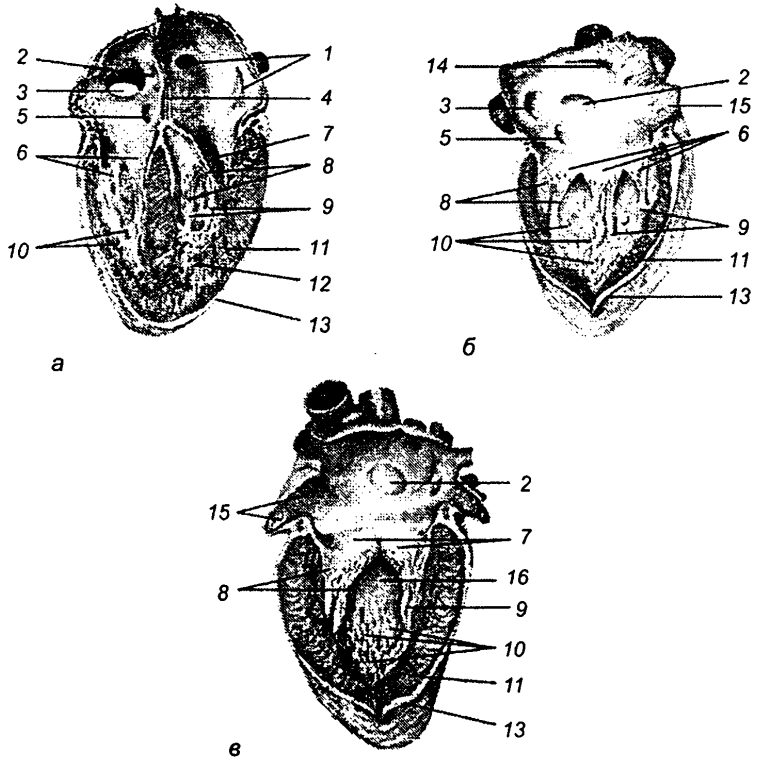


Рис. 5.66. Строение сердца:
а — вид спереди; *б* — вид справа; *в* — вид слева; *1 — отверстия легочных вен; 2 — овальное отверстие; 3 — отверстие нижней полой вены; 4 — продольная межпредсердная перегородка; 5 — венечная пазуха; 6 — трехстворчатый клапан; 7 — митральный клапан; 8 — сухожильные нити; 9 — сосочковые мышцы; 10 — мясистые перекладины; 11 — миокард; 12 — эндокард; 13 — эпикард; 14 — отверстие верхней полой вены; 15 — гребенчатые мышцы; 16 — полость желудочка*

полулунные клапаны в виде трех кармашков, открывающихся по направлению тока крови.

Работа сердца. Сердце сокращается ритмично около 70–75 раз в минуту в состоянии покоя организма или 1 раз в 0,8 секунды. Более половины этого времени оно отдыхает — расслабляется. Непрерывная деятельность сердца — ***сердечный цикл*** складывается из 3 фаз: сокращения предсердий (систола, 0,1 с), сокращения желудочков (0,3 с) и общего расслабления (диастола, 0,4 с). Сердечная мышца, величи-

ной с кулак и весом около 300 г, непрерывно работая в течение десятилетий, сокращается около 100 000 раз в сутки и перекачивает при этом около 10 000 л крови. Такая высокая работоспособность обусловлена усиленным кровоснабжением сердца и высоким уровнем происходящих в нем процессов обмена веществ.

Нервная и гуморальная регуляция деятельности сердца согласует его работу с потребностями организма в каждый данный момент независимо от нашей воли. Сердце, как и все внутренние органы, иннервируется вегетативной нервной системой. Нервы симпатического отдела увеличивают частоту и силу сокращений сердечной мышцы (например, при физической работе). В условиях покоя (во время сна) сердечные сокращения становятся слабее под влиянием парасимпатических (блуждающих) нервов. Деятельность сердца находится под влиянием гуморальной регуляции. Так, адреналин, вырабатываемый надпочечниками, оказывает на сердце такое же действие, как и симпатические нервы, а повышение содержания в крови калия тормозит работу сердца так же, как и парасимпатические (блуждающие) нервы.

Кровообращение — непрерывное движение крови по замкнутой сердечно-сосудистой системе, обеспечивающее жизненно важные функции организма. Кровь доставляет к клеткам организма кислород, питательные вещества, воду, соли, витамины, гормоны и удаляет из тканей углекислоту, конечные продукты обмена веществ, а также осуществляет обмен газов в легких и тканях тела, поддерживает постоянство температуры тела, обеспечивает гуморальную регуляцию и взаимосвязь органов и систем органов в организме.

Система органов кровообращения состоит из сердца и кровеносных сосудов (артерий, вен, капилляров), пронизывающих все органы и ткани тела. По *артериям* кровь течет от сердца к тканям. По току крови они древовидно ветвятся на все более мелкие сосуды — *артериолы*, которые в свою очередь распадаются на систему тончайших сосудов — *капилляров* — микроскопических сосудов, которые находятся в тканях и соединяют артерии с венами. Стенка капилляров построена из одного слоя клеток и настолько тонка (ее толщина не превышает 5 мкм), что через нее легко проникают различные вещества из крови в ткани и из тканей в кровь. По *венам* кровь возвращается к сердцу. Мелкие и средние вены

снабжены клапанами, препятствующими обратному току крови в этих сосудах. У человека и млекопитающих кровь проходит по замкнутой сердечно-сосудистой системе: большому и малому кругам кровообращения (рис. 5.67).

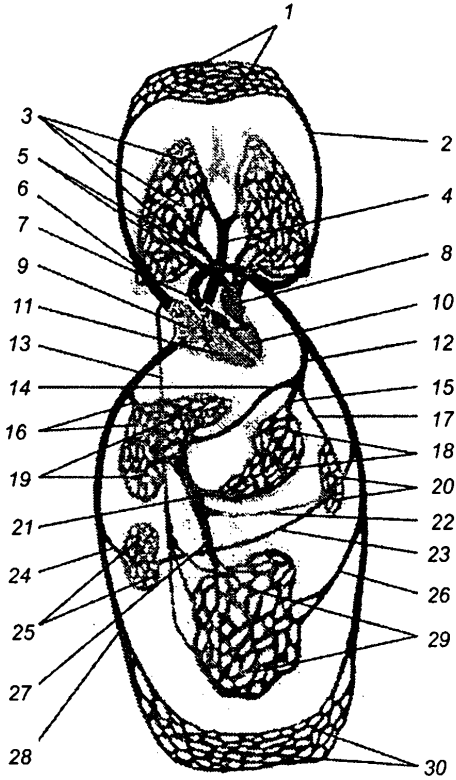


Рис. 5.67. Схема большого и малого кругов кровообращения: *1 — капилляры головы, верхних отделов туловища и верхних конечностей; 2 — левая общая сонная артерия; 3 — капилляры легких; 4 — легочный ствол; 5 — легочные вены; 6 — верхняя полая вена; 7 — аорта; 8 — левое предсердие; 9 — правое предсердие; 10 — левый желудочек; 11 — правый желудочек; 12 — чревный ствол; 13 — лимфатический грудной проток; 14 — общая печеночная артерия; 15 — левая желудочная артерия; 16 — печеночные вены; 17 — селезеночная артерия; 18 — капилляры желудка; 19 — капилляры печени; 20 — капилляры селезенки; 21 — воротная вена; 22 — селезеночная вена; 23 — почечная артерия; 24 — почечная вена; 25 — капилляры почки; 26 — брыжеечная артерия; 27 — брыжеечная вена; 28 — нижняя полая вена; 29 — капилляры кишечника; 30 — капилляры нижних отделов туловища и нижних конечностей*

Большой круг кровообращения начинается левым желудочком и кончается правым предсердием. При сокращении сердечной мышцы артериальная кровь из левого желудочка поступает в аорту и направляется ко всем органам и тканям, где отдает питательные вещества и кислород и насыщается углекислым газом и другими продуктами жизнедеятельности клеток. По капиллярам эта кровь собирается в вены и через крупные сосуды — нижнюю и верхнюю полые вены — вливается в правое предсердие.

Малый круг кровообращения начинается правым желудочком сердца и кончается левым предсердием. Венозная кровь, поступившая в правое предсердие, в результате его сокращения направляется в правый желудочек, а из него — в легочную артерию. Далее она проходит по капиллярам легких, где освобождается от углекислого газа, насыщается кислородом и в качестве артериальной крови по четырем легочным венам поступает в левое предсердие.

Движение крови по сосудам. Пульс (пульсация артерий) — ритмическое колебание артериальной стенки, возникающее при каждом сокращении сердца. По пульсу легко определить количество сокращений сердца в 1 мин (60–70 ударов в покое). Скорость распространения пульсовой волны около 10 м/с. Скорость тока крови в сосудах составляет в аорте около 0,5 м/с и всего лишь 0,5 мм/с в капиллярах. Благодаря небольшой скорости течения в капиллярах кровь успевает отдать кислород и питательные вещества тканям и принять продукты их жизнедеятельности. Замедление тока крови в капиллярах объясняется тем, что их количество огромно (около 40 млрд) и, несмотря на микроскопические размеры, их суммарный просвет в 800 раз больше просвета аорты. В венах с их укрупнением по мере приближения к сердцу суммарный просвет кровяного русла уменьшается, и скорость тока крови увеличивается.

Кровяное давление. При выбрасывании очередной порции крови из сердца в аорту и в легочную артерию в них создается высокое давление. Кровяное давление повышается, когда сердце, сокращаясь чаще и сильнее, выбрасывает в аорту больше крови, а также при сужении артерий. Если артерии расширяются, кровяное давление падает. На величину кровяного давления влияют количество циркулирую-

щей крови и ее вязкость. По мере удаления от сердца давление крови уменьшается и становится наименьшим в венах. Разность между высоким давлением крови в аорте и легочной артерии и низким давлением в полых и легочных венах обеспечивает непрерывный ток крови по всему кругу кровообращения. У здоровых молодых людей в состоянии покоя максимальное кровяное давление составляет в норме 120 мм рт. ст., а минимальное — 70–80 мм рт. ст. Стойкое повышение кровяного давления в состоянии покоя организма называется *гипертонией*, а его понижение — *гипотонией*.

5.8. Внутренняя среда организма человека. Иммунитет

Клетки организма нуждаются в постоянном притоке питательных веществ и кислорода и непрерывном удалении продуктов их жизнедеятельности. У высших животных и человека внутренняя среда организма образована *кровью, тканевой жидкостью* и *лимфой*. Она сохраняет относительное постоянство своего состава физических и химических свойств (*гомеостаз*), что обеспечивает устойчивость всех функций организма и является результатом нервно-гуморальной саморегуляции.

5.8.1. Кровь, тканевая жидкость, лимфа

Кровь — жидкая соединительная ткань, состоящая из *плазмы* — жидкого межклеточного вещества сложного состава и не прилегающих друг к другу клеток — *форменных элементов крови*. Форменные элементы подразделяются на *эритроциты* (красные кровяные клетки), *лейкоциты* (белые кровяные клетки) и *тромбоциты* (кровяные пластинки). 1 мм^3 крови содержит 4,5–5 млн эритроцитов, 5–8 тыс. лейкоцитов, 300 тыс. тромбоцитов (табл. 5.2).

Лейкоциты бывают *зернистыми*, т. е. содержащими в цитоплазме гранулы, и *незернистыми*. К первым относятся базофильные, нейтрофильные и ацидофильные гранулоиды. Вторые, которые называются *агранулоидами*, подразделяют-

Таблица 5.2

Форменные элементы крови

Форменные элементы	Наличие ядра	Количество в 1 мм^3 крови	Функция
Эритроциты	Нет	4,5–5 млн	Транспорт газов: O_2, CO_2
Лейкоциты	Есть	5–8 тыс.	Защитная
Тромбоциты	Нет	200–400 тыс.	Свертывание крови

ся на моноциты и лимфоциты. *Лимфоциты* в свою очередь делятся на В-лимфоциты и Т-лимфоциты, или тимоциты. В человеческом организме форменные элементы присутствуют в определенном количественном соотношении, которое получило название *формулы крови*, или *гемограммы*. В норме *формула крови здорового человека* выглядит следующим образом (%):

- базофилы — 0,5–1;
- нейтрофилы — 50–60;
- эозинофилы — 1–5;
- моноциты — 5–8;
- лимфоциты — 25–30.

Отклонение от формулы является показателем состояния организма, поэтому анализ крови имеет огромное значение при диагностике различных заболеваний.

Кровь, беспрерывно циркулирующая в замкнутой системе кровеносных сосудов, выполняет в организме важнейшие функции: транспортную, дыхательную, регуляторную и защитную. Она обеспечивает относительное постоянство внутренней среды организма.

В организме человека содержится 4,5–6 л крови, или 1/13 массы его тела. ***Плазма*** составляет 60–70% объема крови, а форменные элементы — 30–40%. Красный цвет крови придают *эритроциты*, содержащие белок *гемоглобин*. В плазме крови содержится 91% воды, 7 белков, 0,7 жиров, 0,1 сахара-глюкозы, 0,9% минеральных солей, остальная часть — гормоны, витамины, аминокислоты, продукты обмена веществ. В кровь поступают питательные вещества из кишечника, кислород из легких, продукты обмена веществ из тканей. Однако плазма крови сохраняет относительное постоянство состава и физико-химических свойств. *Гомеостаз* поддерживается деятельностью органов дыхания, выделения

и др., влиянием нервной системы и гормонов. В почках кровь освобождается от избытка минеральных солей, воды и продуктов обмена веществ, в легких — от углекислого газа. Если концентрация в крови какого-либо из веществ изменяется, то нервно-гормональные механизмы, регулируя деятельность ряда систем, уменьшают или увеличивают его выделение из организма.

Переливание крови. При крупных кровопотерях и некоторых заболеваниях производят переливание крови от человека, который отдает часть (около 200 $см^3$) своей крови — *донора* — к человеку, который ее получает, — *реципиенту*. В этом случае учитывают совместимость групп крови. В эритроцитах имеются вещества белковой природы — агглютиногены (склеиваемые), а в плазме крови — агглютинины (склеивающие). Агглютинин β склеивает эритроциты с агглютиногеном В, агглютинин α — эритроциты с агглютиногеном А. Наличие этих веществ послужило основой разделения крови всех людей на 4 группы (табл. 5.3). Группа крови (система АВ0) передается по наследству и не меняется в течение всей жизни.

Таблица 5.3

Группы крови по системе АВ0

Группа крови	Эритроцитарный агглютиноген	Плазменный агглютинин
I (0)	-	α, β
II (A)	A	β
III (B)	B	α
IV (AB)	A, B	-

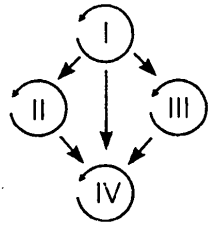


Рис. 5.68. Схема переливания крови разных групп

Иногда сыворотка крови одного человека склеивает эритроциты другого, поэтому необходимо соблюдать ***основное правило переливания крови***: при переливании крови плазменные белки реципиента не должны склеивать одноименные эритроцитарные белки донора. Переливание крови разных групп возможно по представленной на рис. 5.68 схеме.

Свертывание крови (гемостаз). При ранении кровеносного сосуда вытека-

ющая из него кровь свертывается в течение 3–4 мин, образуя красный сгусток, который закрывает просвет сосуда и препятствует дальнейшей потере крови. Главная реакция, ведущая к появлению сгустка крови, — образование нерастворимых нитей белка *фибрина* из растворенного в плазме белка *фибриногена*. Фибриноген и другие вещества, участвующие в свертывании крови (более 15 факторов), являются постоянными компонентами крови. Однако процесс свертывания у здоровых людей происходит только после ранения сосудов и выхода из них крови. Это объясняется тем, что процесс свертывания крови запускается продуктами распада поврежденных клеток стенок сосуда и гибели *тромбоцитов*. Отсутствие любого из факторов свертывания крови может снижать или вообще лишает кровь способности свертываться, что является причиной тяжелых заболеваний, например, *гемофилии*.

Малокровие — уменьшение содержания эритроцитов и гемоглобина (белковое вещество эритроцитов, содержащее железо и обладающее свойством вступать в соединение с кислородом и углекислым газом) в крови, в результате чего нарушается доставка кислорода к тканям, развивается кислородная недостаточность. У больных отмечаются слабость, быстрая утомляемость, головокружение, раздражительность, одышка и сердцебиение, головные боли, мелькание «мушек» перед глазами, бледность кожи и слизистых оболочек. Полноценное питание, удовлетворение потребностей организма в железе, витаминах, свежий воздух помогают восстановить нормальное содержание эритроцитов и гемоглобина в крови.

Тканевая жидкость омывает клетки, которые поглощают из нее питательные вещества и кислород и выделяют в нее углекислый газ и другие продукты жизнедеятельности. Между тканевой жидкостью и плазмой (жидкой частью крови) через стенки капилляров (мельчайших кровеносных сосудов) постоянно осуществляется обмен веществ путем диффузии (рис. 5.69). Кровь отдает в тканевую жидкость вещества, необходимые клеткам, и поглощает выделяемые ими вещества.

Лимфа образуется из тканевой жидкости, поступающей в лимфатические капилляры, которые берут начало между

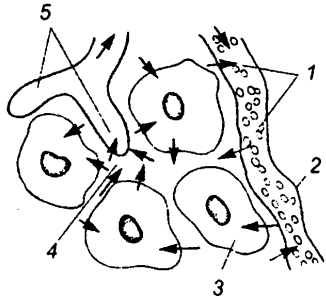


Рис. 5.69. Внутренняя среда организма:
1 — клетки крови; 2 — капилляр; 3 — клетки тканей; 4 — тканевая жидкость; 5 — начало лимфатических капилляров

клетками тканей и переходят в лимфатические сосуды, впадающие в крупные вены груди. Лимфатическую систему рассматривают как дренажную систему между тканями и кровью.

Лимфатическая система является частью сердечно-сосудистой системы и дополняет венозную, принимает участие в обмене веществ, очищает клетки и ткани. Она состоит из *лимфоносных путей*, выполняющих транспортные функции, и *органов иммунной системы*, выполняющих функции иммунной и биологической защиты.

Самой мелкой структурной единицей лимфатической системы являются *лимфатические капилляры*, которые в отличие от кровеносных начинаются слепо. Лимфатические капилляры представляют собой эндотелиальные трубки различных формы и диаметра, не имеющие базальной мембраны и образующие лимфатические сплетения путем соединения друг с другом. Лимфатические посткапилляры — более крупные образования, содержащие *клапаны*. Они переходят в лимфатические сосуды, которые подразделяются на внутриорганные и внеорганные и имеют большое количество парных полулунных клапанов, не допускающих обратного тока лимфы.

Наиболее крупные лимфатические сосуды, располагающиеся вдоль вен и артерий, называются *коллекторами*. Они собирают лимфу от крупных частей тела: конечностей, внутренних органов. Лимфатические сосуды классифицируются по месту локализации на глубокие, располагающиеся

преимущественно по ходу кровеносных сосудов, и поверхностные, залегающие в подкожной клетчатке, а также на приносящие и выносящие в зависимости от движения лимфы по отношению к лимфатическим узлам. После прохождения лимфы регионарных лимфатических узлов коллекторы образуют лимфатические стволы, а те объединяются в лимфатические протоки, которые затем впадают в вены.

Лимфу от левой половины органов и стенок грудной клетки собирает левый бронхосредостенный ствол, от левой части головы и шеи — левый яремный ствол, а от левой руки — левый подключичный ствол. Все они вливаются в шейную часть грудного протока. Им соответствуют три одноименных правых ствола, собирающих лимфу от органов и стенок правой половины грудной клетки, правой части головы и шеи и правой руки. Правые лимфатические стволы впадают в правый лимфатический проток, который в свою очередь вливается в правый венозный угол. Длина правого лимфатического протока составляет не более 1–1,5 см.

5.8.2. Иммунная система

Иммунная система обеспечивает иммунную защиту организма за счет клеточных элементов иммунной системы, которыми являются лимфоциты и плазмоциты. Иммунную систему (рис. 5.70) составляют лимфатические узлы, селезенка, костный мозг, вилочковая железа, или тимус, а также лимфоидная ткань стенок дыхательной и пищеварительной систем, к которой относятся миндалины, групповые лимфоидные узелки червеобразного отростка, групповые и одиночные лимфоидные узелки подвздошной кишки.

Лимфатические узлы — наиболее многочисленные органы иммунной системы. В теле человека их количество достигает 500. Все они располагаются на пути тока лимфы и, сокращаясь, способствуют ее дальнейшему продвижению. Их основной функцией является барьерно-фильтрационная, т. е. задержание бактерий и других инородных частиц по пути тока лимфы. Кроме того, лимфатические узлы выполняют *гемопоэтическую функцию*, принимая участие в образовании лимфоцитов, и *иммуноцитопоэтическую функцию*, образуя плазматические клетки, вырабатывающие антитела.

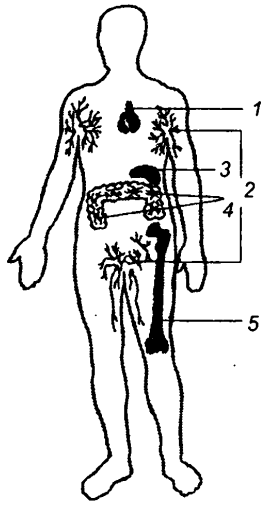


Рис. 5.70. Органы иммунитета:
центральные: *1 — вилочковая железа (тимус) — созревают Т-клетки; 5 — костный мозг (содержит предшественники Т- и В-клеток);* ***периферические***: *2 — лимфоузлы; 3 — селезенка; 4 — лимфоидная ткань пищеварительной системы*

Форма лимфатических узлов может быть самой разнообразной: округлой, овоидной, вытянутой или бобовидной. Размер варьируется от 25 до 50 мм.

Лимфатический узел (рис. 5.71) имеет выпуклую сторону, к которой в количестве 4–6 подходят приносящие лимфатические сосуды, поставляющие лимфу к лимфатическим узлам, и вогнутую сторону, называемую *воротами узла*. Через ворота в узел проникают питающие его артерии и нервы. Из них же выходят выносящие лимфатические сосуды, выводящие лимфу из узла и вены. Лимфатический узел покрывает соединительнотканая капсула.

Классификация лимфатических узлов осуществляется по областям тела и по их форме. Лимфатические узлы также подразделяются на висцеральные, соматические, париетальные и смешанные в зависимости от области лимфосброса. В *висцеральные* узлы собирается лимфа от внутренних органов, о чем свидетельствует их название: трахеобронхиальные, мезентериальные и др. В *соматические* узлы, к которым относятся, например, подколенные и локтевые лимфатические узлы, поступает лимфа от опорно-двигательного

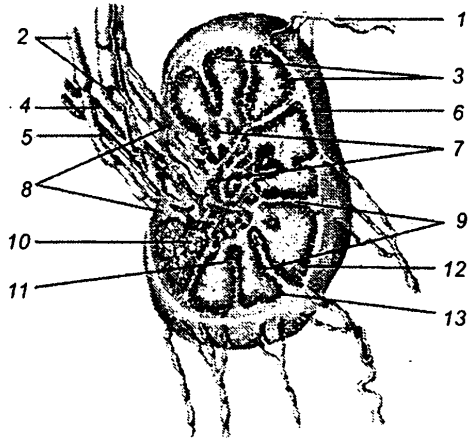


Рис. 5.71. Строение лимфатического узла:
1 — приносящий лимфатический сосуд; 2 — выносящие лимфатические сосуды; 3 — корковое вещество; 4 — артерия; 5 — вена; 6 — капсула; 7 — мозговое вещество; 8 — ворота лимфатического узла; 9 — трабекулы; 10 — паракортикальная зона; 11 — промежуточный мозговой синус; 12 — промежуточный корковый синус; 13 — лимфатический узелок

аппарата. От стенок полостей лимфа направляется в *париетальные* лимфатические узлы. *Смешанными* называются узлы, в которые собирается лимфа от внутренних органов и от элементов сомы (глубокие шейные лимфатические узлы).

Селезенка (рис. 5.72) является наиболее крупным органом иммунной системы, длина которого достигает 12 см,



Рис. 5.72. Селезенка:
1 — задний конец; 2 — верхний край; 3 — ворота селезенки; 4 — селезеночная артерия; 5 — селезеночная вена; 6 — нижний край; 7 — передний конец

а вес — 150–200 г. Она располагается в левом подреберье, имеет характерный буровато-красный оттенок, уплощенную вытянутую форму и мягкую консистенцию. Селезенка фиксируется в определенном положении при помощи диафрагмально-селезеночной и желудочно-селезеночной связок. Сверху ее покрывает фиброзная оболочка, срастающаяся с серозной оболочкой (брюшиной).

Выпуклая наружная поверхность селезенки называется *диафрагмальной*, так как соприкасается с диафрагмой, а вогнутая внутренняя поверхность, называемая внутренностной, обращена к желудку, селезеночному изгибу ободочной кишки, хвосту поджелудочной железы, левой почке и левому надпочечнику. Отделы внутренностной поверхности называются по имени прилегающих к ним органов. Кроме того, на ней располагаются ворота селезенки, через которые в паренхиму проникают сосуды и нервы.

Костный мозг является главным органом кроветворения. У новорожденных он заполняет все костномозговые полости и имеет красный цвет. По достижении 4–5 лет в диафизах трубчатых костей красный костный мозг замещается жировой тканью и приобретает желтый оттенок. У взрослого человека красный костный мозг сохраняется в эпифизах длинных костей, коротких и плоских костях. Его масса достигает 1,5 кг.

Красный костный мозг образуется миелоидной тканью, в которой содержатся стволовые кроветворные клетки. Данные клетки являются родоначальниками всех форменных элементов крови и с ее током попадают в органы иммунной системы, где осуществляется их дифференцирование. Часть стволовых клеток попадает в вилочковую железу, где они дифференцируются как ***Т-лимфоциты***, т. е. тимусзависимые. В дальнейшем они расселяются по определенным участкам, называемым *тимусзависимыми зонами* лимфатических узлов и селезенки. Т-лимфоциты разрушают отжившие или злокачественные клетки, а также уничтожают чужеродные клетки, обеспечивают *клеточный* и *тканевый иммунитет.*

Оставшаяся часть стволовых клеток попадает в другие органы иммунной системы, где они дифференцируются как клетки, принимающие участие в *гуморальных реакциях им-*

мунитета, т. е. ***В-лимфоциты***, или бурсозависимые. Наименование этих клеток идет от названия присутствующей у птиц сумки (bursa) Фабрициуса, представляющей собой скопление лимфатической ткани в стенке клоаки. Предполагается, что у человека подобная сумка может располагаться либо в костном мозге, либо ее представляют групповые лимфоидные узелки подвздошной кишки и червеобразного отростка. В-лимфоциты являются родоначальниками клеток, вырабатывающих антитела, или иммуноглобулины, и расселяются в бурсозависимых зонах периферических органов иммунной системы.

Вилочковая железа (тимус) выполняет иммунологическую функцию, функцию кроветворения и осуществляет эндокринную деятельность. Последний факт позволяет причислить ее не только к органам иммунной системы, но и к органам внутренней секреции. В вилочковой железе осуществляется дифференцирование стволовых клеток красного костного мозга. Поэтому она является источником Т-лимфоцитов, т. е. *центральным органом иммунной системы*. По отношению к ней лимфатические узлы и селезенка являются *периферическими органами*.

5.8.3. Иммунитет

В основе современного ***учения об иммунитете*** — невосприимчивости организма к действию проникших в него инфекционных и других чужеродных высокомолекулярных органических агентов — лежат открытия и идеи И.И. Мечникова. Он впервые установил, что лейкоциты играют решающую роль в защите организма от заразных, инфекционных болезней, уничтожая путем фагоцитоза их возбудителей — болезнетворных микробов. Переваривая или разрушая их, лейкоциты гибнут. Велика роль в предупреждении инфекционных болезней предохранительных и лечебных прививок — иммунизации с помощью вакцин и сывороток, создающих в организме искусственный активный и пассивный иммунитет.

Виды иммунитета. Различают врожденный (видовой) и приобретенный (индивидуальный) иммунитет. *Врожденный иммунитет* является наследственным признаком данного

вида животных. Например, кролики и собаки невосприимчивы к полиомиелиту (детскому параличу), а человек — к возбудителю чумы рогатого скота и др. *Приобретенный иммунитет* делят на естественный и искусственный, а каждый из них разделяют на активный и пассивный.

Естественный активный иммунитет вырабатывается у человека после перенесения инфекционного заболевания. Так, люди, перенесшие в детстве корь или коклюш, уже не заболевают ими повторно, так как у них образовались в крови защитные вещества — *антитела* (белковые вещества, способные склеивать или разрушать микроорганизмы). ***Естественный пассивный иммунитет*** обусловлен переходом защитных антител из крови матери, в организме которой они образуются, через плаценту в кровь плода. Пассивным путем получают иммунитет дети по отношению к кори, скарлатине, дифтерии и др. Через 1–2 года, когда антитела, полученные от матери, разрушаются и частично выделяются из организма ребенка, восприимчивость его к указанным инфекциям резко возрастает.

Искусственный активный иммунитет получается путем прививки здоровым людям и животным культур убитых или ослабленных болезнетворных микробов или вирусов, ослабленных микробных ядов — токсинов (анатоксинов). Введение в организм этих препаратов (*вакцин*) имитирует заболевание в легкой форме и активизирует защитные силы организма, вызывая в нем образование соответствующих антител. Применяется вакцинация детей против кори, коклюша, дифтерии, полиомиелита, туберкулеза, оспы, столбняка, благодаря чему достигнуто значительное снижение числа заболеваний этими тяжелыми болезнями. ***Искусственный пассивный иммунитет*** создается путем введения человеку сыворотки, содержащей антитела и антитоксины (вещества, обезвреживающие продукты жизнедеятельности микроорганизмов, вредные для человека) против микробов и их ядов — токсинов. Сыворотки получают от животных, которых иммунизируют соответствующим токсином. Пассивно приобретенный иммунитет сохраняется обычно не больше месяца, зато проявляется почти сразу же после введения лечебной сыворотки. Своевременно введенная лечебная сыворотка, содержащая уже готовые антитела, часто

обеспечивает успешную борьбу с тяжелой инфекцией (например, дифтерией), которая развивается так быстро, что организм не успевает выработать достаточное количество антител и больной может умереть. После некоторых инфекционных заболеваний иммунитет не вырабатывается, например, ангина, которой можно болеть много раз.

5.9. Нервная система

Нервная система является высшей интегрирующей и координирующей системой организма человека, обеспечивающей согласованную деятельность внутренних органов и связь организма с внешней средой. Нервная система необходима для поддержания жизнедеятельности, она отвечает за восприятие и обработку различных сигналов, таких как свет, звук, запах, температура, давление и др., а также за выработку адекватной реакции на эти раздражители.

Основным структурным компонентом нервной системы является нервная ткань, которая состоит из двух видов клеток: *нейронов*, проводящих нервные импульсы и выполняющих функцию возбуждения, и *глиоцитов*, осуществляющих защитную, опорную и трофическую функции. В головном мозге насчитывается 25 млрд нейронов и 25 млн — на периферии.

Нервная система подразделяется на центральную и периферическую, а также на соматическую и вегетативную. ***Центральная нервная система*** — это головной и спинной мозг. ***Периферическая нервная система*** представлена отходящими от головного и спинного мозга нервами и нервными узлами, расположенными вне головного и спинного мозга. По функции нервная система подразделяется так. ***Соматическая нервная система*** осуществляет преимущественно связь организма с внешней средой: восприятие раздражений, регуляция движений поперечнополосатой мускулатуры и др. ***Вегетативная (автономная) нервная система*** регулирует обмен веществ и работу внутренних органов: биение сердца, тонус сосудов, перистальтические сокращения кишечника, секрецию различных желез и др. Обе они функционируют в тесном взаимодействии, однако вегетативная

нервная система обладает некоторой самостоятельностью (автономностью), управляя непроизвольными функциями.

Мозг состоит из серого и белого вещества. *Серое вещество* представляет собой скопление нейронов. В спинном мозге оно находится в центре, окружая спинномозговой канал. В головном мозге, наоборот, серое вещество расположено по поверхности, образуя кору и отдельные скопления — *ядра*, сосредоточенные в белом веществе. *Белое вещество* находится под серым и составлено нервными волокнами, покрытыми оболочками. Нервные волокна, соединяясь, слагают нервные пучки, а несколько таких пучков образуют отдельные *нервы*. ***Центростремительные***, или ***чувствительные***, нервы, проводящие возбуждение с периферии в центральную нервную систему. ***Центробежные***, или ***двигательные***, нервы, по которым возбуждение передается из центральной нервной системы к органам. Головной и спинной мозг одеты тремя оболочками:

- *твердой оболочкой* — наружной, соединительнотканой, выстилающей внутреннюю полость черепа и позвоночного канала;
- *паутинной оболочкой*, расположенной под твердой. Это тонкая оболочка с небольшим количеством нервов и сосудов;
- *сосудистой оболочкой* сращенной с мозгом, заходящей в борозды и содержащей много кровеносных сосудов. Между сосудистой и паутинной оболочками образуются полости, заполненные жидкостью.

В ответ на раздражение нервная ткань приходит в состояние возбуждения — процесс, вызывающий или усиливающий деятельность органа.

Проводимость — свойство нервной ткани передавать возбуждение. Скорость проведения возбуждения составляет от 0,5 до 100 м/с и зависит от типа нервного волокна. С максимальной скоростью возбуждение передается по чувствительным волокнам, берущим начало в мышцах, и по двигательным волокнам скелетных мышц. Чувствительные волокна, проводящие ощущения прикосновения и давления (от кожи), обладают меньшей проводимостью: скорость импульса составляет 50 м/с. По волокнам, передающим сигнал боли, возбуждение идет со скоростью 1 м/с.

Возбуждение проводится по нервным волокнам изолированно и не переходит с одного волокна на другое, чему препятствуют *миелиновые оболочки*, покрывающие нервные волокна. В основе возбуждения лежит процесс изменения концентрации анионов и катионов по обе стороны мембраны нервной клетки (и ее отростков) — развитие *электрохимического потенциала*.

Прохождение нервных импульсов. Потенциал покоя и потенциал действия. Основная функция нейрона состоит в распространении и интегрировании кодированной информации. Элементарным проявлением этой активности служит *возбуждение*. Большая часть свойств нейрона осуществляется благодаря *особому составу мембраны нервной клетки*. Обычный двойной липидный слой образован в своей внешней части *сфинголипидами*, которые, в особенности сульфатиды, обладают способностью создавать кольцевое окружение функциональных белковых агрегатов (например, Na^+, K^+-АТРазы) и облегчать *избирательный транспорт ионов через мембрану*. В случае нейрона работа этого белка приводит к следующему распределению ионов между внутри- и внеклеточным пространством (табл. 5.4).

Таблица 5.4

Распределение ионов при потенциале покоя

Ионы	Концентрация ионов, мМ/л		Равновесный потенциал, мВ
	внутри клетки	снаружи клетки	
Na^+	15	140	60
K^+	150	4,5	–90
Cl^-	9	100	–70

Неравномерное распределение ионов создает ***трансмембранный потенциал покоя*** (примерно –70 мВ) — это трансмембранная разность потенциалов между цитоплазмой и внеклеточным раствором, когда *нейрон не проводит нервный импульс*.

Na^+, K^+-АТРаза — «ионный насос», локализованный в мембране, обеспечивает неравенство концентрации ионов — ***активный транспорт ионов против градиента концентрации: закачивание K^+ в клетку и выкачивание Na^+ из клетки***. Этот процесс сопровождается затратой энергии. Расщепление

одной молекулы АТФ достаточно для одновременного транспорта двух ионов K^+ и трех ионов Na^+.

При *нервной активности* преобладающие внутри клетки ионы K^+, имеют тенденцию ***пассивно диффундировать*** из нейрона, а ионы Na^+, преобладающие вне клетки — поступать внутрь нейрона. При действии на клетку раздражителя возбуждение нерва временно вызывает резкое возрастание проницаемости мембраны нервной клетки для ионов K^+ и Na^+, которые получают возможность перемещаться по градиенту концентрации. При этом *поток ионов Na^+ в клетку превышает поток ионов K^+ наружу*, что приводит к возникновению ***потенциала действия.***

Изменение проницаемости мембраны происходит в результате изменения заряда и конформации белковых молекул, образующих отдельные каналы для транспорта Na^+ и K^+ (рис. 5.73).

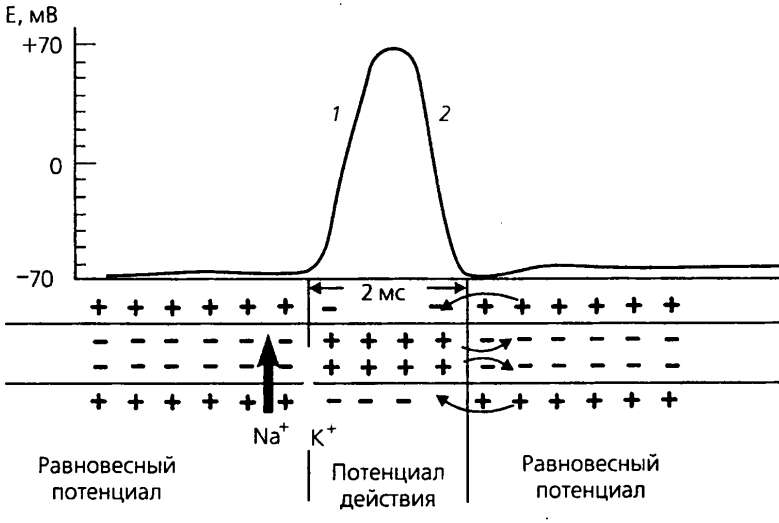


Рис. 5.73. Происхождение мембранного потенциала действия нейрона:
1 — фаза деполяризации; 2 — фаза реполяризации

Исходная отрицательная величина потенциала покоя (-70 мВ) меняется на положительную (от +50 до 170 мВ). Это происходит потому, что избыток ионов Na^+ проникает через мембрану снаружи внутрь клетки, а избыток ионов

K^+ с небольшим запозданием по другому каналу переходит в обратном направлении. Изменение отношения их концентраций приводит к изменению знака потенциала. Величина потенциала равна алгебраической сумме потенциала покоя и потенциала, образованного движением двух ионов: +70 мВ (или 50 мВ) — (-70 мВ) = 140 мВ (или 120 мВ).

Потенциал действия сохраняется примерно 10 мс, из которых 1–2 мс приходятся на соответствующий пиковый потенциал, после чего происходит восстановление исходного состояния в результате ***активного транспорта*** Na^+ и K^+.

Электрический ток, генерируемый потенциалом, направлен через тело нейрона к периферийному участку, который сохраняет исходную проницаемость, далее через мембрану и обратно вдоль ее внешней поверхности. Так вызывается изменение проницаемости соседнего участка и происходит передача импульса вдоль нейрона. В результате возбуждение передается к синапсу.

Деятельность нервной системы носит *рефлекторный характер.* ***Рефлекс*** — закономерная ответная реакция организма на изменения внешней или внутренней среды, осуществляемая центральной нервной системой в ответ на раздражение рецепторов. Рефлекторные реакции многообразны: сужение зрачка при ярком свете, выделение слюны при попадании пищи и рот и др.

Рецепторы — нервные окончания, воспринимающие информацию об изменениях, происходящих во внешней и внутренней среде. Любое раздражение (механическое, световое, звуковое, химическое, электрическое, температурное), воспринимаемое рецептором, преобразуется (трансформируется) в процесс возбуждения. Возбуждение передается по чувствительным, центростремительным нервным волокнам в центральную нервную систему, где происходит срочный процесс переработки импульсов. Отсюда импульсы направляются по волокнам центробежных нейронов к исполнительным органам, реализующим ответную реакцию — соответствующий приспособительный акт.

Рефлекторная дуга — путь, по которому проходят нервные импульсы (нервное возбуждение) от рецепторов к исполнительному (рабочему) органу при осуществлении рефлекса; включает пять отделов:

- рецепторы, воспринимающие раздражение;

- чувствительные, центростремительные (афферентные) нервы, передающие возбуждение к центральной нервной системе;
- вставочные нейроны, передающие возбуждение с чувствительных нейронов на исполнительные двигательные нейроны;
- двигательные, центробежные (эфферентные) нервы, проводящие нервные импульсы (возбуждение) от центральной нервной системы на периферию к рабочему органу;
- исполнительный рабочий орган, реагирующий на полученное раздражение, деятельность которого изменяется в результате рефлекса.

Для осуществления любого рефлекса необходима целостность всех звеньев рефлекторной дуги (рис. 5.74).

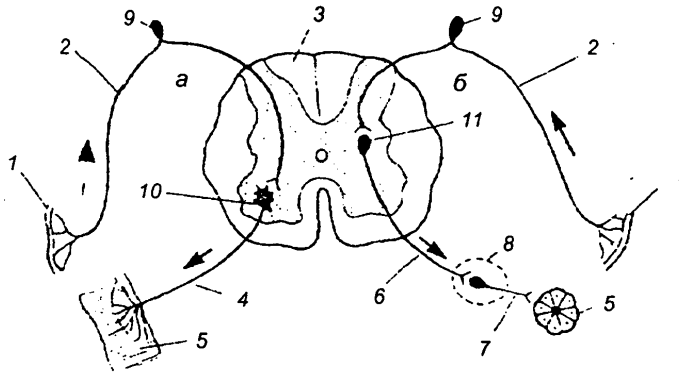


Рис. 5.74. Схема рефлекторной дуги соматического (*а*) и вегетативного (*б*) рефлексов:
1 — рецептор; 2 — чувствительный нерв; 3 — спинной мозг; 4 — двигательный нерв; 5 — рабочий орган (мышца; железа); 6 — преганглионарное нервное волокно; 7 — постганглионарное нервное волокно; 8 — вегетативный ганглий; 9 — чувствительный ганглий; 10 — ганглий двигательного нейрона; 11 — ганглий симпатического нейрона (в боковом роге)

Между центральной нервной системой и рабочими органами существуют *прямые* и *обратные связи*, лежащие в основе процессов саморегуляции функций в организме, например, дыхания, кровообращения и т. д. В осуществлении любого рефлекторного акта участвуют *процесс возбуждения*, вызывающий или усиливающий определенную деятель-

ность, и *процесс торможения*, выключающий те нервные центры, которые могли бы мешать осуществлению этой деятельности организма. ***Процесс торможения*** противоположен возбуждению: он прекращает деятельность, ослабляет или препятствует ее возникновению. Возбуждение в одних центрах нервной системы сопровождается торможением в других: нервные импульсы, поступающие в ЦНС, могут задерживать те или иные рефлексы. Явление *центрального торможения* было открыто в 1862 г. великим русским ученым И.М. Сеченовым. Взаимодействие процессов возбуждения и торможения лежит в основе нервной деятельности, регуляции и координации функций в организме. Например, во время ходьбы чередуется сокращение мышц — сгибателей и разгибателей: при возбуждении центра сгибания импульсы следуют к мышцам-сгибателям, одновременно с этим центр разгибания тормозится и не посылает импульсы к мышцам-разгибателям, вследствие чего последние расслабляются, и наоборот. Таким образом, оба процесса — возбуждение и торможение — взаимосвязаны, что обеспечивает согласованную деятельность органов и всего организма в целом.

5.9.1. Спинной и головной мозг

Спинной мозг (рис. 5.75, 5.76) представляет собой тяж мозговой ткани, располагающийся в позвоночном канале. Он имеет вид трубки (белого тяжа) длиной около 41–45 см и диаметром 1–1,5 см, отходящей от головного мозга. В центре проходит спинномозговой канал (полость), заполненный спинномозговой жидкостью, вокруг которого сосредоточено *серое вещество* — состоит из тел нервных клеток и дендритов и имеет на поперечном срезе форму бабочки. Серое вещество окружено *белым веществом* — скоплением пучков отростков нервных клеток.

В ***сером веществе*** различают *два передних* и *два задних рога.*

В передних рогах находятся двигательные нейроны — ***мотонейроны***, от которых отходят двигательные нервы.

Задние рога включают нервные клетки, к которым подходят чувствительные волокна задних корешков. Здесь на-

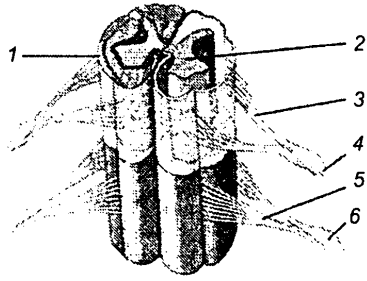


Рис. 5.75. Объемная реконструкция спинного мозга:
1 — белое вещество; 2 — серое вещество; 3 — задний (чувствительный) корешок; 4 — спинномозговые нервы; 5 — передний (двигательный) корешок; 6 — спинномозговой ганглий

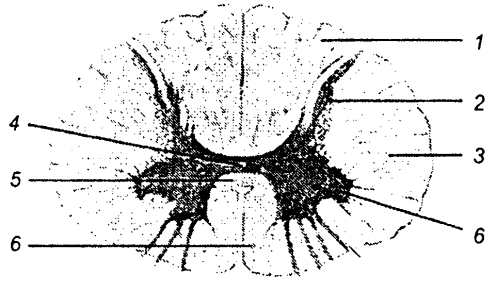


Рис. 5.76. Спинной мозг (поперечный разрез):
1 — задний канатик; 2 — задний рог; 3 — боковой канатик; 4 — центральный канал; 5 — белая спайка; 6 — передний рог; 7 — передний канатик

ходятся ***вставочные нейроны***, которые осуществляют связь между чувствительными и двигательными нейронами.

Чувствительные нейроны лежат вне тяжа, в спинномозговых узлах по ходу чувствительных нервов.

От двигательных нейронов передних рогов отходят длинные отростки — *аксоны,* образующие передние корешки и продолжающиеся далее в двигательные нервные волокна. К задним рогам подходят аксоны чувствительных нейронов, формирующие задние корешки, которые поступают в спинной мозг и передают туда возбуждение с периферии. Здесь возбуждение переключается на вставочный нейрон, а от него — на короткие отростки двигательного нейрона, с которого затем по аксону оно сообщается рабочему органу.

В межпозвонковых отверстиях передние и задние (двигательные и чувствительные) корешки соединяются между собой, образуя ***смешанные (двигательные*** и ***чувствительные) спинномозговые нервы***, которые затем распадаются на передние и задние ветви. Каждая из них состоит из чувствительных и двигательных волокон. Таким образом, на уровне каждого позвонка от спинного мозга в обе стороны отходит всего 31 пара спинномозговых нервов смешанного типа. Каждая пара нервов иннервирует определенную группу мышц и соответствующий участок кожи.

Белое вещество спинного мозга образовано отростками нервных клеток (нервными волокнами, аксонами), объединенными в проводящие пути, которые тянутся вдоль спинного мозга, соединяя как отдельные его сегменты друг с другом, так и спинной мозг с головным.

Одни проводящие пути называются ***восходящими***, или ***чувствительными***, передающими возбуждение в головной мозг (частично являются продолжением волокон задних корешков, частично — отростков и клеток спинного мозга и восходят к головному мозгу), другие — ***нисходящими***, или ***двигательными***, проводящими импульсы от головного мозга к определенным сегментам спинного мозга (идут из головного мозга в спинной мозг на соединение с клетками, дающими начало передним двигательным корешкам).

Функции спинного мозга. Спинной мозг выполняет две важные функции — рефлекторную и проводниковую.

Рефлекторная функция. В сером веществе спинного мозга замыкаются *рефлекторные пути* многих двигательных реакций, например, коленного рефлекса. Каждый рефлекс осуществляется при участии строго определенной области центральной нервной системы — нервного центра. ***Нервный центр*** — совокупность нервных клеток, расположенных в одном из отделов мозга и регулирующих деятельность какого-либо органа или системы. Например, центр коленного рефлекса находится в поясничном отделе спинного мозга, центр мочеиспускания — в крестцовом, центр расширения зрачка — в верхнем грудном сегменте спинного мозга. Жизненно важный двигательный центр диафрагмы локализован в III–IV шейных сегментах. Дыхательный, сосудодвигательный центры расположены в продолговатом мозге.

В большинстве рефлексов спинного мозга участвуют *вставочные нейроны* (входят в состав нервного центра). В нервном центре перерабатывается информация, которая поступает с соответствующих рецепторов кожи, двигательного аппарата, кровеносных сосудов, пищеварительного тракта, выделительных и половых органов, и формируются импульсы, передающиеся на исполнительные органы — сердце, сосуды, скелетные мышцы, железы и т. д. В результате их функциональное состояние изменяется. Нервные центры спинного мозга непосредственно связаны с рецепторами и исполнительными органами тела.

Двигательные нейроны спинного мозга обеспечивают сокращение мышц туловища и конечностей, а также дыхательных мышц — диафрагмы и межреберных. Для регуляции рефлекса, его точности необходимо участие и высших отделов ЦНС, включая кору головного мозга. В спинном мозге расположены многие *центры вегетативной иннервации* внутренних органов.

Проводниковая функция. Пучки нервных волокон, образующих белое вещество, соединяют различные отделы спинного мозга между собой и головной мозг со спинным. Различают восходящие и нисходящие пути.

Восходящие пути. Центростремительные нервные импульсы по проводящим путям спинного мозга передают в головной мозг информацию об изменениях во внешней и внутренней среде организма. Возбуждение, возникающее в рецепторах кожи, мышц, внутренних органов, проводится по спинномозговым нервам в задние корешки спинного мозга, воспринимается чувствительными нейронами спинномозговых узлов и отсюда направляется либо в задние рога спинного мозга, либо в составе белого вещества достигает ствола, а затем коры больших полушарий.

Нисходящие пути проводят возбуждение от головного мозга к двигательным нейронам спинного мозга. Отсюда возбуждение по спинномозговым нервам передается к исполнительным органам.

Деятельность спинного мозга у млекопитающих и человека подчинена координирующим и активирующим влияниям вышележащих отделов центральной нервной системы, регулирующих спинномозговые рефлексы. Поэтому реф-

лексы, присущие самому спинному мозгу, можно изучить в «чистом виде» только после отделения спинного мозга от головного. Первым следствием перерезки или травмы спинного мозга является *спинальный шок* (удар, потрясение), который длится у лягушки 3–5 мин, у собаки — 7–10 сут, у человека — 3–5 мес. В это время все спинальные рефлексы исчезают. Когда шок проходит, простые спинномозговые рефлексы восстанавливаются, однако пострадавший остается парализованным, превращается в инвалида.

Головной мозг (рис. 5.77, 5.78) расположен в черепной коробке (в мозговом отделе черепа), окружен оболочками, омывается черепно-мозговой жидкостью. Средняя его масса 1300–1500 г (иногда до 2000 г). После рождения человека масса мозга составляет 350–390 г, и рост его продолжается до 20 лет. Мозг состоит из пяти отделов:

- переднего (большие полушария);
- промежуточного;
- среднего;
- заднего;
- продолговатого мозга.

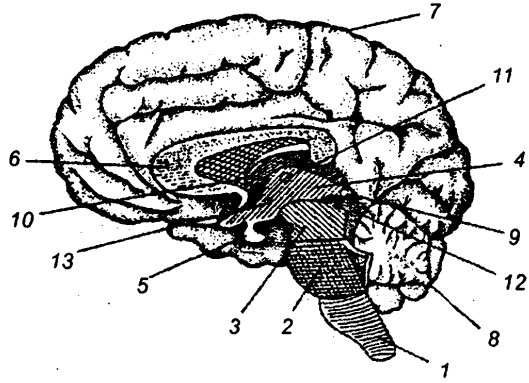


Рис. 5.77. Строение головного мозга человека (продольный разрез): *1 — продолговатый мозг; 2 — варолиев мост; 3 — средний мозг; 4 — промежуточный мозг; 5 — гипофиз; 6 — мозолистое тело; 7 — правое полушарие; 8 — мозжечок; 9 — эпиталамус; 10 — свод мозга; 11 — таламус; 12 — четверохолмие; 13 — гипоталамус*

Филогенетически более древняя часть — ***ствол головного мозга*** — включает продолговатый мозг, мозговой (варолиев) мост, средний и промежуточный мозг. Внутри головного мозга

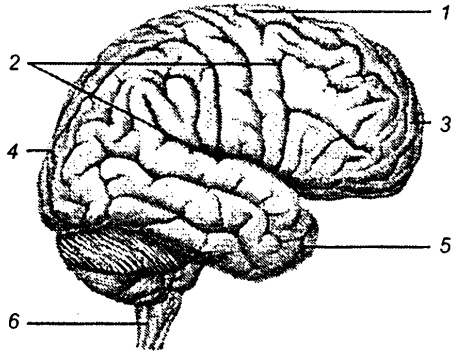


Рис. 5.78. Доли головного мозга (вид сбоку):
1 — теменная доля; 2 — борозды головного мозга; 3 — лобная доля; 4 — затылочная доля; 5 — височная доля; 6 — спинной мозг

находятся четыре сообщающиеся между собой полости — *мозговые желудочки*, заполненные спинномозговой жидкостью.

I и II желудочки расположены в больших полушариях;

III — в промежуточном мозге;

IV — в продолговатом мозге.

У человека полушария достигают высокого развития, составляя 80% массы мозга. В белом веществе ствола залегают многочисленные ядра серого вещества. От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов (ядра их находятся в стволе мозга), из которых зрительные, слуховые и обонятельные являются чувствительными нервами, остальные, за исключением чисто двигательных нервов, иннервирующих мышцы глаз, являются смешанными нервами.

Стволовая часть мозга прикрыта полушариями головного мозга.

Продолговатый мозг — продолжение спинного и повторяет его строение: на передней и задней поверхностях здесь также залегают борозды.

Он состоит из белого вещества — проводящих пучков, где рассеяны скопления серого вещества — ядра, от которых берут начало черепные нервы — с IX по XII пары, в их числе языкоглоточный (IX пара), блуждающий (X пара), иннервирующий органы дыхания, кровообращения, пищеварения и другие системы, подъязычный (XII пара).

Вверху продолговатый мозг продолжается в утолщение — ***варолиев мост***, а с боков от него отходят нижние ***ножки моз-***

жечка. Сверху и с боков почти весь продолговатый мозг прикрыт большими полушариями и мозжечком.

Продолговатый мозг выполняет *рефлекторную* и *проводниковую функции.* По чувствительным нервам продолговатый мозг получает импульсы от рецепторов кожи головы, слизистых оболочек рта, носа, глаз, гортани, трахеи, а также от рецепторов сердечно-сосудистой и пищеварительной систем, органа слуха и вестибулярного аппарата. В сером веществе продолговатого мозга залегают жизненно важные *центры,* регулирующие сердечную деятельность, просвет кровеносных сосудов, дыхание (центры вдоха и выдоха), глотание, осуществляющие защитные рефлексы (чихание, кашель, рвота, слезотечение, мигание ресниц), секрецию слюны, желудочного и поджелудочного сока и др. Центры продолговатого мозга, иннервирующие дыхательные мышцы, мышцы голосовых связок, языка и губ, играют важную роль в формировании речи. Продолговатый мозг принимает участие и в регуляции тонуса скелетных мышц. Через него осуществляется замыкание разнообразных нервных путей, соединяющих центры переднего мозга, мозжечка и промежуточного мозга со спинным. На работу продолговатого мозга влияют импульсы, поступающие от коры больших полушарий, мозжечка и подкорковых ядер.

Повреждение продолговатого мозга может быть причиной смерти вследствие прекращения сердечной деятельности и дыхания.

Задний мозг включает варолиев мост и мозжечок.

Варолиев мост снизу ограничен продолговатым мозгом, сверху переходит в ножки мозга, боковые его отделы образуют средние ножки мозжечка. В веществе варолиевого моста находятся ядра с V по VIII пары черепно-мозговых нервов (тройничный, отводящий, лицевой, слуховой).

Мозжечок расположен позади от моста и продолговатого мозга. Поверхность его состоит из серого вещества (кора). Под корой мозжечка внутри находится белое вещество, в котором имеются скопления серого вещества — ядра. Мозжечок представлен двумя полушариями, средней частью — червем и тремя парами ножек, образованными нервными волокнами, с помощью которых он связан с другими отделами головного мозга.

Основная функция мозжечка — *безусловнорефлекторная координация движений*, определяющая их четкость, плавность и сохранение равновесия тела, а также поддержание тонуса мышц. Через спинной мозг по проводящим путям импульсы от мозжечка поступают к мышцам.

Многочисленными нервными путями мозжечок связан со всеми отделами центральной нервной системы. При нарушении функций мозжечка наблюдаются падение тонуса мышц, неустойчивые движения, дрожание головы, туловища и конечностей, нарушение координации, плавности движений, расстройства вегетативных функций — желудочно-кишечного тракта, сердечно-сосудистой системы и др. Контролирует деятельность мозжечка кора больших полушарий.

Средний мозг расположен впереди варолиева моста, представлен четверохолмием и ножками мозга. В центре его проходит узкий канал (*водопровод мозга*), соединяющий III и IV желудочки.

Мозговой водопровод окружен серым веществом, в котором лежат ядра III и IV пар черепно-мозговых нервов. В ножках мозга продолжаются проводящие пути от продолговатого мозга и варолиева моста к большим полушариям.

Средний мозг играет важную роль в регуляции мышечного тонуса и в осуществлении установочных рефлексов, благодаря которым возможны стояние и ходьба. Чувствительные ядра среднего мозга находятся в буграх четверохолмия:

- в ***верхних*** заключены ядра, связанные с органами зрения;
- в ***нижних*** — ядра, связанные с органами слуха. При их участии осуществляются ориентировочные рефлексы на свет и звук.

Промежуточный мозг занимает в стволе самое высокое положение и лежит спереди от ножек мозга. Состоит из двух зрительных бугров, надбугорной, подбугорной области и коленчатых тел.

По периферии промежуточного мозга находится белое вещество, а в его толще — ядра серого вещества.

Зрительные бугры (таламус) — главные подкорковые центры чувствительности: сюда по восходящим путям поступают импульсы от всех рецепторов тела, а отсюда — к коре

больших полушарий. Зрительные бугры регулируют ритм корковой активности и участвуют в образовании условных рефлексов, эмоций и т. д.

Подбугровая область (гипоталамус) связана со всеми отделами центральной нервной системы и с железами внутренней секреции. Она является регулятором обмена веществ и температуры тела, постоянства внутренней среды организма и функций пищеварительной, сердечно-сосудистой, мочеполовой систем, а также желез внутренней секреции. В подбугорной области находятся центры, совокупность которых представляет собой *высший подкорковый центр вегетативной нервной системы*, регулирующей обмен веществ в организме, теплоотдачу, постоянство внутренней среды. В передних отделах гипоталамуса располагаются парасимпатические центры, в задних — симпатические.

В ядрах ***коленчатых тел*** сосредоточены подкорковые зрительные и слуховые центры. К коленчатым телам направляется II пара черепно-мозговых нервов — зрительные.

Ствол мозга с окружающей средой и с органами тела связывают черепно-мозговые нервы. По характеру воздействия они могут быть *чувствительными* (I, II, VIII), *двигательными* (III, IV, VI, IX, XII) и *смешанными* (V, VII, IX, X пары).

Сетчатое образование, или ***ретикулярная формация***, — скопление нейронов, образующее с их отростками густую сеть, расположенное в глубоких структурах ствола мозга. Все центростремительные нервные волокна дают в стволе мозга ответвления в сетчатое образование. Ретикулярная формация оказывает активирующее воздействие на кору головного мозга, поддерживая состояние бодрствования и концентрируя внимание. Разрушение ретикулярной формации вызывает глубокий сон, а раздражение ее — пробуждение. Кора больших полушарий регулирует активность сетчатого образования.

Передний мозг состоит из сильно развитых полушарий и соединяющей их срединной части. Правое и левое полушария отделены друг от друга глубокой щелью, на дне которой лежит мозолистое тело. ***Мозолистое тело*** соединяет оба полушария посредством длинных отростков нейронов, образующих проводящие пути.

Полости полушарий представлены боковыми желудочками (I и II). Поверхность полушарий образована ***серым веществом***, или ***корой головного мозга***, состоящей из нейронов и их отростков. Под корой залегает ***белое вещество*** — проводящие пути, состоит из нервных волокон. Проводящие пути соединяют различные участки коры с другими отделами головного мозга и спинным мозгом. В белом веществе правого и левого полушарий, соединенных между собой перемычкой из нервных волокон, находятся скопления нервных клеток, образующих ***подкорковые ядра серого вещества***, через которые происходит передача возбуждений в кору и из нее.

Частью больших полушарий является ***обонятельный мозг*** с отходящей от него парой обонятельных нервов (I пара).

У взрослого человека ***большие полушария*** составляют 80% массы головного мозга. Кора толщиной 2,5–3 мм покрывает поверхность мозга площадью 2000–2500 $см^2$; в ней насчитывается 10^{11} нейронов, расположенных в шести слоях лежащих друг над другом нервных клеток разных категорий.

Кора образует складки — ***извилины,*** ограниченные бороздами; в них заключено около 70% поверхности коры.

Борозды делят поверхность полушарий на доли. В каждом полушарии различают четыре доли:

- лобную;
- теменную;
- височную;
- затылочную.

Самые глубокие борозды — *центральные,* отделяющие лобные доли от теменных, и *боковые,* отграничивающие височные доли от остальных; *теменно-затылочная борозда* отделяет теменную долю от затылочной.

Спереди от центральной борозды в лобной доле находится *передняя центральная извилина*, позади нее — *задняя центральная извилина.*

Основание мозга — нижняя поверхность полушарий и ствол мозга.

Функции головного мозга. Кора выполняет две основные функции:

- взаимодействие организма с внешней средой (поведенческие реакции);

• объединение функций организма, т. е. нервная регуляция всех органов.

В кору больших полушарий головного мозга поступает информация от большого количества разнообразных высокоспециализированных рецепторов, способных улавливать самые незначительные изменения во внешней и внутренней среде.

Рецепторы, расположенные в коже, реагируют на изменения во внешней среде. В мышцах и сухожилиях находятся рецепторы, сигнализирующие в мозг о степени натяжения мышц, движениях суставов. Имеются рецепторы, реагирующие на изменения химического и газового состава крови, осмотического давления, температуры и др. В рецепторе раздражение преобразуется в нервные импульсы. По чувствительным нервным путям импульсы проводятся к соответствующим чувствительным зонам коры головного мозга, где и формируется специфическое ощущение — зрительное, обонятельное и др.

Кора больших полушарий выполняет функцию высшего анализатора сигналов от всех рецепторов тела и синтеза ответных реакций в биологически целесообразный акт. Она является высшим органом координации рефлекторной деятельности и органом приобретения и накопления индивидуального жизненного опыта, образования временных связей — *условных рефлексов*. Проводящие пути головного мозга связывают его части между собой, а также со спинным мозгом, так что вся центральная нервная система функционирует как единое целое.

Анализатор — функциональная система, состоящая из рецептора, чувствительного проводящего пути и соответствующей зоны коры, куда проецируется данный вид чувствительности. Анализ и синтез полученной информации осуществляются в строго определенном участке — ***зоне коры больших полушарий***.

По особенностям клеточного состава и строения кору больших полушарий разделяют на ряд участков, называемых ***корковыми полями***. Функции отдельных участков коры неодинаковы. Каждому рецепторному аппарату на периферии соответствует область в коре — ***корковое ядро анализатора***.

Важнейшие зоны коры (рис. 5.79) следующие:

- *Двигательная зона* расположена в переднецентральной и заднецентральной областях коры (передней центральной извилине впереди центральной борозды лобной доли).
- *Чувствительная зона* (зона кожно-мышечной чувствительности расположена позади центральной борозды, в задней центральной извилине теменной доли). Наибольшую площадь занимает корковое представительство рецепторов кисти и большого пальца руки, голосового аппарата и лица, наименьшую — представительство туловища, бедра и голени.
- *Зрительная зона* сосредоточена в затылочной доле коры. В нее поступают импульсы от сетчатки глаза, она осуществляет различение зрительных раздражений.
- *Слуховая зона* расположена в верхней височной извилине височной доли.

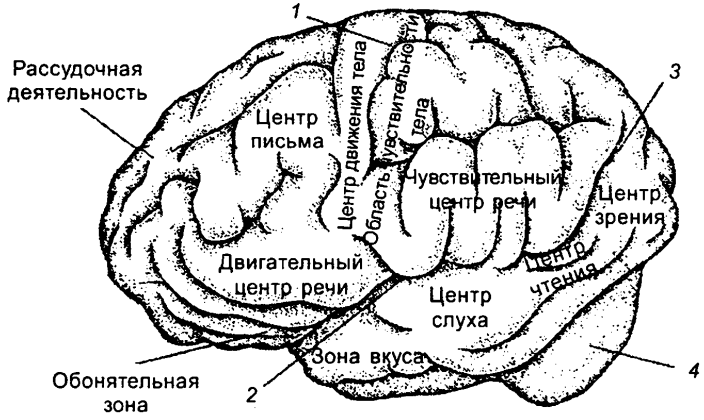


Рис. 5.79. Функциональные зоны коры больших полушарий: *1 — **центральная борозда**; впереди центральной борозды расположена **двигательная зона**, координирующая мышечные движения, здесь возникают двигательные импульсы, идущие затем по нисходящим путям к скелетным мышцам; позади центральной борозды в **задней центральной извилине теменной доли** расположена зона **кожно-мышечной чувствительности**; 2 — **боковая борозда**; 3 — **теменно-затылочная борозда** отделяет **чувствительные зоны коры: зрительную, слуховую, кожно-мышечную**, центры обоняния и вкуса; чувствительные зоны коры по восходящим нервным путям получают информацию от рецепторов тела и участвуют в формировании ощущений; 4 — **мозжечок** осуществляет координацию движений, поддержание равновесия*

• *Обонятельная и вкусовая зоны* — в переднем отделе (на внутренней поверхности) височной доли каждого полушария.

В нашем сознании деятельность анализаторов отражает внешний материальный мир. Это дает возможность приспосабливаться к условиям среды путем изменения поведения.

Деятельность коры головного мозга человека и высших животных определена И.П. Павловым как *высшая нервная деятельность*, представляющая собой условнорефлекторную функцию коры головного мозга.

5.9.2. Органы чувств

Органы чувств обеспечивают восприятие различных раздражений, действующих на организм, служат для взаимосвязи и приспособления к постоянно меняющимся условиям окружающего мира, для его познания. На основе показания органов чувств строятся разнообразные ощущения, они являются источниками наших представлений об окружающем мире.

Основными элементами, определяющими специфику органов зрения, слуха, обоняния, вкуса, кожной чувствительности, равновесия, являются специализированные рецепторы, преобразующие энергию определенных раздражителей в процесс возбуждения, который передается по соответствующим нервам в центральную нервную систему. В соответствующих каждому органу чувств зонах коры больших полушарий происходит окончательное различение, анализ раздражений, воспринимаемых особенно чувствительными к ним рецепторами.

ОРГАН ОБОНЯНИЯ является периферическим отделом обонятельного анализатора и воспринимает химические раздражения при попадании в полость носа пара или газа. Представлен обонятельным эпителием верхней части полости носа, находящимся в ***слизистой оболочке полости носа***. В нем содержатся обонятельные железы. Обонятельный эпителий включает в себя три вида клеток: обонятельные, опорные и базальные. Обонятельные клетки имеют форму веретенца, на одном конце которого на поверхности слизистой оболочки располагаются обонятельные пузырьки, покрытые ресничками. Другой конец обонятельных клеток пе-

реходит в нервное волокно, а те в свою очередь, собираясь в пучки, образуют обонятельные нервы. Через них раздражение поступает в первичный центр обоняния, а оттуда — к корковому концу обонятельного анализатора.

Частицы, вошедшие через ноздри, достигают этих органов путем диффузии через слизь, покрывающую чувствительные клетки. Обонятельные клетки располагаются поодиночке, от них отходят волоски, выступающие в слой слизи. Рецепторы обонятельной области слизистой полости носа способны воспринимать несколько тысяч различных запахов.

У животных различают пищевую, половую, охранительную, ориентировочную функции обоняния. У птиц, приматов обонятельный анализатор развит плохо.

ОРГАН ВКУСА представляет собой периферический отдел вкусового анализатора и располагается в полости рта.

Ощущение вкуса возникает в результате раздражения рецепторов языка специфическими веществами. Рецепторы вкуса состоят из нейроэпителиальных клеток, содержат разветвления вкусового нерва и носят название вкусовых луковиц. *Вкусовые луковицы*, или *вкусовые почки*, имеют овальную форму (каждая из них состоит из 30—80 чувствительных клеток) и располагаются преимущественно в листовидных, грибовидных и желобоватых сосочках ***слизистой оболочки языка***. В незначительном количестве они имеются в слизистой оболочке передней поверхности мягкого нёба, надгортанника и задней стенки глотки.

Раздражения, воспринимаемые луковицами, поступают к ядрам мозгового ствола, а затем в область коркового конца вкусового анализатора.

Поверхность языка проявляет неодинаковую чувствительность к различным вкусовым раздражителям. Рецепторы способны различать четыре основных вкуса: *сладкое* воспринимают рецепторы, располагающиеся на кончике языка, *горькое* — рецепторы, находящиеся у корня языка, *соленое* и *кислое* — рецепторы по краям языка.

Ощущение вкуса возникает лишь в том случае, когда вещество, входящее в контакт с вкусовой почкой, растворимо в воде. Вещества, нерастворимые в воде, безвкусны. В процессе эволюции вкус формировался как механизм, опреде-

ляющий выбор пищи. Например, положительная реакция на сахар характерна для животных, питающихся растительной и смешанной пищей, плотоядные к сахару безразличны.

ОРГАН ОСЯЗАНИЯ — *кожа.* Рецепторы кожи воспринимают тактильные, температурные и болевые раздражения. Подробно строение и функции кожи были рассмотрены выше.

ОРГАН ЗРЕНИЯ — *глаз.* Зрение играет очень важную роль в жизни человека, обеспечивая восприятие информации о предметах и свойствах окружающей среды. Основная функция зрения состоит в различении освещенности, величины, яркости, цвета, формы, размеров наблюдаемых объектов и т. д. Наряду с другими анализаторами зрение играет большую роль в регуляции положения тела и определении расстояния до объекта.

Глаз расположен в глазничной впадине лицевой части черепа. *Вспомогательный аппарат глаза* состоит из защитных приспособлений, слезного и двигательного аппарата (рис. 5.80). К *защитным образованиям* относятся брови, ресницы и веки, покрытые с внутренней стороны слизистой оболочкой, которая переходит на глазное яблоко. *Слезы,* выделяемые слезной железой, омывают глазное яблоко, постоянно увлажняют роговицу (увлажняется поверхность гла-

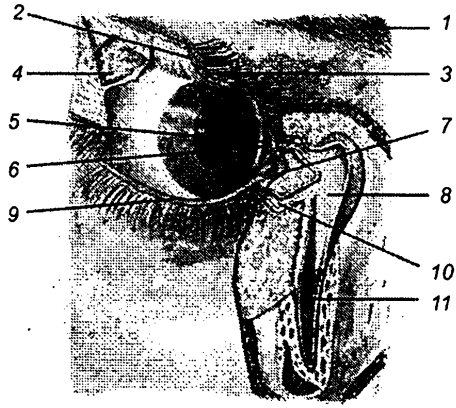


Рис. 5.80. Слезный аппарат и веки (вид спереди):
1 — бровь; 2 — верхнее веко; 3 — ресницы; 4 — слезная железа; 5 — слезный сосочек; 6 — слезная точка; 7 — слезное озеро; 8 — слезный мешок; 9 — нижнее веко; 10 — слезный каналец; 11 — носослезный проток

за и удаляются инородные мелкие частицы) и стекают по слезному каналу в носовую полость. *Двигательный аппарат* каждого глаза состоит из шести мышц, сокращения которых позволяют изменять направление взгляда. Мышцы, прикрепляющиеся к наружной поверхности глазного яблока, обеспечивают его движение.

Из глазного яблока выходит зрительный нерв, соединяющий его с головным мозгом. ***Глазное яблоко*** (рис. 5.81) состоит из внутреннего ядра и окружающих его трех оболочек — наружной, средней и внутренней.

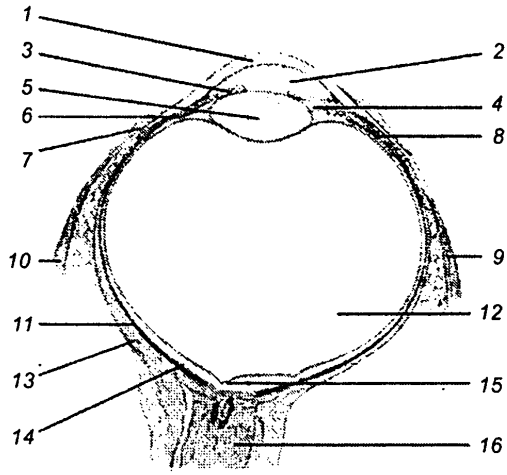


Рис. 5.81. Схема строения глазного яблока (вертикальный разрез): *1 — роговица; 2 — передняя камера глазного яблока; 3 — радужная оболочка; 4 — задняя камера глазного яблока; 5 — хрусталик; 6 — ресничная мышца; 7 — конъюнктива; 8 — ресничное тело; 9 — латеральная прямая мышца глазного яблока; 10 — медиальная прямая мышца глазного яблока; 11 — собственно сосудистая оболочка; 12 — стекловидное тело; 13 — склера; 14 — сетчатка; 15 — диск зрительного нерва; 16 — зрительный нерв*

Наружная оболочка — ***склера***, или ***белочная оболочка***, — непрозрачная соединительнотканая капсула, переходящая спереди в прозрачную *роговицу*, через которую в глаз проникает свет — определяет форму глазного яблока.

Под ней находится ***сосудистая оболочка***, которая переходит спереди в ресничное тело, где расположена *ресничная мышца*, регулирующая кривизну хрусталика, и в *радужную*

оболочку, в центре которой имеется отверстие — ***зрачок,*** способный суживаться и расширяться под влиянием мышц, заложенных в толще радужки. Сосудистая оболочка богата кровеносными сосудами, которые снабжают сетчатку, и содержит черный пигментный слой, поглощающий свет.

Во внутренней оболочке глаза — ***сетчатке*** — находятся светочувствительные фоторецепторные клетки — палочки и колбочки. В них энергия света превращается в процесс возбуждения, который передается по зрительному нерву в затылочную долю коры больших полушарий. ***Колбочки*** сосредоточены в центре сетчатки, напротив зрачка, и обеспечивают дневное зрение, воспринимая цвета, форму и детали предметов. В месте пересечения сетчатки с оптической осью глаза располагается область наилучшего видения — ***желтое пятно,*** сформированное только колбочками. На периферии сетчатки имеются только ***палочки,*** которые раздражаются слабым сумрачным светом, но не обладают способностью воспринимать цвета. ***Слепое пятно*** — место, где зрительный нерв выходит из сетчатки, не содержит рецепторов (лишено палочек и колбочек).

Внутреннее ядро глазного яблока образует (вместе с роговицей) ***оптическую систему глаза*** и состоит из хрусталика, стекловидного тела и водянистой влаги передней и задней камер глаза. Прозрачный и эластичный ***хрусталик*** расположен позади зрачка, прилегает к радужке и имеет форму двояковыпуклой линзы. Пространство между роговицей и хрусталиком заполнено жидкостью. Хрусталик вместе с роговицей и внутриглазными жидкостями преломляет входящие в глаз лучи света и фокусирует их на сетчатке. При сокращении подходящей к нему ресничной мышцы хрусталик меняет свою кривизну, принимая форму для дальнего или ближнего зрения. Глазное яблоко наполнено ***стекловидным телом.*** Это бесцветная прозрачная масса, по консистенции напоминающая студень.

Глаз человека пропускает и преломляет лучи с длиной волны от 400 до 760 мкм. Все преломляющие среды глаза, начиная с роговицы, поглощают ультрафиолетовые лучи. В глазу имеются две преломляющие среды — роговица и хрусталик. Благодаря изменению кривизны хрусталика получается четкое представление о наблюдаемых объектах. Преломившиеся

лучи света от рассматриваемого предмета, попадая на сетчатку, образуют на ней уменьшенное обратное изображение предмета. Однако мы видим предметы в прямом виде благодаря повседневной тренировке зрительного анализатора, что достигается образованием условных рефлексов, показаниями других анализаторов, их взаимодействиями, постоянной проверкой зрительных ощущений, повседневной практикой. У людей с нормальным зрением на сетчатке возникает четкое изображение предметов. Нарушения зрения часто являются следствием ненормальной длины глазного яблока.

Аккомодация — приспособление глаза к видению различно удаленных предметов. При аккомодации сокращаются мышцы, которые изменяют кривизну хрусталика. При постоянной избыточной кривизне хрусталика световые лучи преломляются перед сетчаткой и в результате возникает *близорукость*. Если же кривизна хрусталика недостаточна, то световые лучи фокусируются за сетчаткой и возникает *дальнозоркость*. ***Близорукость*** развивается при увеличенной продольной оси глаза. Параллельные лучи, идущие от далеких предметов, собираются (фокусируются) впереди сетчатки, на которую попадают расходящиеся лучи и в результате получается расплывчатое изображение. При близорукости назначают очки с *рассеивающими двояковогнутыми стеклами,* уменьшающими преломление лучей настолько, что изображение предметов возникает на сетчатке. ***Дальнозоркость*** наблюдается при укороченной оси глазного яблока. Изображение фокусируется позади сетчатки. Для исправления зрения требуются *двояковыпуклые стекла.* Старческая дальнозоркость развивается обычно после 40 лет, когда хрусталик теряет эластичность, твердеет и утрачивает способность менять кривизну, что мешает четко видеть на близком расстоянии. Глаз утрачивает способность к ясному видению разноудаленных предметов.

Светочувствительный аппарат глаза. Восприятие света начинается с возбуждения фоторецепторов (колбочек и палочек, которому предшествуют специфические фотохимические реакции. В колбочках и палочках находятся светочувствительные пигменты. Функция колбочек заключается в восприятии цвета. Более чувствительны к свету палочки:

они могут обеспечивать зрение при слабом освещении. Восприятие цвета колбочками связано с наличием трех их типов, которые соответственно реагируют на синий, зеленый и красный цвета. Промежуточные цвета воспринимаются при одновременном раздражении колбочек двух или более типов.

От избыточной освещенности глаз предохраняется путем изменения диаметра зрачка. Помимо этого сетчатка сама способна компенсировать увеличение яркости: существуют колбочки и палочки, функционирующие в разных диапазонах яркостей, происходят перестройка рецепторных областей, фотохимические сдвиги и т. д.

Соблюдение простых *правил гигиены зрения* позволяет предупредить перенапряжение и избежать нарушения зрения.

ОРГАН СЛУХА — *ухо* воспринимает звуковые колебания воздуха. С помощью слуха воспринимается устная речь, обеспечивающая общение между людьми. Человеческое ухо способно воспринимать звуки частотой от 20 до 20 000 Гц. Слуховой анализатор человека наиболее чувствителен к звукам с частотой 2000–4000 Гц. Физически звуки характеризуются *частотой* (числом периодических колебаний в секунду); *силой* (амплитудой колебаний) — физиологически этому соответствуют высота звука и его громкость; *звуковым спектром* (состав дополнительных периодических колебаний (обертонов), возникающих наряду с основной частотой и превышающих его). Звуковой спектр выражается *тембром звука*. Именно так различают звуки разных музыкальных инструментов и человеческого голоса.

Орган слуха состоит из наружного, среднего и внутреннего уха (рис. 5.82–5.85).

Наружное ухо состоит из ушной слуховой раковины и наружного слухового прохода. Оно обеспечивает улавливание и проведение звуковых колебаний к барабанной перепонке, колебания которой передаются на цепь слуховых косточек. У человека *ушные раковины* имеют небольшое значение, у животных их подвижность обеспечивает лучшую ориентировку по отношению к источнику звука. Наружное ухо имеет форму воронки. Его строение существенно влияет на восприятие звуков. Парные слуховые проходы позволяют точнее локализовать источник звука. *Слуховой проход*

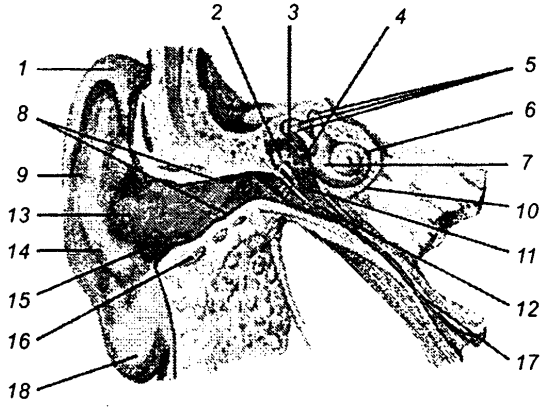


Рис. 5.82. Наружное, среднее и внутреннее ухо (фронтальный разрез):
1 — завиток; 2 — молоточек; 3 — наковальня; 4 — стремя; 5 — полукружные каналы; 6 — улитка; 7 — преддверие; 8 — наружный слуховой проход; 9 — ладья; 10 — внутреннее ухо; 11 — среднее ухо (барабанная полость); 12 — барабанная перепонка; 13 — наружное ухо; 14 — противозавиток; 15 — раковина уха; 16 — ушной хрящ; 17 — слуховая труба; 18 — ушная долька



Рис. 5.83. Барабанная перепонка и слуховые косточки:
1 — головка молоточка; 2 — короткая ножка наковальни; 3 — длинная ножка наковальни; 4 — рукоятка молоточка; 5 — слуховая труба; 6 — барабанная перепонка

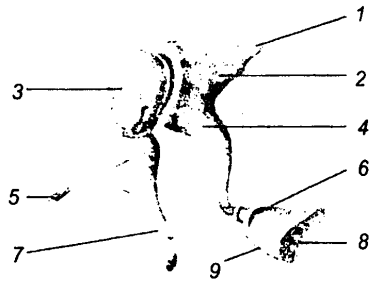


Рис. 5.84. Слуховые косточки:
1 — короткая ножка наковальни; 2 — тело наковальни; 3 — головка молоточка; 4 — длинная ножка наковальни; 5 — передний отросток молоточка; 6 — задняя ножка стремени; 7 — рукоятка молоточка; 8 — основание стремени; 9 — передняя ножка стремени

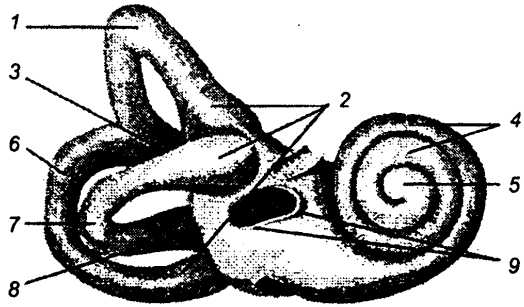


Рис. 5.85. Костный лабиринт (вид спереди):
1 — передний полукружный канал; 2 — ампулярные костные ножки; 3 — общая костная ножка; 4 — завитки улитки; 5 — купол улитки; 6 — задний полукружный канал; 7 — боковой полукружный канал; 8 — простая костная ножка; 9 — преддверие

представляет собой резонатор, собственная частота колебаний которого близка к 3000 Гц.

Среднее ухо расположено внутри височной кости и состоит из барабанной полости, где находятся слуховые косточки — молоточек, наковальня и стремя, и слуховой (евстахиевой) трубы, соединяющей среднее ухо с носоглоткой. *Молоточек* соединен с барабанной перепонкой, а *стремечко* — с мембраной овального окна, разграничивающей среднее и внутреннее ухо. Эти косточки образуют систему рычагов, которые преобразуют колебания воздуха в колебания жидкости.

Внутреннее ухо состоит из улитки, системы трех полукружных каналов, овального и круглого мешочков. Внутреннее ухо — сложная система сообщающихся между собой каналов и полостей — ***лабиринт***.

Часть лабиринта представлена ***улиткой*** — спирально закрученной трубкой из 2,5 витков. Улитка состоит из трех каналов, разделенных двумя эластичными тонковолокнистыми мембранами. На тонких волокнах основной мембраны, разделяющей улитку на каналы, помещаются слуховые нервные рецепторы — волосковые клетки. Внутри каналов находится жидкость. ***Овальное окно*** располагается у основания одного из этих каналов. У основания другого канала находится закрытое перепонкой отверстие — ***круглое окно***, которое ведет в среднее ухо.

Преддверно-улитковый орган, который также называется ***органом слуха*** и ***равновесия***, включает в себя несколько видов рецепторов:

- рецепторы, воспринимающие звуковые колебания воздуха;
- рецепторы, с помощью которых определяется положение тела в пространстве;
- рецепторы, позволяющие определять скорость движения и изменение направления.

На основной мембране расположены рецепторы слуха — ***кортиев орган***, состоящий из рецепторных клеток с выступающими над ними волосками. Над рецепторными клетками нависает другая мембрана — покровная. Колебания мембраны овального окна передаются жидкости, находящейся в каналах. Колебания жидкости воспринимаются эластическими волокнами основной мембраны и, следовательно, рецепторными клетками. При соприкосновении этих клеток с покровной мембраной в них возникают импульсы, которые по слуховому нерву достигают подкорковых образований и далее поступают в височную область коры.

Каждому звуку (тону) соответствуют колебания определенного участка основной мембраны. Возникшее в них возбуждение передается по слуховому нерву в слуховую зону коры больших полушарий головного мозга, где происходит окончательное различение характера звука, его силы, высоты.

Гигиена слуха состоит в чистоте ушных раковин и наружных слуховых проходов. Большой вред слуху приносят чрезмерно сильные звуки и длительно действующий шум.

ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ АППАРАТ образуют система трех полукружных каналов, овальный и круглый мешочки внутреннего уха. Возбуждения, возникающие в рецепторах этого ***органа равновесия***, поступают в нервный центр и сообщают информацию о положении тела в пространстве, движении организма в любом направлении. Вестибулярный аппарат регулирует положение тела в пространстве. Рецепторы вестибулярного аппарата находятся в *лабиринте* — в полукружных каналах и двух мешочках — *овальном* и *круглом*.

Вестибулярные чувствительные клетки млекопитающих и человека образуют пять рецепторных областей — по од-

ной в полукружных каналах, а также в овальном и круглом мешочках. Раздражителем рецепторов полукружных каналов является ускоренное движение, а рецепторов, находящихся в мешочках, т. е. отолитовых органах, — изменение головы относительно направления силы гравитации и линейное ускорение.

Полукружные каналы располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, внутри которых имеется перепончатый канал. Внутри него и между внутренней стороной костного лабиринта и наружной оболочкой перепончатого находится жидкость. Изменение положения тела в пространстве приводит к движению жидкости, что возбуждает находящиеся здесь рецепторные клетки.

Отолитовый аппарат имеет следующее строение. В мешочках располагаются рецепторные клетки, от которых отходят волоски; пространство между ними заполнено студнеобразной массой. Поверх нее находятся *отолиты* — кристаллики двууглекислого кальция. При изменении положения тела они оказывают давление на рецепторные клетки. В результате их механического раздражения, возбуждаются рецепторы, и возбуждение передается в центральную нервную систему.

Вестибулярный аппарат тесно связан с вегетативной нервной системой. Поэтому возбуждение вестибулярного аппарата в самолете, на качелях, корабле сопровождается различными вегетативными рефлексами: изменением артериального давления, дыхания, секреции, деятельности пищеварительных желез и т. д.

Благодаря постоянному взаимодействию между зрительным и слуховым анализаторами, а также органами равновесия, мышечного и кожного чувства, обоняния и вкуса, в коре головного мозга беспрерывно осуществляются анализ и синтез поступающей информации, что дает организму возможность ориентироваться в изменяющихся условиях окружающей среды, приспосабливаться к ним. И.М. Сеченов впервые высказал идею о связи сознания и мышления человека с рефлекторной деятельностью головного мозга. Эта идея была развита и убедительно подтверждена в многочисленных экспериментах И.П. Павлова — создателя учения о высшей нервной деятельности.

5.9.3. Высшая нервная деятельность

Высшая нервная деятельность — функция коры больших полушарий головного мозга и ближайших подкорковых образований, где заново вырабатываются временные нервные связи (условные рефлексы), обеспечивающие наиболее тонкое и совершенное индивидуальное приспособление организма к изменяющимся условиям внешней среды. Высшая нервная деятельность носит рефлекторный характер. Высшим животным и человеку присущи *безусловные* и *условные рефлексы*. Их специфика состоит в следующем (табл. 5.5).

Таблица 5.5

Сравнительная характеристика условных и безусловных рефлексов

Безусловные рефлексы	Условные рефлексы
• Врожденные	• Приобретенные организмом в течение жизни
• Видовые	• Индивидуальные
• Жизненно необходимые	• Способствуют выживанию, адаптации
• Осуществляются в ответ на безусловный раздражитель	• Осуществляются в ответ на любое воспринимаемое организмом раздражение и формируются на базе безусловных рефлексов
• Относительно постоянные, мало изменяющиеся в течение жизни	• Непостоянные, могут вырабатываться и исчезнуть
• Не поддаются торможению	• Возможно внешнее и внутреннее торможение
• Независимы от внешней среды	• Изменяются под влиянием среды
• Имеют готовые и постоянные рефлекторные дуги	• Имеют временные рефлекторные дуги, формирующиеся при определенных условиях
• Осуществляются на уровне спинного мозга, ствола мозга и подкорковых ядер	• Осуществляются за счет деятельности коры головного мозга

Окончание табл. 5.5

Безусловные рефлексы	Условные рефлексы
• Являются основой инстинктивного поведения	• Являются основой формирования навыков
• Например, дыхательный, сосательный, глотательный, слюноотделительный, болевой	• Например, слюноотделение у собаки в ответ на свет, звук, дрессировка животных, индивидуальные привычки человека

Безусловные рефлексы, обеспечивающие поддержание жизнедеятельности в относительно постоянных условиях среды, присущи человеку с рождения. К ним относятся пищевые (сосание, глотание, слюноотделение и др.), оборонительные (кашель, мигание, отдергивание руки и др.), размножения (выкармливание и уход за потомством), дыхательные и т. д.

Условные рефлексы вырабатываются на базе безусловных при воздействии условного раздражителя. Они обеспечивают более совершенное приспособление организма к меняющимся условиям внешней среды. Они помогают находить пищу по запаху, уходить от опасности, ориентироваться и др.

Условные рефлексы вырабатываются в течение индивидуальной жизни человека и животных. Поэтому условные рефлексы строго *индивидуальны*: у одних особей они могут быть, у других отсутствуют. Для возникновения таких рефлексов необходимо совпадение во времени действия условного раздражителя с действием безусловного. Лишь многократное совпадение этих двух раздражителей приводит к образованию временной связи между двумя центрами.

У человека и млекопитающих новые условные рефлексы формируются в течение всей жизни, они замыкаются в коре головного мозга и носят *временный характер*, так как представляют временные связи организма с условиями среды, в которых он находится.

Различные раздражители внешней среды, действующие на организм, могут вызвать в коре не только образование условных рефлексов, но и их торможение. ***Безусловное торможение*** возникает сразу же при первом действии раздражителя.

При изменении условий среды ранее выработанные условные рефлексы угасают, образуются новые. И.П. Павлов различал два вида *торможения условных рефлексов.*

Внешнее торможение возникает при воздействии на организм раздражителя, более сильного, чем прежний. При этом в коре головного мозга образуется новый очаг возбуждения. Например, у собаки условный слюноотделительный рефлекс, выработанный на свет, тормозится в условиях опыта более сильным раздражителем — звуком звонка. Последний вызывает в слуховой зоне коры мозга сильное возбуждение. Вначале оно порождает торможение соседних участков, а затем распространяется на зрительную зону. Поэтому возбуждение через расположенные в ней нейроны проводиться не может и дуга прежнего условного рефлекса прерывается.

Внутреннее торможение возникает в дуге условного рефлекса тогда, когда условный раздражитель перестает получать подкрепление безусловного раздражителя и образовавшиеся в коре временные связи постепенно затормаживаются. Когда условные рефлексы повторяются в одной и той же последовательности, образуются динамичные стереотипы, которые составляют привычки и навыки.

Поведение человека связано с условно-безусловной рефлекторной деятельностью. На основе безусловных рефлексов, начиная со второго месяца после рождения, у ребенка вырабатываются условные рефлексы: по мере его развития, общения с людьми и влияния внешней среды в больших полушариях головного мозга постоянно возникают временные связи между различными их центрами.

Главное отличие высшей нервной деятельности человека — ***мышление*** и ***речь,*** которые появились в результате трудовой общественной деятельности. Благодаря *слову* возникают *обобщенные понятия* и *представления, способность к логическому мышлению.* Как раздражитель слово вызывает у человека большое количество условных рефлексов. На них базируются обучение, воспитание, выработка трудовых навыков, привычек. И.П. Павлов создал учение о первой и второй сигнальной системах.

Первая сигнальная система существует у человека и животных. Эта система, центры которой находятся в коре головного мозга, воспринимает через рецепторы непосред-

ственные, конкретные раздражители (сигналы) внешнего мира — предметы или явления. У человека они создают материальную основу для ощущений, представлений, восприятий, впечатлений об окружающей природе и общественной среде, и это составляет базу конкретного мышления.

У человека условные рефлексы могут образовываться не только как у животных на основе первой сигнальной системы, когда условными раздражителями являются непосредственно предметы внешнего мира, но и на основе *второй (речевой) сигнальной системы*, когда условными раздражителями являются *слова,* выражающие понятия о предметах и явлениях.

Вторая сигнальная система, свойственная человеку, связана с функцией ***речи,*** со словом слышимым (речь) и видимым (письмо). Посредством слова передаются сигналы о конкретных раздражителях, и в этом случае слово служит принципиально новым раздражителем — сигналом сигналов. Вторая сигнальная система сформировалась в результате совместной трудовой деятельности людей, при которой речь стала средством общения между ними. На этой основе возникло и развивалось словесное человеческое мышление. Головной мозг человека представляет собой ***центр мышления*** и связанный с мышлением ***центр речи.***

Условные рефлексы являются физиологической основой технических процессов, основой мышления. Сознание людей связано с деятельностью коры головного мозга. При обобщении различных явлений человек открывает закономерные связи между ними — законы. Способность человека к обобщению составляет сущность *отвлеченного абстрактного мышления*, которое отличает его от животных.

Мышление — результат функции всей коры головного мозга. ***Обучение*** — приобретение индивидуального опыта. Формирование условных рефлексов — один из видов обучения. Существует много других видов обучения. Обучение возможно благодаря памяти. ***Память*** — это комплекс процессов, протекающих в центральной нервной системе и обеспечивающих накопление, хранение и воспроизведение индивидуального опыта.

Сон и ***бодрствование.*** Чередование физического и умственного труда, рационализация труда, соблюдение режи-

ма дня, активный отдых имеют первостепенное значение для защиты центральной нервной системы от переутомления. Сон дает наиболее полный отдых центральной нервной системе. Чередование сна и бодрствования — необходимое условие существования человека.

Сон — физиологическое состояние, которое характеризуется потерей активных психических связей субъекта с окружающим его миром. Сон является жизненно необходимым для человека и высших животных. Длительное время считали, что сон представляет собой отдых, необходимый для восстановления энергии клеток мозга после активного бодрствования. Однако оказалось, что активность мозга во время сна часто выше, чем во время бодрствования. Было установлено, что активность нейронов ряда структур мозга во время сна существенно возрастает, т. е. *сон* — это *активный физиологический процесс.*

Рефлекторные реакции во время сна снижены. Спящий человек не реагирует на многие внешние воздействия, если они не имеют чрезмерной силы. Сон характеризуется фазовыми изменениями ВНД, которые особенно отчетливо проявляются при переходе от бодрствования ко сну (уравнительная, парадоксальная, ультрапарадоксальная и наркотическая фазы). В наркотической фазе животные перестают отвечать условнорефлекторной реакцией на любые условные раздражители. Сон сопровождается рядом характерных изменений вегетативных показателей и биоэлектрической активности мозга (рис. 5.86).

Для ***состояния бодрствования*** характерной является низкоамплитудная высокочастотная электроэнцефалографическая (ЭЭГ) активность — *бета-ритм.* При закрывании глаз эта активность сменяется *альфа-ритмом*, происходит ***засыпание*** человека. В этот период пробуждение происходит достаточно легко. Через некоторое время на ЭЭГ начинают возникать «веретена». Примерно через 30 мин стадия «веретен» сменяется стадией высокоамплитудных медленных *тета-волн.* Пробуждение в эту стадию затруднено, она сопровождается рядом изменений вегетативных показателей: уменьшается частота сердечных сокращений, снижаются кровяное давление, температура тела и др. Стадия тета-волн сменяется стадией высокоамплитудных *сверхмедленных дельта-*

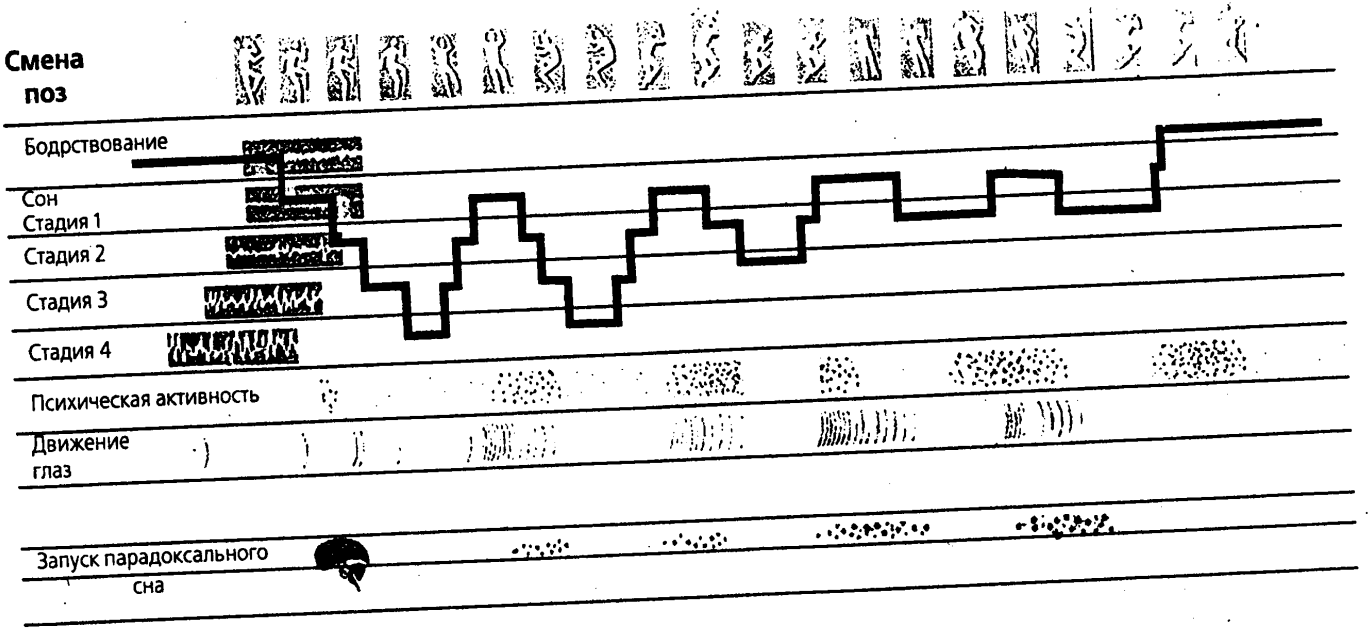


Рис. 5.86. Физиологические показатели во время ночного сна человека

волн. ***Дельта-сон*** — это период *глубокого сна.* Частота сердечных сокращений, артериальное давление, температура тела в этой фазе достигают минимальных значений. ***Медленноволновая стадия сна*** длится 1–1,5 ч и сменяется появлением на ЭЭГ низкоамплитудной высокочастотной активности, характерной для состояния бодрствования (бета-ритм), которая получила название ***парадоксального,*** или ***быстроволнового, сна.***

На рис. 5.86 видно, что в течение ночи проходят четыре цикла сна, причем они неравнозначны: в первой половине ночи преобладает глубокий медленный сон, а в утренние часы — парадоксальный, сопровождаемый сновидениями. Смена поз характерна до и после каждого периода парадоксального сна, который сопровождается интенсивной психической активностью, движением глаз и активностью нейронов ретикулярной формации ствола.

Таким образом, весь период сна делится на два состояния, которые сменяют друг друга 6–7 раз в течение ночи: *медленноволновой (ортодоксальный) сон* и *быстроволновой (парадоксальный) сон.* Если разбудить человека в фазе парадоксального сна, то он сообщает о *сновидениях.* Человек, проснувшись в фазе медленного сна, обычно не помнит сновидений. Если человека во время сна избирательно лишать только парадоксальной фазы сна, например, будить его, как только он переходит в эту фазу, то это приводит к существенным нарушениям психической деятельности.

5.9.4. Вегетативная нервная система

Вегетативная нервная система регулирует деятельность внутренних органов и процессов обмена веществ. Ее центры расположены в среднем, продолговатом и спинном мозге, а периферическая часть состоит из нервных узлов и волокон, иннервирующих рабочий орган.

Вегетативная нервная система контролирует функционирование гладкой мускулатуры, сердца, других внутренних органов и желез. Тем самым она отвечает за нервную регуляцию постоянства внутренней среды организма.

Важная особенность вегетативной нервной системы — способность реагировать на изменение концентрации хи-

мических веществ в жидкостях организма. Некоторые из рецепторов вегетативной нервной системы способны воспринимать давление в просвете органа (например, в артериях) или степень наполнения органа (например, в мочевом пузыре). Другие рецепторы воспринимают изменение концентрации водородных ионов (pH) и электролитный состав внутренних органов и т. д. Благодаря этому она играет большую роль в поддержании *постоянства внутренней среды организма.*

Деятельность вегетативной нервной системы не зависит от воли человека. Вегетативная нервная система называется ***автономной,*** так как не находится под непосредственным контролем сознания в отличие от произвольной, сознательно управляемой соматической нервной системы, обеспечивающей связи организма с окружающей средой.

Характерной особенностью вегетативных нервов является их *двухнейронное строение.* От тела первого нейрона, расположенного в центральной нервной системе, отходит длинный отросток (аксон), образующий предузловое волокно. Оно переключается на второй нейрон, находящийся в периферическом нервном узле, от которого отходит послеузловое волокно к иннервируемым органам.

Особенностью вегетативных нервов является образование их безмякотными, т. е. лишенными изолирующей жироподобной оболочки, очень тонкими волокнами, проводящими возбуждение во много раз медленнее, чем другие периферические нервы.

Вегетативная нервная система (рис. 5.87) функционально делится на два отдела — *симпатический* и *парасимпатический.* Большинство органов иннервирует как симпатическая, так и парасимпатическая нервная система.

Симпатическая часть вегетативной нервной системы связана *со средней частью спинного мозга*, где находятся *тела первых нейронов* (в боковых рогах грудных и поясничных сегментов спинного мозга). Отростки этих клеток покидают спинной мозг в составе его передних корешков и оканчиваются в *нервных узлах двух симпатических нервных цепочек*, расположенных по обе стороны спереди позвоночника. ***Симпатические нервные цепочки*** — нервные узлы — соединены нервными волокнами. В симпатических нервных узлах находятся

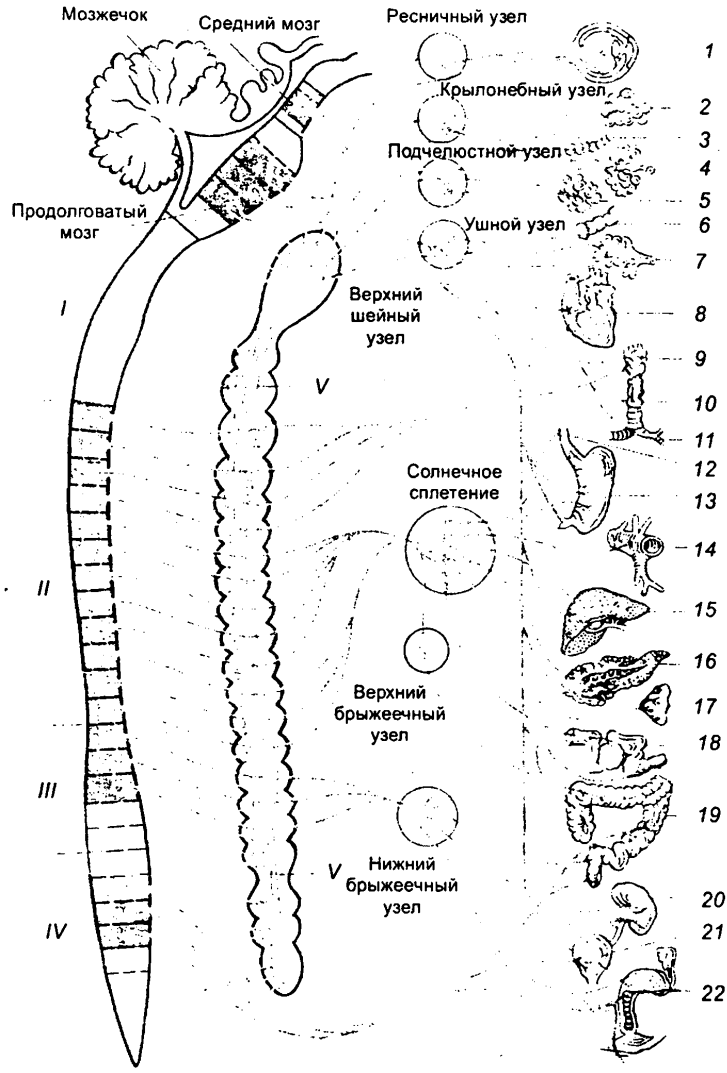


Рис. 5.87. Схема строения вегетативной нервной системы: *I — шейный отдел спинного мозга; II — грудной; III — поясничный; IV — крестцовый; V — пограничный симпатический ствол; область II, III, V — симпатическая нервная система; I, IV — парасимпатическая; 1 — глаз; 2 — слезная железа; 3 — слизистая оболочка носа; 4 — подчелюстная железа; 5 — подъязычная железа; 6 — слизистая оболочка рта; 7 — околоушная железа; 8 — сердце; 9 — гортань; 10 — трахея; 11 — бронхи; 12 — пищевод; 13 — желудок; 14 — кровеносные сосуды; 15 — печень; 16 — поджелудочная железа; 17 — надпочечник; 18 — тонкие кишки; 19 — толстые кишки; 20 — почки; 21 — мочевой пузырь; 22 — половые органы*

тела вторых нейронов, отростки которых или в виде самостоятельных нервов, или в составе спинномозговых нервов направляются к внутренним органам и составляющим их тканям и иннервируют рабочие органы.

Симпатическая нервная система усиливает обмен веществ, повышает возбудимость большинства тканей, мобилизует силы организма на активную деятельность и осуществляет адаптационно-трофическую функцию.

Парасимпатическая нервная система начинается нейронами, лежащими в *стволе мозга* и *поясничном отделе спинного мозга*. ***Парасимпатические узлы***, где находятся тела вторых нейронов, расположены в органах, на деятельность которых они влияют (отростки нейронов идут к внутренним органам в составе черепно-мозговых и тазовых нервов и оканчиваются в нервных узлах, находящихся вблизи внутренних органов или в самих органах).

Парасимпатическая нервная система способствует восстановлению израсходованных запасов энергии, регулирует жизнедеятельность организма во время сна.

По своему влиянию на физиологические функции симпатический и парасимпатический отделы вегетативной нервной системы — антагонисты.

Преобладающее влияние симпатических нервов приводит к увеличению частоты сердечных сокращений и ударного объема сердца, снижению двигательной активности кишечника, расслаблению желчного пузыря и бронхов, сокращению сфинктеров желудочно-кишечного тракта.

Стимуляция парасимпатических волокон оказывает противоположный эффект: частота и сила сокращений сердца уменьшаются, перистальтика кишечника усиливается, желчный пузырь и бронхи сокращаются, а сфинктеры желудочно-кишечного тракта расслабляются.

Нередко оба отдела вегетативной нервной системы в ответ на раздражение действуют совместно. Например, при повышении артериального давления возбуждаются барорецепторы, локализованные в дуге аорты. В результате частота и сила сокращений сердца снижаются. Это происходит как вследствие повышения активности парасимпатических нервных волокон, так и одновременного снижения активности симпатических волокон.

Существуют также органы, снабжаемые только симпатическими или только парасимпатическими нервами.

Роль вегетативной нервной системы заключается в регуляции обмена веществ, возбудимости и автоматии периферических органов, а также самой центральной нервной системы. Вегетативная нервная система регулирует и изменяет физиологическое состояние тканей и органов, приспосабливая их к деятельности организма в условиях окружающей среды.

5.10. Эндокринная система. Нейрогуморальная регуляция

Эндокринную систему составляют так называемые ***железы внутренней секреции*** (рис. 5.88), выделяющие в организм (в кровь) физиологически активные вещества — ***гормоны*** —

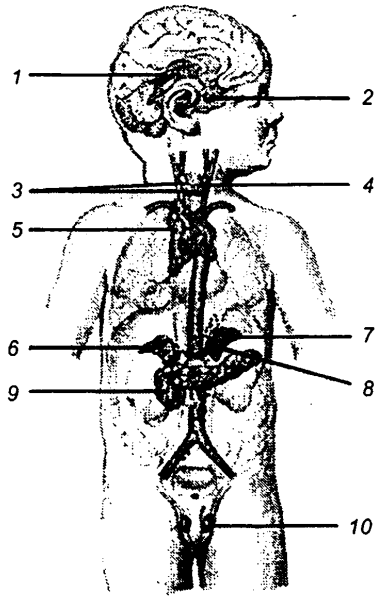


Рис. 5.88. Схема расположения желез внутренней секреции: *1 — шишковидное тело; 2 — гипофиз; 3 — паращитовидные железы; 4 — щитовидная железа; 5 — вилочковая железа; 6 — надпочечная железа; 7 — мозговое вещество надпочечной железы; 8 — корковое вещество надпочечной железы; 9 — поджелудочная железа; 10 — яичко*

и не имеющие выводных протоков (в отличие от желез внешней секреции, которые выделяют образующиеся в них вещества через выводные протоки в полость органов тела или во внешнюю среду — слюнные, желудочные, потовые, сальные железы).

Железы внутренней секреции подразделяются на эндокринные и смешанные. К чисто ***эндокринным железам*** относятся шишковидное тело (эпифиз), нейросекреторные ядра гипоталамической области головного мозга, гипофиз, щитовидная и паращитовидная железы, надпочечные железы (надпочечники). ***Смешанные железы*** помимо выработки гормонов выполняют ряд других функций. К ним относятся семенники, яичники, плацента, поджелудочная железа и вилочковая железа. Например, плацента и интерстициальные клетки мужских (яички) и женских (яичники) половых желез участвуют в регуляции функций половой системы. Кроме того, в последнее время были изучены клетки, продуцирующие ***гормоны местного действия***, которые содержатся в стенке желудочно-кишечного тракта, мочеполовой системы, дыхательных путей и других органов. Это гормоны желудочно-кишечного тракта, гистамин, простагландины и многие другие, регулирующие обмен веществ в тех органах, где сами синтезируются.

Железы внутренней секреции делят на ***центральные*** (гипоталамус, гипофиз, эпифиз) и ***периферические***. Также их классифицируют на *гипофиз-зависимые железы* (щитовидная железа, половые железы, корковое вещество надпочечников) и *гипофиз-независимые* (паращитовидная железа, поджелудочная железа, вилочковая железа (тимус), мозговое вещество надпочечников).

Гормоны способны стимулировать или ослаблять функции клеток, тканей и органов, за счет чего эндокринные железы вместе с нервной системой и под ее контролем выполняют *гуморальную регулирующую функцию*, обеспечивая целостную согласованную работу всего организма.

Ничтожные количества гормонов оказывают мощное воздействие на деятельность определенных «органов-мишеней» и их систем. Каждый из гормонов оказывает определенное воздействие на жизненные процессы, происходящие в организме, и играет важную роль в регуляции обмена веществ. Гормоны могут изменять интенсивность обмена

веществ, влияют на рост и дифференцировку тканей, определяют наступление полового созревания, развитие, адаптацию организма и др. Таким образом, *специфическими свойствами гормонов* являются следующие:

- образуются специальными клетками эндокринных желез;
- обладают высокой биологической активностью;
- вырабатываются в чрезвычайно малых концентрациях (10^{-6}–10^{-11} М/л);
- поступают в кровь, действуют дистантно;
- оказывают специфическое влияние на строго определенный тип обменных процессов или на определенную группу клеток;
- не обладают видовой специфичностью;
- быстро разрушаются.

По ***химической природе*** различают три группы гормонов:

- аминокислоты и их производные (тироксин, адреналин);
- белки и полипептиды (инсулин, гормоны гипофиза);
- стероиды (половые гормоны и гормоны коры надпочечников).

Влияние гормонов на клетки осуществляется разными путями и молекулярными механизмами. ***Белково-пептидные гормоны*** и ***адреналин*** действуют на клетки, связываясь с белками-рецепторами на их поверхности. Они изменяют активность находящихся в мембранах ферментов и, как следствие, интенсивность внутриклеточных процессов (запуская через посредников (например, цАМФ) каскад внутриклеточных реакций, идущий с многократным усилением гормонального сигнала).

Стероидные гормоны и ***тироксин***, хорошо растворимые в липидной мембране, непосредственно проникают в клетку, а затем в клеточное ядро, где активируют определенные гены, ответственные за синтез белков и ферментов, необходимых клетке, находящейся в данном функциональном состоянии. Синтез мРНК и следующий за этим синтез ферментов изменяют интенсивность или направленность обменных процессов.

По ***биологическим функциям*** можно выделить следующие группы гормонов:

- регулирующие обмен углеводов, жиров, аминокислот (инсулин, адреналин, кортизол);

- регулирующие водно-солевой обмен (минералокортикоиды, вазопрессин);
- регулирующие обмен кальция и фосфатов (паратгормон, кальцитонин);
- регулирующие репродуктивную функцию (половые гормоны: эстрадиол, прогестерон, тестостерон);
- регулирующие функции эндокринных желез (гормоны гипофиза, рилизинг-факторы гипоталамуса).

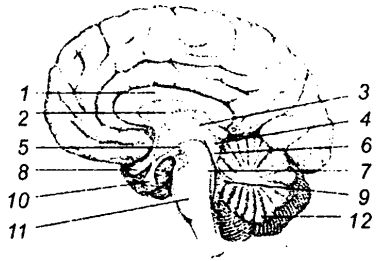
Общая характеристика гормонов и механизм их действия приведены в табл. 5.6.

Поджелудочная железа содержит островки эндокринной ткани, которые секретируют гормоны инсулин, глюкагон, соматостатин, регулирующие уровень глюкозы в крови. ***Инсулин*** вырабатывается В-клетками островков Лангерганса. Повышение концентрации инсулина ведет к увеличению потребления глюкозы клетками тканей и отложению в печени и мышцах гликогена, снижению концентрации глюкозы в крови. Недостаточность эндокринной функции поджелудочной железы нарушает использование глюкозы тканями, повышает ее уровень в крови и ведет к развитию сахарного диабета. Углеводный обмен восстанавливается при введении в организм инсулина. ***Глюкагон*** — гормон, вырабатываемый А-клетками островков Лангерганса поджелудочной железы, действует прямо противоположно инсулину. Он необходим для расщепления гликогена до глюкозы. Секреция этого гормона приводит к повышению уровня глюкозы в крови. ***Соматостатин*** ингибирует глюкагон и действует подобно инсулину.

Надпочечники — парные железы, расположенные над верхней частью почек в брюшной полости, состоят из двух слоев — мозгового и коркового. ***Мозговое вещество надпочечников*** образует гормоны ***адреналин*** и ***норадреналин***. Они повышают артериальное давление, расширяют зрачки, усиливают и учащают ритм сердечных сокращений, регулируют углеводный обмен (усиливают превращение гликогена печени в глюкозу и увеличивают содержание глюкозы в крови), ускоряют свертывание крови. Секреция адреналина усиливается при напряженной мышечной или умственной работе, эмоциональном стрессе. ***Кора надпочечников*** вырабатывает ряд гормонов — ***кортикостероидов: минералокортикоиды***

Таблица 5.6

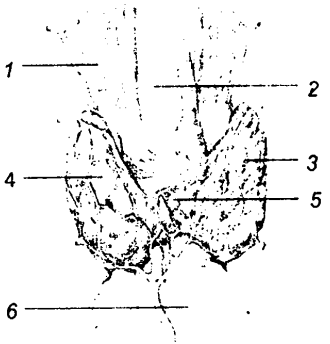
Общая характеристика гормонов и механизм их действия

Железа внутренней секреции		Название гормона	Биологический эффект
 **Головной мозг:** *1 — мозолистое тело; 2 — свод; 3 — таламус; 4 — крыша среднего мозга; 5 — сосцевидное тело; 6 — водопровод среднего мозга; 7 — ножка мозга; 8 — зрительный перекрест; 9 — IV желудочек; 10 — гипофиз; 11 — мост; 12 — мозжечок*	Гипоталамус	Либерины (рилизинг-факторы)	Стимулируют выделение в кровь гормонов передней доли гипофиза
		Статины (ингибирующие факторы)	Тормозят выделение в кровь гормонов передней доли гипофиза
	Передняя доля гипофиза (аденогипофиз)	Гормон роста (соматотропный гормон)	Ускоряет синтез белков, при гиперпродукции гормона в детском возрасте возникает гигантизм, у взрослых — акромегалия, при недостатке — карликовость
		Тиреотропный гормон	Стимулирует выделение в кровь йодсодержащих гормонов щитовидной железы
		Адренокортикотропный гормон (АКГТ)	Стимулирует синтез и выделение в кровь гормонов коры надпочечников
		Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ)	Стимулирует созревание половых клеток в половых железах

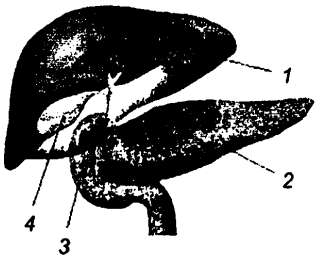
Продолжение табл. 5.6

Железа внутренней секреции		Название гормона	Биологический эффект
		Интерстициальные клетки стимулирующий гормон	Стимулирует секрецию гормонов половых желез
		Лактогенный гормон	Стимулирует образование молока в молочных железах
	Средняя доля гипофиза	Меланоцитстимулирующий гормон (МСГ)	Стимулирует синтез пигмента меланина
	Задняя доля гипофиза (нейрогипофиз)	Вазопрессин (антидиуретический гормон) вырабатывается в гипоталамусе, хранится и выделяется в кровь из задней доли гипофиза	Суживает мелкие кровеносные сосуды и повышает кровяное давление; ускоряет обратное всасывание воды при мочеобразовании и способствует уменьшению объема мочи (недостаток гормона вызывает несахарный диабет)
		Окситоцин вырабатывается в гипоталамусе, хранится и выделяется в кровь из задней доли гипофиза	Повышает тонус мускулатуры матки, суживает мелкие кровеносные сосуды и повышает кровяное давление

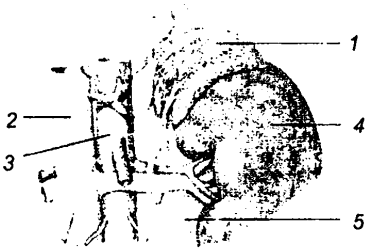
Продолжение табл. 5.6

Железа внутренней секреции		Название гормона	Биологический эффект
 **Щитовидная железа:** *1 — щитовидно-подъязычная мышца; 2 — щитовидный хрящ; 3 — левая доля щитовидной железы; 4 — правая доля щитовидной железы; 5 — перешеек щитовидной железы; 6 — трахея*	Щитовидная железа	Йодсодержащие гормоны (тироксин и др.)	Ускоряют окислительные процессы; при избытке разобщают перенос электронов в дыхательной цепи и синтез АТФ в процессе тканевого дыхания. Гиперпродукция гормонов вызывает тиреотоксикоз (базедова болезнь), гипопродукция в раннем возрасте — врожденное слабоумие и микседему у взрослых
		Кальцитонин	Снижает содержание ионов кальция в крови
	Паращитовидные железы	Паратгормон	Повышает содержание ионов кальция в крови

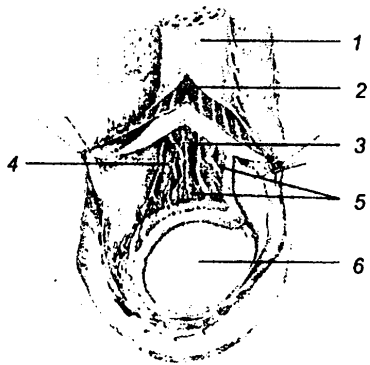
Продолжение табл. 5.6

Железа внутренней секреции		Название гормона	Биологический эффект
 **Поджелудочная железа:** *1 — печень; 2 — поджелудочная железа; 3 — двенадцатиперстная кишка; 4 — желчный пузырь*	Поджелудочная железа	Инсулин	Избирательно повышает проницаемость клеточных мембран по отношению к глюкозе и способствует лучшему проникновению глюкозы из крови в различные органы; ускоряет метаболизм глюкозы; активирует синтез ферментов цикла Кребса. При недостатке гормона развивается сахарный диабет
		Глюкагон	Ускоряет распад гликогена в печени до глюкозы

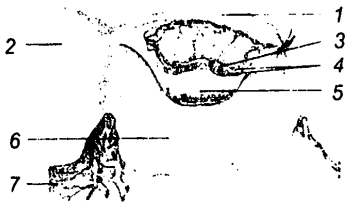
Продолжение табл. 5.6

Железа внутренней секреции		Название гормона	Биологический эффект
 **Надпочечная железа:** *1 — надпочечная железа; 2 — нижняя полая вена; 3 — аорта; 4 — почка; 5 — мочеточник*	Мозговой слой надпочечников	Катехоламины (адреналин)	Ускоряют распад гликогена в печени и мышцах; вызывают мобилизацию жира; повышают частоту дыхания и сердечных сокращений
	Кора надпочечников	Глюкокортикоиды (гидрокортизон, кортизол, кортикостерон, кортизон)	Активируют синтез глюкозы из неуглеводов (глюконеогенез), препятствуют метаболическим превращениям глюкозы, тормозят синтез белков
		Минералокортикоиды (альдостерон)	Ускоряют обратное всасывание воды и ионов натрия в почках и задерживают эти ионы в организме; тормозят обратное всасывание ионов калия в почках и способствуют их выведению из организма

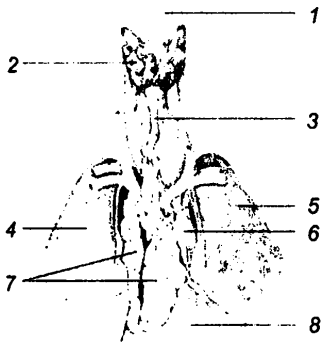
Продолжение табл. 5.6

Железа внутренней секреции		Название гормона	Биологический эффект
 **Мужские половые железы:** *1 — семенной канатик; 2 — мышца, поднимающая яичко; 3 — яичковая артерия; 4 — семявыносящий проток; 5 — яичковые вены; 6 — яичко*	Мужские половые железы (яички)	Андрогены (тестостерон)	Влияют на формирование мужских вторичных половых признаков, обеспечивают репродуктивную функцию (андрогенное действие), ускоряют синтез белков (анаболическое действие)

Продолжение табл. 5.6

Железа внутренней секреции		Название гормона	Биологический эффект
 **Женские половые железы:** *1 — маточная труба; 2 — матка; 3 — яичниковая артерия; 4 — яичниковые вены; 5 — яичник; 6 — широкая маточная связка; 7 — влагалище*	Женские половые железы (яичники)	Эстрогены (эстрадиол)	Влияют на формирование женских вторичных половых признаков, обеспечивают репродуктивную функцию (эстрогенное действие), ускоряют синтез белков (анаболическое действие, но в меньшей степени, чем андрогены)

Окончание табл. 5.6

Железа внутренней секреции		Название гормона	Биологический эффект
 **Щитовидная и вилочковая железы:** *1 — щитовидный хрящ; 2 — щитовидная железа; 3 — трахея; 4 — правое легкое; 5 — левое легкое; 6 — аорта; 7 — вилочковая железа; 8 — околосердечная сумка*	Вилочковая железа (тимус)	Тимозин, тимопоэтин	Стимулируют созревание лимфоцитов — клеток крови, ответственных за иммунитет
См. рис. головного мозга	Шишковидная железа (эпифиз)	Мелатонин	Тормозит развитие половых функций у растущего организма, способствует пигментации, регулирует цикл бодрствование — сон

(альдостерон, регулирующий обмен Na^+, K^+, а также секрецию канальцами почки H^+) и *глюкокортикоиды* (кортикостерон, кортизон оказывают влияние на углеводный и белковый обмен, обладают противовоспалительным действием, в связи с чем их синтетические производные широко применяются в медицине). Развитие и функцию коры надпочечников регулирует адренокортикотропный гормон гипофиза.

Щитовидная железа является непарным органом подковообразной формы весом 30–50 г; расположена на передней стороне шеи, поверх щитовидного хряща гортани. Щитовидная железа состоит из небольших пузырьков (фолликулов), образованных эпителиальной тканью. Пузырьки оплетены сетью кровеносных капилляров, куда проникают гормоны, вырабатываемые в эпителиальных клетках. В состав гормонов входит йод, который щитовидная железа извлекает из крови. Гормоны щитовидной железы — тироксин, трийодтиронин — усиливают обмен веществ в организме, регулируют рост и развитие.

Тироксин участвует в регуляции энергетического обмена, синтеза белка, роста и развития. При *увеличении* выделения этого гормона (***гипертиреоз***) повышается температура тела, человек худеет, несмотря на то, что потребляет большое количество пищи. У него повышается артериальное давление, появляются мышечная дрожь, слабость, усиливается нервная возбудимость.

Базедова болезнь вызывается избыточной деятельностью щитовидной железы, которая часто увеличивается в объеме и выступает на шее в виде зоба. Это заболевание лечат хирургическим путем — удаляют часть железы или применяют препараты, подавляющие синтез тироксина. При *недостаточной деятельности* щитовидной железы (***гипотиреоз***) возникает ***микседема*** — заболевание, которое характеризуется понижением обмена веществ, падением температуры тела, замедлением пульса, вялостью движений. Масса тела увеличивается, кожа становится сухой, отечной. Причиной этого заболевания может быть или недостаточная активность самой железы, или недостаток в пище йода. В последнем случае йодная недостаточность компенсируется путем увеличения самой железы, вследствие чего развивается зоб. Если

недостаточность функции железы проявляется в детском возрасте, то развивается болезнь — ***кретинизм*** (так как тироксин оказывает существенное влияние на фомирование ЦНС). Дети, страдающие этим заболеванием, слабоумны, у них задерживается физическое развитие. В щитовидной железе есть клетки, образующие еще один гормон — ***кальцитонин,*** регулирущий обмен кальция и фосфора.

Паращитовидные железы располагаются на задней поверхности щитовидной железы и представляют собой небольшие тельца овальной формы. Их масса составляет всего 0,05–0,09 г. Снаружи железы покрываются капсулами. Паренхиму желез образуют эпителиальные клетки, которые разделяются прослойками, образованными соединительной тканью отростков, направляющихся от капсулы. Паращитовидные железы вырабатывают ***паратгормон,*** *регулирующий концентрацию кальция в крови.* Падение содержания кальция в крови приводит к усилению секреции паращитовидных желез, что способствует выделению в кровь кальция из костей. Этот гормон обусловливает всасывание кальция в кишечнике, высвобождение его из костей и обратное всасывание из первичной мочи в почечных канальцах. Удаление или поражение паращитовидных желез ведет к спазмам мышц, судорогам, что объясняется снижением концентрации кальция в крови.

Вилочковая железа, или ***тимус (зобная железа),*** располагается загрудинно, в верхнем отделе средостения. В тимусе образуются Т-лимфоциты, осуществляющие реакции клеточного иммунитета и регулирующие функцию В-лимфоцитов, вырабатывающих антитела. В нем также синтезируются гормоны (тимозины и тимопоэтины), модулирующие иммунные и ростовые процессы.

Половые железы образуют половые гормоны. В мужских половых железах — семенниках — образуются мужские половые гормоны — ***андрогены*** (тестостерон), определяющие развитие и созревание половых органов, сперматозоидов, вторичных половых признаков, характерных для мужского организма (волосяной покров на лице — борода, усы, развитый скелет и мускулатура, низкий голос), полового поведения. В женских половых железах — яичниках вырабатываются женские половые гормоны — ***эстрогены*** (эстрадиол,

прогестерон), определяющие развитие и созревание половых органов, яйцеклеток, влияющих на формирование вторичных половых признаков, характерных для женского организма (отсутствие волосяного покрова на лице, более тонкие, чем у мужчин, кости, отложение жира под кожей, развитые молочные железы, высокий голос), полового поведения. Выделяемые половыми железами гормоны имеются в крови каждого человека, но содержание женских половых гормонов у женщин выше, чем у мужчин, и наоборот.

Гипофиз — нижний мозговой придаток, расположенный под основанием головного мозга, образует и выделяет в кровь *тропные гормоны*. Гипофиз представляет собой непарный орган округлой формы и залегает в гипофизарной ямке турецкого седла. Вес его составляет 0,5 г. В гипофизе выделяют переднюю долю, или аденогипофиз, промежуточную часть и заднюю долю, или нейрогипофиз.

Значение гипофиза в жизнедеятельности организма очень велико, так как он контролирует функции многих периферических желез внутренней секреции (регулирует выброс соответствующих гормонов периферических желез внутренней секреции). ***Передняя доля (аденогипофиз)*** продуцирует следующие ***тропные гормоны***: *гонадотропные гормоны*, стимулирующие деятельность мужских и женских половых желез, *адренокортикотропный гормон (АКТГ)*, регулирующий деятельность коры надпочечников и выработку ею гормонов, *тиреотропный гормон*, необходимый для функционирования щитовидной железы, *соматотропный гормон*, или *гормон роста*. При недостаточном его образовании в детском возрасте процессы роста замедляются и человек остается карликом. В случае избыточного поступления в кровь гормона роста в период полового созревания развивается гигантизм. Избыточное выделение этого гормона у взрослых после завершения роста организма ведет к заболеванию, сопровождающемуся увеличением в размерах костей лица, кистей, ступней, разрастанием надбровных дуг. ***Задняя доля (нейрогипофиз)*** содержит *вазопрессин* — гормон, контролирующий обратное всасывание воды из почечных канальцев, *окситоцин* вызывает сокращение мышц матки.

Эпифиз (шишковидная железа) располагается над третьим желудочком мозга и вырабатывает гормон *мелатонин*

(регулирует кожную пигментацию и суточные биоритмы). Шишковидное тело является непарной железой, располагающейся в продольной борозде между верхними бугорками пластинки крыши среднего мозга под утолщением мозолистого тела. Вес составляет 0,25 г. При помощи поводков шишковидное тело соединяется со зрительными буграми. Орган разделяется на дольки, отграниченные друг от друга перегородками, образованными соединительной тканью. Каждая долька содержит большое количество питающих ее кровеносных сосудов.

В свою очередь выработка гормонов гипофиза контролируется со стороны ***гипоталамуса***, вырабатывающего ***рилизинг-факторы*** (***либерины***, стимулирующие выброс и ***статины***, подавляющие выброс соответствующих тропных гормонов гипофиза). Нейросекреторные ядра гипоталамуса представлены инфундибулярным ядром серого бугра, вентромедиальным ядром, супрахиазматическим ядром, парными супраоптическими и паравентрикулярными ядрами, ядрами преоптической зоны гипоталамуса, а также перивентрикулярным серым веществом.

Таким образом, по механизмам прямых и обратных связей осуществляется единая интеграционная нейрогуморальная регуляция процессов жизнедеятельности в организме человека.

Биоритмы. Физиологические процессы в организме характеризуются ***ритмичностью,*** т. е. закономерной повторяемостью через определенные промежутки времени.

Различают циркадианные (суточные), сезонные биоритмы и др. *Сезонные ритмы* проявляются совпадением периодов жизненного цикла с соответствующим временем года (увеличение длины светового дня стимулирует деятельность половых желез, определяет начало брачного периода). В основе *суточных ритмов* лежит смена бодрствования и сна (*биологические часы*). Они предназначены в приурочивании максимальной биологической активности к определенному времени суток, наиболее благоприятному для деятельности организма.

Биологические часы — способность организмов реагировать на чередование в течение суток периодов света и темноты определенной продолжительности (покой или активность

у животных днем, ночью, в сумерках; суточные ритмы движения цветков и листьев; ритмичность деления клеток, движения цитоплазмы — световая и темновая фазы фотосинтеза и т. д.).

У млекопитающих и человека наблюдаются следующие *биоритмы*: половые циклы, сезонные колебания физиологической активности щитовидной железы, надпочечников, половых желез, суточные изменения двигательной активности, температуры тела, частоты сердцебиения, обмена веществ и т. д. В сложной инстинктивной деятельности животных большую роль играет нервно-гуморальная регуляция. От нее зависят добыча пищи, размножение, запасание корма, спасение от врагов и т. д. Изменения физиологических и биохимических реакций под действием гормонов способствуют приспособлению животных к постоянно изменяющимся условиям внешней среды — *адаптации*.

5.11. Гигиена. Приемы оказания первой помощи

5.11.1. Здоровый образ жизни и гигиена

Здоровье — совокупность физических и духовных качеств и свойств человека, являющихся основой его долголетия и необходимым условием для осуществления его творческих планов, высокопроизводительного труда на благо общества, создания крепкой дружной семьи, рождения и воспитания детей. Сохранению и укреплению здоровья способствуют следующие ***факторы***:

- четкий и правильный распорядок дня; человеку следует делать все необходимое, в том числе гигиенические процедуры, физические упражнения в одно и то же привычное время, благодаря чему организм испытывает меньшую нагрузку, затраченные силы быстрее восстанавливаются;
- высокая двигательная активность и физическая нагрузка, недостаток которой приводит к *гиподинамии,* когда ослабляется деятельность сердца, нарушается обмен веществ, накапливается избыточная масса тела, развиваются дегенеративные изменения мышечной и других тканей. В результате всего этого снижается устойчивость организма к ин-

фекциям и психическому напряжению, перегрузкам, ускоряется процесс старения;

- здоровая окружающая среда (свежий воздух, вода, солнце), постоянное общение с природой;
- наличие у человека любимого дела и творческое самосовершенствование.

Гигиена кожи и одежды. Одежда человека должна обеспечивать условия для нормальной терморегуляции кожи и защищать ее от неблагоприятных воздействий. Она имеет большое эстетическое значение, но должна быть проницаема для воздуха и влаги, чтобы обеспечивать естественную вентиляцию организма и удаление водяных паров и газообразных продуктов обмена. Более всех этим требованиям отвечают хлопчатобумажные и шерстяные ткани, из них должно быть изготовлено нижнее белье, непосредственно соприкасающееся с кожей. Постоянное ношение одежды из синтетических тканей может нарушить терморегуляцию и газообмен кожи и вызвать *аллергическую реакцию.* Главное требование к любым видам одежды — она должна быть чистой, ее нужно часто менять. В процессе носки одежда впитывает пот, кожное сало, слущившийся эпителий, пыль, что является хорошей средой для развития микроорганизмов.

Здоровая чистая кожа способна нормально выполнять свои функции, поэтому за ней нужно ухаживать. Это предотвратит ее заболевание и преждевременное старение. *Уход за кожей* заключается в следующем: регулярно удалять с поверхности кожи выделения сальных и потовых желез; умываться водой комнатной температуры, так как горячая снижает эластичность кожи, а холодная нарушает нормальный отток кожного сала, способствует закупорке выводных протоков сальных желез и образованию угрей; регулярно мыть потеющие места, так как пот, разлагаясь, быстро приобретает неприятный запах, особенно в подростковом возрасте; избыточное и постоянное потение ног приводит к разрушению и частичному повреждению эпидермиса, проникновению в дерму болезнетворных микроорганизмов и развитию различных заболеваний кожи. Ухаживать нужно и за кожными производными — волосами и ногтями. Здоровые волосы — мягкие, эластичные с естественным блеском. Их следует регулярно мыть, время от времени подрезать концы,

не переохлаждать. Ногти нужно содержать в чистоте и регулярно их обрезать.

Основными кожными заболеваниями являются ***стригущий лишай*** — грибковое заболевание, при котором волосы у корней обламываются и создается впечатление, будто их выстригли; поражает верхние слои кожи; заразное; ***чесотка*** — заразное и очень опасное заболевание, вызываемое внутрикожным паразитом — чесоточным зуднем; самки клещей прогрызают под кожей ходы и откладывают там яйца, а вышедшие личинки питаются тканями кожи; чаще всего поражается кожа между пальцами, на локтевых и коленных сгибах, животе и ягодицах.

Неудовлетворительное состояние кожи является следствием неправильного питания (отечность и дряблость, сальность и краснота); недостатка витаминов (сухость и шероховатость — недостаток витамина А, трещины в углах рта и ломкость ногтей — витамина В, мелкоточечные кровоизлияния — витамина С); гормональных нарушений (сальность кожи, угри).

Гигиена питания. Для того чтобы пища хорошо усваивалась, необходима соответствующая подготовка к действию на нее пищеварительных соков. Жевание обеспечивает измельчение, смачивание слюной и увеличение площади поверхности для переваривания пищи, поэтому очень важно сохранять зубы и правильно ухаживать за ними. Для этого нужно чистить зубы утром и вечером, не есть твердую пищу, чтобы не повредить эмаль, не чередовать прием слишком горячей и слишком холодной пищи. Курение действует на эмаль разрушительно, так как при этом происходит резкая смена температур, а табачный деготь оседает на зубах в виде налета, который затем превращается в зубной камень. Нарушение эмали вызывает ***кариес***, который при отсутствии лечения зуба приводит к ***пульпиту*** — воспалению пульпы, вызванному проникновением в нее инфекции. Постепенно зуб может разрушиться. Чтобы сохранить зубы, следует регулярно посещать стоматолога для профилактического осмотра зубов. Термическая обработка пищи также способствует ее лучшему усвоению.

Важно соблюдать *режим питания.* Пища для лучшего переваривания должна поступать небольшими порциями

через определенные промежутки времени. Благоприятнее всего принимать пищу 4 раза в сутки, распределяя ее следующим образом: 25% — завтрак, 50% — обед, 10% — полдник, 15% — ужин. Есть следует в одни и те же часы примерно через равные промежутки времени. Последний прием пищи должен быть не позднее чем за 2 ч до сна. Лучше усваивается пища, съеденная с аппетитом. Поэтому необходимо, чтобы пища имела привлекательный вид, приятный вкус и запах. Это способствует выделению пищеварительных соков (условные рефлексы). Потеря аппетита — признак многих болезней; повышение аппетита сверх нормы («волчий» аппетит) — признак заражения паразитическими червями (глистами) или нарушения обмена веществ.

Прием недоброкачественной пищи может вызвать *отравление*. Признаки отравления: головная боль, боль в животе, рвота, головокружение, понос, обморочное состояние. Особенно часто встречаются отравления домашними консервами, грибами, колбасными изделиями. Пострадавшему следует промыть желудок, давать обильное горячее питье, дать слабительное и положить грелку на ноги и руки. Вместе с недоброкачественной пищей в пищеварительный канал попадают болезнетворные микробы. Часть их погибает в ротовой полости и желудке, а самые устойчивые, достигнув кишечника и размножившись, вызывают нарушение пищеварения, кишечные кровотечения и образование язв на стенках кишечника. Вместе с фекалиями они выходят из организма и могут попасть в воду. Распространителями этих бактерий являются мухи. Заразиться можно также при контакте с больным через предметы, которыми он пользовался. Наиболее часто встречающиеся опасные *желудочно-кишечные заболевания: дизентерия, брюшной тиф, холера*. Они обычно вспыхивают летом. Желудочно-кишечные заболевания называют болезнями грязных рук. Заболевшего госпитализируют, помещение, где находился больной, и его вещи дезинфицируют. Также часто встречаются и глистные заболевания, протекающие иногда очень тяжело. Заразиться ими можно при несоблюдении элементарных санитарно-гигиенических правил. Яйца паразитических червей могут находиться на пище, шерсти животных. Поэтому следует обязательно мыть руки после посещения туалета и перед едой,

тщательно мыть овощи и фрукты, хранить продукты в недоступном для мух и тараканов месте, употреблять в пищу хорошо прожаренные и проваренные мясо и рыбу.

Кишечные инфекции и их предупреждение. Возбудитель ***ботулизма*** живет в кишечнике животных, не вызывая у них заболеваний. Вместе с навозом он попадает в почву, затем в воду, на овощи и т. д. Эти микробы являются анаэробами, т. е. живут и размножаются при отсутствии воздуха. Попав в консервы (особенно домашние), они выделяют яды — ботулотоксины, вызывающие тяжелое отравление, приводящее к смерти. Споры возбудителя ботулизма гибнут только после кипячения в течение нескольких часов. Развивается заболевание в течение суток после приема зараженной пищи. Начинается головной болью, тошнотой, болями в животе. Через 1–2 суток отмечается расстройство зрения, возможен паралич шейных и дыхательных мышц, что приводит к смерти.

При ***сальмонеллезе*** бактерии проникают в организм через зараженные продукты: мясо домашней птицы, яйца, молоко и молочные продукты. Болезнь начинается остро: резкое повышение температуры, тошнота, рвота, частый стул, боли в животе в течение нескольких суток.

Возбудитель ***холеры*** — *холерный вибрион* — хорошо сохраняется в воде, переносит холод, но не выдерживает нагревания и дезинфицирующих средств. При угрозе эпидемии следует тщательно кипятить воду, молоко, мыть руки хлорамином, затем чистой водой с мылом. Нельзя пользоваться водой из открытых водоемов и купаться в них. Холера проявляется через 2–3 суток после заражения, попавшие в тонкий кишечник возбудители размножаются и выделяют яды, вызывающие сильный понос *(диарею),* часто с примесью крови. Затем появляется обильная рвота. Все это ведет к обезвоживанию организма, опасному для жизни, так как нарушается работа сердца и почек, появляются одышка и судороги.

Возбудитель ***дизентерии*** — *дизентерийная палочка,* поражающая толстую кишку. Съев зараженную пищу или используя воду из сомнительного источника, можно заболеть. Через 2–5 суток повышается температура до 39°С, появляются боли в голове, мышцах, суставах и схваткообразные

боли в левой половине живота. Стул — частый, со слизью, иногда с кровью.

На пищеварительную систему отрицательно влияют алкоголь и курение. Попав в пищеварительный канал, они усиливают выделение пищеварительных соков. Но очень скоро работа желудочных желез нарушается, уменьшается желудочное сокоотделение, затрудняется пищеварение. Развиваются ***гастрит*** — заболевание слизистой оболочки желудка, сопровождающееся болями, ***язвенная болезнь желудка, рак пищевода*** или ***желудка***. Под влиянием алкоголя происходит разрушение печени — ***цирроз*** — тяжелое заболевание, для которого характерны постоянные боли в области печени (она твердая наощупь, сначала увеличена в размерах, а затем уменьшена в результате сморщивания), горечь во рту, кожный зуд, нарушения процесса пищеварения.

Предупреждение почечных заболеваний. Почки очень чувствительны к чрезмерно острой пище и особенно к алкоголю, вызывающему тяжелые расстройства их функции, что приводит к отравлению организма ядовитыми продуктами обмена веществ.

Гигиена дыхания. Для сохранения здоровья необходимо поддерживать нормальный состав воздуха в помещениях и проводить озеленение. Вредное действие на органы дыхания оказывает курение.

Курение наносит большой вред здоровью, состоянию различных органов и их систем. В табачном дыме содержится большое количество различных вредных веществ — до 5% оксида углерода (II), 10% оксида углерода (IV), синильная кислота, аммиак, формальдегид, а также радиоактивные вещества (полоний, свинец, висмут) и канцерогенное вещество бензопирен. Во время курения происходит сухая перегонка табака, образуются смолы и деготь. Вредное влияние курения на органы дыхания связано с прямым раздражающим действием веществ табачного дыма на слизистую оболочку дыхательных путей, ухудшением насыщения крови кислородом, канцерогенным действием бензопирена и радиоактивных веществ. Курящий наносит большой вред не только своему здоровью, но и здоровью окружающих. Для самочувствия «пассивных курильщиков» характерны головная боль,

головокружение, повышенная утомляемость, учащенное сердцебиение.

Гигиена сердечной деятельности. Развитию, тренировке и укреплению сердечно-сосудистой системы, улучшению кровоснабжения всех органов и тканей организма, повышению сопротивляемости различным заболеваниям служат регулярные физические упражнения и труд, соответствующий возрасту и индивидуальным возможностям организма. Чрезмерные физические и психические напряжения могут вызвать нарушение нормальной работы сердца, его переутомление. Особенно вредное влияние на сердечно-сосудистую систему оказывают курение, употребление спиртных напитков.

Курение — один из факторов риска сердечно-сосудистых заболеваний. Это особое заболевание сосудов — ***облитерирующий эндартериит*** и его осложнение — *сухая гангрена стопы.* Другой вид гангрены — *газовая* — вызывается особыми анаэробными микроорганизмами, но исход гангрен один — некроз конечности. При этом гангрена — не обычный некроз, а распространяющийся, захватывающий все новые участки ткани. Во время ходьбы курильщик вдруг ощущает судорожную боль в икроножной мышце одной или обеих ног, начинает хромать, у него сильно зябнут ноги. Это *ишемическая болезнь* конечностей. ***Ишемия миокарда*** вследствие спазма коронарных артерий проявляется приступами стенокардии, которые характеризуются резкой болезненностью в области сердца с «отдачей» под левую лопатку и онемением левой руки. Вредное воздействие никотина на сердечно-сосудистую систему заключается в развитии под его влиянием спазма сосудов, а также в постепенном перерождении их стенки (преимущественно внутренней оболочки), что ведет к склерозу и уменьшению просвета (облитерации) сосуда с соответствующим ухудшением кровоснабжения определенного участка тела. ***Облитерация*** — это постепенное сужение просвета сосуда, вплоть до полного его перекрытия, развивающееся вследствие патологического процесса в его стенках.

Вредное влияние алкоголя, никотина и наркотических веществ на развитие организма человека. Алкоголь, курение и наркотики оказывают пагубное влияние на развитие орга-

низма человека, особенно во внутриутробный период. Еще в 60-е гг. XX в. врачами многих стран было замечено, что у родителей, злоупотребляющих алкоголем, дети рождались со специфичным комплексом пороков и уродств: задержка физического и умственного развития, различные черепно-лицевые уродства, пороки сердца, половых органов и других систем. В большинстве случаев дети имели тяжелые нарушения психического развития. В легких случаях — расторможенность ребенка: несобранность, неспособность к систематической работе, нерациональная двигательная активность, очень плохая память и слабое произвольное внимание. Алкоголь легко проникает в кровь, проходит многочисленные барьеры и воздействует на половые клетки. В результате их слияния образуется неполноценный зародыш. Если женщина употребляет алкоголь во время беременности, ее ребенок может оказаться с поражениями ЦНС и других органов. Все это относится к врожденным заболеваниям и называется *алкогольным синдромом плода.*

Такое же воздействие на организм оказывают курение и употребление наркотиков. У курящих женщин примерно на треть увеличивается риск бесплодия, у мужчин значительно снижается половая потенция. Большинство детей у заядлых курильщиц рождаются с низким весом, одышкой, отсталостью в психическом развитии. У них очень высок процент внезапной смерти. Поступление в организм плода вместе с кровью наркотических веществ перестраивает его жизненные процессы, и помимо врожденных уродств он приобретает наркотическую зависимость.

Наследственные и врожденные заболевания. Заболевания, передаваемые половым путем. *Наследственные заболевания* связаны с нарушением генного аппарата зародышевых клеток. Это разного рода уродства, слабоумие, тяжелые нарушения обмена веществ, гемофилия (несвертываемость крови) и др. Они появляются в том случае, если половые клетки к моменту оплодотворения имели какие-либо дефекты. *Врожденные заболевания* связаны с повреждениями зародыша в процессе его развития, особенно в первые три месяца. В это время плод не имеет еще плаценты, поэтому чувствителен даже к вирусным инфекциям. Перенесенная в начале беременности краснуха может привести к рождению ребенка с

пороком сердца, умственной отсталостью, глухотой. К врожденным заболеваниям относится и алкогольный синдром плода. *Болезни, передаваемые половым путем*, раньше назывались венерическими. Число их растет, сейчас известно их более 20, но наиболее опасные из них — сифилис и СПИД. Венерические заболевания не оставляют иммунитета, поэтому ими можно заразиться снова. Возбудитель ***сифилиса*** — бледная спирохета (трепонема) — может попасть в организм человека через небольшие ссадины как половым путем, так и при пользовании общей посудой, одеждой, сигаретами, губной помадой, при поцелуях.

Через 3–4 недели после заражения на месте внедрения инфекции появляется плотная ссадина или язва с блестящей мясисто-красной поверхностью и плотным основанием. Она не вызывает болезненных ощущений, поэтому на нее не обращают внимания. Еще через 3–4 недели язва исчезает, на коже появляется розовая сыпь, повышается температура тела, начинаются головные боли и боли в костях. Это вторая стадия заболевания, когда возбудитель усиленно размножается, распространяется по всему организму и отравляет его продуктами своей жизнедеятельности. На третьей стадии в ответ на заражение в организме усиливаются процессы иммунитета. Спирохеты из крови исчезают, зато накапливаются в различных участках тела, поражаются участки нервной ткани, спинного мозга, внутренние органы, особенно печень, может «провалиться» нос. В настоящее время сифилис первой и второй стадий удается вылечить, но это длительный и трудный для больного процесс. Третья стадия практически неизлечима, поскольку поражаются жизненно важные органы.

СПИД (синдром приобретенного иммунодефицита) — заболевание, вызываемое вирусом иммунодефицита человека (ВИЧ), который поражает один из видов лимфоцитов, без которого иммунитет становится неполноценным. Организм становится восприимчивым даже к тем микроорганизмам, которые у здорового человека не способны вызвать какое-либо заболевание. Заражение может произойти половым путем, при использовании нестерильных шприцев, от больной матери к новорожденному. Определенных симптомов ВИЧ-инфекции нет. У человека проявляются симптомы за-

болевания, возбудители которого первыми попали в организм. Развитие заболевания протекает довольно быстро и заканчивается смертью. У ряда людей попавшие в кровь ВИЧ-вирусы могут несколько лет находиться в организме в неактивном состоянии. Такие люди — вирусоносители, не зная об этом, могут заражать других.

Через половые контакты и кровь может попасть вирус ***гепатита В***, вызывающий тяжелое поражение печени, желтуху и стать угрозой для жизни. Симптомы заражения: темная моча, обесцвеченный кал, желтизна кожи и белков глаз.

5.11.2. Травмы, профилактика, меры первой помощи

Первая помощь при растяжении связок, вывихах суставов, переломах костей. ***Растяжение связок*** чаще происходит в голеностопном (подвертывается стопа) или лучезапястном (при падении на согнутую или вытянутую кисть) суставе, реже — коленном или локтевом. При этом в области сустава возникают более или менее сильная боль и припухлость, а движения затруднены. В этом случае сначала следует приложить к поврежденному месту холод, затем туго перебинтовать сустав для обеспечения неподвижности. В тяжелых случаях целесообразно с этой целью наложить шину, доставить пострадавшего в медицинский пункт.

При ***вывихе*** — смещении головки кости из суставной впадины — необходимо обеспечение полной неподвижности пострадавшей конечности. Больному накладывают фиксирующую повязку и срочно доставляют в лечебное учреждение.

Ушибам чаще всего подвергаются конечности и голова. *Признаки ушиба*: боль, кровоподтек и припухлость вследствие отека ткани. *Первая медицинская помощь:* на ушибленное место следует положить холод, а через 30—40 мин — давящую повязку для уменьшения припухлости. При ушибе туловища необходимо обращать внимание на общее состояние пострадавшего (обморок, рвота, головокружение). В тяжелых случаях не следует разрешать ему вставать, необходимо транспортировать его в медицинское учреждение на носилках или вызвать скорую медицинскую помощь.

Переломы костей бывают открытые и закрытые. При *открытом переломе* обломки костей, повредив мягкие ткани и

кожу, выступают из раны. В этих случаях необходимо остановить кровотечение, смазать края раны 5%-ным раствором йода и наложить стерильную повязку. После этого следует, как и при *закрытых переломах* (без повреждения кожи), привести сломанную конечность в неподвижное состояние с помощью специальной шины (рис. 5.89). Шина должна захватывать не менее двух суставов: выше и ниже места перелома кости. Больного необходимо быстро доставить в лечебное учреждение.

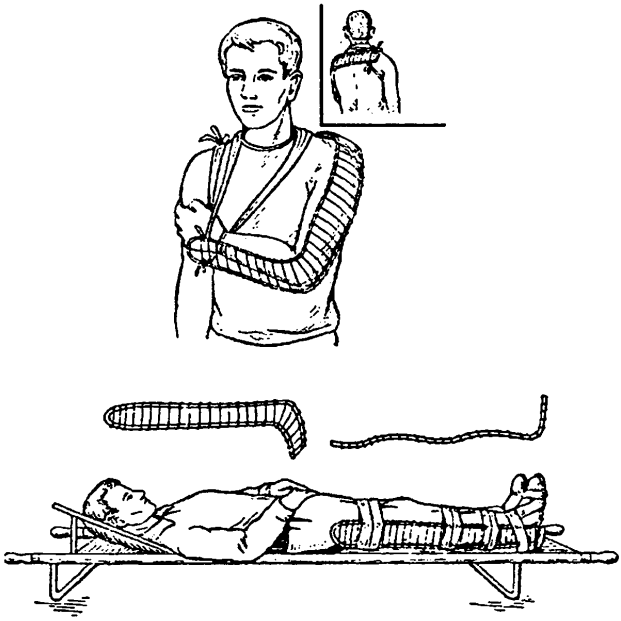


Рис. 5.89. Иммобилизация конечностей с помощью шины

Первая помощь при кровотечениях. Повреждение кровеносных сосудов — артерий, вен, капилляров — ведет к кровотечению. При *артериальном кровотечении* кровь алая и вытекает быстро пульсирующей или фонтанирующей струей; при *венозном* — темная и вытекает сплошной струей; *при капиллярном* — кровь вытекает редкими каплями или медленно расплывающимся пятном. При *капиллярных* и *небольших венозных кровотечениях* достаточно наложить на рану давящую повязку.

При *артериальных кровотечениях* поврежденный сосуд необходимо быстро прижать пальцем выше места ранения, наложить резиновый жгут или закрутку (не более чем на 2 ч) *выше раны* (рис. 5.90). Жгут затягивают лишь до остановки кровотечения (важно не перетянуть его) и кладут под него записку с указанием точного времени наложения: в теплое время года жгут можно не снимать в течение 2 ч, в холодное — в течение часа. Для обеспечения питания конечности кровью по неповрежденным сосудам жгут периодически следует ослаблять на 2–3 мин. После остановки кровотечения рану обработать дезинфицирующим средством и перевязать стерильной давящей повязкой. Так же поступают и при *повреждении крупной вены*, но прижимают ее ниже места ранения. Раненого срочно доставляют в медицинский пункт.

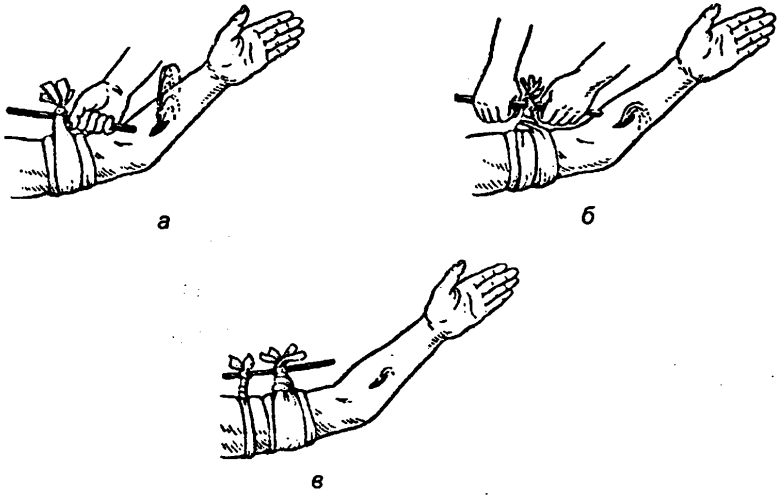


Рис. 5.90. Этапы наложения закрутки (жгута)

При *носовом кровотечении* следует сделать тампонаду носовой полости: пострадавшего укладывают горизонтально и в носовой ход вставляют туго скрученный ватный тампон, смоченный раствором пероксида водорода; на переносицу кладут кусок материи, смоченной холодной водой. Кровотечение при этом останавливается за 5–7 мин.

Меры первой помощи при нарушениях кровообращения. Если у человека развился приступ стенокардии, необходимо помочь ему принять валидол или нитроглицерин (эти средства снимают спазм коронарных артерий). Если человек потерял сознание и упал, ни в коем случае не следует пытаться поднять его, перенести и т. д. Необходимо оставить его лежать в том же положении, под голову следует подложить какой-либо мягкий предмет и срочно вызвать скорую помощь.

Первая помощь при опасных для здоровья воздействиях метеорологических факторов. Для жизни может быть опасным чрезмерное воздействие на организм как пониженной, так и повышенной температуры окружающей среды, а также солнечной радиации. ***Обморожение*** проявляется в потере чувствительности в пострадавшем участке кожи, в его побледнении. *Первая помощь при угрозе общего замерзания* заключается в скорейшем равномерном согревании всего тела пострадавшего с использованием любых доступных источников тепла (обогревание у костра с энергичным растиранием всего тела, в домашних условиях— помещение в теплую воду с последующим активным массажем, горячий сладкий чай или кофе). При отсутствии признаков дыхания и сердечной деятельности необходимо сочетать обогревание и массаж тела с наружным массажем сердца и искусственной вентиляцией легких. Признаками восстановления жизненных функций служат появление нормальной окраски кожных покровов, возобновление сердечных сокращений и пульса на периферических артериях, а также возникновение озноба.

Тепловой удар — нарушение функций организма при его перегревании, в результате прекращения теплоотдачи из-за большой влажности воздуха и высокой температуры. ***Солнечный удар*** наступает вследствие длительного пребывания человека под прямыми лучами солнца с непокрытой головой. При этом расширяются сосуды мозга, развивается отек мозга, повышается внутричерепное давление, резко растет температура тела человека. Для оказания первой помощи при тепловом и солнечном ударе пострадавшего необходимо осторожно перенести в прохладное место, уложить на спину с приподнятой немного головой, расстегнуть одежду.

Чтобы увеличить местную отдачу тепла, на лоб и область сердца кладут смоченную прохладной водой ткань. Если человек не потерял сознания, полезно дать ему крепкий чай, холодную воду. После этого следует обратиться за помощью к медицинским работникам. В случае остановки дыхания и сердечной деятельности необходимо до их прибытия начать наружный массаж сердца и искусственную вентиляцию легких.

Неумеренное пребывание на солнце, особенно после длительного (несколько лет) перерыва, может привести к появлению ***солнечных ожогов кожи***. Кроме того, ожоги могут быть вызваны соприкосновением тела с огнем и раскаленными предметами. При этом главное — предупредить проникновение через пораженный участок тела болезнетворных микробов. При *ожогах первой степени*, когда наблюдаются покраснение, припухлость, болезненность, достаточно смочить обожженное место одеколоном или слабым раствором перманганата калия. При *ожогах второй степени*, когда на коже образуются волдыри, лучше всего наложить повязку с дезинфицирующим веществом (например, стрептоцидная мазь, синтомициновая эмульсия) и после этого обратиться за медицинской помощью. При *ожогах третьей степени*, когда кожа поражается еще глубже (вплоть до обугливания), необходимо наложить пострадавшему на пораженное место стерильную повязку и срочно обратиться за медицинской помощью. Общие средства первой помощи в подобных случаях — обеспечение пострадавшему покоя, горизонтального положения тела, крепкий чай, кофе и т. д.

Закаливание — тренировка и совершенствование терморегулирующих механизмов, усиление способности организма быстро приспосабливаться к колебаниям температуры и другим изменяющимся климатическим факторам, что создает устойчивость его к простудным заболеваниям, укрепляет здоровье и повышает работоспособность.

Меры первой помощи при отравлении угарным газом и удушье. Угарный газ (CO) способен вступать в соединение с гемоглобином крови, образуя карбоксигемоглобин (трудно диссоциирующее вещество), в результате чего дыхательная функция крови парализуется, организм испытывает острое кислородное голодание. Начальными признаками отравления угарным газом являются общая слабость, тяжесть в го-

лове, резкая головная боль в лобной и височной областях. Затем появляются и нарастают мышечная слабость, шум в ушах, головокружение, рвота. После этого наступает потеря сознания, развиваются судороги, и может наступить смерть. *Меры первой помощи при отравлении угарным газом* заключаются в незамедлительном выводе или выносе пострадавшего из помещения с повышенным содержанием оксида углерода (II) на свежий воздух и облегчении его дыхания (расстегнуть воротник рубашки, снять пояс и т. д.). При нарушениях дыхания или его остановке необходимо начать искусственное дыхание. Дальнейшая помощь оказывается в медицинском учреждении.

Спасение утопающего (рис. 5.91, 5.92). Утопающего следует как можно быстрее доставить на берег и быстро освободить от всех стягивающих одежд. ***Искусственное дыхание*** позволяет возобновить деятельность дыхательного центра и

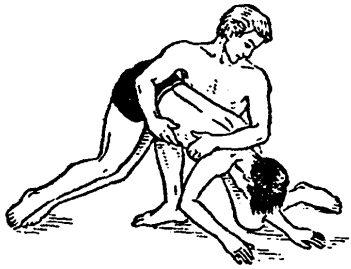


Рис. 5.91. Техника удаления воды из дыхательных путей утонувших

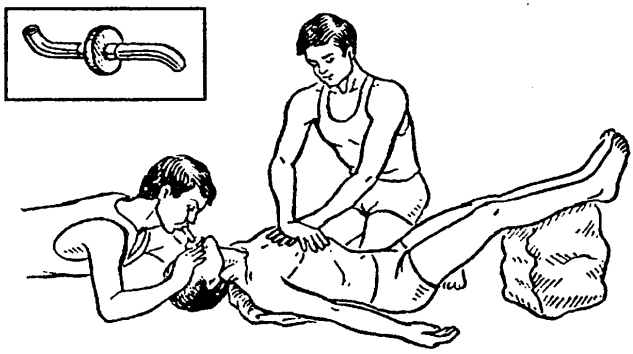


Рис. 5.92. Техника одновременного проведения искусственной вентиляции легких и массажа сердца

спасти человека. Для этого необходимо обеспечить проходимость дыхательных путей, очистив рот и глотку от инородных тел. Затем следует неоднократным энергичным надавливанием на туловище как бы выжать воду из дыхательных путей и желудка. Пострадавшего уложить на спину на твердую горизонтальную поверхность и энергично растереть все тело, по возможности согреть. Голова его должна быть запрокинута, а нижняя челюсть выдвинута вперед. После этого следует начать вдувать воздух изо рта и рот или в нос (через платок). Вдувание производят с интервалом в 4–5 с, т. е. 12–16 раз в минуту. Продолжительность «выдоха» должна быть больше «вдоха» почти в два раза.

Одновременно с искусственным дыханием проводят ***массаж сердца*** в случае его остановки. Для этого массирующий кладет ладонь на нижнюю треть грудины, другую ладонь располагает сверху под прямым углом, производит толчкообразные надавливания на грудину, смещая ее по направлению к позвоночнику на 3–5 см. Темп массажа сердца — 60 нажатий в минуту у взрослых, 70–80 — у детей до 12 лет.

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 5

1. ***Назовите не менее трёх функций, которые выполняет скелет позвоночных животных и человека.***

1) защищает внутренние органы от повреждений;
2) выполняет функции опоры и движения;
3) участвует в кроветворении и обмене веществ.

2. ***Какие вещества выводятся из тела человека различными органами, выполняющими выделительную функцию?***

1) через лёгкие из организма человека выводятся углекислый газ, пары воды;
2) через потовые железы удаляются вода, небольшое количество мочевины, солей;
3) через почки происходит удаление конечных продуктов азотного обмена, солей, воды.

3. ***Каковы функции пищеварительной системы человека?***

1) механическая обработка пищи;
2) химическая обработка пищи;
3) передвижение пищи и удаление непереваренных остатков;
4) всасывание питательных веществ, минеральных солей и воды в кровь и лимфу.

4. Как осуществляется нейрогуморальная регуляция отделения желудочного сока в организме человека? Ответ поясните.

1) нервная регуляция осуществляется при непосредственном раздражении рецепторов ротовой полости и желудка (безусловно-рефлекторная);
2) нервная регуляция осуществляется при раздражении рецепторов зрительного, слухового, обонятельного анализаторов (условно-рефлекторная);
3) гуморальная регуляция: продукты расщепления органических веществ, образующиеся в желудке, всасываются в кровь и через кровь воздействуют на железы желудка.

5. Каков механизм обмена газами между атмосферным воздухом и воздухом лёгких у человека?

1) поступление воздуха в лёгкие и его удаление из лёгких происходит благодаря изменениям объёма грудной полости;
2) сокращение межрёберных мышц и диафрагмы увеличивает объём грудной полости;
3) лёгкие пассивно растягиваются благодаря их эластичности и отрицательному давлению в плевральной полости, давление воздуха в них становится меньше атмосферного, происходит вдох;
4) расслабление межрёберных мышц и диафрагмы уменьшает объём лёгких, давление воздуха в них увеличивается, происходит выдох.

6. Опишите путь, который пройдет лекарственный препарат, введенный в вену на левой руке, если он должен воздействовать на желудок.

1) по верхней полой вене большого круга кровообращения лекарство поступит в правое предсердие, а далее в правый желудочек;
2) из правого желудочка по сосудам малого круга — в левое предсердие;
3) из левого предсердия — в левый желудочек и далее — по аорте и артериям большого круга к желудку.

7. В образовавшейся на теле человека ране кровотечение со временем приостанавливается, однако может возникнуть нагноение. Объясните, какими свойствами крови это обусловлено.

1) кровотечение приостанавливается благодаря свёртыванию крови и образованию тромба;
2) нагноение обусловлено накоплением отмерших лейкоцитов, осуществивших фагоцитоз.

8. Найдите ошибки в приведенном тексте. Укажите номера предложений, в которых сделаны ошибки, объясните их.

1. Кора больших полушарий образована серым веществом. 2. Серое вещество состоит из отростков нейронов. 3. Каждое полушарие разделяется на лобную, теменную, височную и затылочную доли. 4. Зрительная зона находится в лобной доле. 5. Слуховая зона находится в теменной доле.

Ошибки допущены в предложениях:
1) 2 — серое вещество состоит из тел нейронов;
2) 4 — зрительная зона находится в затылочной доле;
3) 5 — слуховая зона расположена в височной доле.

9. Что такое близорукость? В какой части глаза фокусируется изображение у близорукого человека? Чем отличаются врождённая и приобретённая формы близорукости?

1) близорукость — это заболевание органов зрения, при котором человек плохо различает удалённые предметы;
2) у близорукого человека изображение предметов возникает перед сетчаткой;
3) при врожденной близорукости изменяется форма глазного яблока (удлиняется);
4) приобретенная близорукость связана с изменением (увеличением) кривизны хрусталика.

10. Почему безусловные рефлексы относят к видовым признакам поведения животных, когда они формируются и какую роль играют в их жизни?

1) характерны для всех особей данного вида;
2) безусловные рефлексы — врожденные, они передаются по наследству;
3) безусловные рефлексы обеспечивают приспособления организмов к постоянно действующим факторам внешней среды.

11. Какие действия следует осуществить при оказании доврачебной человеку с открытым переломом костей предплечья?

1) наложение жгута выше места травмы, не более чем на два часа, для остановки кровотечения;
2) обработка раны антисептиком и наложение стерильной повязки;
3) наложение шины для фиксации локтевого и лучезапястного суставов.

12. Почему курение особенно опасно для работы сердечно-сосудистой системы?

1) никотин вызывает сужение кровеносных сосудов, что способствует повышению кровяного давления;
2) часть гемоглобина прочно соединяется с угарным газом, в результате чего сердечные волокна не получают необходимого количества кислорода.

Раздел 6. НАДОРГАНИЗМЕННЫЕ СИСТЕМЫ. ЭВОЛЮЦИЯ

6.1. Вид, его критерии. Популяция

Вид — совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биологических особенностей, свободно скрещивающихся (панмиксия) и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни, занимающих в природе определенный ареал.

Критериями (признаками) вида являются следующие: *морфологический* критерий определяет сходство внешнего и внутреннего строения особей одного вида; *генетический* — одинаковый, типичный для вида, набор хромосом и возможность особей скрещиваться и давать плодовитое потомство; *физиологический* — сходство жизненных процессов; *биохимический* — способность образовывать специфические белки и другие органические вещества; *экологический* — приспособленность к определенным условиям среды; *географический* — распространение в природе в определенном ареале. Для определения вида необходимо учитывать совокупность всех критериев.

Структура вида. В природе виды изолированы друг от друга. Однако особи каждого вида внутри ареала распространены неравномерно. В его пределах места, благоприятные для их обитания, чередуются с участками, непригодными для их жизни. Внутри ареала вид распадается на более мелкие единицы — популяции. Вид может быть моно- или политипическим, т. е. состоять из одной или нескольких устойчивых морфологически различимых *популяций.*

Популяция — совокупность особей одного вида, занимающих обособленную территорию в пределах ареала вида,

свободно скрещивающихся друг с другом и в той или иной степени изолированных от других популяций данного вида. Популяция состоит из особей разного возраста и пола, характеризуется наибольшим числом связей между ними. Особи одной популяции имеют больше сходства, чем особи разных популяций одного вида, в ней надежнее встречи самцов и самок. Главным свойством популяции выступает наличие общего генофонда.

Численность особей в популяции резко колеблется в связи с численностью других видов, стихийными бедствиями и другими причинами. Известны годы массового размножения вредных насекомых, болезнетворных бактерий и др. Территория, занимаемая популяцией, может составлять от 0,1 до 10 га и более. Границы популяций часто совпадают с границами биогеоценозов (озеро, лес, болото).

Смешиванию популяций мешает *географическая изоляция* (горы, реки, пустыни) и *биологическая* (различие в строении полового аппарата, сроках и повадках спаривания у животных, несовместимость пыльцы и рыльца, разные сроки цветения растений и др.).

Популяция является основной ***единицей эволюции***, так как в ней совершаются все *первичные эволюционные процессы*: накопление наследственных изменений (мутаций и перекомбинаций), дивергенция и микроэволюционный процесс. Так, в озере Севан обитает пять популяций одного вида севанской форели, занимающих различные участки озера для нереста и нерестящихся в разное время года. Растение овсяница представлено популяциями, обитающими в различных природных зонах и отличающимися по морфологическим признакам: в тундре это стелющееся растение, в лесной зоне — рыхлокустовое, в степях — плотнокустовое. Человек как биологический вид «человек разумный» представлен множеством популяций, живущих на разных материках и в разной степени изолированных друг от друга (например, жители высокогорий, Крайнего Севера, островов).

Сорта культурных растений, породы домашних животных и штаммы микроорганизмов — это искусственные, созданные человеком популяции. Несколько близких популяций образуют более крупную внутривидовую группировку — *подвид*, имеющую определенные морфологические

признаки, конкретную область обитания в пределах ареала вида и способную свободно скрещиваться с другими подвидами своего вида.

6.2. Эволюционные теории

6.2.1. Развитие эволюционных представлений

Эволюционное учение в биологии — это комплекс знаний об историческом развитии живой природы. В его задачи входит анализ становления адаптаций (приспособлений), эволюции индивидуального развития (онтогенеза), факторов, направляющих эволюцию, и конкретных путей естественного развития (филогенеза) отдельных групп организмов и органического мира в целом. К эволюционному учению относятся также концепции происхождения жизни и человека.

Первые представления о развитии жизни были уже у античных философов Эмпедокла, Демокрита, Лукреция Кара. Учение, противоположное креационизму (концепции божественного сотворения мира) и получившее название ***трансформизма***, сложилось в биологии в XVIII в. В его основу было положено представление об изменяемости видов. Виднейшими трансформистами второй половины XVIII — первой половины XIX в. были Ж. Бюффон, Э.Ж. Сент-Илер во Франции, Эразм Дарвин в Англии, И. Гёте в Германии, К. Рулье в России. Изменяемость видов трасформисты доказывали главным образом на основе существования *переходных форм* между близкими видами и единством плана строения организмов, входящих в состав больших групп.

Впервые термин «эволюция» был использован в биологии швейцарским ученым Шарлем Бонне во второй половине XVIII в. для обозначения процесса развертывания некой присущей зародышу организма онтогенетической программы. Такой взгляд на эволюцию соответствует идее *преформации* (наличия полностью сформированного многократно уменьшенного зародыша или его частей в половых клетках организма), существовавшей в биологии до XVIII в. Концепцию преформизма поддерждивали такие известные мик-

роскописты, как А. Левенгук и М. Мальпиги. В зависимости от места нахождения преформированного зародыша существовало направление ***овистов*** (яйцо) или ***анималькулистов*** (сперматозоид). Идея преформации не соответствовала фактам резких отклонений развития, одновременной передаче по наследству материнских и отцовских признаков, способности к регенерации. Возникло понятие ***эпигенеза***, или учения о развитии организма как о процессе полного новообразования его частей из бесструктурных половых клеток, а не путем простого увеличения размеров частей зародыша. Одним из основоположников учения об индивидуальном развитии организмов был Каспар Фридрих Вольф. Выяснение во второй половине XIX в. сущности процессов оплодотворения и клеточного деления, а также определение последовательности онтогенетических перестроек показали несостоятельность эпигенетической позиции. Одновременно пошатнулись позиции ***эктогенеза*** — эволюции, направляемой исключительно внешними условиями, и ***витализма***, основанного на существовании нематериальных целенаправленных факторов.

С появлением в конце XIX — начале XX в. генетики, включившей в себя хромосомную теорию, идея преформации получила новый толчок. Возник преформизм — учение о наличии в половых клетках материальных структур, предопределяющих развитие зародыша и признаки взрослого организма. Интегрированная теория развития организма учитывает как преформистские, так и эпигенетические тенденции.

Эволюционная теория Ламарка. Первым создателем цельной эволюционной теории принято считать Жана Батиста Ламарка (1744–1829), изложившего свои взгляды в известном труде «Философия зоологии» (1809). Согласно учению Ламарка, живые организмы возникли из неживой природы естественным путем очень давно и, возможно, продолжают возникать и в настоящее время. Как любой саморазвивающейся системе, организмам присуща *способность к самосовершенствованию*. Эта способность проявляется в постоянном усложнении уровня организации (принцип градации) безотносительно к процессу приспособления к условиям среды. Наиболее сложно организованные формы одновременно и

наиболее древние. Существование простых и сложных форм в одно и то же время может быть связано с различным их «возрастом» от момента самозарождения. Попадая в различные условия, организмы вынуждены приспосабливать к ним свое строение и функции. Приспособление возможно, если организм не утратил пластичности и условия, к которым происходит приспособление, относительно стабильны. Прямое воздействие условий среды на организм возможно только у примитивных форм. Наличие у организма рефлексов предполагает, что между изменением условий и формы должны произойти изменения в потребностях, привычках и активности (упражнение и неупражнение) органа или функции. Возникшие в ходе длительного удовлетворения потребности изменения наследуются. Сходные изменения возникают при удовлетворении сходных потребностей, поэтому проявляются сразу у большой группы особей.

Разнообразие форм внутри одной градации объясняется разнообразием условий (потребностей). Процесс возникновения приспособлений может в определенной степени повлиять на скорость перехода с одной градации на другую, что нарушает синхронность усложнения организации у организмов, возникших одновременно. Родственные организмы связаны плавными переходами, поэтому понятие вида справедливо только для систематики и не отражает действительного деления их на группы. Человек является таким же продуктом природы, как и все остальные организмы, т. е. результатом эволюции приматов. Ошибочность представлений Ламарка заключалась в несостоятельности *принципа наследования приобретенных признаков.*

6.2.2. Эволюционная теория Дарвина—Уоллеса

Современные эволюционные теории в большинстве своем опираются на эволюционные взгляды Ч. Дарвина (1809—1882) и А. Уоллеса, обосновавших *принцип естественного отбора* и представление о *«борьбе за существование»* как механизме отбора. Предпосылками для создания теории Ч. Дарвина явились знания в области естественных наук (палеонтологии, биологии, геологии) и социологии (закон о народонаселении Р. Мальтуса), а также результаты практи-

ческой деятельности человека в области селекции растений и животных, собственные наблюдения и материалы, полученные во время экспедиции на корабле «Бигль». Для проверки и подтверждения положений своей теории Ч. Дарвин использовал накопленный им научный опыт в области ботаники, физиологии, анатомии, систематики. Главный труд Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь» появился в 1859 г. и несколько раз переиздавался.

Сущность идеи Ч. Дарвина и А. Уоллеса такова: «Отдельные особи данного вида конкурируют между собой за жизненные ресурсы. Между этими особями имеются мелкие различия по некоторым признакам, и эти различия нередко наследуются. Некоторые варианты лучше адаптированы к тому, чтобы выжить в борьбе за существование, чем другие. Соответственно первые будут размножаться преимущественно и передавать свои благоприятные признаки следующим поколениям». Используя данную идею, Ч. Дарвин сформулировал теоретические принципы эволюции органического мира.

Движущими силами (факторами, причинами) эволюции по Дарвину являются наследственность, изменчивость, борьба за существование и естественный отбор.

Наследственность — свойство живых организмов сохранять и передавать потомству особенности своего строения и развития. Благодаря наследственности из поколения в поколение сохраняются признаки вида, сорта, породы, штамма. Связь между поколениями осуществляется при размножении через гаплоидные или диплоидные клетки. Ведущая роль в наследственности принадлежит хромосомам, способным к самоудвоению и формированию с помощью генов всего комплекса характерных для вида признаков. В клетках каждого организма содержатся десятки тысяч генов. Вся их совокупность, характерная для особи вида, — ***генотип***.

Изменчивость — способность организмов изменяться. Благодаря изменчивости отдельных особей популяция оказывается разнородной. Дарвин различал два основных типа изменчивости.

Ненаследственная изменчивость (определенная, модификационная) возникает в процессе индивидуального развития организмов под влиянием конкретных условий среды, вызывающих у всех особей одного вида сходные изменения. Однако степень таких изменений у отдельных индивидуумов может быть различной. Например, у травяных лягушек низкие температуры вызывают темную окраску, но интенсивность ее у разных особей различна. Дарвин считал модификации несущественными для эволюции, так как они, как правило, не наследуются.

Наследственная изменчивость (неопределенная, мутационная) связана с изменением генотипа особей, поэтому возникшие изменения наследуются. В природе мутации появляются у единичных особей под влиянием случайных внешних и внутренних факторов, характер изменений предсказать трудно. Мутации бывают незначительными и существенными и затрагивают различные признаки и свойства. Например, у дрозофилы под влиянием рентгеновских лучей изменяются крылья, щетинки, окраска глаз и тела, плодовитость и т. д. Мутации могут быть полезными, вредными и безразличными для организма. К наследственной изменчивости относится *комбинативная изменчивость*, возникающая при свободных скрещиваниях в популяциях или искусственной гибридизации. В результате рождаются особи с новыми сочетаниями признаков и свойств, отсутствовавшими у родителей. *Соотносительная изменчивость* также наследственна, выражается в том, что изменение одного органа вызывает зависимые изменения других (множественное действие гена). Например, у гороха с пурпурными цветками всегда с таким же оттенком черешки и жилки листьев. У болотных птиц длинные конечности и шея всегда сопровождаются длинным клювом и языком. Наследственную изменчивость Дарвин считал особенно важной для эволюции, так как она служит материалом для естественного и искусственного отбора при образовании новых популяций, видов, сортов, пород и штаммов.

Искусственный отбор. Проанализировав огромный материал по культурным формам животных и растений, Дарвин пришел к выводу, что их многообразие происходит от единичных родоначальных форм. Породы и сорта отличаются

по признакам, отражающим различные интересы человека как результат разнонаправленной естественной изменчивости и искусственного отбора, проводимого человеком. Например, все породы кур произошли от дикой банкивской. В соответствии с интересами человека селекция кур велась в нескольких направлениях, в результате чего были созданы группы пород, имеющие разные признаки и продуктивность: яйценоские, мясные, общепользовательные, декоративные и бойцовские. Дарвин различал две формы искусственного отбора.

Бессознательный отбор применялся на первых этапах одомашнивания растений и животных. На протяжении тысячелетий человек вел его стихийно, отбирая, сохраняя и накапливая из поколения в поколение интересовавшие его признаки, часто не представляя конечных результатов. Так были созданы многие сорта растений и породы животных, значительно отличавшиеся от своих диких предков.

Методический отбор человек стал вести с конца XVIII в., создавая новые породы животных и сорта растений, сознательно подбирая для скрещивания исходные пары особей с наиболее удачным, нужным ему сочетанием признаков. Учение об искусственном отборе стало теоретической основой селекции и привело Дарвина к мысли о наличии аналогичного процесса в природе.

Дарвин установил способность большинства видов к неограниченному размножению, позволяющему особям одного вида в относительно короткий срок заселить весь земной шар. Однако в природе этого не наблюдается, потому что подавляющее большинство зародышей и молодых особей погибает в *борьбе за существование.*

Борьба за существование является одной из сторон взаимоотношений организмов. Она понимается в самом широком смысле и подразумевает конкуренцию или соревнование особей при распределении жизненных ресурсов. Преимущество получают те, функции, черты строения, поведения и т. п. которых лучше приспособлены к данным условиям. Именно у них больше шансов оставить потомство, в котором в силу наследственности будут сохранены, а в последующем и приумножены, приспособленные (адаптированные)

черты. Дарвин выделял различные формы борьбы за существование.

Внутривидовая борьба за существование отражает конкуренцию между особями одного вида. Она носит сложный, наиболее острый характер, так как особям одного вида и в особенности одной популяции для жизни и оставления потомства требуются одинаковые условия (соперничество из-за самки, за добычу). Чрезмерное увеличение численности популяции обостряет борьбу за пищу, поэтому некоторые рыбы питаются молодью своего вида, а синицы иногда затаптывают в подстилку птенцов. У многих животных в процессе эволюции выработались приспособления, помогающие им избежать конкуренции с другими особями своего вида. Например, самцы бобров, медведей метят границы своего участка. Наряду с этим в целях сохранения своего вида у многих животных в процессе эволюции выработались приспособления к жизни стадами (олени, обезьяны), совместная забота о молодняке своей популяции (зайцы, пчелы, пингвины).

Межвидовая борьба за существование — состязание за выживание между особями разных видов. Она носит сложный характер и проявляется в следующем: а) конкуренция; б) хищничество; в) один вид без ущерба и пользы для себя способствует процветанию другого вида (овцы, рогатый скот на своей шерсти распространяют плоды и семена растений); г) два вида взаимно поддерживают друг друга (насекомые и птицы опыляют цветки, злаковые и бобовые растения способствуют произрастанию друг друга в травосмесях).

Борьба с неблагоприятными условиями среды особенно наглядно проявляется в районах с избыточной влажностью, сухостью, жарой, холодом. В процессе эволюции у организмов выработался ряд адаптаций, позволяющих выжить и оставить потомство наиболее приспособленным к суровым условиям. Например, на обдуваемых ветром островах растения стелются по земле.

Естественный отбор — процесс, происходящий в природе, в результате которого выживают и оставляют потомство в конкретных условиях среды особи с полезными для данного вида признаками и свойствами. Материалом для естественного отбора служат индивидуальные наследственные

изменения (мутации и комбинации, возникающие в популяциях). Они могут быть полезны, безразличны и вредны для вида. Полезно для вида будет всякое изменение, повышающее возможность выживания и оставления более многочисленного потомства.

Творческая роль естественного отбора заключается в том, что в процессе эволюции он сохраняет и накапливает из разнонаправленных мутаций наиболее соответствующие условиям среды и полезные для вида. Естественный отбор является главной движущей силой эволюции органического мира.

По *количественным признакам* выделяют такие формы отбора:

- ***Стабилизирующий***, при котором особи с величиной признака, близкой к средней, имеют наивысшую приспособленность (оптимум). Особи, которые по этому признаку отклоняются в положительном или отрицательном направлении от средней, элиминируются отбором. Характеризуется тем, что в результате его действия разнообразие проявления признака уменьшается, а среднее значение практически не изменяется. Другими словами, отбор отсекает «крайние» варианты. Дж. Холдейн ввел термин *центростремительный отбор*. Термин «стабилизирующий» иногда используют для обозначения другого типа отбора, который удерживает развитие особи в нормальном русле в неблагоприятных условиях внешней среды. Этот последний тип называют также «канализирующим» отбором. С другой стороны, в том же смысле, что и «центростремительный» отбор, нередко используют термин «нормализующий». Стабилизирующий отбор является наиболее распространенным типом естественного отбора. Примером может служить связь между весом новорожденных и их смертностью у человека. У новорожденных, вес которых близок к среднему, выживаемость самая высокая, а у тех, кто отклоняется от среднего в любом направлении, наблюдается тенденция к повышенной смертности.
- ***Движущий (направленный)***, при котором оптимальное значение фенотипического признака существенно отличается от среднего. Отбор стремится сдвинуть эту величину по направлению к оптимуму. Ч. Дарвин предположил существо-

вание этого типа отбора, экстраполируя результаты искусственного отбора для объяснения эволюционных изменений в природе, например, при селекции животных на высокую удойность. Направленный отбор встречается гораздо реже, чем стабилизирующий. Его действие в основном ограничивается такими ситуациями, когда вид оказывается перед каким-то новым «вызовом» со стороны внешней среды. Примером служит индустриальный меланизм у бабочек при изменении экологической ситуации.

- ***Дизруптивный (разрывающий)***, при котором наиболее приспособленными являются особи с признаками, отличными от фенотипической нормы в положительном и отрицательном направлениях. Элиминируются особи с промежуточным значением фенотипического признака. Наблюдается в тех случаях, когда в одной популяции существуют два или более оптимума. Такая ситуация возможна, если в среде обитания вида имеются две ниши и каждый вариант «приспособлен» к своей нише. Этот случай противоположен центростремительному отбору и, следовательно, может быть назван *центробежным отбором*. Согласно Дж. Холдейну, центробежный отбор наблюдается очень редко.
- Частным случаем естественного отбора является ***половой отбор*** — конкуренция самцов за возможность размножения. При этом определенную роль в половом отборе играет *половой диморфизм* — внешние различия в строении полов и их поведении.

6.2.3. Синтетическая теория эволюции

На рубеже XIX–XX вв. произошло переосмысление взглядов Ламарка и Дарвина—Уоллеса в связи с переоткрытием законов Менделя, появлением понятия гена, понимания сути процесса митоза и др. Начал формироваться генетический подход к пониманию процессов эволюции. Дальнейшее развитие идей Дарвина основано на знаниях классической и популяционной генетики, молекулярной биологии, эмбриологии, экологии, палеонтологии. Усилиями многих ученых (С.С. Четвериков, Ю.А. Филипченко, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Р. Фишер, Ф. Добжанский, С. Райт, Э. Майр, Дж. Симпсон, Д. Хаксли, Дж. Стеббинс и др.) были заложе-

ны основы современной ***синтетической теории эволюции (СТЭ).***

Связь генетики с эволюцией впервые установил С.С. Четвериков, показав, что первые элементарные эволюционные процессы начинаются в *популяциях.* Природные популяции при относительной фенотипической однородности по генетической структуре разнородны и насыщены множеством скрытых мутаций, образующих резерв наследственной изменчивости.

Эволюционные изменения на уровне популяции (элементарной эволюционирующей единицы) потенциально обратимы и определяют границы уровня ***микроэволюции***, или ***внутривидовой эволюции.*** Изменения, выходящие за пределы вида, признают необратимыми и ***называют макро-***, или ***надвидовой эволюцией.*** Таким образом, главным событием, закрепляющим успех эволюции, является образование нового вида.

Генетическая структура популяции — соотношение в ней различных генотипов и аллельных генов. Основной закон популяционной генетики — закон Харди—Вайнберга, устанавливающий для свободно скрещивающейся (панмиктической) популяции при отсутствии мутационного процесса, отбора и миграции *постоянство* (в ряду поколений) частот встречаемости генотипов и позволяющий соотнести частоты аллелей и соответствующих им генотипов.

Дж. Харди и В. Вайнберг установили, что при *идеальных условиях* — крупной популяции, отсутствии мутаций, миграций и отбора — соотношение генотипов и аллельных генов во всех поколениях постоянно. Например, в популяции дрозофилы число особей с серым телом (АА) в 4 раза больше, чем с черным (аа). В этой популяции 0,8 женских и мужских гамет несет ген А и 0,2 — ген а. Соотношение генотипов в F_1 будет следующим: 0,64 АА : 0,32 Аа : 0,04 аа. Гаметы с геном А будут возникать с частотой 0,80 (0,64 от АА + 0,16 от Аа), а с геном а — 0,20 (0,04 аа + 0,16 Аа), т. е. в тех же частотах, что и у исходных форм. Соотношение генотипов в F_2 будет таким же. Согласно формуле Харди—Вайнберга, позволяющей по фенотипам определять соотношение генотипов и аллельных генов в идеальной популяции

$$p^2AA + 2pq\ Aa + q^2\ aa = 1,$$

где p — частота встречаемости гена A, q — гена a, можно прогнозировать эпидемии и распространение аномалий в популяциях человека, определять частоты полезных и вредных мутаций в популяциях растений и животных для учета при восстановлении исчезающих видов и создании новых сортов и пород. Эта формула служит стандартом при количественной оценке эволюционных изменений в популяциях.

Реализацию *разнообразия генотипов* в популяции обеспечивают процессы кроссинговера при образовании гамет и рекомбинации при половом размножении. Факторы, вызывающие изменение частот аллелей и генотипов в популяции, получили название *элементарных факторов эволюции.*

Ненаправленные (случайные) изменения частот происходят за счет различных ***мутаций,*** процессов ***миграции*** особей (поток генов) и вероятностных процессов, названных ***дрейфом генов.***

Единственным не случайным фактором эволюции выступает ***естественный отбор.*** Интенсивность отбора прямо зависит от различий в приспособленности (адаптационной ценности) составляющих популяцию особей. Поскольку индивидуальные различия основаны на генетических различиях, отбор, действуя на уровне фенотипа, по сути отбирает генотипы. Результатом отбора являются изменение частот встречаемости фенотипов в популяции, увеличение приспособленности ее особей, появление нового вида. *Приспособленность* всегда *относительна.* Ее можно оценить, сравнивая различные генотипы (фенотипы). При этом выявляется наиболее адаптированный генотип (или генотипы), относительно которого и определяют приспособленность и коэффициент отбора. Коэффициент отбора (s) по смыслу противоположен относительной приспособленности (W), поэтому $s + W = 1$.

Закреплению возникающих (случайных и ненаправленных) изменений способствует ***межпопуляционная изоляция***, нарушающая свободный обмен генами (панмиксию). Это может быть как *географическая изоляция*, предшествующая аллопатрическому видообразованию, так и *генетическая*, необходимая для симпатрического (в пределах общей территории) видообразования.

6.2.4. Микроэволюция и способы видообразования

Микроэволюция — эволюционный процесс, протекающий в популяции, ведущий к изменению генетической структуры популяции и направляемый естественным отбором. Учение о микроэволюции развито Н.В. Тимофеевым-Ресовским. Микроэволюция начинается в популяции, состоящей из особей с неодинаковыми генотипами. Признак появления нового вида — невозможность отделившейся популяции скрещиваться с особями исходной популяции и давать плодовитое потомство.

При воздействии различных ***элементарных факторов эволюции*** генофонд (совокупность всех генотипов) популяции изменяется: 1) возникновение новых наследственных изменений — *мутаций и комбинаций*, ведущих к появлению новых генотипов в популяциях; 2) колебания численности особей популяций — *популяционные волны.* Они могут возникать в связи с сезонными изменениями (однолетние растения, насекомые), обеспеченностью пищей (взаимоотношения типа хищник—жертва, массовое размножение грызунов), со стихийными бедствиями (засухи, наводнения, пожары, природные катастрофы), миграциями и изменять концентрацию отдельных генов; 3) *географическая* или *биологическая изоляции популяций*, создающие преграды к свободному скрещиванию, что приводит к различиям в генном составе разных популяций и их обособлению.

Резерв наследственной изменчивости в популяции образуется за счет ***мутаций.*** Доминантные мутации возникают редко, сразу проявляются и подвергаются отбору. Рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии фенотипически не проявляются, но, участвуя в скрещиваниях, насыщают генофонд популяции и образуют новые генотипы. Генофонд популяций пополняется также за счет генного потока — ***миграции*** особей из других популяций, приносящих новые гены. Они так же, как мутации, участвуя в скрещиваниях, первое время существуют в скрытом гетерозиготном состоянии. Резерв наследственной изменчивости образуется еще и за счет ***комбинаций***, которые объединяют в одном генотипе и обезвреживают разнонаправленные мутации. Накапливаясь в популяции, скрытые мутации частично переходят

в гомозиготное состояние (аа) и тогда проявляются фенотипически. В постоянных условиях стабилизирующий отбор устраняет их как не соответствующих условиям среды. В меняющихся условиях, при действии движущего отбора, резерв наследственной изменчивости позволяет популяции приспосабливаться к новым условиям среды. Чем больше генотипов в популяции, тем шире норма ее реакции, тем вероятнее ее выживание в меняющихся условиях и возможность полнее использовать новые места обитания.

Все эти изменения в генофонде носят случайный характер, они разнонаправлены. Единственным отбирающим и направляющим фактором эволюции является ***естественный отбор***, который в изменившихся условиях отбирает и увеличивает количество особей, генотип которых больше соответствует конкретным условиям среды и сокращает число особей с генотипом, менее соответствующим этой среде. Естественный отбор приводит к постепенному усложнению и повышению организации живых форм, относительной приспособленности их к условиям существования и многообразию видов.

Образование видов — важный этап эволюции, начинающийся в популяциях, насыщенных постоянно возникающими мутациями, которые при свободном скрещивании образуют новые генотипы и фенотипы. Это ведет к расхождению признаков среди особей данной популяции — *дивергенции.* Исходная популяция образует группу форм, имеющих различную степень отклонений признака. Организмы с измененными признаками способны осваивать новые места обитания, увеличивать свою численность. Наибольшие возможности выжить и оставить плодовитое потомство имеют особи с крайними контрастными отклонениями. Промежуточные формы больше конкурируют и быстрее вымирают. Так в исходной популяции возникают новые группировки, из которых вначале образуются новые популяции, а затем при последующей дивергенции новые подвиды и виды. Принцип дивергенции объясняет происхождение многообразия жизненных форм.

Различают два способа видообразования: географическое и экологическое.

Географическое (аллопатрическое) видообразование — образование нового вида в результате географической (пространственной) изоляции популяции, расширения ареала исходного вида или расчленения его на изолированные части различными естественными преградами (реки, горы). При расширении ареала вида особи популяций встречаются с новыми почвенно-климатическими условиями, иным животным и растительным миром. В новых необычных условиях будут выживать и оставлять потомство те особи, генотипы которых наиболее соответствуют этим условиям. Это ведет к изменению генофонда, образованию новых популяций, а в дальнейшем к возникновению подвидов и видов. Репродуктивная изоляция популяций, препятствующая свободному скрещиванию, также приводит к изменению генофонда популяций, а затем и к созданию новых популяций, подвидов и видов.

Обычно это наблюдается вследствие разрыва ареала (площади распространения). Например, при отделении материка Австралии обитавшие там животные оказались в изоляции, поэтому среди млекопитающих эволюционировали лишь сумчатые животные (более древние), а на других материках — сходные с ними, но плацентарные (например, сумчатый волк и волк из отряда хищных; сумчатая крыса и крыса из отряда грызунов).

Географическое видообразование происходит в такой последовательности: изменение среды обитания и положения вида (популяции) в ней → изменение направления естественного отбора → отбор наиболее приспособленных особей или особей, способных освоить новые территории, расселение особей за пределы ареала → географическая изоляция между популяциями → отбор в новых условиях среды → → возникновение подвидов → биологическая изоляция → → возникновение новых видов.

Экологическое (симпатрическое) видообразование — образование нового вида в результате освоения популяцией нового местообитания в пределах ареала данного вида (заселение новых мест обитания (экологических ниш)) или в результате возникновения различий в образе жизни. При этом небольшие группы одной популяции могут попадать в необычные для них экологические условия в пределах аре-

ала своего вида. Новые условия будут способствовать выявлению и закреплению новых мутаций и изменению направления естественного отбора, что приведет к изменению генофонда, еще большему обособлению популяций, а затем к образованию новых популяций, подвидов и видов, приспособленных к новым конкретным условиям. Симпатрическое видообразование может протекать путем полиплоидизации, гибридизации с последующим удвоением числа хромосом, репродуктивной изоляции особей в результате хромосомных перестроек.

Примером видообразования в связи с различием образа жизни популяции служит образование вида погремок большой. У этого растения в настоящее время есть две формы, которые по морфологическим признакам пока не отличаются, но переопыление между ними уже невозможно, так как одна форма цветет весной, другая — в конце лета. Причиной возникновения этих форм явилось воздействие ежегодного скашивания трав в середине лета. Цветущие летом особи, таким образом, не давали потомства и постепенно вымерли. Сформировалась сезонная изоляция, которая разделила популяцию на два будущих вида. Подобные примеры характерны и для животного мира. Сезонная изоляция была разделяющим фактором и для вида севанская форель. Все пять ее популяций нерестятся в разное время года, на разной глубине и в разных частях озера. Таким образом, это может привести к образованию новых подвидов, а затем и видов.

Последовательность событий при *экологическом видообразовании* следующая: изменение среды обитания или положения вида (популяции) в ней → изменение направления естественного отбора → отбор особей, наследственные изменения которых позволяют им освоить новые территории или местообитание → освоение новых экологических ниш → отбор в новых условиях среды → возникновение подвидов → биологическая изоляция → возникновение новых видов.

6.2.5. Результаты эволюции

Результатами эволюции являются формирование ***относительной приспособленности (целесообразности)*** организмов к данной конкретной среде обитания и многообразие видов организмов. В процессе эволюции у организмов выработалось множество разнообразных относительных приспособлений (адаптаций) к окружающей среде.

Форма тела — обтекаемая у рыб, птиц.

Покровительственная окраска делает организмы менее заметными на фоне окружающей местности. Многие животные, обитающие в траве (богомолы, кузнечики), окрашены в зеленый цвет, а на снегу — в белый (белые медведи, белые куропатки).

Маскировка — приспособления, при которых форма тела и окраска животных сливаются с окружающими предметами. Например, в тропических лесах многие змеи неразличимы среди лиан; лохматый морской конек похож на водоросль, насекомые на коре деревьев — на лишайники (жуки, усачи, пауки, бабочки).

Предостерегающая (угрожающая) окраска выделяет из окружающей среды яркими пятнами или полосами ядовитых, жалящих (змеи, осы, шмели).

Мимикрия — сходство в окраске, форме тела безопасных животных с ядовитыми и опасными. Отдельные виды мух, не имеющих жала, похожи на жалящих шмелей и ос; неядовитые змеи — на ядовитых. Это результат гомологичных (одинаковых) мутаций у разных видов, которые помогают выжить незащищенным животным.

Приспособительное поведение — принятие определенных поз покоя либо, наоборот, демонстративное поведение, отпугивающее хищников.

Забота о потомстве — защита потомства от врагов.

Физиологические адаптации — особенности обмена веществ в разных условиях среды.

У растений также известно много различных приспособлений, позволяющих произрастать во влажных или засушливых местах, обеспечивающих опыление цветков определенными видами насекомых или птиц, способствующих распространению плодов ветром, птицами и животными,

препятствующих самоопылению (более длинный пестик и короткие тычинки, разное время созревания тычинок и пестиков) и т. д. У всех растений и животных в результате естественного отбора сформировались приспособления к жизни в определенной среде, но характер их различен. Например, дельфин плавает при помощи хвостового плавника, а пингвин — с помощью видоизмененных крыльев.

Большая плодовитость — приспособленность организмов, подвергающихся значительному уничтожению (тля, черви-паразиты, мелкие рыбы, сорные растения и др.), к сохранению вида.

Однако все эти приспособления имеют *относительный характер* и помогают организму выжить только в тех условиях, в которых они возникли. При изменении условий приспособление перестает быть полезным. Так, покровительственная окраска зайца-русака летом делает его незаметным, но на фоне неожиданно выпавшего снега эта же покровительственная окраска становится нецелесообразной, так как заяц будет хорошо заметен для хищников. Ветроопыляемые растения в дождливую погоду остаются неопыленными.

В некоторых случаях при освоении новой среды обитания у животных оказываются уже развитыми органы или структуры, необходимые в новой среде, — явление ***преадаптации*** (например, преадаптацией для выхода позвоночных на сушу в девоне могли быть «рыбьи легкие» и короткие парные конечности кистеперых рыб).

6.2.6. Направления и пути эволюции

Макроэволюция, или надвидовая эволюция, — участие видов в эволюционных процессах при образовании более крупных систематических групп (родов, семейств и т. д.). Так, виды пшеница твердая, пшеница мягкая, пшеница-однозернянка и другие образуют род пшеница, а пшеница, рожь, ячмень и другие злаки составляют семейство злаковых и т. д. Все представители семейства произошли от какого-то одного общего предка в результате *микроэволюции*, осуществленной в популяциях этого предка. Для воссоздания макроэволюции одновременно используются данные сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии,

благодаря чему было выявлено происхождение пшеницы, кукурузы и др.; в животном мире — современной лошади и слона.

В макроэволюции происходят те же процессы, что и при видообразовании: дивергенция признаков, борьба за существование и естественный отбор.

Во все эры и периоды развитие органического мира происходило в соответствии с геологическими и климатическими условиями Земли. С их изменением в процессе эволюции соответственно изменялся мир животных и растений.

Главным *направлением органической эволюции* был *биологический прогресс*, связанный с повышением организации от примитивных форм к более сложным, увеличением численности особей одного вида, расширением его ареала. Биологический прогресс иногда основывается на *морфофизиологическом регрессе* (упрощение организации). Например, у паразитических червей и других форм упрощение организации привело к увеличению количества особей и расширению ареала.

Биологический прогресс — преобладание рождаемости в популяциях над смертностью в них (высокий потенциал выживаемости) — характеризуется возрастанием численности особей, расширением площади обитания, повышением темпов внутривидовой изменчивости. Биологический прогресс — результат успеха вида в борьбе за существование. Прогрессирующие виды могут относиться к различным систематическим группам растений и животных. Так, в настоящее время среди одноклеточных организмов процветают бактерии, простейшие; высших растений — покрытосеменные; хордовых животных — млекопитающие. На пути биологического прогресса находятся сорные растения, паразитические грибы; из животных — насекомые — вредители лесов, садов, полевых культур, многие грызуны, птицы, т. е. истребляемые, подвергающиеся массовому уничтожению, виды. У них идет отбор на выносливость, выживаемость, плодовитость.

Наряду с прогрессом в природе происходит *биологический регресс*, связанный с уменьшением ареала, числа особей и видов. В итоге биологический регресс ведет к вымиранию видов.

Биологический регресс — преобладание смертности в популяциях над рождаемостью в них (низкий потенциал выживаемости) — характеризуется снижением численности особей в популяции, сужением и разрушением целостности площади обитания, уменьшением темпов внутривидовой изменчивости, подверженностью массовой гибели и в конечном счете свидетельствует об угасании вида. В настоящее время наблюдается биологический регресс плаунов, хвощей и других организмов. Человек, истребляя некоторые виды (бобр, морской котик и др.), вызывает сокращение их ареала. Виды, подвергшиеся биологическому регрессу, во многих странах находятся под охраной человека; они помещены в ботанические или зоологические сады, заповедники и заказники, а также занесены в Красную книгу. К числу исчезающих видов можно отнести уссурийского тигра и пятнистого оленя в Евразии, ехидну и утконоса в Австралии, голосеменное дерево гинкго в Восточном Китае и др. Вымирание вида означает, что навсегда утрачиваются гены, которыми человек мог бы воспользоваться для его восстановления или селекции, а в конечном счете беднеет генофонд Земли.

Вопрос о путях и направлениях органической эволюции разработал А.Н. Северцов (1925). Он выделял три основных *пути биологической эволюции*:

- ***Ароморфоз (арогенез)*** — эволюционные морфофизиологические изменения, повышающие общий уровень организации и жизнеспособности особей, популяций, видов. Ароморфоз означает усложнение организации, которое сохраняется при дальнейшей эволюции и приводит к возникновению новых крупных систематических групп — новых типов животных, отделов растений, их классов.

Ароморфоз всегда вел к биологическому прогрессу (возникновение полового процесса, фотосинтез, многоклеточность). Ароморфозы возникали при примитивности строения и многофункциональности органов организма (кистеперые рыбы, стегоцефалы, псилофиты) или в связи с крупными геологическими и климатическими изменениями, приводящими к резкому изменению среды обитания. В новых условиях возникшие у организмов ароморфозы давали им возможность выжить за пределами сферы обита-

ния их предков (выход животных и растений на сушу, теплокровность у птиц и млекопитающих и др.). Примеры ароморфозов у растений — возникновение автотрофного питания, появление побеговых растений, семенного размножения, образование цветков, защита семян околоплодником, двойное оплодотворение и т. д. Возникновение у животных скелета, свободных конечностей, теплокровности, четырехкамерного сердца, живорождение потомства и вскармливание его молоком — также крупнейшие ароморфозы, так как они дали возможность животным освоить новые среды обитания и источники питания.

- ***Идиоадаптация (аллогенез)*** — мелкие (частные) эволюционные морфофизиологические изменения, обеспечивающие приспособление организмов к определенным условиям среды обитания, не связанные с подъемом общего уровня организации и жизнеспособности. Идиоадаптации возникают после ароморфоза, когда группа организмов заняла новую среду обитания и начались приспособительные изменения у отдельных популяций. Поэтому все популяционные, видовые, родовые особенности растений и животных относятся к идиоадаптациям, способствовавшим появлению более мелких систематических групп — семейств, родов, видов.

Примером могут служить различные формы тела рыб, цвета оперения у птиц, приспособления к опылителям у цветковых растений и т. д. Они давали преимущества организмам лишь в конкретной среде обитания (скаты и камбалы перешли к донному образу жизни — у них сплюснутое тело, появились покровительственная окраска и другие средства защиты от врагов).

- ***Дегенерация*** — эволюционные приспособительные морфофизиологические изменения организмов, ведущие к понижению уровня общей организации — упрощению строения и функций, его морфофизиологическому регрессу.

При этом дегенерирующие виды могут находиться на пути биологического прогресса. Так, паразитические ленточные черви утратили пищеварительную систему, у обитающих в земле кротов редуцированы глаза. Цветковые растения-паразиты (повилика, заразиха) не имеют хлорофилла, листьев, корней, но при этом обладают высокой семенной продук-

тивностью. У таких организмов в новой среде обитания возникали различные приспособления: присоски, крючки, высокая плодовитость. Однако организмы, подвергшиеся дегенерации, могут существовать лишь в условиях среды, где отсутствие у них тех или иных органов целесообразно, при изменении же условий они погибают, что подтверждает относительный характер целесообразности.

6.3. Гипотезы возникновения жизни на Земле

Исторически сформировались две противоположные точки зрения, одна из которых утверждает возможность происхождения живого из неживой материи — *концепция абиогенеза*; другая — *концепция биогенеза* — отрицает самопроизвольное зарождение жизни.

Примитивные концепции абиогенеза были широко распространены в античное время и в средние века. В XX в. идеи абиогенеза получили новое развитие в трудах А.И. Опарина, Дж. Холдейна и С. Миллера.

Креационизм (от лат. creatio — сотворение) — гипотеза, рассматривающая жизнь и все населяющие Землю виды живых существ как результат творческого акта высшего существа в какое-то определенное время.

Самопроизвольное (спонтанное) зарождение — гипотеза происхождения живых существ из неживой материи без участия духовных сил была распространена в Древнем Китае, Вавилоне, Египте и Греции. Согласно Аристотелю, черви и личинки насекомых зарождаются из росы, при гниении ила и навоза, из сухого дерева, волос, пота и мяса.

В средние века вера в самопроизвольное зарождение безраздельно господствовала над умами людей. Альберт фон Больштедт, Фома Аквинский, Одорико ди Парденоне, Теофраст Гогенгейм (Парацельс) в своих сочинениях дают многочисленные описания самозарождения насекомых, червей, мышей различного рода гниющих материалов, из влажной земли, испарений, пота и разнообразных нечистот, в том числе рецепты изготовления гомункулуса (эмбриона маленького человечка).

Гипотеза биогенеза доказывала происхождение жизни от предсуществующей жизни. Была обоснована в опытах Франческо Реди (возникновение червей в мясе происходит вследствие откладывания яиц мухами), Луи Пастера (прокипяченная питательная среда является стерильной, в ней не наблюдалось самозарождения микроорганизмов).

Гипотеза стационарного состояния (вечности жизни) утверждает, что Земля и жизнь существовали всегда, вечно. Виды существовали всегда, однако могли либо вымирать, либо изменять численность. По Прейеру проблемы происхождения жизни вообще нет. Он рассматривает жизнь как существующую вечно. Этой теории, предложенной в 1880 г., придерживался и академик В.И. Вернадский.

Гипотеза панспермии рассматривает появление жизни на Земле вследствие занесения ее извне, из космоса. Впервые предложена в 1865 г. немецким ученым Г. Рихтером и окончательно сформулирована шведским ученым С. Аррениусом в 1895 г. Наиболее вероятно попадание живых организмов внеземного происхождения с метеоритами и космической пылью. Это предположение основывается на данных о высокой устойчивости некоторых микроорганизмов и их спор к радиации, глубокому вакууму, низким температурам и другим воздействиям. Однако до сих пор нет достоверных фактов, подтверждающих внеземное происхождение микроорганизмов, найденных в метеоритах.

Гипотеза биохимической эволюции объясняет образование органических веществ и живых организмов абиогенным путем, т. е. из неорганического вещества.

В 1924 г. русским биохимиком А.И. Опариным, а позднее английским биологом Дж. Холдейном (1929) была сформулирована гипотеза, рассматривающая жизнь как результат длительной физико-химической эволюции углеродных соединений, т. е. живое возникло из неживой материи на Земле в результате сложных химических преобразований молекул, их полимеризации, возникновения более сложных надмолекулярных агрегатов (рис. 6.1).

Считается, что этому благоприятствовали следующие события: первоначальное отсутствие жизни до момента ее возникновения, единая химическая основа, определенная масса планеты, наличие в атмосфере соединений, обладающих

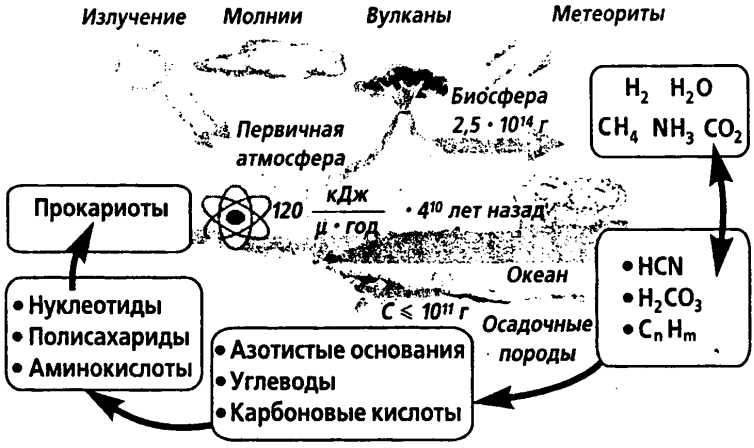


Рис. 6.1. Происхождение жизни на Земле по теории А.И. Опарина, Дж. Холдейна

восстановительными свойствами (отсутствие кислорода), наличие воды, совокупность физических факторов — относительно высокой температуры, мощных электрических разрядов, высокого уровня ультрафиолетового излучения.

А.И. Опарин полагал, что органические вещества могли создаваться в первичном океане из простых неорганических соединений. В результате абиотического синтеза в океанах постепенно накапливались органические вещества и образовывался так называемый «первичный бульон». Он считал, что некоторые органические молекулы (в частности, молекулы белков) благодаря амфотерным свойствам могут создавать вокруг себя гидратную оболочку и образовывать гидрофильные комплексы. При этом отдельные комплексы ассоциируются друг с другом, что приводит к расслоению первично гомогенной (например, водно-белковой) массы и образованию капель *коацерватов*, способных поглощать и избирательно накапливать различные соединения. Образование коацерватной капли явилось основой возникновения первых клеток.

Теория биопоэза Дж. Бернала (1947). В настоящее время в процессе становления жизни условно выделяют следующие этапы:

- Синтез низкомолекулярных органических соединений (биологических мономеров) из газов первичной атмосферы (H_2O, CH_4, CO_2, NH_3, HCN).

- Образование биологических полимеров (белков, нуклеиновых кислот).
- Формирование фазообособленных систем органических веществ, отделенных от внешней среды мембранами (пробионтов).
- Возникновение простейших клеток, обладающих свойствами живого, в том числе репродуктивным аппаратом (РНК, ДНК), обеспечивающим передачу дочерним клеткам свойств родительских клеток.

В 1953 г. **Стенли Миллер** провел ставший классическим эксперимент. В особой установке ученый моделировал условия, которые, по его мнению, существовали на Земле около 4–4,5 млрд лет назад, т. е. к моменту возникновения жизни. Смесь газов (метан, аммиак, водород), а также воды *без доступа кислорода* подвергалась действию электрических разрядов и УФ-излучений. При этом происходило образование сахаров, аминокислот, альдегидов, и ряда других органических соединений. Таким образом была доказана принципиальная возможность неорганического пути образования биогенных органических соединений.

6.4. Развитие органического мира и морфологические закономерности эволюционного процесса

Биологическая эволюция на Земле длится более 3 млрд лет. С момента появления первых примитивных клеточных организмов благодаря естественному отбору появилось бесчисленное множество форм живых организмов. Историю Земли принято делить на эры и периоды, границами которых являются крупные геологические события, связанные с историей развития нашей планеты. В *геохронологической шкале* представлена история развития жизни на Земле (табл. 6.1).

Основные этапы эволюции форм жизни:

- Появление *прокариотических анаэробных гетеротрофных организмов* — более 3,5 млрд лет назад (бактерии, не имеющие оформленного ядра, обладающие такими свойствами, как подвижность, питание, обмен веществ и энергии,

Таблица 6.1

Геохронологическая шкала и история развития живых организмов (возраст = годы · 10^6)

Эра	Период	Эпоха	Возраст	Группы животных	Группы растений
КАЙНОЗОЙСКАЯ	Четвертичный	Современная (голоцен)	0,01	Господство человека	—
		Ледниковая (плейстоцен)	2	Появление человека	
	Третичный	Плиоцен	7	Адаптивная радиация млекопитающих	Адаптивная радиация цветковых растений, особенно травянистых
		Миоцен	26	Появление собак и медведей	—
		Олигоцен Эоцен	38 54	Появление человекообразных обезьян и свиней	
		Палеоцен	65	Лошади, парнокопытные, слоны	
МЕЗОЗОЙСКАЯ	Мел	—	135	Исчезновение аммонитов и динозавров; появление современных рыб и плацентарных млекопитающих	Доминирование цветковых растений
	Юра	—	195	Доминирование динозавров; появление птиц и млекопитающих; обилие насекомых	Появление цветковых растений
	Триас	—	225	Появление динозавров; адаптивная радиация пресмыкающихся	Обилие саговниковых и хвойных

Окончание табл. 6.1

Эра	Период	Эпоха	Возраст	Группы животных	Группы растений
ПАЛЕОЗОЙСКАЯ	Пермь	—	280	Адаптивная радиация пресмыкающихся; появление жуков; исчезновение трилобитов	Появление хвойных
	Карбон	—	350	Появление пресмыкающихся и насекомых; адаптивная радиация земноводных	Обилие древовидных папоротников, например *Lepidodendron* , образующих «каменно-угольные леса»
	Девон	—	400	Появление земноводных, аммонитов и паукообразных; адаптивная радиация рыб (хрящевых и костных)	Первые мохообразные и папоротникообразные
	Силур	—	440	Появление челюстноротых (большеротые); первые коралловые рифы	Первые споровые сосудистые растения
	Ордовик	—	500	Появление позвоночных – бесчелюстных; обилие трилобитов, моллюсков и ракообразных	—
	Кембрий	—	570	Появление всех типов беспозвоночных и иглокожих. Отдельные организмы	
АРХЕОЗОЙСКАЯ	Докембрий	—	1000	Примитивные многоклеточные	—
			2000	Примитивные эукариоты	
			3000	Сине-зеленые водоросли (прокариоты), бактерии	
			≈ 3500	Возникновение жизни	
			≈ 5000	Образование Земли	

защита от воздействий среды, размножение, рост, раздражимость, адаптация).

- Переход к *фотосинтезу* и *автотрофному питанию* — 3 млрд лет назад (цианобактерии, сине-зеленые водоросли).
- Образование *кислородной атмосферы Земли*, озонового слоя, кислотного состава морской воды, накопление биомассы.
- Переход от прокариот к *аэробным эукариотам* (наличие хромосом в оформленном ядре) — 1,8 млрд лет назад (простейшие подвижные одноклеточные — амебы, инфузории).
- Образование *царств растений* и *животных* (формирование различий между растительными и животными клетками).
- Возникновение *полового размножения* — около 900 млн лет назад (повышение видового разнообразия и адаптация к условиям среды).
- Появление *колониальных форм* одноклеточных жгутиковых.
- Переход от *одноклеточности* к *многоклеточности* — около 700–800 млн лет назад — *дифференциация тела* на специализированные ткани и органы (губки, кишечнополостные, плеченогие, членистоногие).
- Появление *скелета у животных* — 500 млн лет назад (внутренний скелет — позвоночник — хрящевые, костистые рыбы, амфибии и наружный скелет у беспозвоночных — насекомые).
- Развитие *нервной системы* и *рефлексов*.
- *Выход растений и животных из воды на сушу*, выработка приспособлений — 400 млн лет назад.
- *Формирование почвы*. Компактность и дифференциация тела растений, развитие корневой системы, системы транспорта веществ (сосуды вместо трахеид), древесины, водонепроницаемых покровов, примитивных листьев (псилофиты). Способы размножения и распространения (споры, семена), смена поколений в жизненном цикле (спорофит, гаметофит).
- Появление *рептилий* — 350 млн лет назад — плавающие, сухопутные и летающие динозавры.
- Возникновение *теплокровных животных* — птиц и млекопитающих, расцвет насекомых.

- Возникновение *человека.*

Таким образом, в истории развития органического мира происходила смена флоры и фауны, сопровождавшаяся такими крупными ароморфозами, как появление фотосинтеза, полового процесса, многоклеточности.

В основе эволюционного процесса лежит явление расхождения признаков — ***дивергенция***, что связано с приспособлением к местным географическим и экологическим условиям существования. Дивергировать могут виды, роды, семейства, отряды. Органы, соответствующие друг другу по строению и имеющие общее происхождение независимо от выполняемых ими функций, называются *гомологичными* (например, конечности лазающих, скачущих, плавающих, роющих млекопитающих, у растений — усики гороха, иглы барбариса, колючки кактуса (видоизмененные листья), корневища ландыша, клубни картофеля, донце репчатого лука (подземные побеги).

Конвергенция — приобретение сходного строения в одинаковых условиях существования у организмов, относящихся к разным систематическим группам. Органы, выполняющие сходные функции, но имеющие принципиально различные строение и происхождение, называются *аналогичными* (например, крылья птицы и бабочки).

Основными **правилами (законами) эволюции** являются следующие:

- ***Правило необратимости эволюции*** (Л. Доло, 1893). Эволюция — процесс необратимый, и организм не может вернуться к прежнему состоянию, осуществленному в ряде его предков.
- ***Правило прогрессирующей специализации*** (Ш. Депере, 1915). Группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации (более глубокое приспособление к более узким условиям).
- ***Правило происхождения от неспециализированных предков*** (Э. Коп, 1896). Обычно новые крупные группы берут начало от основания материнского таксона, т. е. от каких-то неспециализированных представителей исходной группы.
- ***Правило адаптивной радиации*** (Г. Осборн, 1902). Филогенез любой группы сопровождается разделением ее на

ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от некоего среднего исходного состояния.

- ***Правило чередования главных направлений эволюции*** (И.И. Шмальгаузен, А.Н. Северцов). Во всех группах арогенная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции.
- ***Правило усиления интеграции биологических систем*** (И.И. Шмальгаузен, 1961). Биологические системы в процессе эволюции становятся все более интегрированными, со все более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию.

Характеризуя основные черты эволюции живых организмов на Земле, можно отметить следующие *закономерности*: ***для растений*** — переход от гаплоидности к диплоидности, приобретение независимости процесса полового размножения от капельно-жидкой влаги, возникновение двойного оплодотворения, многоклеточность и разделение тела на корень, стебель и лист, развитие сети проводящей системы, специализация тканей, опыление с помощью насекомых, усиление защиты зародыша от неблагоприятных условий; ***для животных*** — возникновение многоклеточности и дифференциация органов и тканей, появление твердого скелета, развитие центральной нервной системы и общественного поведения в ряде групп. Накопление ряда крупных ароморфозов в процессе биологической эволюции привело к качественному скачку — социальной форме движения материи.

6.5. Доказательства эволюции органического мира

Современная наука располагает рядом фактов, свидетельствующих об эволюционном процессе, доказывающих единство происхождения и историческое развитие органического мира.

Доказательствами эволюционного процесса являются следующие факторы:

- возможность построения системы классификации (генеалогических или филогенетических деревьев) организмов (и их молекулярных структур) по принципу «кровного родства»;
- общность плана строения у родственных организмов, подтвержденная данными сравнительной морфологии, анатомии;
- общность на клеточном и биохимических уровнях (сравнительная цитология и сравнительная биохимия);
- существование *гомологии органов*, которую устанавливают на основе *критерия положения* (структуры, имеющие разную форму, занимают одинаковое положение), *критерия непрерывности* (органы, имеющие разную форму и расположенные по-разному, но связанные с общей исходной формой через промежуточные формы, наблюдаемые у родственных видов или ископаемых предков), *критерия специфического качества* (сходство по многочисленным отдельным признакам). Принцип гомологии приложим также к физиологическим, молекулярным и поведенческим признакам;
- существование онтогенетических принципов, кратким выражением которых может служить биогенетический закон Геккеля (в онтогенезе происходит рекапитуляция (повторение) филогенеза) и Бэра (в онтогенезе рекапитулируют зародышевые, а не взрослые стадии предковых форм);
- наличие рудиментарных органов и появление атавизмов;
- ископаемые остатки и «живые ископаемые»;
- данные биогеографии и экологии.

Палеонтологические доказательства эволюции. *Палеонтология* — наука об историческом развитии живой природы в течение всего геологического прошлого Земли, ископаемых животных и растениях. В осадочных породах земной коры находят остатки растений, окаменевшие стволы деревьев, отпечатки листьев, пыльцу, а также окаменевшие кости, отпечатки раковин, скелетов. Во льду вечной мерзлоты хорошо сохраняются останки вымерших животных. Найденные в геологических пластах остатки свидетельствуют о пути эволюции, пройденном предками современных растений и животных. Возраст пластов определяют по количеству продуктов распада радиоактивных элементов (за 100 млн лет от 1 кг урана остается 985 г и образуется 13 г свинца и 2 г гелия).

• *Расположение земных пластов*: наиболее простые древние — внизу (самые древние породы содержат ископаемые остатки организмов, имеющих простое строение), более сложные поздние — вверху (молодые породы содержат более разнообразные остатки с более сложным строением) — является доказательством эволюции органического мира.

• *Переходные формы* — таксоны, занимающие промежуточное положение, между крупными систематическими группами (например, современные низшие млекопитающие утконос и ехидна, подобно пресмыкающимся, откладывают яйца, имеют клоаку).

• *Древние переходные формы* — формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп. Они позволяют установить филогенез отдельных групп. Например, сеймурия (амфибии — рептилии), археоптерикс (рептилии — птицы), циногнатус (рептилии — млекопитающие), псилофиты (водоросли — наземные растения). В палеонтологической летописи часто не обнаруживаются переходные формы от одного вида к другому, что объясняется быстрым разложением мертвых организмов либо их поеданием, обнаружением только отдельных частей, либо вообще ненахождением.

Палеонтологические ряды составляются из ископаемых форм и отражают ход исторического развития вида (палеонтологические ряды для лошадей, слонов, носорогов).

Реликты — виды растений и животных, сохранившихся от древних исчезнувших организмов, характеризующиеся признаками вымерших групп. На Земле существуют виды, возникшие сотни миллионов лет назад и не изменяющиеся и в настоящее время. Например, гаттерия (древнее пресмыкающееся), кистеперая рыба латимерия (400 млн лет), гинкго (примитивная форма голосеменных), произрастающее в Японии (280 млн лет).

Биогеографические доказательства эволюции. Изучение флоры и фауны различных материков позволяет восстановить общий ход эволюционного процесса и выделить несколько *зоогеографических зон*, имеющих сходные наземные растения и животные: Голарктическая область, объединяющая Палеарктическую (Евразия) и Неоарктическую (Северная Америка) области; Неотропическая область (Южная

Америка); Эфиопская область (Африка); Индо-Малайская область (Индокитай, Малайзия, Филиппины); Австралийская область. Одна область отличается от других определенными эндемичными группами.

Эндемики — виды, роды, семейства растений или животных, распространение которых ограничено небольшой географической областью, т. е. специфическая для данной области флора или фауна. Это связано с географической изоляцией. Например, наиболее раннее отделение Австралии от южного материка Гондваны (более 120 млн лет) привело к самостоятельному развитию ряда животных (утконос, ехидна, кенгуру, коала).

Сравнительно-анатомические и морфологические доказательства эволюции. *Цитология* — наука о клетке — указывает, что все живые организмы состоят из клеток, имеющих сходный химический состав, органоиды, циклы клеточных делений и передачи генетической информации.

- *Сравнительная анатомия* — наука, устанавливающая общность строения при сравнительном изучении анатомии и морфологии групп растений и животных, показывает единство строения и происхождения живых организмов. Так, например, позвоночные животные имеют двустороннюю симметрию, общий план строения скелета, черепа, передних и задних конечностей, головного мозга и всех основных систем (нервной, пищеварительной, кровеносной и др.). У цветковых растений — единый план строения цветка. Единство происхождения подтверждается строением гомологичных органов, а также наличием рудиментов и атавизмов.
- *Гомологичные органы* — органы, сходные по строению и происхождению независимо от выполняемой функции (конечности земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих), позволяют доказать историческое родство различных видов. Различия приобретаются в ходе *дивергентной эволюции (расхождения).*
- *Адаптивная радиация* — специализация гомологичных органов у разных представителей родственной группы в соответствии с выполняемыми функциями и адаптацией к определенной среде и образу жизни (например, ротовой аппарат насекомых).

• *Аналогичные органы*, сходные по строению и выполняемым функциям, но различные по происхождению (глаза моллюсков и позвоночных, крылья насекомых и летучих мышей), свидетельствуют об однотипных приспособлениях, возникающих в эволюции при одинаковых условиях среды в результате естественного отбора. Развиваются в ходе *конвергентной эволюции (схождения)*.

• *Рудименты* — недоразвитые органы, утратившие у всей группы особей в процессе эволюции свои функции и находящиеся в стадии исчезновения (*у человека*: ушные мышцы, мышцы, поднимающие волосяной фолликул (терморегуляция), копчиковые позвонки — рудимент хвоста, аппендикс, рудимент третьего века, зубы мудрости и др.; *у удава*: остатки таза и задних конечностей; *у лошади* — грифельные косточки; *у горных гусей* — перепонки на лапах, и др.).

• *Атавизмы* — возврат к признакам предков у отдельных особей (например, хвостик, волосатость, многососковость у человека).

Эмбриологические доказательства эволюции. *Сравнительная эмбриология* — наука, изучающая зародышевое развитие организмов — доказывает, что гаметогенез (процесс образования половых клеток) сходен у всех многоклеточных организмов: все они начинают развитие из одной клетки зиготы, у всех позвоночных зародыши похожи между собой на ранних стадиях развития.

Впервые **Карл Бэр** (1828) обнаружил *структурное сходство на ранних стадиях эмбрионального развития разных групп позвоночных:* пресмыкающихся (черепаха), птиц (курица), млекопитающих (кролик). Они имеют жаберные щели, три одинаковых отдела тела (головной, туловищный, хвостовой), перепонки между пальцами. Наибольшее сходство имеют зародыши на ранних стадиях развития. Общие признаки типа формируются в ходе эмбриогенеза раньше, чем специальные. По мере развития у зародышей проявляются различия. На средних стадиях появляются особенности, характерные для каждого класса, затем отряда, рода. Только на более поздних стадиях развития формируются особенности вида (эмбрион приобретает некоторое сходство со взрослой формой). Это доказывает общность их происхождения и постепенное расхождение признаков.

Ф. Мюллер и **Э. Геккель** (1866) указали на эволюционное значение этого сходства, установили связь между индивидуальным и историческим развитием организмов и сформулировали ***биогенетический закон***, или ***закон рекапитуляции:*** онтогенез, т. е. стадии индивидуального развития организма повторяют филогенез, или историческое эволюционное развитие группы, к которой он относится.

Позднее **А.Н. Северцов** уточнил и дополнил положения биогенетического закона. В процессе онтогенеза происходит выпадение отдельных этапов исторического развития, повторение зародышевых стадий предков, а не взрослых форм, возникновение изменений, мутаций, каких не было у предков. Полезные мутации передаются по наследству и включаются в филогенез (например, сокращение числа позвонков у бесхвостых земноводных), вредные — ведут к гибели зародыша. Таким образом, онтогенез не только повторяет филогенез, но и является источником новых направлений филогенеза.

Молекулярно-генетические доказательства эволюции. *Сравнительная биохимия* и генетика устанавливают генетическую и биохимическую гомологию, т. е. сходство молекулярного состава у родственных групп организмов путем сравнительного анализа молекул гемоглобина, цитохрома и др. (аминокислотный состав сходен у человека и человекообразных обезьян), сравнительного анализа молекул ДНК (метод гибридизации), сравнительно-серологического метода (иммунологический анализ на подтверждение филогенетических связей), по количеству образующегося преципитата (осадка антиген-антитело) в сыворотке реципиента (так можно оценить степень сходства между белками сывороток от различных доноров). Универсальность генетического кода указывает на единство происхождения живых организмов на Земле.

Биологической эволюции предшествовала биохимическая эволюция, которая, по-видимому, продолжается и сейчас, хотя и не столь интенсивно, как на начальных этапах возникновения жизни, развития прокариот и появления эукариот. На продолжающуюся биологическую эволюцию накладывается этап, начавшийся с появления *человека разумного*, который относят к *социобиологической эволюции.*

6.6. Происхождение и эволюция человека

В эмбриональном периоде развития человека существуют признаки, характерные для всех представителей ***типа хордовых:*** хорда, нервная трубка на спинной стороне тела, жаберные щели в глотке. Развитие позвоночного столба, двух пар конечностей, расположение сердца на брюшной стороне тела определяют принадлежность человека к ***подтипу позвоночных***. Четырехкамерное сердце, сильно развитая кора головного мозга, теплокровность, млечные железы, наличие волос на поверхности тела свидетельствуют о принадлежности человека к ***классу млекопитающих***. Развитие плода в теле матери и питание его через плаценту — особенности, характерные для ***подкласса плацентарных***. Конечности хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), ногти на пальцах, одна пара сосков млечных желез, хорошо развитые ключицы, зубы трех типов, замена молочных зубов на постоянные в процессе онтогенеза, рождение, как правило, одного детеныша, обусловливают положение человека в ***отряде приматов***. Более частные признаки (редукция хвостового отдела позвоночника, наличие аппендикса, большое число извилин на полушариях головного мозга, четыре основных группы крови, развитие мимической мускулатуры и ряд других) позволяют отнести человека к ***надсемейству высших узконосых обезьян.***

Таким образом, **систематическое положение человека:** тип хордовые, класс млекопитающие, отряд приматы, подотряд человекообразные семейство люди, род Человек, представленный единственным видом — *человек разумный (Homo sapiens)*. В настоящее время на Земле насчитывается около 6 млрд человек.

Доказательства животного происхождения человека — научно обоснованные, полученные на большом палеонтологическом материале с применением данных сравнительной анатомии и морфологии факты сходства зародышевого развития, единого плана строения тела, скелета, мышц, одинакового положения внутренних органов и их функций у человека и наземных позвоночных. Кроме того, у человека имеются рудименты и атавизмы.

Много *общих признаков у человека* и *человекообразных обезьян:* отсутствие хвоста, возможность хождения на задних конечностях, плоские ногти на пальцах, пятипалая хватательная кисть, сходное строение зубов, наличие аппендикса, вперед направленные глаза, близость состава крови и ее групп, наличие резус-фактора, общие болезни и 90% одинаковых генов, сходство эмоций (гнев, радость, плач, ласковое отношение к детенышам). Кроме того, у обезьян хорошая память и сообразительность, они могут доставать пищу с помощью простейших орудий. *Но в то же время они не могут изготовлять эти орудия сами. Именно здесь граница между человеком и его предками.*

Человек имеет *специфические*, присущие только ему *особенности:* прямохождение, опорную стопу с сильно развитым первым пальцем, подвижную кисть руки, позвоночник с четырьмя изгибами, расположение таза под углом 60° к горизонтали, очень большой и объемистый мозг с развитой корой, крупные размеры мозгового и малые размеры лицевого отделов черепа, бинокулярное зрение, ограниченную плодовитость, плечевой сустав, допускающий движения с размахом почти до 180° и др.

В отличие от человекообразных обезьян у человека вырабатывались трудовые навыки, усовершенствовались строение и функции руки, головного мозга, речевого аппарата, развивалась мыслительная деятельность и возникла речь.

Эволюция приматов. Плацентарные млекопитающие возникли в самом конце мезозойской эры. От примитивных насекомоядных млекопитающих обособился отряд приматов. *Человекообразные обезьяны* — высшие приматы, произошедшие от парапитеков.

Около 30 млн лет назад появились *парапитеки* — небольшие животные, жившие на деревьях и питавшиеся растениями и насекомыми. Их челюсти и зубы были такими же, как у человекообразных обезьян.

Парапитеки дали два направления эволюции: *проприопитеков* (предшественников больших обезьян) и *дриопитеков* (древесных обезьян, впоследствии вымерших). ***Проприопитеки*** дали две ветви — ***гиббоны*** и ***орангутаны***. От дриопитеков пошли три ветви эволюции — к ***шимпанзе, гориллам*** и ***австралопитекам*** (предкам современного человека). *Ав-*

стралопитеки (южные обезьяны) явились прогрессивной ветвью эволюции, вершиной которой стал человек. Никакие из ныне живущих человекообразных обезьян предками человека не были.

Во второй половине палеогена в связи с начинающимися горообразовательными процессами наступило похолодание. Тропические и субтропические леса отступили на юг, появились обширные открытые пространства. В конце неогена ледники, сползавшие с гор Скандинавии, проникли далеко на юг. Обезьяны, не откочевавшие к экватору, оказавшиеся на менее залесенных территориях и перешедшие к жизни на Земле, должны были приспосабливаться к новым условиям. Произошел переход к прямохождению.

Одна из групп обезьян — ***австралопитеки***, обитавшие 10–12 млн лет назад, — дала начало ветви, ведущей к человеку. Это самые древние переходные от обезьян к человеку формы высших животных, найденные в Южной Африке и вымершие около 2 млн лет назад. Их эволюция продолжалась очень долго — 3 млн лет. От них ведет начало эволюция человека, которая длилась в целом около 5 млн лет. Общим предком всех австралопитеков является австралопитек *рамидус,* за которым последовал австралопитек *афаренсис*, давший разные направления эволюции: 1) австралопитеков — африканского, эфиопского, *робустус;* 2) человека — умелого, прямоходящего, неандертальского, *разумного.*

Они имели массу 20–50 кг и рост 120–150 см, ходили на двух ногах при выпрямленном положении тела, жили в пещерах, на безлесных пространствах. Их челюсти были слабо развиты, строение зубной системы было сходно с таковой у человека. Масса мозга составляла около 550 г, руки были свободны. Австралопитеки для защиты и добывания пищи пользовались камнями, костями животных. Они были всеядны. Есть находки, указывающие на использование ими огня. По ряду признаков австралопитеки были ближе к человеку, чем современные человекообразные обезьяны.

2–3 млн лет назад появился ***человек умелый***, более близкий к человеку, чем австралопитеки, имевший массу мозга до 750 г, умевший обрабатывать камни с целью изготовления орудий. Эволюция австралопитеков шла в направлении

прогрессивного развития прямохождения, способности к труду и совершенствования головного мозга.

Переход к новой стадии эволюции — появление ***древнейших людей***. В это же время началось использование огня, усиление общественного характера поисков добычи и защиты от хищных зверей, способности к обучению, совершенствованию руки. В процессе становления человека (табл. 6.2, рис. 6.3) условно выделяют три стадии: 1) древнейшие люди (архантропы); 2) древние люди (палеоантропы); 3) современные люди (неоантропы).

Древнейшие люди — ранняя стадия становления человека. Предками их были различные ветви вида *человек умелый*. Отдельные популяции этих людей стояли на разном уровне эволюции и находились в непримиримой борьбе, в которой побеждали более сообразительные и сильные, лучше владеющие изготовлением и применением орудий. Эти популяции побеждали и австралопитеков, и другие популяции человека умелого. Внутри популяций существовал каннибализм. Древнейшие люди объединены в один вид — *человек прямоходящий (Homo erectus)*. Быстрое расселение этого вида началось около 2 млн лет назад и продолжалось 700 тыс. лет. Совместная трудовая деятельность, стадный образ жизни привели к дальнейшему развитию мозга, размеры которого дали ученым основание предполагать, что эти люди должны были обладать настоящей, хотя и очень примитивной речью. Все эти преимущества человека послужили толчком к дальнейшему прогрессивному развитию. Различные находки останков человека этой стадии носят собственные названия: *питекантроп* (обезьяночеловек); *синантроп* (китайский человек); *гейдельбергский человек* и др. После периода максимального расцвета 600–400 тыс. лет назад эти люди быстро вымерли, дав начало новой ветви — *неандертальцам* (древним людям).

Неандертальцы — *древние люди*, предками которых были древнейшие люди. Название этого вида — *человек неандертальский (Homo sapiens neandertales)* — связано с долиной Неандерталь в Германии, где впервые были найдены останки этих людей (XIX в.). Неандертальцы жили 300–40 тыс. лет назад. По времени с эпохой неандертальцев совпала эпоха великого оледенения. Этот вид с начала своего возник-

Таблица 6.2

Основные стадии эволюции человека

Время появления признака, лет до н. э.	Распространение по планете	Стадия антропогенеза	Представители ископаемых форм	Рост, см, объем мозга, $см^3$	Признаки, характерные для людей
Более 10 млн	Индия, Африка	Отделение ветви гоминидов	*Австралопитек*	120–150, 550	Прямохождение, жизнь в скалах, саваннах, охота с использованием камней, палок, питание мясом
4,5 – 1,75 млн	Африка, Азия	Прегоминидная			
2,5 – 1,5 млн	Африка	Прегоминидная	*Человек умелый*	150, 750	Изготовление орудий
2,6 млн – 600 – 400 тыс.	Африка, Западная и Центральная Европа, Индонезия, Восточная Азия	Древнейшие люди (архантропы)	*Человек прямоходящий* (питекантроп, синантроп)	150–160, 700–1250	Поддержание огня, примитивная речь, простые формы коллективной деятельности. Жизнь стадами в пещерах
1,5 млн – 250 – 40 тыс.	Европа, Африка, Азия,	Древние люди (палеоантропы)	*Человек разумный* (неандерталец)	155–165, до 1500	Сложные формы коллективной деятельности (охота), забота о ближних, речь, использование орудий труда, усложнение технологий
Менее 40 тыс. – 10 тыс.	Европа, Африка, Азия, Австралия, Америка, Всесветное	Современные (новые) люди (неоантропы)	*Человек разумный* (кроманьонец)	до 180, около 1600	Настоящая речь, мышление, искусство, ритуалы, развитие сельского хозяйства, промышленного производства, техники, науки



Рис. 6.3. «Линейная» эволюция гоминид

новения дал две ветви эволюции: одна была представлена людьми звероподобными, очень крупными, но по строению бывшими ближе к древнейшим людям; они явились тупиковой ветвью эволюции. Люди другой ветви были меньше ростом и менее развиты физически, но по строению мозга и морфологическим признакам были ближе к современному человеку. Они жили большими стадами, у них существовало разделение труда между мужчинами (изготовление орудий труда, охота, поддержание огня, защита) и женщинами (сбор диких плодов и корней). Речь еще примитивна, но логическое мышление уже было развито. На протяжении нескольких десятков тысяч лет звероподобные неандертальцы занимали господствующее положение, и лишь 40–30 тыс. лет назад началось усиленное развитие второй ветви неандертальцев, общественно и умственно более развитых. Коллективная жизнь обеспечила этой группе неандертальцев победу над звероподобными формами и явилась прогрессивной линией эволюции, в ходе которой появились *современные люди — кроманьонцы.*

***Кроманьонцы** — первые современные люди*, относящиеся к виду *человек разумный (Homo sapiens).* Первая находка

останков была сделана на юге Франции близ местечка Кроманьон. Эти люди имели внешний вид современных людей. Важнейший вклад этих людей в историю человечества — приручение ими ряда животных и развитие земледелия, выведение культурных растений. Кроманьонцы хорошо владели речью, у них зародилось изобразительное искусство (до нас дошли наскальные рисунки, резьба по кости и камню). Начиная с кроманьонцев биологическая эволюция все больше переходит в социальную (общественную). В результате прогрессивного развития кроманьонского человека появился *современный человек* с характерными расовыми признаками.

Сравнительно недавно антропогенез представлялся в целом линейным процессом. От «обезьян» произошли австралопитеки, от них — человек умелый, от него — питекантропы (архантропы), от них — неандертальцы (палеоантропы), от них — кроманьонцы (неоантропы), т. е. современные люди. Однако сейчас в результате многочисленных новых находок стало ясно, что гоминиды были большим и разнообразным семейством, эволюция которого протекала вовсе не линейно и не однонаправленно, а с тупиковыми ветвями, мозаичным распределением признаков и множеством параллелизмов.

Современный этап эволюции человека. Расы. Все современное человечество принадлежит к одному виду — *Homo sapiens*. Единство человечества вытекает из общности происхождения, сходства строения, неограниченного скрещивания представителей различных рас и плодовитости потомства от смешанных браков. Внутри вида *Homo sapiens* выделяют три большие расы: *негроидную* (черную), *европеоидную* (белую), *монголоидную* (желтую). Каждая из них делится на малые расы. Различия между расами сводятся к особенностям цвета кожи, волос, глаз, формы носа, губ и т. д. Возникли эти различия в процессе приспособления человеческих популяций к местным природным условиям. Для современного этапа эволюции человека характерно резкое снижение роли биологических факторов, ведущее значение приобрели социальные факторы.

Расы человека — формы вида *человек разумный*, которые выделились при приспособлении кроманьонцев к различным природно-климатическим условиям земного шара. Так,

жители тропических стран, подвергающиеся действию ультрафиолетового облучения, имеют темный цвет кожи, содержащей защищающий организм пигмент меланин, и пышные курчавые волосы, создающие теплоизоляционный слой, — это люди, относящиеся к *негроидной расе*. Люди *монголоидной* расы, живущие в открытых степях с сухими горячими ветрами, имеют суженные глазные щели. У людей холодных природных зон — *европеоидная раса* — узкий и более длинный нос, чем у представителей других рас, так как при вдыхании холодного воздуха происходит его необходимое прогревание в носовых ходах. Смешение рас (метизация) происходит постоянно, особенно на границах их ареалов, поэтому возникают промежуточные типы, сглаживающие различия между расами.

Социальная эволюция — общественная эволюция, пришедшая на смену биологической эволюции человека. В социальной эволюции человека выделяют три этапа. *Первый* — создание искусства как своеобразной формы познания и отображения мира (наскальные рисунки). *Второй* — приручение животных и развитие земледелия. В результате этих изменений человек начал осуществлять некоторый контроль над средой обитания. *Третий* — научно-техническая революция, начавшаяся с эпохи Возрождения (XV в.) и продолжающаяся до наших дней. За это время человек расселился по всей планете и проник в ближайший космос. Биосфера Земли, населенная людьми, превратилась в ноосферу — сферу разумной деятельности человека.

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 6

1. Домовая мышь — млекопитающее рода Мыши. Исходный ареал — Северная Африка, тропики и субтропики Евразии; вслед за человеком распространилась повсеместно. В естественных условиях питается семенами. Ведёт ночной и сумеречный образ жизни. В помете обычно рождается от 5 до 7 детенышей. Какие критерии вида описаны в тексте? Ответ поясните.

1) географический критерий — ареал;
2) экологический критерий — особенности питания, изменение активности в течение суток;
3) физиологический критерий — число детенышей в помете.

2. *Найдите ошибки в приведенном тексте. Укажите номера предложений, в которых они сделаны, объясните их.*

1. Популяция представляет собой совокупность свободно скрещивающихся особей разных видов, длительное время населяющих общую территорию. 2. Основными групповыми характеристиками популяции являются численность, плотность, возрастная, половая и пространственная структуры. 3. Совокупность всех генов популяции называется генофондом. 4. Популяция является структурной единицей живой природы. 5. Численность популяции всегда стабильна.

Ошибки допущены в предложениях:
1) 1 — популяция представляет собой совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, длительное время населяющих общую территорию популяции;
2) 4 — популяция является структурной единицей вида;
3) 5 — численность популяций может изменяться в разные сезоны и годы.

3. Чем характеризуется географический способ видообразования?
1) расширением ареала вида;
2) возникновением географических или иных преград;
3) изоляцией популяций вида в связи с разрывом ареала и изменением их генофонда.

4. Какова роль движущих сил эволюции в формировании приспособленности организмов?
1) благодаря мутациям и размножению популяция становится неоднородной;
2) в популяции происходит борьба за существование, которая обостряет взаимоотношения особей;
3) на популяцию действует естественный отбор, который сохраняет особи с полезными наследственными изменениями к жизни в определённых условиях, обеспечивая их приспособленность к среде.

5. Назовите тип защитной окраски от врагов у самок открыто гнездящихся птиц. Объясните её значение и относительный характер.
1) тип покровительственной окраски — маскировка;
2) самки, неподвижно сидящие на гнезде во время насиживания, практически неотличимы от окружающего фона;
3) при движении или изменении фона они становятся заметными для хищников.

6. Пчеловидные мухи, не имеющие жалящего аппарата, по внешнему виду сходны с пчелами. Объясните на основе эволюционной теории возникновение мимикрии у этих насекомых.

1) мимикрия — подражание не защищенных организмов одного вида более защищенным организмам другого вида. У насекомых разных видов возникают сходные мутации по внешним признакам (окраска, форма тела);
2) особи с признаками, усиливающими их сходство с защищенными насекомыми, имели больше возможностей выжить в борьбе за существование;
3) в результате естественного отбора насекомые, мимикрирующие под защищенных пчел, в меньшей степени склевываются птицами.

7. Почему к биологическому прогрессу может привести не только ароморфоз, но и идиоадаптация и дегенерация? Приведите не менее трёх доказательств.

Все пути эволюции могут способствовать:

1) расширению ареала и образованию новых популяций организмов;
2) возникновению новых групп и увеличению их численности;
3) освоению новых сред и формированию приспособлений.

8. На примере паразитических ленточных червей докажите, что они развиваются по пути биологического прогресса. Приведите доказательств.

1) многообразие видов;
2) высокая степень приспособленности к обитанию в различных организмах (наличие крючков, присосок, устойчивость к перевариванию и др.);
3) большая численность, обусловленная высоким уровнем плодовитости;
4) широкий ареал связан с миграцией организмов хозяев (основного и промежуточных).

9. Объясните, почему биологический регресс часто ведёт к вымиранию видов.

1) для биологического регресса характерно сокращение численности вида
2) результатом является сужение ареала вида
3) уменьшение биологического разнообразия вида, что может привести к его вымиранию

10. Обоснуйте принадлежность человека к типу Хордовые на основе его эмбрионального развития.

1) у эмбриона закладывается хорда, которая затем замещается позвоночником;

2) у эмбриона над хордой развивается нервная трубка;
3) у эмбриона в переднем конце пищеварительной трубки (глотке) закладываются жаберные щели.

11. Какие признаки в строении тела являются общими только для человека и человекообразных обезьян?

1) наличие ногтей вместо когтей;
2) наличие копчика и отсутствие хвоста;
3) одинаковая зубная система;
4) сходная форма ушей, лицо без сплошного волосяного покрова.

12. Среди палеонтологических доказательств эволюции важную роль играет обнаружение остатков переходных форм и палеонтологических (филогенетических) рядов. В чём состоит сущность (объясните значение) этих доказательств. Приведите их примеры.

1) переходными формами называют палеонтологические находки, которые несут в себе черты организации, свидетельствующие о совмещении в данном организме признаков древней исходной и молодой новой групп организмов;
2) примеры: переходная форма между пресмыкающимися и млекопитающими — зверозубая рептилия, между пресмыкающимися и птицами — археоптерикс и др.;
3) палеонтологические (филогенетические) ряды демонстрируют ископаемые формы, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие постепенный ход эволюционного процесса;
4) примеры: палеонтологические (филогенетические) эволюционные ряды построены для лошадей, слонов, моллюсков и др.

Раздел 7. ЭКОСИСТЕМЫ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

Экология — наука, изучающая закономерности взаимоотношений организмов друг с другом и окружающей средой, образ жизни животных и растений, их продуктивность, изменение численности, видовой состав. Изначально термин «экология» был предложен Э. Геккелем в 1866 г., позже — Ю. Одумом в 1975 г.

Разделы современной экологии представлены на рис. 7.1. Структура классической биоэкологии включает *аутэкологию* (экологию отдельных организмов), *демэкологию* (экологию популяций и видов), *синэкологию* (экологию сообществ организмов).

Биоэкология — наука о взаимодействии организмов с окружающей средой. Один из ее подразделов — ***аутэкология*** изучает взаимодействие *видов* с окружающей средой. Например, по отношению к виду птенцов белоголового орлана, аутэкология изучает ареал распространения вида, его экологическую нишу: в каких пределах температуры, влажности, скоростей ветра живет орлан, чем он питается, где гнездится, экологические факторы — паразиты, хищники, жертвы, как происходит динамика популяции, адаптация к окружающей среде и т. д. Другой подраздел — ***синэкология*** — изучает закономерности образования *сообществ,* а также взаимодействие этих сообществ с окружающей средой. Например, астраханская степь, в которой живет орлан. Синэкология изучает вопросы объединения разных видов в общую экосистему — *биогеоценоз*, пищевые цепи (как по этим цепям движется энергия), трофические пирамиды (как вещество и энергия движутся по цепям), потоки энергии и круговороты веществ в экосистемах.

БИОЭКОЛОГИЯ
(взаимодействие организмов с окружающей средой)

АУТЭКОЛОГИЯ
(взаимодействие видов с окружающей средой)

СИНЭКОЛОГИЯ
(закономерности образования сообществ и их взаимодействие с окружающей средой)

СОЦИОЭКОЛОГИЯ
(взаимодействие общества с окружающей средой)

ЭКОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА
(влияние окружающей среды на здоровье и жизнедеятельность человека как биологического вида)

СОЦИОГЕОЭКОЛОГИЯ
(взаимодействие цивилизации, создаваемых ею продуктов и систем с окружающей средой)



Ареал, экологическая ниша, экологические факторы, популяция, адаптация



Экосистема (биогеоценоз), пищевые цепи, трофические пирамиды, поток энергии, круговорот веществ



Комфортность среды, ядовитые, токсичные вещества, заболеваемость, системы жизнеобеспечения



Загрязнение среды, деградация экосистем, экологические кризисы, устойчивое развитие, ресурс-менеджмент, политэкология

Рис. 7.1. Разделы экологии

Социоэкология изучает взаимодействие человеческого общества с окружающей средой. Первый подраздел — ***экология человека*** — изучает влияние окружающей среды на здоровье и жизнедеятельность человека как биологического вида, а конкретно комфортность среды для человека, влияние ядовитых и токсичных веществ, заболеваемость, системы жизнеобеспечения и т. д. Второй подраздел — ***социо-*** или ***геоэкология*** — изучает взаимодействие цивилизаций, создаваемых ею систем, с окружающей средой, а конкретно загрязнение среды, деградацию экосистем, экологические кризисы, проблемы устойчивого развития и т. д. Например, поле, на котором выращивают бахчевые культуры, используется три-четыре года, после чего оно становится непригодным.

В сферу социоэкологии входят следующие вопросы: влияние природных факторов на развитие цивилизации, человеческой деятельности на окружающую среду, деградация окружающей среды, загрязнение и др., закономерности ресурсопользования и управление ресурсами, экологические угрозы, кризисы, устойчивое развитие: правила и способы перехода, экономическая и внеэкономическая оценка стоимости природных ресурсов, ренатурализация и рекультивация нарушенных экосистем, правила сохранения природных экосистем и биоразнообразия.

Прикладная экология разрабатывает техники, технологии и методы для минимизации воздействия человека на среду, контроля за ее состоянием, управления средой, охраны природы и рационального природопользования, систем жизнеобеспечения и др.

В экологии выделяют также *экологию различных систематических групп* (экология грибов, растений, млекопитающих и т. д.), сред жизни (суши, почвы, моря и т. п.), эволюционную экологию (связь эволюции видов и сопутствующих экологических условий), ряд прикладных направлений (медицинская, сельскохозяйственная экология, эколого-экономические науки).

7.1. Экологические факторы

Экологические факторы — элементы среды, оказывающие влияние на организмы, в ответ на которые организмы реагируют приспособительными реакциями. По природе различают: 1) неорганические, или ***абиотические факторы:*** температура, свет, вода, воздух, ветер, соленость и плотность среды, ионизирующие излучения; 2) ***биотические факторы***, связанные с совместным обитанием, взаимным влиянием животных и растений друг на друга; 3) ***антропогенные факторы*** — воздействия человека, человеческой деятельности на природу; по размаху и глобальности своего воздействия они приближаются к геологическим силам.

Каждый из экологических факторов *незаменим.* Так, недостаток тепла нельзя заменить обилием света, минеральные элементы, необходимые для питания растений, — водой.

Интенсивность воздействия различных экологических факторов на популяцию в целом называется *правилом оптимума* и описывается графически (рис. 7.2).

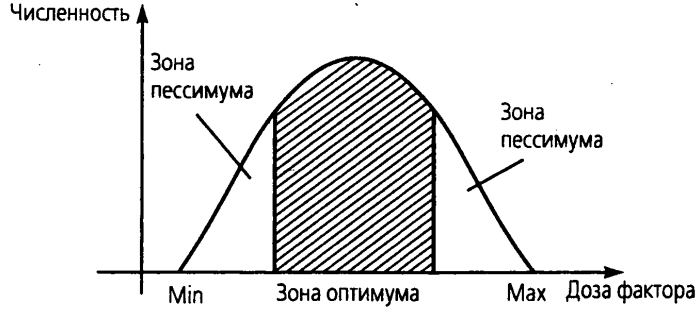


Рис. 7.2. Воздействие экологического фактора на организмы

По оси ординат откладывается численность популяции в зависимости от дозы того или иного фактора (ось абсцисс). Выделяют оптимальные дозы фактора и дозы действия фактора, при которых происходит угнетение жизнедеятельности данного организма. На графике это соответствует пяти зонам: *зона оптимума*, справа и слева от нее *зоны пессимума* (от границы зоны оптимума до max или min) и *летальные зоны* (находящиеся за пределами max и min), в которых численность популяции равна 0. Интенсивность фактора, наи-

более благоприятную для жизнедеятельности, называют *оптимальной,* или *оптимумом.* Границы, за которыми существование организма невозможно, называют *нижним* и *верхним пределами выносливости.*

Эврибионты — организмы, проживающие в различных условиях среды (выносят широкий диапазон колебаний фактора), ***стенобионты*** — организмы, требующие строго определенных условий существования (узкий диапазон колебаний фактора).

При комплексном воздействии различных факторов на организмы *лимитирующим (ограничивающим развитие организмов) фактором* является фактор, находящийся в недостатке или избытке. Образно это положение помогает представить так называемая «бочка Либиха» (рис. 7.3). Представьте себе бочку, в которой деревянные рейки по бокам имеют разную высоту. Понятно, какой бы высоты ни были остальные рейки, но налить воды в бочку можно ровно столько, какова длина самой короткой рейки.

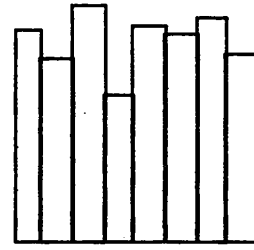


Рис. 7.3. «Бочка Либиха» — образно демонстрирует роль лимитирующих факторов

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ. ***Солнечное излучение*** служит основным источником энергии для всех процессов, происходящих на Земле. Биологическое действие света разнообразно и обусловлено его спектральным составом, интенсивностью, периодичностью освещения.

В спектре солнечного излучения выделяют ультрафиолетовые (УФ), видимые и инфракрасные лучи. УФ-лучи с длиной волны 0,29 мкм губительны для всего живого, задерживаются озоновым слоем атмосферы. Более длинные УФ-лучи (0,3–0,4 мкм) обладают высокой химической активностью, необходимы для синтеза витамина D, пигмента кожи меланина. Видимые лучи (0,4–0,75 мкм) имеют особенно большое значение для организмов: фотосинтез у растений, фотопериодизм у всех организмов. Инфракрасные лучи (более 0,75 мкм) — важный источник тепловой энергии.

По отношению к свету выделяют следующие *экологические группы растений*: гелиофиты (светолюбивые), сциофиты

(тенелюбивые) и теневыносливые (факультативные гелиофиты). ***Гелиофиты*** — световые растения, обитатели открытых мест обитания: лугов, степей, верхних ярусов лесов, ранневесенние, многие культурные растения. Характеризуются следующими признаками: мелкие размеры листьев; встречается сезонный диморфизм: весной листья мелкие, летом — крупнее; листья располагаются под большим углом, иногда почти вертикально; листовая пластинка блестящая или густо опушенная; образуют разряженные насаждения. ***Сциофиты*** не выносят сильного света. Места обитания: нижние затемненные ярусы; обитатели глубоких слоев водоемов. Прежде всего это растения, растущие под пологом леса (кислица, костынь, сныть). Характеризуются следующими признаками: листья крупные, нежные, темно-зеленого цвета, подвижные; характерна так называемая *листовая мозаика* (особое расположение листьев, при котором они не заслоняют друг друга). ***Теневыносливые*** по своим признакам занимают промежуточное положение. Часто хорошо развиваются в условиях нормального освещения, но могут при этом переносить и затемнение.

Температура — важный фактор, влияющий на жизненно важные процессы организмов: рост, развитие, размножение, дыхание, фотосинтез и др. Оптимальная температура зависит от условий обитания вида; для большинства наземных животных и растений — 15–30 °С. Организмы с непостоянной температурой тела — *холоднокровные (пойкилотермные).* Интенсивность их физиологических процессов зависит от температуры среды. Эти организмы имеют приспособления от перегрева (кожные покровы, устьица). У растений и животных (особенно холоднокровных животных) повышение температуры тела вызывает ускорение всех биохимических и физиологических процессов. Так, при повышении температуры сокращается время, необходимое для прохождения отдельных стадий развития (рис. 7.4). Например,

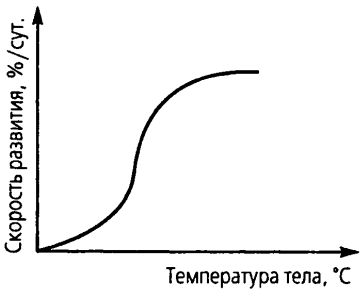


Рис. 7.4. Зависимость скорости развития организмов от температуры

для развития гусениц бабочки-капустницы от яйца до куколки при температуре 10 °С требуется 100 суток, а при 26–10 °С — только 10 суток.

Теплокровные животные (гомойотермные) — птицы и млекопитающие — имеют наиболее совершенную терморегуляцию (за счет четырехкамерного сердца, обмена веществ и др.), что обеспечивает им существование независимо от температурных условий среды и расселение по всему земному шару.

Температурный режим, связанный с географической широтой и другими факторами, определяет границы распространения видов. Пределы выносливости организмов к температурам различны. +70—90 °С выносят водоросли горячих источников. Некоторые бактерии способны развиваться в кратерах вулканов. Сухие семена переносят температуры, близкие к абсолютному нулю. Некоторые древесные растения могут переносить температуры -60—70 °С. В полярных льдах есть виды водорослей, которые существуют при температуре около 0 °С.

Тепло для растений может выступать формообразующим фактором. Так, при недостатке тепла у высокогорных видов возникает форма «подушки», внутри которой создается более теплый микроклимат; у обитателей тундры возникают стелющиеся, или шпалерные, и карликовые формы. По отношению к теплу выделяют следующие *экологические группы:* эвритермные и стенотермные организмы; термофилы и криофилы (теплолюбивые и холодолюбивые).

По степени адаптации к условиям дефицита тепла различают *нехолодостойкие* (гибнут при температуре замерзания воды из-за инактивации ферментов), *неморозостойкие* (гибнут, если в клетках начинают образовываться кристаллики льда; поэтому основной адаптацией является накопление сахаров и других веществ при понижении температуры), *морозостойкие* (например, переохлажденное состояние холодноводных рыб поддерживается накоплением в жидкостях тела так называемых *биологических антифризов* — гликопротеидов, понижающих точку замерзания).

По степени адаптации к повышенным температурам выделяют *нежаростойкие* виды (повреждаются при температуре +30–40 °С); *жаровыносливые* (выносят +50—60 °С);

жароустойчивые (термофильные бактерии, сине-зеленые водоросли).

Вода — непременный компонент живого, важный климатический фактор, так как служит главным средством регуляции температуры на поверхности Земли. Приспособленность к переживанию при недостатке влаги ярко выражена у обитателей засушливых степей и пустынь (видоизмененные листья-колючки, хорошо развита корневая система, высокое осмотическое давление). Некоторые растения (агава, очиток, молодило) имеют мясистые листья и стебли и способны долго удерживать воду. Другие растения (тюльпаны, маки, гусиный лук и др.) успевают вырасти и отцвести за короткий весенний срок, когда в почве еще достаточно влаги. Большое приспособительное значение имеет способность этих растений погружаться в состояние глубокого физиологического покоя.

Сезонные изменения внешних условий связаны с изменением важнейших факторов жизни — температуры, освещения, влажности. Обитатели умеренных широт характеризуются проявлением *сезонных циклов развития.* Весной при повышении температуры и освещения наблюдается активная жизнедеятельность организмов: растут и зацветают растения, прилетают птицы и т. д. Летом созревают семена растений, большинство животных дают потомство. Осенью начинается подготовка организмов к неблагоприятным зимним условиям: у растений откладываются питательные вещества, у животных происходит линька и т. д. Зимой при пониженной температуре наступает глубокий покой. Это явление особенно присуще растениям и некоторым животным.

Каждый организм имеет определенные приспособления к перенесению пониженных температур. Причем морозостойкость растений и насекомых усиливается в течение зимы — *холодное закаливание.* Глубокое охлаждение вызывает временную обратимую остановку жизнедеятельности — *анабиоз.* У птиц и млекопитающих состояние полного анабиоза не наступает, так как они не приспособлены к переохлаждению. У них выработались другие приспособления к перенесению зимнего времени года (сезонные миграции и др.).

В регуляции сезонных циклов у большинства растений и животных главная роль принадлежит изменениям продол-

жительности дня и ночи. Реакция на продолжительность светового периода суток — *фотопериодизм* — общее, важное приспособление, регулирующее сезонные явления у самых различных организмов. Изменение длины дня всегда тесно связано с годовым ходом температуры и предшествует ее изменению. В течение года длина дня изменяется строго закономерно.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ — взаимное влияние животных, растений, микроорганизмов друг на друга. ***Симбиоз*** — сожительство организмов разных видов, приносящее пользу хотя бы одному из них. Симбиоз — полезные неразделимые связи видов. Организмы, входящие в симбиоз, приспособлены к совместному существованию и не могут жить отдельно (не выдерживают конкуренции). Различают следующие формы симбиоза:

- *Мутуализм* — обоюдовыгодное сожительство разных видов, приносящее взаимную пользу (например, клубеньковые азотфиксирующие бактерии, поселяющиеся на корнях бобовых, гифы грибов, образующие микоризу с корнями высших растений, лишайники).
- *Синойкия (квартирантство)* — сожительство, при котором особь одного вида использует особь другого вида как жилище, не принося ни пользы, ни вреда (например, некоторые рыбы откладывают икринки в полость моллюсков).
- *Комменсализм (нахлебничество)* — совместное сожительство организмов разных видов, при котором один организм использует другой как жилище и источник питания, но не причиняет вреда партнеру, т. е. одностороннее использование одного вида другим без вреда.
- *Протокооперация* — полезное сосуществование (раки-отшельники и многощетинковые кольчатые черви).

Антибиоз — вредное сожительство. Выделяют следующие формы антибиоза:

- *Конкуренция* — взаимоотношения между организмами одного или разных видов за пищевые ресурсы, убежище, половых партнеров и т. д. (копытные африканских саванн по-разному используют пастбищный корм).
- *Хищничество* — способ добывания пищи и питания животных (реже растений), при котором они ловят, умерщвляют и поедают других животных, используя для этого все-

возможные приспособления и охотничье поведение (змеи охотятся на амфибий, птиц, *каннибализм*), взаимоотношения типа хищник — жертва.

- *Паразитизм* — форма межвидовых отношений, когда один организм (паразит) живет за счет особи другого вида (хозяина) и тесно связан с ним в жизненном цикле. Паразиты питаются соками тела, тканями или переваренной пищей своих хозяев, многократно без умерщвления (в противоположность хищничеству) используют организмы другого вида как место и источник питания (аскариды, вши, клопы, паразиты растений — росянка, венерина мухоловка) (рис. 7.5).

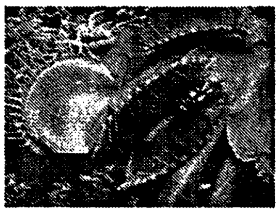



Рис. 7.5. Листья насекомоядных растений

Нейтрализм — совместнообитающие на одной территории организмы не влияют друг на друга (белки и лоси в лесу).

Выделяют также 4 типа межвидовых отношений:

- *Трофические связи* возникают, когда один вид питается живыми особями, мертвыми остатками или продуктами жизнедеятельности другого вида (стрекозы — насекомыми, пчелы — нектаром).
- *Топические связи* — физическое или химическое изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого — заключаются в создании одним видом среды или формировании субстрата для другого вида (растительность создает микроклимат для жизни обитателей леса).
- *Форические связи* — участие одного вида в распространении другого (животные переносят семена, споры, пыльцу растений и более мелких животных).
- *Фабрические связи* — отношения, в которые вступает вид, используя для своих сооружений продукты выделения,

мертвые остатки или живых особей другого вида (постройка гнезд птицами).

Экологическая ниша вида — положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза, комплекс его биоценотических связей и требований к абиотическим факторам среды. Экологическая ниша — это не просто местообитание вида (что зависит от абиотических факторов среды), но и его биоценотическое окружение.

В природе виды животных и растений распределяются не случайно, они всегда образуют определенные, сравнительно постоянные комплексы — *сообщества*.

АНТРОПОГЕННЫЙ ФАКТОР — воздействие человека на организмы через изменение их среды обитания как в прошлом, так и в настоящем, случайно или планомерно (вырубка леса, сбор полезных и уничтожение вредных растений, возделывание сельскохозяйственных культур, разведение и отстрел животных, загрязнение атмосферы и воды). Деятельность человека приводит к изменению природы как среды обитания всех живых организмов.

СРЕДА ЖИЗНИ — это часть природы, в которой живут организмы: *вода, воздух, почва, организм*. Организмы могут обитать в одной среде (рыбы — в воде), в двух (наземные растения — в воздухе и почве) и даже в трех средах (прибрежные водные растения — в почве, воде и воздухе). Некоторые организмы периодически переходят из одной среды в другую (насекомые с водными личинками, земноводные). При паразитическом образе жизни среда жизни паразита — другой организм.

Водная среда жизни. Вода — первичная среда для живых существ, поскольку именно в ней зародилась жизнь. Большинство организмов не способны к активной жизнедеятельности без поступления воды в организм или по крайней мере без сохранения определенного содержания жидкости внутри организма. Внутренняя среда организма, в которой происходят основные физиологические процессы, очевидно, по-прежнему сохраняет черты той среды, в которой происходила эволюция первых организмов. Так, содержание солей в крови человека (поддерживаемое на относительно постоянном уровне) близко к таковому в океанической воде. Свойства водной океанической среды во многом определили

химико-физическую эволюцию всех форм жизни. Главной отличительной особенностью водной среды является ее *относительная стабильность* (амплитуда сезонных или суточных колебаний температуры в водной среде намного меньше, чем в наземно-воздушной). Рельеф дна, различие условий на разных глубинах, наличие коралловых рифов и прочее создают разнообразие условий в водной среде.

Особенности водной среды проистекают из физико-химических свойств воды. Так, большое экологическое значение имеют высокая плотность и вязкость воды. Удельная масса воды соизмерима с таковой у тела живых организмов. Плотность воды примерно в 1000 раз выше плотности воздуха. Поэтому водные организмы (особенно активно движущиеся) сталкиваются с большой силой гидродинамического сопротивления. Эволюция многих групп водных животных по этой причине шла в направлении формирования формы тела и типов движения, снижающих лобовое сопротивление, что приводило к снижению энергозатрат на плавание. Так, обтекаемая форма тела встречается у представителей различных групп организмов, обитающих в воде, — дельфинов (млекопитающих), костистых и хрящевых рыб.

Высокая плотность воды является также причиной того, что механические колебания (вибрации) хорошо распространяются в водной среде. Это имело важное значение в эволюции органов чувств, ориентации в пространстве и коммуникации между водными обитателями. Вчетверо большая, чем в воздухе, скорость звука в водной среде определяет более высокую частоту эхолокационных сигналов.

В связи с высокой плотностью водной среды ее обитатели лишены обязательной связи с субстратом, которая характерна для наземных форм и связана с силами гравитации. Поэтому есть целая группа водных организмов (как растений, так и животных), существующих без обязательной связи с дном или другим субстратом, «парящих» в водной толще. Электропроводность открыла возможность эволюционного формирования электрических органов чувств, обороны и нападения.

Наземно-воздушная среда жизни характеризуется огромным разнообразием условий существования, экологических ниш и заселяющих их организмов. Важно отметить, что

организмы играют первостепенную роль в формировании условий наземно-воздушной среды жизни, и прежде всего газового состава атмосферы. Практически весь кислород земной атмосферы имеет биогенное происхожение.

Основными особенностями наземно-воздушной среды являются большая амплитуда изменения экологических факторов, *неоднородность среды*, действие сил земного тяготения, низкая плотность воздуха. Комплекс физико-географических и климатических факторов, свойственных определенной природной зоне, приводит к эволюционному становлению морфофизиологических адаптаций организмов к жизни в этих условиях, многообразию форм жизни.

Высокое содержание кислорода в атмосфере (около 21 %) определяет возможность формирования высокого (энергетического) уровня *обмена веществ*.

Атмосферный воздух отличается низкой и изменчивой влажностью. Это обстоятельство во многом лимитировало (ограничивало) возможности освоения наземно-воздушной среды, а также направляло эволюцию водно-солевого обмена и структуры органов дыхания.

Почва как среда жизни является результатом деятельности живых организмов. Заселявшие наземно-воздушную среду организмы приводили к возникновению почвы как уникальной среды обитания. Почва представляет собой сложную систему, включающую *твердую фазу* (минеральные частицы), *жидкую* (почвенная влага) и *газообразную*. Соотношение этих трех фаз и определяет особенности почвы как среды жизни. Важной особенностью почвы является также наличие определенного количества органического вещества. Оно образуется в результате отмирания организмов и входит в состав их экскретов (выделений).

Условия почвенной среды обитания определяют такие свойства почвы, как аэрация (т. е. насыщенность воздухом), влажность (присутствие влаги), теплоемкость и термический режим (суточный, сезонный, разногодичный ход температур). Термический режим по сравнению с наземно-воздушной средой более консервативный, особенно на большой глубине. В целом почва отличается довольно устойчивыми условиями жизни. Вертикальные различия характерны и для

других свойств почвы, например, проникновение света зависит от глубины.

Почвенная среда занимает промежуточное положение между водной и наземно-воздушной средами. В почве возможно обитание организмов, обладающих как водным, так и воздушным типом дыхания. Вертикальный градиент проникновения света в почве еще более выражен, чем в воде. Микроорганизмы встречаются по всей толще почвы, а растения (в первую очередь корневые системы) связаны с наружными горизонтами. Для почвенных организмов характерны специфические органы и типы движения (роющие конечности у млекопитающих; способность к изменению толщины тела; наличие специализированных головных капсул у некоторых видов); формы тела (округлая, вольковатая, червеобразная); прочные и гибкие покровы; редукция глаз и исчезновение пигментов. Среди почвенных обитателей широко развита сапрофагия — поедание трупов других животных, гниющих остатков и т. д.

Организм как среда обитания. Живой организм может также служить средой обитания для паразитов и симбионтов. Например, человеческий организм является средой обитания для огромного числа различных симбионтов (микрофлора кишечника), а нередко и паразитов (плоские и круглые черви, простейшие).

Организм как среда обитания характеризуется определенным постоянством (гомеостазом). В то же время некоторые виды паразитов вынуждены противостоять агрессивной среде организма (например, агрессивной среде желудочно-кишечного тракта) и иммунной системе. Организм, как правило, обеспечивает паразитов и симбионтов питательными веществами, находящимися в доступной форме и не требующими дальнейшего пищеварения и переработки. Поэтому у большинства паразитов наблюдается упрощенное строение (редукция) органов пищеварения. Стратегия их выживания направлена на оставление как можно большего числа потомков, формирование защитных механизмов и приспособлений к распространению.

7.2. Популяции. Структура и динамика численности

Каждый вид на Земле занимает определенный ***ареал***, так как он способен существовать лишь в определенных условиях среды. Однако условия обитания в рамках ареала одного вида могут существенно отличаться, что приводит к распаду вида на элементарные группировки особей — популяции.

Популяция — совокупность особей одного вида, занимающих обособленную территорию в пределах ареала вида (с относительно однородными условиями обитания), свободно скрещивающихся друг с другом (имеющих общий генофонд) и изолированных от других популяций данного вида, обладающих всеми необходимыми условиями для поддержания своей стабильности длительное время в меняющихся условиях среды. Важнейшими характеристиками популяции являются ее *структура (возрастной, половой состав)* и *динамика численности.*

Под ***демографической структурой*** популяции понимают ее половой и возрастной состав. ***Пространственная структура*** популяции — это особенности размещения особей популяции в пространстве.

Возрастная структура популяции связана с соотношением особей различных возрастов в популяции. Особи одного возраста объединяют в когорты — возрастные группы.

В возрастной структуре популяций растений выделяют следующие периоды: *латентный* — состояние семени; *прегенеративный* (включает состояния проростка, ювенильного растения, имматурного и виргинильного растений); *генеративный* (обычно подразделяется на три подпериода — молодые, зрелые и старые генеративные особи); *постгенеративный* (включает состояния субсенильного, сенильного растений и фазу отмирания). Принадлежность к определенному возрастному состоянию определяется по *биологическому возрасту* — степени выраженности определенных морфологических (например, степень расчлененности сложного листа) и физиологических (например, способность дать потомство) признаков.

В популяциях животных также можно выделить различные возрастные стадии. Например, насекомые, развивающиеся с полным метаморфозом, проходят стадии яйца, личинки, куколки, имаго (взрослого насекомого).

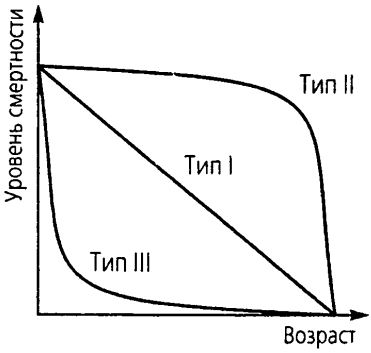


Рис. 7.6. Кривые выживания

Характер возрастной структуры популяции зависит от типа *кривой выживания*, свойственной данной популяции. Кривая выживания отражает уровень смертности в различных возрастных группах (рис. 7.6) и представляет собой снижающуюся линию (см. рис. 7.6, тип I). Если уровень смертности не зависит от возраста особей, отмирание особей происходит в данном типе равномерно, коэффициент смертности остается постоянным на протяжении всей жизни. Такая кривая выживания свойственна видам, развитие которых происходит без метаморфоза при достаточной устойчивости рождающегося потомства. Этот тип принято называть *типом гидры* — для нее свойственна кривая выживания, приближающаяся к прямой линии.

У видов, для которых роль внешних факторов в смертности невелика, кривая выживания характеризуется небольшим понижением до определенного возраста, после которого происходит резкое падение вследствие естественной (физиологической) смертности (тип II). Близкий к этому типу характер кривой выживания свойствен *человеку* (хотя кривая выживания человека несколько более пологая и является чем-то средним между типами I и II). Этот тип носит название *типа дрозофилы:* именно его демонстрируют дрозофилы в лабораторных условиях (не поедаемые хищниками).

Для очень многих видов характерна высокая смертность на ранних стадиях онтогенеза. У таких видов кривая выживания характеризуется резким падением в области младших возрастов. Особи, пережившие «критический» возраст, де-

монстрируют низкую смертность и доживают до старших возрастов. Тип носит название *типа устрицы* (тип III).

Половая структура популяции — соотношение полов имеет прямое отношение к воспроизводству популяции и ее устойчивости. Выделяют первичное, вторичное и третичное соотношение полов в популяции. *Первичное соотношение полов* определяется генетическими механизмами — равномерностью расхождения половых хромосом. Например, у человека XY-хромосомы определяют развитие мужского пола, а XX — женского. В этом случае первичное соотношение полов 1 : 1, т. е. равновероятно. *Вторичное соотношение полов* — это соотношение полов на момент рождения (среди новорожденных). Оно может существенно отличаться от первичного по целому ряду причин: избирательность яйцеклеток к сперматозоидам, несущим X- или Y-хромосому, неодинаковой способностью таких сперматозоидов к оплодотворению, различными внешними факторами. Например, зоологами описано влияние температуры на вторичное соотношение полов у рептилий. Аналогичная закономерность характерна и для некоторых насекомых. Так, у муравьев оплодотворение обеспечивается при температуре выше 20 °C, а при более низких температурах откладываются неоплодотворенные яйца. Из последних вылупляются самцы, а из оплодотворенных — преимущественно самки. *Третичное соотношение полов* — соотношение полов среди взрослых животных.

Пространственная структура популяции отражает характер размещения особей в пространстве. Выделяют три основных типа распределения особей в пространстве: единообразное, или *равномерное* (особи размещены в пространстве равномерно, на одинаковых расстояниях друг от друга); конгрегационное, или *мозаичное* («пятнистое», особи размещаются в обособленных скоплениях), и случайное, или *диффузное* (особи распределены в пространстве случайным образом).

Равномерное распределение встречается в природе редко и чаще всего вызвано острой внутривидовой конкуренцией (например, у хищных рыб). Случайное распределение можно наблюдать только в однородной среде и только у видов, которые не обнаруживают никакого стремления к объ-

единению в группы (например, у жука в муке). Распределение группами встречается намного чаще. Оно связано с особенностями микросреды или поведения животных.

Численность популяции обозначается буквой N. Отношение прироста N к единице времени dN / dt выражает *мгновенную скорость изменения численности популяции*, т. е. изменение численности в момент времени t. Прирост популяции зависит от двух факторов — *рождаемости* и *смертности* при условии отсутствия эмиграции и иммиграции (такая популяция называется *изолированной*). Разность рождаемости b и смертности d и представляет собой *коэффициент прироста изолированной популяции*:

$$\mathbf{r = b - d.}$$

Различают *максимальную мгновенную скорость прироста популяции* r_{max} и *фактическую скорость увеличения популяции* r_a. При воображаемых идеальных условиях, когда рождаемость максимальна, а смертность минимальна, r_a достигает наибольшей величины — r_{max}. Если бы скорость прироста оставалась постоянной, то рост численности популяции происходил бы по экспоненте

$$\mathbf{dN / dt = rN;\ N_t = N_0 e^{rt},}$$

где N_t — численность популяции в момент времени t; N_0 — начальная численность популяции; r — скорость прироста (в расчете на одну особь); e — основание натурального логарифма. Такая *экспоненциальная зависимость* (рис. 7.7, кривая I) называется биотическим потенциалом и отражает потенциальную численность, которую могла бы иметь популяция в случае отсутствия различных ограничивающих ее рост факторов (потенциальная способность живых организмов увеличивать свою численность в геометрической прогрессии).

Однако в естественных условиях обычно наблюдается иная зависимость численности популяции от времени — *S-образный логистический рост* (рис. 7.7, кривая II). По достижении какого-то предела график выходит на плато, численность стабилизируется и испытывает только сезонные и разногодичные флуктуации (отклонения), связанные с изменением погодных условий, численности других популяций (являющихся хищниками или, наоборот, пищевыми

ресурсами по отношению к данной популяции) и другими внешними факторами.

Устойчивость популяции — это ее способность находиться в состоянии динамического (т. е. подвижного, изменяющегося) равновесия со средой: изменяются условия среды — изменяется и популяция. Одним из важнейших условий устойчивости является внутреннее разнообразие. Применительно к популяции это механизмы поддержания определенной плотности популяции. Выделяют три типа зависимости численности популяции от ее плотности (рис. 7.8).

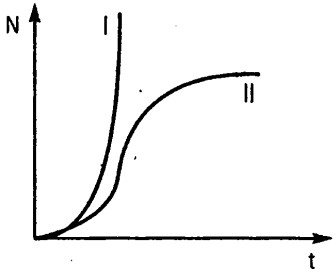


Рис. 7.7. Типы роста численности популяции

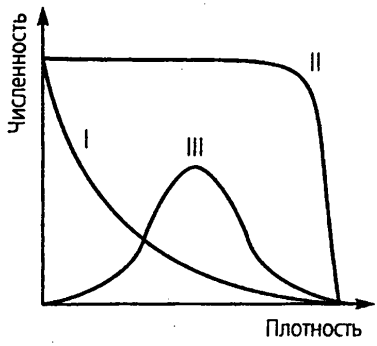


Рис. 7.8. Типы зависимости численности популяции от ее плотности

Первый тип (I) — самый распространенный, характеризуется уменьшением роста популяции при увеличении ее плотности, что обеспечивается различными механизмами. Например, для многих видов птиц характерны снижение рождаемости (плодовитости) при увеличении плотности популяции; увеличение смертности, снижение сопротивляемости организмов при повышенной плотности популяции; изменение возраста наступления половой зрелости в зависимости от плотности популяции.

Второй тип (II) характеризуется постоянным темпом роста численности, который резко падает при достижении максимальной численности (лемминги при достижении максимальной плотности начинают массово мигрировать; достигнув моря, многие тонут). Одним из важнейших факторов поддержания численности популяций является *внутривидо-*

вая конкуренция. Она может проявляться в различных формах: от борьбы за места для гнездования до каннибализма. Межвидовые отношения также играют важную роль. Отношения паразит — хозяин и хищник — жертва во многом зависят от плотности: распространение болезней происходит быстрее в популяциях с высокой плотностью, которая выступает эпидемиологическим фактором.

Третий тип (III) характерен для популяций, в которых отмечается «эффект группы», т. е. определенная оптимальная плотность популяции способствует лучшему выживанию, развитию, жизнедеятельности всех особей, что присуще большинству групповых и социальных животных. Например, для возобновления популяций разнополых животных как минимум необходима плотность, обеспечивающая достаточную вероятность встречи самца и самки.

Таким образом, оптимальная численность и плотность популяции поддерживаются благодаря внутрипопуляционным механизмам (увеличение/уменьшение рождаемости и смертности, изменение возраста наступления половой зрелости, внутривидовая конкуренция) и междвидовым механизмам (взаимоотношения хищник — жертва и паразит — хозяин).

7.3. Экосистемы и цепи питания. Экологические пирамиды

В природе любой вид, популяция и даже отдельная особь живут не изолированно друг от друга и среды своего обитания, а, напротив, испытывают многочисленные взаимные влияния. ***Биотические сообщества***, или ***биоценозы***, — сообщества взаимодействующих живых организмов, представляющие собой устойчивую систему, связанную многочисленными внутренними связями, с относительно постоянной структурой и взаимообусловленным набором видов. Для биоценоза характерны определенные *структуры: видовая, пространственная* и *трофическая.* Органические компоненты биоценоза неразрывно связаны с неорганическими — почвой, влагой, атмосферой, образуя вместе с ними устойчивую экосистему — ***биогеоценоз.***

Экологические системы — функциональные системы, включающие в себя сообщества живых организмов разных видов и их среду обитания. Связи между компонентами экосистемы возникают прежде всего на основе пищевых взаимоотношений и способов получения энергии:

Экосистема (биогеоценоз)	=	Сообщество (биоценоз)	+	Среда обитания (экотоп или биотоп)

Экосистема — совокупность видов растений, животных, грибов, микроорганизмов, взаимодействующих между собой и с окружающей средой таким образом, что такое сообщество может сохраняться и функционировать необозримо длительное время. Биотическое сообщество *(биоценоз)* состоит из сообщества растений *(фитоценоз)*, животных *(зооценоз)*, микроорганизмов *(микробоценоз)*. Все организмы Земли и среда их обитания также представляют собой экосистему высшего ранга — ***биосферу***, обладающую устойчивостью и другими свойствами экосистемы.

Существование экосистемы возможно благодаря постоянному притоку энергии извне — таким источником энергии, как правило, является солнце, хотя не для всех экосистем это справедливо. *Устойчивость экосистемы* обеспечивается *прямыми* и *обратными связями* между ее компонентами, внутренним круговоротом веществ и участием в глобальных круговоротах.

Учение о биогеоценозах разработано В.Н. Сукачевым. Термин «экосистема» введен в употребление английским геоботаником А. Тенсли в 1935 г., термин «биогеоценоз» — академиком В.Н. Сукачевым в 1942 г. В биогеоценозе обязательно наличие в качестве основного звена растительного сообщества (фитоценоз), обеспечивающего потенциальную бессмертность биогеоценоза за счет энергии, вырабатываемой растениями. Экосистемы могут не содержать фитоценоз.

Фитоценоз — растительное сообщество, исторически сложившееся в результате сочетания взаимодействующих растений на однородном участке территории. Его характеризуют определенный видовой состав, жизненные формы, ярусность (надземная и подземная), обилие (частота встречаемости видов), размещение, аспект (внешний вид), жизненность, сезонные изменения, развитие (смена сообществ).

Ярусность (этажность) — один из характерных признаков растительного сообщества, заключающийся как бы в поэтажном его разделении как в надземном, так и в подземном пространстве. *Надземная ярусность* позволяет лучше использовать свет, а подземная — воду и минеральные вещества. Обычно в лесу можно выделить до пяти ярусов: верхний (первый) — высокие деревья, второй — невысокие деревья, третий — кустарники, четвертый — травы, пятый — мхи. *Подземная ярусность* — зеркальное отражение надземной: глубже всех уходят корни деревьев, близ поверхности почвы расположены подземные части мхов.

По способу получения и использования питательных веществ все организмы делятся на *автотрофы* и *гетеротрофы*. В природе возникает непрерывный круговорот биогенных веществ, необходимых для жизни. Химические вещества извлекаются автотрофами из окружающей среды и через гетеротрофы вновь в нее возвращаются. Этот процесс принимает очень сложные формы. Каждый вид использует лишь часть содержащейся в органическом веществе энергии, доводя его распад до определенной стадии. Таким образом, в процессе эволюции в экологических системах сложились *цепи* и *сети питания*.

Большинство биогеоценозов имеют сходную ***трофическую структуру***. Основу их составляют зеленые растения — ***продуценты***. Обязательно присутствуют растительноядные и плотоядные животные: потребители органического вещества — ***консументы*** и разрушители органических остатков — ***редуценты***. Количество особей в пищевой цепи последовательно уменьшается, численность жертв больше численности их потребителей, так как в каждом звене пищевой цепи при каждом переносе энергии 80–90% ее теряется, рассеиваясь в виде теплоты. Поэтому число звеньев в цепи ограничено (3–5).

Видовое разнообразие биоценоза представлено всеми группами организмов — продуцентами, консументами и редуцентами. Нарушение какого-либо звена в цепи питания вызывает нарушение биоценоза в целом. Например, вырубка леса приводит к изменению видового состава насекомых, птиц, а следовательно, и зверей. На безлесном участке бу-

дут складываться другие цепи питания и сформируется другой биоценоз, что займет не один десяток лет.

Цепь питания (трофическая, или *пищевая)* — взаимосвязанные виды, последовательно извлекающие органическое вещество и энергию из исходного пищевого вещества; при этом каждое предыдущее звено цепи является пищей для последующего. Цепи питания состоят из нескольких звеньев, в них включаются растения, растительноядные животные, хищники и паразиты. Цепи питания в каждом природном участке с более или менее однородными условиями существования составлены комплексами взаимосвязанных видов, питающимися друг другом и образующими самоподдерживающуюся систему, в которой осуществляется круговорот веществ и энергии.

Компоненты экосистемы:

Продуценты — автотрофные организмы (в основном зеленые растения) — единственные производители органического вещества на Земле. Богатое энергией органическое вещество в процессе фотосинтеза синтезируется из бедных энергией неорганических веществ (H_2O и CO_2). ***Консументы*** — растительноядные и плотоядные животные, потребители органического вещества. Консументы могут быть *растительноядными*, когда они непосредственно используют продуценты, или *плотоядными*, когда они питаются другими животными. В цепи питания они чаще всего могут иметь порядковый номер с I по IV. ***Редуценты*** — гетеротрофные микроорганизмы (бактерии) и грибы — разрушители органических остатков, деструкторы. Их еще называют *санитарами Земли.*

Трофический (пищевой) уровень — совокупность организмов, объединяемых типом питания. Представление о трофическом уровне позволяет понять динамику потока энергии в экосистеме. Первый трофический уровень всегда занимают продуценты (растения), второй — консументы I порядка (растительноядные животные), третий — консументы II порядка (хищники, питающиеся растительноядными животными), четвертый — консументы III порядка (вторичные хищники).

Различают следующие *виды пищевых цепей* и их особенности. В ***пастбищной цепи (цепи выедания)*** основным источ-

ником пищи служат зеленые растения. Например: трава → → насекомые → земноводные → змеи → хищные птицы. ***Детритные цепи (цепи разложения)*** начинаются с *детрита* — отмершей биомассы. Например: листовой опад → дождевые черви → бактерии. Особенностью детритных цепей является также то, что в них часто продукция растений не потребляется непосредственно растительноядными животными, а отмирает и минерализуется сапрофитами. Детритные цепи характерны также для экосистем океанических глубин, обитатели которых питаются мертвыми организмами, опустившимися вниз из верхних слоев воды. Особенностью ***пищевых цепей паразитов*** является то, что они могут начинаться как с продуцентов (яблоня → щитовка → наездник), так и с консументов (корова → паразитические черви → простейшие → бактерии → вирусы).

Сети питания — сложившиеся в процессе эволюции взаимоотношения между видами в экологических системах, при которых многие компоненты питаются разными объектами и сами служат пищей различным членам экосистемы. Упрощенно пищевую сеть можно представить как систему переплетающихся пищевых цепей.

Организмы разных пищевых цепей, получающие пищу через равное число звеньев этих цепей, находятся на одном *трофическом уровне*. В то же время разные популяции одного и того же вида, входящие в различные пищевые цепи, могут находиться на разных трофических уровнях. Соотношение различных трофических уровней в экосистеме можно изобразить графически в виде экологической пирамиды (рис. 7.9).

Экологическая пирамида — способ графического отображения соотношения различных трофических уровней в экосистеме — бывает трех типов:

- *пирамида численности* отражает численность организмов на каждом трофическом уровне;
- *пирамида биомасс* отражает биомассу каждого трофического уровня (рис. 7.10);
- *пирамида энергии* показывает количество энергии, прошедшее через каждый трофический уровень в течение определенного промежутка времени.

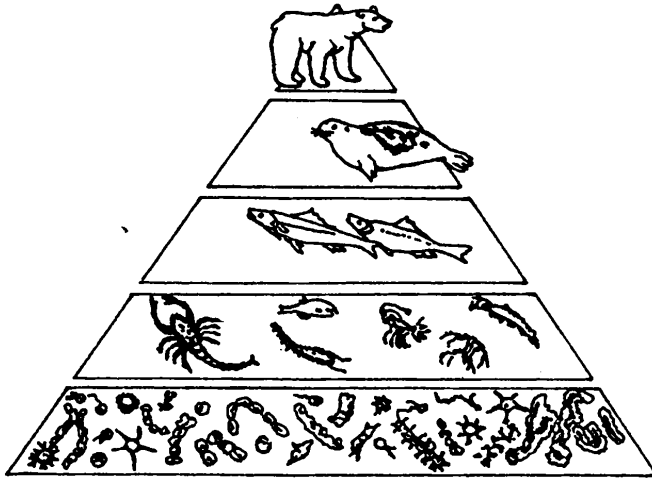


Рис. 7.9. Экологическая пирамида

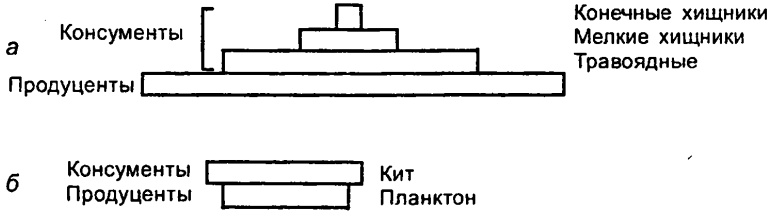


Рис. 7.10. Пирамида биомасс для наземной (*а*) и водной (*б*) экосистем

Правило экологической пирамиды — закономерность, отражающая прогрессивное уменьшение массы (энергии, числа особей) каждого последующего звена пищевой цепи.

Пирамида численности — экологическая пирамида, отражающая число особей на каждом пищевом уровне. В пирамиде чисел не учитываются размеры и масса особей, продолжительность жизни, интенсивность обмена веществ, однако всегда прослеживается главная тенденция — уменьшение числа особей от звена к звену. Например, в степной экосистеме численность особей распределяется так: продуценты — 150 000, травоядные консументы — 20 000, плотоядные консументы — 9000 экз./ар. Биоценоз луга характеризуется следующей численностью особей на площади 4 000 м^2: продуценты — 5 842 424, растительноядные консу-

менты I порядка — 708 624, плотоядные консументы II порядка — 35 490, плотоядные консументы III порядка — 3.

Пирамида биомасс — закономерность, согласно которой количество растительного вещества, служащего основой цепи питания (продуцентов), примерно в 10 раз больше, чем масса растительноядных животных (консументов I порядка), а масса растительноядных животных в 10 раз больше, чем плотоядных (консументов II порядка), т. е. каждый последующий пищевой уровень имеет массу в 10 раз меньшую, чем предыдущий. В среднем из 1 000 кг растений образуется 100 кг тела травоядных животных. Хищники, поедающие травоядных, могут построить 10 кг своей биомассы, вторичные хищники — 1 кг.

Пирамида энергии выражает закономерность, согласно которой поток энергии постепенно уменьшается и обесценивается при переходе от звена к звену в цепи питания. Так, в биоценозе озера зеленые растения — продуценты — создают биомассу, содержащую 295,3 кДж/см^2, консументы I порядка, потребляя биомассу растений, создают свою биомассу, содержащую 29,4 кДж/см^2; консументы II порядка, используя в пищу консументов I порядка, создают свою биомассу, содержащую 5,46 кДж/см^2. Потеря энергии при переходе от консументов I порядка к консументам II порядка, если это теплокровные животные, увеличивается. Это объясняется тем, что у данных животных много энергии уходит не только на построение своей биомассы, но и на поддержание постоянства температуры тела. Если сравнить выращивание теленка и окуня, то одинаковое количество затраченной пищевой энергии даст 7 кг говядины и лишь 1 кг рыбы, так как теленок питается травой, а окунь-хищник — рыбой.

Таким образом, первые два типа пирамид имеют ряд существенных недостатков. Построение *пирамиды численности* может быть затруднено, если разброс численности организмов разных уровней велик (например, 500 тыс. злаков в основании пирамиды может соответствовать один конечный хищник). Кроме того, пирамида может оказаться *перевернутой* (в том случае, если продуцент очень крупный, или если большое число паразитов питаются на немногочисленных консументах). *Пирамида биомасс* отражает состояние

экосистемы на момент отбора пробы и, следовательно, показывает соотношение биомассы в данный момент и не отражает *продуктивность каждого трофического уровня* (т. е. его способность образовывать биомассу в течение определенного промежутка времени). Поэтому в том случае, когда в число продуцентов входят быстрорастущие виды, пирамида биомасс может оказаться перевернутой. *Пирамида энергии* позволяет сравнить продуктивность различных трофических уровней, поскольку учитывает фактор времени. Кроме того, она учитывает разницу в энергетической ценности различных веществ (например, 1 г жира дает почти в два раза больше энергии, чем 1 г глюкозы). Поэтому пирамида энергии всегда суживается кверху и никогда не бывает перевернутой.

Экологическая пластичность — степень выносливости организмов или их сообществ (биоценозов) к воздействию факторов среды. Экологически пластичные виды имеют широкую норму реакции, т. е. широко приспособлены к разной среде обитания (рыбы колюшка и угорь, некоторые простейшие живут как в пресных, так и в соленых водах). Узкоспециализированные виды могут существовать лишь в определенной среде: морские животные и водоросли — в соленой воде, речные рыбы и растения лотос, кувшинка, ряска обитают только в пресной воде.

В целом экосистема (биогеоценоз) характеризуется следующими *показателями:* видовым разнообразием, плотностью видовых популяций, биомассой.

Биомасса — общее количество органического вещества всех особей биоценоза или вида с заключенной в нем энергией. Биомассу выражают обычно в единицах массы в пересчете на сухое вещество единицы площади или объема. Биомассу можно определить отдельно для животных, растений или отдельных видов. Так, биомасса грибов в почве составляет 0,05–0,35 т/га, водорослей — 0,06–0,5, корней высших растений — 3,0–5,0, дождевых червей — 0,2–0,5, позвоночных животных — 0,001–0,015 т/га.

В биогеоценозах различают первичную и вторичную биологическую продуктивность. ***Первичная биологическая продуктивность биоценозов*** — общая суммарная продуктивность фотосинтеза, представляющая собой результат деятельности

автотрофов — зеленых растений, например, сосновый лес 20–30-летнего возраста за год производит 37,8 т/га биомассы. ***Вторичная биологическая продуктивность биоценозов*** — общая суммарная продуктивность гетеротрофных организмов (консументов), которая образуется за счет использования веществ и энергии, накопленных продуцентами.

7.4. Саморазвитие и смена экосистем. Агроэкосистемы

Любой биогеоценоз развивается и эволюционирует. ***Смена биогеоценоза*** — преемственное естественное поступательное развитие экологической системы, при котором одни биоценозы сменяются другими: например, на месте лесов образуются болота, на месте болот — луга. Это происходит потому, что жизнедеятельность видов постепенно изменяет их собственную среду обитания (микроклимат, почву, водный режим и т. д.). В одних экосистемах этот процесс идет быстро, в других — медленно (коренные биоценозы). Смена биогеоценозов может быть вызвана также стихийными бедствиями (пожар, паводок, ветровал, массовое размножение вредителей) или деятельностью человека (вырубка леса, осушение или орошение земель, земляные работы).

Сукцессия — процесс развития сообщества в направлении повышения его устойчивости. Экологическая сукцессия проходит несколько стадий, конечной ее точкой является климаксное сообщество. ***Климаксное сообщество*** — биоценоз, сложившийся в данной местности при отсутствии вмешательства извне и остающийся неизменным до тех пор, пока не возникают внешние нарушения.

Для сукцессии характерны увеличение разнообразия видов, усложнение трофических цепей, увеличение биомассы. Сукцессия завершается тогда, когда приход энергии в сообщество становится равен ее потреблению. *Полная сукцессия* (т. е. завершающаяся климаксным сообществом) называется *серией*. Различают *гидросерию* — сукцессию в водной среде; *ксеросерию* — сукцессию на сухих почвах; *галосерию* — происходящую в условиях засоления; *литосерию* — сукцессию на каменистой поверхности. Сукцессия может быть первичной или вторичной.

Первичная сукцессия — формирование нового биогеоценоза на изначально безжизненном свободном субстрате, например, на вновь возникшем вулканическом острове, с последовательной сменой одного биоценоза другим. Ведущее значение в процессе смены наземных биогеоценозов принадлежит растениям. Смена идет в определенных направлениях, а длительность существования разных биогеоценозов различна. Чем полнее круговорот веществ в биогеоценозе, тем он более устойчив и долговечен.

Некоторые устойчивые биогеоценозы после нарушения, разрушения способны к самовосстановлению. ***Вторичная сукцессия*** происходит при повреждении уже существующих сообществ (например, в результате бури, пожара, повреждений, нанесенных человеком, — вырубки леса, выпаса скота). ***Восстановление биоценоза*** — естественное развитие устойчивой экологической системы, которое проходит через ряд этапов на протяжении десятков лет (например, после вырубки или пожара еловый лес восстанавливается более чем 100 лет), причем каждый последующий биогеоценоз долговечнее предыдущего. Различные типы биогеоценозов тесно связаны с географической зональностью. Каждую природную зону характеризуют преобладающие типы коренных биогеоценозов. ***Саморегуляция в биогеоценозе*** — способность к восстановлению и поддержанию внутреннего равновесия биологического круговорота веществ в биогеоценозе после какого-либо природного или антропогенного влияния (ураган, пожар, наводнение, вырубка леса, земляные работы, вытаптывание). ***Искусственное восстановление биоценоза*** — комплекс мероприятий, обеспечивающий восстановление биоценоза путем посева семян, посадки саженцев деревьев, возвращения исчезнувших животных.

Агроэкосистема (*агробиоценоз*) — искусственный, созданный человеком биоценоз, сообщество живых организмов, служащее для получения сельскохозяйственной продукции и регулярно поддерживаемое человеком. Агроценозы характеризуются маловидовым составом, малой экологической стабильностью, неполным круговоротом веществ, высокой продуктивностью. По сравнению с природными биогеоценозами агроценозы имеют ограниченный состав растительных и животных компонентов, не способны к самообнов-

лению, саморегуляции, поэтому для поддержания стабильности требуют постоянной хозяйственной деятельности человека. Таким образом, они не способны существовать без вмешательства человека, не обладают саморегуляцией, но в то же время характеризуются высокой продуктивностью (урожайностью) одного или нескольких видов (сортов) растений (например, поле пшеницы, яблоневый сад, виноградник) (табл. 7.1).

Таблица 7.1

Сравнительная характеристика агроценоза и биогеоценоза

Признаки	Агроценоз	Биогеоценоз
Источники энергии	Солнечная энергия и искуственное освещение	Солнечная энергия
Видовое разнообразие	Мало видов, монокультура	Много различных видов
Регуляция	Человек	Саморегуляция
Отбор	Искусственный	Естественный
Баланс питательных веществ	Неполный круговорот веществ (часть веществ уносится с урожаем)	Полный круговорот веществ
Устойчивость	Неустойчив	Устойчив
Продуктивность	Высокая	Низкая

7.5. Круговорот веществ и превращения энергии в экосистемах

Основой устойчивого развития экосистем являются биологическое разнообразие, саморегуляция и круговорот веществ. Растительные и животные организмы, находясь во взаимосвязи с неорганической средой, включаются в непрерывно происходящий в природе круговорот веществ и энергии. Выполняя основные биохимические функции, живые организмы создают в биосфере круговороты (рис. 7.11–7.13) важнейших биогенных элементов (углерода, водорода, кислорода, азота, фосфора и серы), которые попеременно переходят из живого вещества в неорганическую материю.

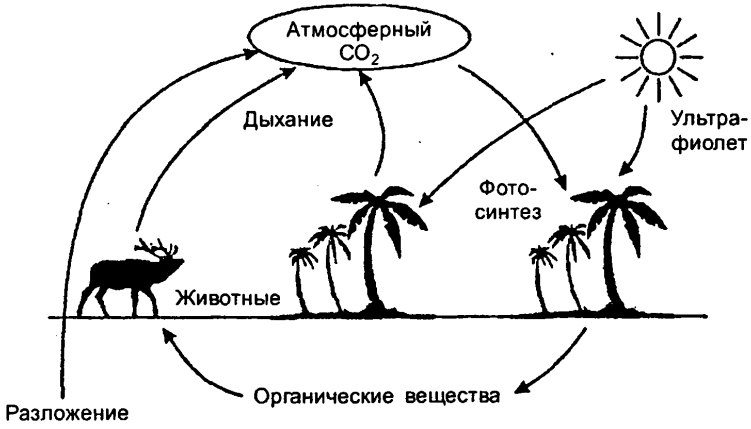


Рис. 7.11. Круговорот углерода в биосфере

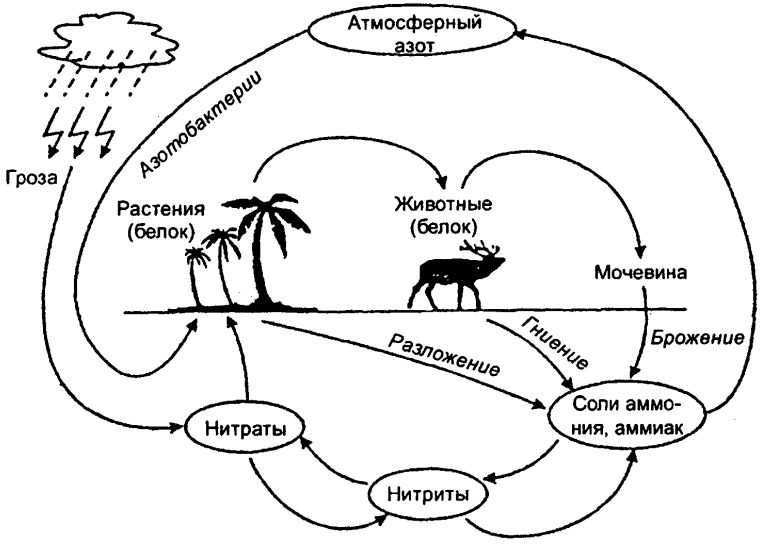


Рис. 7.12. Круговорот азота в биосфере

Круговорот веществ — естественное циклическое движение химических элементов от одного компонента биосферы (или биоценоза) к другому, поддерживаемое потоком солнечной радиации. Основным средством этого круговорота служат пищевые связи живых организмов. В воздушный круговорот включается 98,3% веществ (O_2, H_2, N, C и др.), в водный –1,7% (Na, Mg, Fe, S, Cl, K и др.).

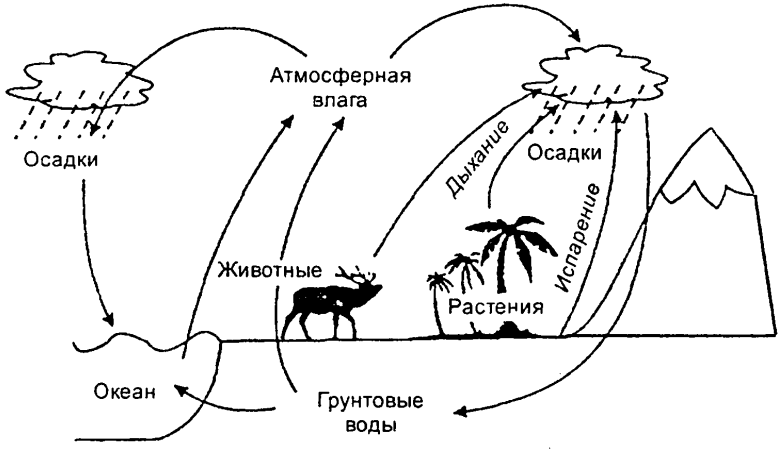


Рис. 7.13. Круговорот воды в биосфере

Биологический круговорот — обмен веществ и энергии между различными компонентами биосферы, обусловленный жизнедеятельностью живых организмов и носящий циклический характер. Движущая сила этого процесса — поток энергии Солнца и деятельность живого вещества.

Круговорот углерода. Углерод в природе находится в горных породах в виде известняка и мрамора. Большая часть углерода находится в атмосфере в виде углекислого газа. Из воздуха углекислый газ поглощается зелеными растениями, при фотосинтезе превращается в органические вещества, которые затем переходят по цепям питания, и снова углерод возвращается в атмосферу в виде углекислого газа, образующегося в результате метаболизма (дыхание, брожение), благодаря деятельности бактерий, разрушающих мертвые остатки растений и животных.

Круговорот азота — биогеохимический процесс в биосфере, в котором участвуют организмы-редуценты, а также нитрифицирующие и клубеньковые бактерии. Азот — важный химический элемент, входящий в состав белков и нуклеиновых кислот. Основная масса азота поступает из атмосферы благодаря азотфиксирующим бактериям. Они усваивают его и переводят в химические соединения, способные усваиваться растениями. Затем азот передается по цепям питания и возвращается в свободном виде в атмосферу. *Аммо-*

нификация — разложение (гниение) белков с образованием аммиака (минерализация органического вещества) — осуществляется редуцентами. *Нитрификация* — процесс окисления солей аммиака в соли азотной кислоты: I этап — превращение аммиака в нитриты; II этап — превращение нитритов в нитраты. Осуществляется почвенными нитрифицирующими бактериями (нитрозомонас, нитрозабактер). *Денитрификация* — разложение солей азотной кислоты до образования газообразного азота — осуществляется почвенными денитрифицирующими бактериями. *Азотфиксация* — образование азотистых соединений путем фиксации атмосферного азота свободноживущими почвенными бактериями (азотобактер) или бактериями, живущими в симбиозе с корнями бобовых растений (клубеньковые бактерии ризобиум).

Круговорот воды в биосфере. Вода выпадает на поверхность Земли в виде осадков, образующихся из водяного пара атмосферы. Определенная часть выпавших осадков испаряется прямо с поверхности, возвращаясь в атмосферу водяным паром. Другая часть проникает в почву, всасывается корнями растений и затем, пройдя через растения, испаряется в процессе транспирации. Третья часть просачивается в глубокие слои подпочвы до водоупорных горизонтов, пополняя подземные воды. Четвертая часть в виде поверхностного, речного и подземного стока стекает в водоемы, откуда также испаряется в атмосферу. Наконец, часть используется животными и потребляется человеком для своих нужд. Вся испарившаяся и вернувшаяся в атмосферу вода конденсируется и вновь выпадает в качестве осадков.

Сера и ***фосфор***, содержащиеся в горных породах, после их разрушения и эрозии попадают в почву (наземные экосистемы), часть фосфатов вовлекается в круговорот воды и уносится в море. Вместе с отмершими остатками фосфаты погружаются на дно. Одна часть из них используется, а другая теряется в глубинных отложениях. Из почвы серу и фосфор извлекают наземные растения, а из воды — водоросли. В результате деятельности редуцентов они вновь возвращаются в почву или в виде мертвого органического вещества оседают на дно и снова включаются в состав горных пород.

Таким образом, в результате круговорота веществ в биосфере происходит непрерывная ***биогенная миграция элементов.***

Необходимые для жизни растений и животных химические элементы переходят из среды в организм. При разложении организмов эти элементы снова возвращаются в среду, откуда поступают в организм. В биогенной миграции элементов принимают участие различные организмы, в том числе и человек. В каждом биогеоценозе можно наблюдать биологический круговорот элементов — аккумуляцию и минерализацию. При наличии зеленых растений на поверхности суши и в верхних слоях моря образование живого вещества преобладает над минерализацией, а в почве и в глубинах моря — минерализация. Перенос химических элементов осуществляется также при переселении, миграциях, передвижениях живых организмов, спор, семян. Биогенная миграция атомов, осуществляемая микроорганизмами, превышает миграцию, производимую многоклеточными организмами. В последние десятилетия человеческая деятельность также оказывает влияние на миграцию атомов.

Биосфера прошла длительную эволюцию, в течение которой жизнь меняла формы, вышла из воды на сушу, изменила систему круговоротов. Благодаря биологическому круговороту веществ в биосфере жизнь поддерживает стабильные условия для своего существования и существования в ней человека.

7.6. Биосфера — глобальная экосистема. Учение В. И. Вернадского о биосфере и ноосфере

Биосфера — глобальная экосистема, оболочка Земли, населенная живыми организмами, которая возникла с появлением живых существ в результате эволюционного развития планеты. Она включает верхнюю часть литосферы, всю гидросферу, тропосферу и нижнюю часть стратосферы. Учение о биосфере создано академиком В.И. Вернадским (1926). Остановимся на некоторых ключевых понятиях по данной теме:

- ***Атмосфера*** — газообразная оболочка Земли и некоторых других планет, Солнца и звезд. Атмосфера Земли име-

ет протяженность до 100 км и состоит из тропосферы, стратосферы и ионосферы. На нижней границе стратосферы на высоте 15–35 км свободный кислород превращается в озон ($O_2 \rightarrow O_3$), образующий защитный экран Земли.

- ***Гидросфера*** — водная оболочка Земли, расположенная между литосферой и атмосферой. Она занимает 70,8% поверхности Земли и включает океаны, моря, реки, озера.
- ***Литосфера*** — внешняя твердая оболочка Земли, земная кора, состоящая из осадочных и магматических пород. На ее поверхности образуется *почва* — особое природное тело, возникшее при взаимодействии горных пород, воды, воздуха и живых организмов. Литосфера — наиболее насыщенная живым веществом часть биосферы.
- ***Гумус*** (перегной) — органическое вещество почвы, образующееся в результате разложения растительных и животных остатков организмами-редуцентами. Количество гумуса — показатель плодородия почвы. Мощность гумусового горизонта в подзолистых почвах — 5–10 см, в черноземных — 1–1,5 м при содержании гумуса до 30%.
- ***Мелиорация почвы*** — улучшение свойств почвы с целью повышения ее плодородия. Различают такие виды мелиорации, как *гидротехническая* — осушение, орошение, промывка засоленных почв; *химическая* — известкование, гипсование, окисление; *физическая* — пескование, глинование; *агролесомелиорация* — посадка лесных полос, и др.
- ***Ландшафт*** — общий вид местности. Ландшафты бывают естественными (озерный, горный, лесной) и созданными человеком (поля, сады, парки, водохранилища, заводы, города). В искусственных ландшафтах большое значение имеет озеленение, так как оно влияет на состав воздуха, воды, уровень шума. Большое значение имеет сохранение естественного ландшафта при застройке городов, добыче строительного материала (галька, щебень, песок), особенно на берегах рек и морей.
- ***Природные ресурсы*** — полезные ископаемые, источники энергии, почва, водные пути и водоемы, минералы, леса, дикорастущие растения, животный мир суши и акватории, генофонд культурных растений и домашних животных, живописные ландшафты, оздоровительные зоны и т. д. Природные ресурсы делят на исчерпаемые и неисчерпаемые.

Исчерпаемые ресурсы: *невозобновимые* — нефть, каменный уголь, другие полезные ископаемые; *возобновимые* — почва, растительность, животный мир, осадочные породы (соли), темпы расхода которых должны соответствовать темпам их восстановления, иначе они исчезнут. ***Неисчерпаемые*** — это космические, климатические и водные ресурсы (но и они во многом зависят от состояния атмосферы, гидросферы и биосферы в целом).

Учение В.И. Вернадского о биосфере и ноосфере представляет собой обобщение естественнонаучных знаний, где рассматриваются компоненты биосферы, ее границы, функции живого вещества и эволюция биосферы. Академик В.И. Вернадский впервые показал огромную биогеохимическую роль растений, животных и микроорганизмов в формировании биосферы. В структуре биосферы он выделял следующие компоненты:

- ***живое вещество*** (совокупность живых организмов на планете); во все геологические эпохи живое вещество, преобразуя и аккумулируя солнечную энергию, влияло на химический состав земной коры, было мощной геохимической силой, формирующей лик Земли;
- ***косное (неживое) вещество*** (атмо-, гидро-, литосфера и их составляющие — газы, твердые частицы и водяные пары, выбрасываемые вулканами, гейзерами);
- ***неживое биогенное вещество***, создающееся в процессе жизнедеятельности организмов современной и прошлых геологических эпох (ископаемые остатки организмов, нефть, уголь, газы атмосферы, озерный ил — сапропель, осадочные породы, например, известняки);
- ***биокосное вещество*** — результат жизнедеятельности организмов и небиологических процессов (почва, вода обитаемых водоемов, глинистые минералы).

Биосфера имеет определенные границы, которые совпадают с границами распространения живых организмов в оболочках Земли, что определяется наличием условий существования жизни (благоприятный температурный режим, уровень радиации, достаточное количество воды, минеральных веществ, кислорода, углекислого газа). ***Верхняя граница биосферы*** находится на высоте 15–20 км от поверхности Земли, проходит в стратосфере и определяется *озоновым экраном*,

задерживающим губительные для живого ультрафиолетовые лучи солнечного света. Основная масса живых организмов находится в нижней воздушной оболочке — *тропосфере.* Наиболее населена самая нижняя часть тропосферы (50–70 м). ***Нижняя граница жизни*** проходит по литосфере на глубине 3,5–7,5 км. Жизнь сосредоточена в основном в верхней части литосферы — в почве и на ее поверхности. Водная оболочка планеты — гидросфера — составляет до 71% поверхности Земли и занята живыми организмами на всю глубину Мирового океана до 10–11 км.

Если сравнить величину всех геосфер, то можно сказать, что наибольшая по массе литосфера, наименьшая — атмосфера. Биомасса живых существ по сравнению с величиной геосфер невелика (0,01%). В разных частях биосферы плотность жизни неодинакова. Наибольшее количество организмов находится у поверхности литосферы и гидросферы. Содержание биомассы изменяется также по зонам. Максимальную плотность имеют тропические леса, незначительную — льды Арктики, высокогорные области, пустыни.

Продуктивность биосферы — общий прирост биомассы Земли за 1 год. Ежегодная первичная продукция растений составляет $170 \cdot 10^9$ т (сухая масса) и заключает около $300–500 \cdot 10^{21}$ Дж энергии. Наибольшая часть этой продукции приходится на долю растительных сообществ суши — $117 \cdot 10^9$. Продукция животных (вторичная) составляет $3934 \cdot 10^6$ т, из них около $909 \cdot 10^6$ т — на суше и $3025 \cdot 10^6$ т — в Мировом океане.

Биомасса Земли — совокупность всех живых организмов (живого вещества) планеты. Выражается в единицах массы или энергии, отнесенной к единице площади или объема. Биомасса Земли достигает примерно $2{,}423 \cdot 10^{12}$ т, из которых на биомассу зеленых растений суши приходится 97%, а на биомассу животных и микроорганизмов — 3%. Биомасса составляет 0,01% от массы земного шара.

Биомасса Мирового океана — совокупность всех живых организмов, населяющих гидросферу (2/3 поверхности Земли). Биомасса их в 1000 раз меньше, чем биомасса обитателей суши, и составляет $3{,}9 \cdot 10^9$ т, так как использование солнечной энергии в воде достигает 0,04%, а на суше — 0,1–2,0%.

Живое вещество биосферы — совокупность живых организмов (биомассы) Земли — представляет собой открытую систему, для которой характерны рост, размножение, распространение, обмен веществ и энергии с внешней средой, накопление энергии и передача ее в цепях питания. Живое вещество в биосфере выполняет различные *биогеохимические функции*, благодаря чему обеспечиваются круговорот веществ и превращение энергии и в итоге целостность, постоянство биосферы, ее устойчивое существование. Важнейшими ***функциями*** являются энергетическая, газовая, окислительно-восстановительная, концентрационная:

- ***Энергетическая*** — накопление и преобразование растениями солнечной энергии в ходе фотосинтеза (бактерии-хемоавтотрофы преобразуют энергию химических связей) и передача ее по пищевым цепям: от продуцентов — к консументам и далее к редуцентам. При этом энергия постепенно рассеивается, но часть ее вместе с остатками организмов переходит в ископаемое состояние, «консервируется» в земной коре, образуя запасы нефти, угля и др.
- ***Газовая*** — постоянный газообмен с окружающей средой в процессе дыхания и фотосинтеза (зеленые растения в процессе фотосинтеза поглощают углекислый газ и выделяют в атмосферу кислород, в то же время большинство живых организмов (и растения в том числе) в процессе дыхания используют кислород, выделяя в атмосферу углекислый газ). Таким образом, участвуя в обменных процессах, живое вещество поддерживает на определенном уровне газовый состав атмосферы.
- ***Окислительно-восстановительная*** — обмен веществ и энергии, фотосинтез (микроорганизмы в процессе жизнедеятельности окисляют или восстанавливают различные соединения, получая при этом энергию для жизненных процессов, участвуя в образовании полезных ископаемых, например, деятельность железобактерий по окислению железа привела к образованию осадочных пород — железных руд; серобактерии, восстанавливая сульфаты, образовали месторождения серы).
- ***Концентрационная функция*** — биогенная миграция атомов, которые концентрируются в живых организмах, а после их отмирания переходят в неживую природу (способ-

ность живых организмов накапливать различные химические элементы, например, осоки и хвощи содержат много кремния, морская капуста и щавель — йод и кальций, в скелетах позвоночных животных содержится большое количество фосфора, кальция, магния). Осуществление данной функции способствовало образованию залежей известняка, мела, торфа, угля, нефти.

Эволюция биосферы. В.И. Вернадский в своих работах подчеркивал, что история возникновения и эволюция биосферы — это история возникновения жизни на Земле. Развитие биосферы идет вместе с эволюцией органического мира — изменяется состав ее компонентов, расширяются границы и т. д. Ученый еще в начале XX в. указал на возрастающее влияние человека на ход эволюции биосферы, предугадал многие тенденции воздействия человека на природу и ввел понятие ***ноосферы*** как «разумной оболочки» Земли.

Для перехода биосферы в ноосферу необходимо познать законы строения и развития биосферы и выработать новые принципы нравственности и поведения людей для поддержания стабильного и прогрессивного развития нашей планеты.

7.7. Глобальные изменения в биосфере. Охрана растительного и животного мира

Антропогенное воздействие на биосферу. Человек всегда использовал окружающую среду как источник ресурсов, однако с конца прошлого столетия изменения биосферы под влиянием хозяйственной деятельности создают угрозу существованию биосферы и самого человека. Последствия антропогенной деятельности проявляются в истощении природных ресурсов, загрязнении биосферы отходами производства, изменении климата и структуры поверхности Земли, нарушении природных биогеохимических циклов, разрушении природных экосистем.

Загрязненность — наличие в окружающей среде вредных веществ, нарушающих функционирование экологических систем или их отдельных элементов и снижающих качество среды. Экологическое действие загрязняющих агентов на

организменном уровне приводит к нарушению отдельных физиологических функций организмов, изменению их поведения, снижению темпов роста и развития, устойчивости к воздействиям иных неблагоприятных факторов внешней среды. На уровне популяций загрязнение может вызывать изменения их численности и биомассы, рождаемости, смертности, структуры, годовых циклов миграций и ряда других функциональных свойств. На биоценотическом уровне загрязнение сказывается на структуре и функциях сообществ, происходит деградация экосистем.

Различают природное и антропогенное загрязнения. *Природное загрязнение* возникает в результате естественных причин — извержения вулканов, землетрясений, катастрофических наводнений и пожаров. *Антропогенное загрязнение* — результат деятельности человека.

Загрязняющие вещества, возникшие в результате хозяйственной деятельности человека, и их влияние на среду очень разнообразны. Это соединения углерода, серы, азота, тяжелые металлы, различные органические вещества, искусственно созданные материалы, радиоактивные элементы и др. Каждый загрязнитель оказывает определенное отрицательное воздействие на природу. Законодательство устанавливает для каждого загрязняющего вещества предельно допустимый сброс (ПДС) и предельно допустимую концентрацию (ПДК) в природной среде. ***Предельно допустимый сброс (ПДС)*** — масса загрязняющего вещества, выбрасываемого отдельными источниками за единицу времени, превышение которой приводит к неблагоприятным последствиям в окружающей среде или опасно для здоровья человека. ***Предельно допустимая концентрация (ПДК)*** — количество вредного вещества в окружающей среде, которое не оказывает отрицательного воздействия на здоровье человека или его потомство при постоянном или временном контакте с ним. При определении ПДК учитывается не только степень влияния загрязнителей на здоровье человека, но и воздействие на животных, растения, грибы, микроорганизмы, природное сообщество в целом.

Кроме загрязнения среды, антропогенное воздействие выражается в истощении природных ресурсов биосферы. Огромные масштабы использования природных ресурсов

привели к значительному изменению ландшафтов в ряде регионов. До определенного уровня биосфера способна к саморегуляции, что позволяет свести к минимуму негативные последствия деятельности человека. Но существует предел, когда биосфера уже не в состоянии поддерживать равновесие. Происходит качественная и количественная перестройка всей биосферы планеты, возникают необратимые процессы, приводящие к ***экологическим катастрофам***.

Загрязнение атмосферы. Современный газовый состав атмосферы — результат длительного исторического развития земного шара — газовая смесь азота (78,09%) и кислорода (20,95%), а также аргона (0,93%), углекислого газа (0,03%), инертных газов (неон, гелий, криптон, ксенон), аммиака, метана, озона, диоксидов серы и других газов. Выброс в атмосферу промышленных газов, включающих такие соединения, как окись углерода CO (угарный газ), окислы азота, серы, аммиака и других загрязнителей, приводит к угнетению жизнедеятельности растений и животных, нарушениям обменных процессов, отравлению и гибели живых организмов.

Увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере, сопровождающееся ростом количества аэрозоля (мелких частиц пыли, сажи, взвесей растворов некоторых химических соединений) и чрезмерным поглощением воздухом теплового излучения Земли, приводит к «***парниковому эффекту***» — увеличению средней температуры атмосферы планеты на несколько градусов. Определенную роль в создании «парникового эффекта» играет и тепло, выделяющееся от ТЭЦ и АЭС. Потепление климата может привести к интенсивному таянию ледников полярных областей, повышению уровня Мирового океана, изменению его солености, температуры, затоплению прибрежных низменностей.

Кислотные дожди, вызываемые главным образом диоксидом серы и оксидами азота, наносят огромный вред лесным биоценозам. Установлено, что хвойные породы страдают от кислотных дождей в большей степени, чем широколиственные. Только на территории нашей страны общая площадь лесов, пораженных промышленными выбросами, достигла 1 млн га.

Истощение озонового слоя атмосферы, являющегося защитным экраном от ультрафиолетового излучения, губительного для живых организмов, происходит над полюсами планеты — Антарктидой и Арктикой, где появились так называемые *озоновые дыры*. Основной причиной истощения озонового слоя является применение людьми хлорфторуглеводородов (фреонов), широко используемых в производстве и быту в качестве хладореагентов, пенообразователей, растворителей и аэрозолей.

Загрязнение природных вод. Под загрязнением водоемов понимается снижение их биосферных функций и экономического значения в результате поступления в них вредных веществ. Это нефть и нефтепродукты, бытовые (канализационные) и промышленные сточные воды, содержащие свинец, ртуть, мышьяк, обладающие сильным токсическим действием, синтетические вещества, используемые в промышленности, на транспорте, в коммунально-бытовом хозяйстве, сельскохозяйственные стоки, содержащие значительные количества остатков удобрений (азота, фосфора, калия), вносимых на поля, ядохимикаты и др. Нефть может попадать в воду в результате естественных ее выходов в районах залегания. Но основные источники загрязнения связаны с человеческой деятельностью: нефтедобычей, транспортировкой, переработкой и использованием нефти в качестве топлива и промышленного сырья. Нефть на воде образует тонкую пленку, препятствующую газообмену между водой и воздухом. Оседая на дно, нефть попадает в донные отложения, где нарушает естественные процессы жизнедеятельности донных животных и микроорганизмов.

Запасы воды истощаются также из-за чрезмерного забора вод рек на орошение. Одним из видов загрязнения водоемов является *тепловое загрязнение*. Электростанции, промышленные предприятия часто сбрасывают подогретую воду в водоем, что приводит к повышению в нем температуры воды и бурному размножению болезнетворных микроорганизмов и вирусов. Попав в питьевую воду, они могут вызвать вспышки различных заболеваний.

Загрязнение почвы. В результате развития хозяйственной деятельности человека происходят загрязнение, изменение состава почвы и даже ее уничтожение. Громадные площади

плодородных земель погибают при горно-промышленных работах, строительстве предприятий и городов. Уничтожение лесов и естественного травянистого покрова, многократная распашка земли без соблюдения правил агротехники приводят к возникновению ***эрозии почвы*** — разрушению и смыву плодородного слоя водой и ветром. В роли основных загрязнителей почв выступают металлы (ртуть, свинец) и их соединения, радиоактивные элементы, а также удобрения и ядохимикаты — стойкие органические соединения, применяемые в сельском хозяйстве. Они накапливаются в почве, воде, донных отложениях водоемов и включаются в экологические пищевые цепи, переходят из почвы и воды в растения, затем в животных и в итоге попадают с пищей в организм человека.

Радиационные загрязнения имеют существенное отличие от других. Радиоактивные нуклиды — это ядра нестабильных химических элементов, испускающие заряженные частицы и коротковолновые электромагнитные излучения. Именно эти частицы и излучения, попадая в организм человека, разрушают клетки, вследствие чего возникает *лучевая болезнь.*

В биосфере повсюду есть естественные источники радиоактивности, и человек, как и все живые организмы, всегда подвергался естественному облучению. Внешнее облучение происходит за счет излучения космического происхождения и радиоактивных нуклидов, находящихся в окружающей среде. Внутреннее облучение создается радиоактивными элементами, попадающими в организм человека с воздухом, водой и пищей. В настоящее время радиоактивные элементы достаточно широко используются в различных областях. Халатное отношение к хранению и транспортировке этих элементов приводит к серьезным радиоактивным загрязнениям. Радиоактивное заражение биосферы связано, например, с испытаниями атомного оружия, авариями на АЭС. Большую опасность для окружающей среды представляет складирование и хранение радиоактивных отходов военной промышленности и атомных электростанций.

Массовое уничтожение лесов влечет за собой ***гибель богатейших флоры*** и ***фауны.***

Таким образом, из-за увеличения масштабов антропогенного воздействия (хозяйственной деятельности человека), особенно в последнее столетие, нарушается равновесие в биосфере, что может привести к необратимым процессам и поставить вопрос о возможности жизни на планете. Это связано с развитием промышленности, энергетики, транспорта, сельского хозяйства и других видов деятельности человека без учета возможностей биосферы Земли. Уже сейчас перед человечеством встали серьезные экологические проблемы, требующие незамедлительного решения.

Экологический прогноз — предсказание поведения природных систем, определяемое естественными процессами и воздействием на них человека. Прогнозы бывают *глобальные* (общепланетарные) и *локальные* (для небольшой территории), на ближайшее время и на 100–120 лет вперед. С учетом данных прогноза проводятся мероприятия по охране водоемов, почвы, растительности, животного мира от загрязнения, уничтожения, по сохранению видового состава.

Защита природной среды от загрязнения — система мероприятий, направленных на устранение отрицательного влияния человека, которое выражается в выбросах ядовитых газов, загрязнении воды, применении гербицидов, пестицидов, горючих материалов, радиоактивных веществ, интенсивных шумов, атомного сырья.

Охрана окружающей среды — охрана среды, в которой живет человечество, и природных объектов этой среды. Существует Международная программа, созданная в 1973 г. ООН (ЮНЕП), посвященная острым проблемам современного состояния окружающей среды: борьбе с опустыниванием, охране Мирового океана, почвенного покрова, дождевых тропических лесов, источников пресной воды и т. д. Природоохранные мероприятия по сохранению видового состава планеты связаны с созданием Красной книги и охраняемых природных территорий.

Красная книга — список находящихся в опасности, редких и исчезающих видов растений и животных. В настоящее время в национальную Красную книгу нашей страны внесены 94 вида и подвида млекопитающих, 80 видов птиц, 9 видов земноводных, 37 видов пресмыкающихся, 9 видов рыб, 251 вид беспозвоночных (219 видов насекомых, 2 вида

ракообразных, 19 видов моллюсков, 11 видов червей), 681 вид высших растений, 32 вида моховидных, 29 видов лишайников, 20 видов грибов. Международным союзом охраны природы (МСОП) издано 5 томов Красной книги, куда включены 1182 вида животных (киты, носороги, черепахи, кенгуру, журавли и др.) и 20 тыс. видов растений (в том числе сибирский кедр, кавказское железное дерево, крымская сосна и др.).

Исчезающая популяция, численность которой снизилась до минимума, находится на грани истребления. К концу XIX в. такой популяцией считался североамериканский бизон, в Европе — лебедь-шипун, в первой половине XX в. — сумчатый медведь коала (Австралия). В результате мер, принятых по охране этих видов, их численность восстановлена до желаемого уровня.

Черный список — международный список вымерших видов животных и растений, от которых остались лишь чучела, скелеты и тушки, рисунки, гербарии, находящиеся в музеях. По данным МСОП, к 1990 г. на Земле исчезли 65 видов млекопитающих. В числе этих животных тур — предок крупного рогатого скота, тарпан — дикая степная лошадь, лошадь Пржевальского (сохранилась только в неволе), морская (стеллерова) корова (семейство дюгоневые, отряд ластоногие), карибский тюлень-монах. Исчезли 145 видов птиц (странствующий голубь, очковый баклан, бескрылая гагарка и др.). В Европе в черный список внесены 3 тыс. видов растений, их гибель вызвана загрязнением воды, воздуха, почвы, а также сбором в качестве лекарственного сырья и на букеты. В окрестностях городов, на расстоянии 50–100 км, практически уничтожены такие растения, как ландыш, венерин башмачок, кувшинка белая, любка двулистная, сон-трава, купальница, горицвет весенний, валериана. Многие из исчезнувших растений остались только в ботанических садах; в природе их нет.

Новый список вымирающих растений и животных СОП был составлен на основе самого полного анализа, проведенного биологами разных стран. В список *исчезающих* особей попали 11 тыс. представителей флоры и фауны. Согласно исследованиям 1996 г., число видов *вымирающих* млекопитающих выросло до 180, а птиц — до 182. По данным

Красной книги 2000 г., каждый четвертый вид млекопитающих и каждый восьмой вид птиц могут вскоре исчезнуть. По словам ученых, список не завершен. Из 14 млн видов, существующих на Земле, были описаны лишь 1,7 млн. Наибольшей опасности подвержены приматы. Сейчас на Земле скорость вымирания видов в несколько тысяч раз превышает ту, которая существовала бы в условиях нетронутой природы.

Заповедники — участки территории суши или воды, полностью исключенные из всех видов хозяйственного использования, где естественные ландшафты сохраняются в ненарушенном состоянии. В нашей стране 150 заповедников общей площадью 16 млн га, в том числе 13 национальных парков и один морской заповедник. Из них 17 получили статус биосферных заповедников.

Заказники — участки территории суши или воды, где временно запрещается использование определенных видов природных ресурсов. Срок действия заказников — 5–10 лет. В нашей стране около 3 тыс. заказников на птиц, рыб, промысловых животных.

Национальные парки — территории, исключенные из хозяйственной эксплуатации с целью сохранения природных комплексов, имеющих особую экологическую, историческую, эстетическую ценность, а также используемые для отдыха и в культурных целях. В нашей стране было организовано 13 национальных парков площадью более 600 тыс. га, в мире их насчитывается более 2600.

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 7

1. Почему дубраву считают биогеоценозом? Приведите не менее 3-х доказательств.

1) это исторически сложившаяся совокупность организмов, населяющая определенную территорию и находящаяся во взаимосвязи с факторами среды;
2) в её состав входят продуценты, консументы и редуценты, которые связаны между собой пищевыми связями;
3) она является целостной, устойчивой, самовоспроизводящейся и саморегулирующейся системой.

2. Составьте пищевую цепь, используя всех названных представителей: сельдь, гренландский тюлень, одноклеточные водоросли, треска, мелкие ракообразные. Определите консумента четвертого порядка в составленной цепи.

1) одноклеточные водоросли → мелкие ракообразные → → сельдь → треска → гренландский тюлень;
2) консумент четвертого порядка — гренландский тюлень

3. Найдите ошибки в приведённом тексте. Укажите номера предложений, в которых они сделаны, объясните их.

1. В состав пищевой цепи биогеоценоза входят продуценты, консументы и редуценты. 2. Первым звеном пищевой цепи являются консументы. 3. У консументов на свету накапливается энергия, усвоенная в процессе фотосинтеза. 4. В темновой фазе фотосинтеза выделяется кислород. 5. Редуценты способствуют освобождению энергии, накопленной консументами и продуцентами.

Ошибки допущены в предложениях:

1) 2 — первым звеном являются продуценты;
2) 3 — консументы не способны к фотосинтезу;
3) 4 — кислород выделяется в световой фазе фотосинтеза.

4. Почему при отсутствии сапротрофных бактерий жизнь на Земле была бы невозможна? Укажите не менее двух причин.

1) сапротрофные бактерии — это редуценты, разрушающие органические вещества до неорганических, при их отсутствии на земной поверхности скопились бы органические вещества;
2) отсутствие разложения органических веществ нарушит поступление в биосферу химических элементов и разорвет их круговорот.

5. В результате вулканической деятельности в океане образовался остров. Опишите последовательность формирования экосистемы на недавно образовавшемся участке суши.

1) первыми поселяются микроорганизмы и лишайники, которые обеспечивают образование почвы;
2) на почве поселяются растения, споры или семена которых заносятся ветром или водой;
3) по мере развития растительности в экосистеме появляются животные, в первую очередь, членистоногие и птицы.

6. Что служит основой устойчивости (стабильности) экосистем? Укажите не менее 3-х причин их устойчивости.

1) разнообразие видов растений, животных и других организмов;

2) разветвленные цепи (сети) питания, наличие нескольких трофических уровней;
3) сбалансированный круговорот веществ.

7. В биогеоценозе леса провели обработку деревьев ядохимикатами для уничтожения комаров и мошек. Укажите не менее трёх последствий воздействия этого мероприятия на биогеоценоз леса.

1) сократилась численность не только кровососущих насекомых, но и насекомых опылителей растений;
2) уничтожение насекомых вызвало снижение численности насекомоядных птиц,
3) сократилась численность насекомоопыляемых травянистых растений;
4) произошло загрязнение ядохимикатами организмов разных звеньев цепей питания биогеоценоза.

8. К каким изменениям в экосистеме озера может привести сокращение численности хищных рыб? Укажите не менее трёх изменений.

1) к увеличению численности растительноядных организмов;
2) к уменьшению численности растений;
3) к последующему снижению численности растительноядных организмов вследствие нехватки корма, и распространению заболеваний.

9. Найдите ошибки в приведённом тексте. Укажите номера предложений, в которых они сделаны, объясните их.

1. Агробиоценозы характеризуются как саморегулирующиеся экосистемы. 2. В агробиоценозах имеются длинные цепи питания. 3. Агробиоценозы достаточно устойчивы и стабильны. 4. В агробиоценозах, по сравнению с биогеоценозами, существенно снижен возврат минеральных и органических веществ в почву. 5. При выращивании монокультуры на полях используются различные методы борьбы с насекомыми-вредителями.

Ошибки допущены в предложениях:

1) 1 — в агробиоценозах саморегуляция осуществляется слабо, так как они не могут существовать без участия человека;
2) 2 — в агробиоценозах очень короткие цепи питания;
3) 3 — агробиоценоз неустойчивая экосистема, т. к. создана человеком.

10. Раскройте функции живого вещества в биосфере. Ответ поясните.

1) газовая (газообмен в процессе фотосинтеза и дыхания);

2) концентрационная (поглощение и накопление отдельными видами ряда элементов: йода, кремния, кальция и др.);
3) окислительно-восстановительная и биохимическая — окисление и восстановление организмами веществ в процессе питания, дыхания, разрушения органических остатков, миграции атомов.

11. Объясните, как в биосфере осуществляется круговорот углерода.

1) углекислый газ в процессе фотосинтеза преобразуется в органические вещества, которые запасаются в растении;
2) эти вещества используют гетеротрофные организмы в цепях питания;
3) при дыхании все организмы выделяют в атмосферу углекислый газ, который поглощается растениями.

12. К каким последствиям могут привести различные виды антропогенного воздействия на окружающую среду? Приведите не менее 4-х последствий.

1) сжигание топлива приводит к накоплению в атмосфере CO_2 и парниковому эффекту;
2) работа промышленных предприятий способствует загрязнению окружающей среды твердыми отходами (пылевые частицы), газообразными продуктами (оксидами азота и др.), что вызывает кислотные дожди;
3) использование фреонов приводит к образованию озоновых дыр и проникновению ультрафиолетовых лучей, губительно влияющих на всё живое;
4) вырубка лесов, осушение болот, распашка целинных земель приводят к опустыниванию.

ЛИТЕРАТУРА

Батуев А.С., Гуленкова М.А. и др. Биология: большой справочник для школьников и поступающих в вузы. М.: Дрофа, 2002.

Биология: энциклопедия / под ред. М.С. Гилярова. М.: Большая российская энциклопедия, 2003.

Богданова Т.Л., Солодова Е.А. Биология: справочное пособие для старшеклассников и поступающих в вузы. М.: АСТ-ПРЕСС ШКОЛА, 2002.

Воронков Н.А. Экология общая, социальная, прикладная. М.: Агар, 1999.

Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология. В 3 т. М.: Мир, 1993.

Калинова Г.С., Никишов А.И., Хрипкова А.Г. и др. Биология: пособие для поступающих в вузы биолого-медицинского профиля. М.: Школа-Пресс, 1995.

Кольман Я., Рем К.-Г. Наглядная биохимия. М.: Мир, 2004.

Марри Р., Греннер Д. и др. Биохимия человека в 2-х т. М.: Мир, 1993.

Павлов И.Ю., Вахненко Д.В., Москвичев Д.В. Биология: пособие-репетитор для поступающих в вузы. Ростов н/Д: Феникс, 2002.

Пикеринг В. Биология. Школьный курс в 120 таблицах. М.: АСТ-ПРЕСС, 1999.

Рис Э., Стернберг М. Введение в молекулярную биологию от клеток к атомам. М.: Мир, 2002.

Фаллер Д., Шилдс Д. Молекулярная биология клетки: руководство для врачей. М.: Бином-Пресс, 2004.

Физиология человека / под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. В 3 т. М.: Мир, 1996.

Шлегель Г. Общая микробиология. М.: Мир, 1987.

Шустанова Т.А. Пособие-репетитор для подготовки к ЕГЭ по биологии. Ростов н/Д: Феникс, 2009.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 3

Раздел 1. БИОЛОГИЯ — НАУКА О ЖИВОЙ ПРИРОДЕ 5

1.1. Биология как наука 5
1.2. Признаки и свойства живого 7
1.3. Основные уровни организации живой природы 9

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 1 10

Раздел 2. КЛЕТКА КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА 13

2.1. Клеточная теория. Методы изучения клетки 13
2.2. Клетка — единица строения, жизнедеятельности, роста и развития организмов. Многообразие клеток 16
2.3. Химическая организация клетки 18
2.4. Строение про- и эукариотической клетки 38
2.5. Метаболизм: энергетический и пластический обмен, их взаимосвязь 57
2.6. Гены, генетический код и его свойства. Биосинтез белка и нуклеиновых кислот 72
2.7. Хромосомы. Жизненный цикл клетки. Способы деления клеток: митоз, мейоз 79

Развитие половых клеток — гаметогенез у животных 91
Развитие половых клеток и оплодотворение у цветковых растений 96

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 2 98

Раздел 3. ОРГАНИЗМ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА 102

3.1. Разнообразие организмов по типу питания 103

3.2. Неклеточные формы жизни — вирусы 105

3.3. Воспроизведение организмов. Способы размножения 111

3.4. Онтогенез. Эмбриональное и постэмбриональное развитие организмов 117

3.5. Генетика. Закономерности наследственности и изменчивости 122

3.5.1. Моно- и дигибридное скрещивание 124

3.5.2. Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование признаков 130

3.5.3. Генетика пола 138

3.5.4. Изменчивость признаков у организмов: модификационная, мутационная, комбинативная 142

3.5.5. Вредное влияние мутагенов, алкоголя, наркотиков, никотина на генетический аппарат клетки 148

3.5.6. Селекция растений, животных, микроорганизмов 150

3.5.7. Биотехнология, клеточная и генная инженерия, клонирование 155

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 3 158

Раздел 4. МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЗМОВ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ 162

4.1. Систематика. Таксоны 162

4.2. Царство бактерии (дробянки) 164

4.2.1. Подцарство бактерии 164

4.2.2. Подцарство сине-зеленые водоросли 168

4.3. Царство грибы 169

4.4. Царство растения 174

4.4.1. Ткани высших растений 177

4.4.2. Органы высших растений 180
4.5. Низшие растения 191
4.5.1. Группа отделов водоросли 191
4.5.2. Отдел лишайники 194
4.6. Высшие растения 197
4.6.1. Отдел риниофитовидные 198
4.6.2. Отдел моховидные 199
4.6.3. Отдел плауновидные 201
4.6.4. Отдел хвощевидные 203
4.6.5. Отдел папоротниковидные 205
4.6.6. Отдел голосеменные 208
4.6.7. Отдел покрытосеменные (цветковые) 213
4.6.8. Многообразие цветковых растений 215
4.7. Царство животные 217
4.7.1. Беспозвоночные животные 219
Подцарство одноклеточные (простейшие) 219
Подцарство многоклеточные 222
4.7.1.1. Тип кишечнополостные 223
4.7.1.2. Тип плоские черви 225
4.7.1.3. Тип круглые, или первичнополостные, черви ... 228
4.7.1.4. Тип кольчатые черви 230
4.7.1.5. Тип моллюски 232
4.7.1.6. Тип членистоногие 234
4.7.2. Позвоночные животные 247
4.7.2.1. Тип хордовые 247
Подтип бесчерепные 248
Класс ланцетники 248
Подтип позвоночные, или черепные 250
Классы хрящевые и костные рыбы 250
Класс земноводные 254
Класс пресмыкающиеся 257
Класс птицы 260
Класс млекопитающие, или звери 265
Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 4 274

Раздел 5. ЧЕЛОВЕК И ЕГО ЗДОРОВЬЕ 277

5.1. Строение и жизнедеятельность тканей, органов и систем органов человека 277

5.2. Опорно-двигательная система 288

5.2.1. Структура и функции скелета 289

5.2.2. Мышечная система 301

5.3. Покровная система 310

5.4. Мочеполовая система 315

5.4.1. Выделительная система 315

5.4.2. Половая система 321

5.5. Пищеварительная система 327

5.5.1. Строение и функции органов пищеварения 328

5.5.2. Обмен веществ и превращение энергии в организме человека. Витамины 337

5.5.3. Учение И. П. Павлова о пищеварении 339

5.6. Дыхательная система 341

5.7. Сердечно-сосудистая система 348

5.8. Внутренняя среда организма человека. Иммунитет 354

5.8.1. Кровь, тканевая жидкость, лимфа 354

5.8.2. Иммунная система 359

5.8.3. Иммунитет 363

5.9. Нервная система 365

5.9.1. Спинной и головной мозг 371

5.9.2. Органы чувств 383

5.9.3. Высшая нервная деятельность 394

5.9.4. Вегетативная нервная система 400

5.10. Эндокринная система. Нейрогуморальная регуляция 404

5.11. Гигиена. Приемы оказания первой помощи 420

5.11.1. Здоровый образ жизни и гигиена 420

5.11.2. Травмы, профилактика, меры первой помощи 429

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 5 435

Раздел 6. НАДОРГАНИЗМЕННЫЕ СИСТЕМЫ. ЭВОЛЮЦИЯ 438

6.1. Вид, его критерии. Популяция 438

6.2. Эволюционные теории 440

6.2.1. Развитие эволюционных представлений 440

6.2.2. Эволюционная теория Дарвина—Уоллеса 442

6.2.3. Синтетическая теория эволюции 448

6.2.4. Микроэволюция и способы видообразования 451

6.2.5. Результаты эволюции 455

6.2.6. Направления и пути эволюции 456

6.3. Гипотезы возникновения жизни на Земле 460

6.4. Развитие органического мира и морфологические закономерности эволюционного процесса 463

6.5. Доказательства эволюции органического мира 468

6.6. Происхождение и эволюция человека 474

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 6 481

Раздел 7. ЭКОСИСТЕМЫ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ 485

7.1. Экологические факторы 488

7.2. Популяции. Структура и динамика численности 499

7.3. Экосистемы и цепи питания. Экологические пирамиды 504

7.4. Саморазвитие и смена экосистем. Агроэкосистемы 512

7.5. Круговорот веществ и превращения энергии в экосистемах 514

7.6. Биосфера — глобальная экосистема. Учение В. И. Вернадского о биосфере и ноосфере 518

7.7. Глобальные изменения в биосфере. Охрана растительного и животного мира 523

Типовые задания ЕГЭ с развернутым ответом к разделу 7 530

Литература 534

Серия «Абитуриент»

Шустанова Татьяна Анатольевна

РЕПЕТИТОР ПО БИОЛОГИИ: Готовимся к ЕГЭ и Государственной итоговой аттестации

Для поступающих в медицинские учебные заведения

Издание четвертое,
дополненное и переработанное

Ответственный редактор *В. Кузнецов*
Технический редактор *Г. Логвинова*

Подписано в печать 04.11.2011.
Формат 84 × 108 $^{1}/_{32}$. Бумага тип. № 2.
Гарнитура Ньютон. Усл. п. л. 28,56.
Тираж 2500. Заказ № 593.

ООО «ФЕНИКС»
344082, г. Ростов-на-Дону, пер. Халтуринский, 80.

Отпечатано с готовых диапозитивов в ЗАО «Книга»
344019, г. Ростов-на-Дону, ул. Советская, 57.

Качество печати соответствует предоставленным диапозитивам.