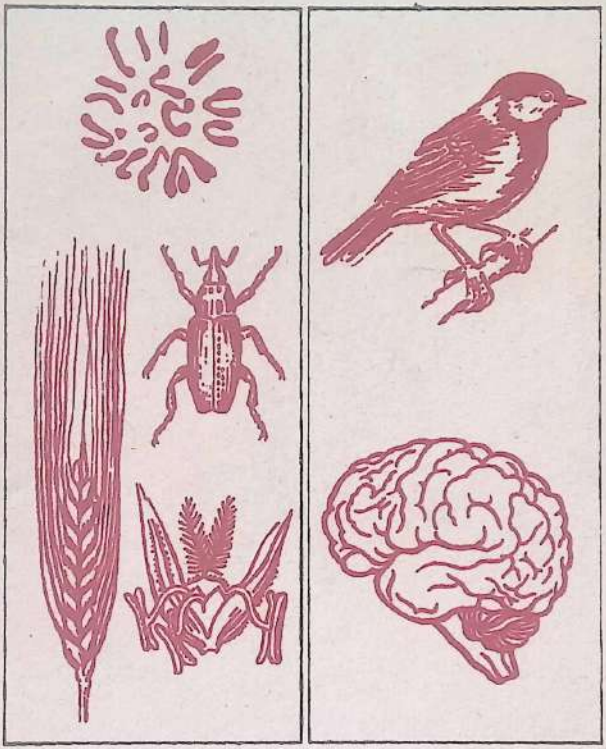
57
Б63н

БИОЛОГИЯ

ПОСОБИЕ ДЛЯ ПОДГОТОВИТЕЛЬНЫХ ОТДЕЛЕНИЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ВУЗОВ



БИОЛОГИЯ

Под общей редакцией Н. П. Соколовой

МОСКВА . ВЫСШАЯ ШКОЛА 1987

57
ББК 28.0
Б63
УДК 574/578

Соколова Н. П., Андреева И. И., Катонова Л. Н., Родман Л. С.

Рецензенты:

кафедра ботаники Ленинградского сельскохозяйственного института (зав. кафедрой проф. В. К. Пельменев) и кафедра ботаники Украинской сельскохозяйственной академии (и. о. зав. кафедрой доц. Г. А. Сологубова); канд. мед. наук Б. В. Захаров (2-й Московский медицинский институт им. Н. И. Пирогова)

Рекомендовано Управлением высшего и среднего образования Госагропрома СССР в качестве учебного пособия для слушателей подготовительных отделений высших сельскохозяйственных учебных заведений

Библиотека
СамСХИ
ИНВ. №

Б63 Биология: Пособие для подготовительных отделений сельскохозяйственных вузов/Н. П. Соколова, И. И. Андреева, Л. Н. Катонова, Л. С. Родман — М.: Высш. шк., 1987. — 464 с.: ил.

Пособие включает все разделы биологии и написано в соответствии с программой вступительных экзаменов 1986 г. Материал изложен в эволюционном аспекте и дает целостное представление о биологии как науке. Уделено внимание вопросам, имеющим значение для сельскохозяйственного производства.

Б $\frac{4306021000(4309000000)-429}{001(01)-87}$ 164—87

ББК 28.0
57.02

© Издательство «Высшая школа» 1987

ПРЕДИСЛОВИЕ

Решение задач сельскохозяйственного производства, определенных XXVII съездом КПСС и Продовольственной программой СССР, невозможно без подготовки высококвалифицированных кадров, которая осуществляется в сельскохозяйственных вузах страны. Важным моментом в деятельности вузов является подбор будущих специалистов главным образом из числа работающих непосредственно в сельском хозяйстве, которые должны освоить материал на иной, чем школьники, дидактической основе.

Данное пособие предназначено для слушателей подготовительных отделений, очно-заочных курсов и всех абитуриентов сельскохозяйственных вузов страны, поэтому вопросы биологии рассмотрены целенаправленно. Особое внимание уделено объектам и понятиям, имеющим существенное значение для сельского хозяйства.

Цель пособия – не дублируя учебников, помочь поступающим в вуз эффективно повторить учебный материал, приблизить уровень знаний слушателей к уровню, необходимому для обучения в сельскохозяйственном институте, осуществить преемственность школьного и вузовского преподавания биологии.

Пособие написано как единый курс биологии, в котором последовательность изложения материала (от молекулярных структур до экосистем) подчинена ведущей биологической идее – эволюции живой природы. Основные положения освещены с учетом их общеобразовательного и мировоззренческого значения. Изложение материала дается в эволюционном аспекте, что способствует пониманию исторического развития органического мира.

Книга написана профессорами и преподавателями Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева: общая биология – И. И. Андреевой, Л. С. Родман; ботаника – И. И. Андреевой, Л. С. Родман, Н. П. Соколовой; зоология, анатомия, физиология и гигиена человека – Л. Н. Катоновой; взаимоотношения организма и среды – Л. С. Родман.

Пособие разработано на основе программы по биологии для поступающих в высшие учебные заведения СССР (1986).

Авторы

ВВЕДЕНИЕ

Биология изучает живую природу, огромное многообразие вымерших и ныне населяющих Землю живых существ, их строение и функции, происхождение, распространение и развитие, связи друг с другом и с неживой природой. Биология (от греч. «bios» – жизнь и «logos» – наука) – это наука о жизни и ее закономерностях.

Методологической основой биологического познания являются законы и категории диалектического материализма.

Современная биология – комплексная наука, включающая ряд разделов. Ботаника и зоология изучают строение и жизнь растений и животных; цитология, гистология, анатомия – структуру и функции клеток, тканей и органов. Процессы жизнедеятельности клеток и организмов исследуют физиология и биохимия; закономерности наследственности и изменчивости – генетика; индивидуальное развитие организмов – эмбриология; их историческое развитие – эволюционное учение. Наука о классификации организмов называется систематикой, наука об отношениях организмов и среды – экологией. В последние десятилетия больших успехов достигла молекулярная биология, изучающая химические основы жизни. На стыке биологии и физики сформировалась биофизика, исследующая физические процессы в живых системах.

Биология зародилась еще у древних греков и римлян, описавших известные им растения и животных. Аристотель (384–322 гг. до н. э.) – основоположник многих наук – впервые попытался упорядочить знания о природе, разграничив ее на «ступени»: неорганический мир, растение, животное, человек. В классическом труде древнеримского врача Галена (131–200 гг. н. э.) «О частях человеческого тела» дано первое анатомо-физиологическое описание человека. В средние века составлялись «травники», включавшие главным образом лекарственные растения. В эпоху Возрождения интерес к живой природе усилился. Возникли ботаника и зоология. А. Везалий (1514–1564), давший научное описание строения органов и систем человека, У. Гарвей (1578–1657), описавший большой и малый круги кровообращения и его механизм, и другие ученые заложили основы анатомии и физиологии человека. Изобретение микроскопа в начале XVII в. Г. Галилеем (1564–1642) раздвинуло границы

мира живых существ, углубило представление об их строении. Р. Гук (1635–1703), М. Мальпиги (1628–1694), Сваммердам (1637–1680) и А. Левенгук (1632–1723) положили начало изучению клеток тканей. Левенгук впервые увидел под микроскопом бактерий, простейших и сперматозоидов.

Одно из главных достижений XVIII в. – создание системы классификации животных и растений (К. Линней, 1735). В начале XIX в. Жан Батист Ламарк в книге «Философия зоологии» (1809) впервые четко сформулировал мысль об эволюции органического мира. Ему принадлежит термин «биология».

Новые методы исследований, экспедиции в эпоху великих географических открытий обогатили биологию множеством новых фактов, что привело к ее дифференциации. В ботанике и зоологии обособились систематика, эмбриология, гистология, микробиология, палеонтология, биогеография и др.

Среди важнейших достижений XIX в. – создание клеточной теории М. Шлейденом и Т. Шванном (1838–1839), которая в 1855 г. была углублена Р. Вирховым, постулировавшим, что «всякая клетка возникает только от клетки». Вскоре Луи Пастер экспериментально доказал, что даже микроорганизмы не способны к самозарождению, что раньше считалось непреложным фактом. Были открыты закономерности наследственности (Г. Мендель, 1859). Подлинный переворот в биологии произвело учение Ч. Дарвина (1859), который открыл движущие силы эволюции, объяснил ее механизм и дал материалистическое толкование целесообразности строения живых существ.

Начало XX в. ознаменовалось рождением генетики. Эта наука возникла в результате переоткрытия К. Корренсом, Э. Чермаком и Г. де Фризом законов наследственности (обнаруженных Г. Менделем, но оставшихся неизвестными биологам того времени) и работам Т. Моргана, экспериментально обосновавшим хромосомную теорию наследственности.

В 50-е годы поразительных успехов достигли исследования тонкой структуры живой материи. Был решен вопрос о материальных основах наследственности, универсальных для всех организмов.

Для современной биологии характерна наряду с детальным изучением отдельных структур и организмов тенденция к целостному, синтетическому познанию

живой природы, о чем свидетельствует развитие экологии.

История биологии – это не только история познания, но и история борьбы идей – материализма и идеализма, диалектики и метафизики. Изучение проблемы сущности жизни, роли в ней химических и физических процессов, ее происхождения и развития; изучение происхождения и эволюции человека, соотношения биологического и социального в его природе доказывает материальное единство мира, воссоздает картину эволюции материи и форм ее движения. Данные биологии свидетельствуют о познаваемости живой природы, утверждают истинность диалектико-материалистического мировоззрения.

Биологические процессы совершаются на основе внутренних закономерностей существования и развития живого, но не направляются извне. Источником развития являются единство и борьба противоположностей: наследственность и изменчивость; интенсивность размножения и ограниченность жизненных ресурсов; взаимодействие генетической программы и факторов среды. Механизм развития связан с переходом количественных изменений в качественные: например, увеличение частоты мутаций – предпосылка возникновения приспособлений; изменение среды в процессе существования биоценозов ведет к их сменам. Направленность процесса развития подчиняется закону отрицания отрицания. Это подтверждают и биогенетический закон, и закономерности смен биоценозов, и возникновение жизни. Причинные связи бесконечны и непрерывны.

Биология не нуждается в божественной помощи для объяснения причин развития. Разработка материалистической теории эволюции внесла огромный вклад в борьбу с религией, опровергнув религиозные представления о природе, «божественном» происхождении жизни и человека. Открытия, особенно на молекулярном уровне, выдвинули биологию на самый передний край идеологического противоборства между марксистско-ленинской философией диалектического материализма и идеализмом с его теологией, телеологией и витализмом.

Велико значение биологии и в решении практических задач.

Глобальной проблемой современности является производство пищи. Сегодня на Земле голодают и недоедают около 2 млрд. человек. Чтобы обеспечить хотя бы минимальные потребности человечества, необходимо

резко увеличить прежде всего производство сельскохозяйственных продуктов. Эту задачу решают технологические науки: растениеводство и животноводство, базирующиеся на достижениях фундаментальных биологических дисциплин, таких, как генетика и селекция, физиология и биохимия, молекулярная биология и экология.

На основе методов селекции, развитых и обогащенных современной генетикой, во всем мире идет интенсивный процесс создания более продуктивных сортов растений и пород животных. Важное качество новых сортов сельскохозяйственных культур – их приспособленность к выращиванию в условиях интенсивных технологий. Сельскохозяйственные животные наряду с высокой продуктивностью должны обладать специфическими морфолого-анатомическими и физиологическими признаками, позволяющими разводить их на птицефабриках, крупных фермах с электродойкой и стойловым содержанием, в клетках звероферм.

В последние годы широко распространилась биотехнология промышленного микробиологического синтеза органических кислот, аминокислот, кормовых белков, ферментов, витаминов, стимуляторов роста и средств защиты растений. Для получения более продуктивных форм микроорганизмов используются методы генной инженерии.

С помощью пересадки генов биологи работают и над созданием растений с контролируемыми сроками цветения, повышенной устойчивостью к заболеваниям, засолению почвы, способностью к фиксации атмосферного азота. Генная инженерия открыла исключительные перспективы биотехнологии, связанной с производством лекарств (инсулин, интерферон), новых вакцин для профилактики инфекционных заболеваний человека и животных. Теоретические достижения биологии, особенно генетики, широко применяются в медицине. Исследование наследственности человека позволяет разрабатывать методы ранней диагностики, лечения и профилактики наследственных болезней, связанных с генными (гемофилия, серповидноклеточная анемия, альбинизм и др.), а также хромосомными и геномными (ранняя смерть, бесплодие, слабоумие) мутациями и аномалиями.

В условиях растущего воздействия человека на природу одной из коренных проблем, разрешение которой требует усилий всего человечества и каждой личности, является экологизация деятельности общества и сознания

человека. Задача состоит не только в выявлении и устранении отрицательных эффектов воздействия человека на природу – например, местного загрязнения среды какими-то веществами (этого в будущем можно будет избежать), но и, главное, в научном определении режимов рационального использования резервов биосферы. Негативные последствия хозяйственной деятельности, принимающие в последние десятилетия все большие размеры, стали опасны не только для здоровья человека, но и для природной среды в целом. Обеспечение сохранности биосферы и способности природы к воспроизведению – еще одна из задач, стоящих перед биологией.

ЧАСТЬ I
ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Общая биология – наука о закономерностях, единых для всего живого. Она изучает общие законы жизни и те особенности, которые характерны для всех видов живых существ независимо от их систематического положения. Чем отличается живое от неживого, каковы основные и общие для всех организмов закономерности жизненных явлений – ответ на эти вопросы составляет задачу общей биологии.

Обмен веществ и энергии между организмом и средой, способность к размножению, наследственность и изменчивость – неотъемлемые свойства всех организмов. Эти свойства – основа эволюции – необратимого исторического развития живой природы, которое сопровождается приспособлением организмов к условиям существования, образованием и вымиранием видов, преобразованием биогеоценозов и биосферы в целом. В результате эволюции возник многообразный мир живых существ.

Различают несколько *структурно-функциональных уровней организации жизни* (живой материи). Нижний, наиболее древний – *суборганизменный*. Это уровень молекулярных структур, где проходит граница между живым и неживым. Следующий уровень – *клеточный*. Клетка, ее структуры и основные биохимические процессы сходны у всех организмов. За ним следует уровень *целостного организма*. Неотъемлемые свойства всех организмов – способность к размножению, наследственность и изменчивость. Более сложный уровень организации жизни – *популяционно-видовой*. Высший уровень – *экосистемный*, биосферно-биогеоценотический, на котором сообщества популяций животных и растений вместе с их средой обитания образуют функционально-структурное единство. Целостность экосистем (биогеоценозов, биосферы) обусловлена обменом веществ и энергии между ее компонентами.

Общая биология изучает законы, характерные для всех уровней организации жизни. Значение этой дисци-

живой природы, о чем свидетельствует развитие экологии.

История биологии – это не только история познания, но и история борьбы идей – материализма и идеализма, диалектики и метафизики. Изучение проблемы сущности жизни, роли в ней химических и физических процессов, ее происхождения и развития; изучение происхождения и эволюции человека, соотношения биологического и социального в его природе доказывает материальное единство мира, воссоздает картину эволюции материи и форм ее движения. Данные биологии свидетельствуют о познаваемости живой природы, утверждают истинность диалектико-материалистического мировоззрения.

Биологические процессы совершаются на основе внутренних закономерностей существования и развития живого, но не направляются извне. Источником развития являются единство и борьба противоположностей: наследственность и изменчивость; интенсивность размножения и ограниченность жизненных ресурсов; взаимодействие генетической программы и факторов среды. Механизм развития связан с переходом количественных изменений в качественные: например, увеличение частоты мутаций – предпосылка возникновения приспособлений; изменение среды в процессе существования биоценозов ведет к их сменам. Направленность процесса развития подчиняется закону отрицания отрицания. Это подтверждают и биогенетический закон, и закономерности смен биоценозов, и возникновение жизни. Причинные связи бесконечны и непрерывны.

Биология не нуждается в божественной помощи для объяснения причин развития. Разработка материалистической теории эволюции внесла огромный вклад в борьбу с религией, опровергнув религиозные представления о природе, «божественном» происхождении жизни и человека. Открытия, особенно на молекулярном уровне, выдвинули биологию на самый передний край идеологического противоборства между марксистско-ленинской философией диалектического материализма и идеализмом с его теологией, телеологией и витализмом.

Велико значение биологии и в решении практических задач.

Глобальной проблемой современности является производство пищи. Сегодня на Земле голодают и недоедают около 2 млрд. человек. Чтобы обеспечить хотя бы минимальные потребности человечества, необходимо

резко увеличить прежде всего производство сельскохозяйственных продуктов. Эту задачу решают технологические науки: растениеводство и животноводство, базирующиеся на достижениях фундаментальных биологических дисциплин, таких, как генетика и селекция, физиология и биохимия, молекулярная биология и экология.

На основе методов селекции, развитых и обогащенных современной генетикой, во всем мире идет интенсивный процесс создания более продуктивных сортов растений и пород животных. Важное качество новых сортов сельскохозяйственных культур – их приспособленность к выращиванию в условиях интенсивных технологий. Сельскохозяйственные животные наряду с высокой продуктивностью должны обладать специфическими морфолого-анатомическими и физиологическими признаками, позволяющими разводить их на птицефабриках, крупных фермах с электродойкой и стойловым содержанием, в клетках звероферм.

В последние годы широко распространилась биотехнология промышленного микробиологического синтеза органических кислот, аминокислот, кормовых белков, ферментов, витаминов, стимуляторов роста и средств защиты растений. Для получения более продуктивных форм микроорганизмов используются методы генной инженерии.

С помощью пересадки генов биологи работают и над созданием растений с контролируемыми сроками цветения, повышенной устойчивостью к заболеваниям, засолению почвы, способностью к фиксации атмосферного азота. Генная инженерия открыла исключительные перспективы биотехнологии, связанной с производством лекарств (инсулин, интерферон), новых вакцин для профилактики инфекционных заболеваний человека и животных. Теоретические достижения биологии, особенно генетики, широко применяются в медицине. Исследование наследственности человека позволяет разрабатывать методы ранней диагностики, лечения и профилактики наследственных болезней, связанных с генными (гемофилия, серповидноклеточная анемия, альбинизм и др.), а также хромосомными и геномными (ранняя смерть, бесплодие, слабоумие) мутациями и аномалиями.

В условиях растущего воздействия человека на природу одной из коренных проблем, разрешение которой требует усилий всего человечества и каждой личности, является экологизация деятельности общества и сознания

человека. Задача состоит не только в выявлении и устранении отрицательных эффектов воздействия человека на природу – например, местного загрязнения среды какими-то веществами (этого в будущем можно будет избежать), но и, главное, в научном определении режимов рационального использования резервов биосферы. Негативные последствия хозяйственной деятельности, принимающие в последние десятилетия все большие размеры, стали опасны не только для здоровья человека, но и для природной среды в целом. Обеспечение сохранности биосферы и способности природы к воспроизведению – еще одна из задач, стоящих перед биологией.

ЧАСТЬ I
ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Общая биология – наука о закономерностях, единых для всего живого. Она изучает общие законы жизни и те особенности, которые характерны для всех видов живых существ независимо от их систематического положения. Чем отличается живое от неживого, каковы основные и общие для всех организмов закономерности жизненных явлений – ответ на эти вопросы составляет задачу общей биологии.

Обмен веществ и энергии между организмом и средой, способность к размножению, наследственность и изменчивость – неотъемлемые свойства всех организмов. Эти свойства – основа эволюции – необратимого исторического развития живой природы, которое сопровождается приспособлением организмов к условиям существования, образованием и вымиранием видов, преобразованием биогеоценозов и биосферы в целом. В результате эволюции возник многообразный мир живых существ.

Различают несколько *структурно-функциональных уровней организации жизни* (живой материи). Нижний, наиболее древний – *суборганизменный*. Это уровень молекулярных структур, где проходит граница между живым и неживым. Следующий уровень – *клеточный*. Клетка, ее структуры и основные биохимические процессы сходны у всех организмов. За ним следует уровень *целостного организма*. Неотъемлемые свойства всех организмов – способность к размножению, наследственность и изменчивость. Более сложный уровень организации жизни – *популяционно-видовой*. Высший уровень – *экосистемный*, биосферно-биогеоценотический, на котором сообщества популяций животных и растений вместе с их средой обитания образуют функционально-структурное единство. Целостность экосистем (биогеоценозов, биосферы) обусловлена обменом веществ и энергии между ее компонентами.

Общая биология изучает законы, характерные для всех уровней организации жизни. Значение этой дисци-

плины исключительно велико как в формировании материалистического мировоззрения, так и в ряде жизненно важных областей человеческой деятельности. Она приобретает все возрастающее практическое значение для сельского хозяйства, лесной и рыбной промышленности, биотехнологии, медицины, для рационального использования естественных ресурсов и охраны природы.

Биология служит теоретической базой сельскохозяйственного производства. Многие ее разделы непосредственно связаны с растениеводством и животноводством. Обеспечение все увеличивающегося населения земного шара продовольствием невозможно без создания новых высокоурожайных сортов сельскохозяйственных культур и продуктивных пород домашних животных. Достичь этого можно лишь зная законы наследственности и изменчивости. Благодаря открытиям в молекулярной биологии развивается биотехнология – производство ферментов, гормонов, кормовых белков, аминокислот с помощью микроорганизмов. Повышение плодородия земель, создание условий для получения устойчивых программированных урожаев – эти экологические задачи должны решать агрономы-биологи.

Изучая биологию паразитических организмов на основе общебиологических закономерностей и межвидовых отношений, агрономы и животноводы разрабатывают научно обоснованные мероприятия по борьбе с заболеваниями растений и животных. Разработка стратегии защиты растений от болезней, вредителей и сорняков должна быть основана на глубоком понимании законов экологии, только тогда можно ожидать снижения потерь урожая. Действенные меры по охране природы, рациональное освоение и приумножение природных богатств, создание искусственных биоценозов невозможны без изучения экологии и биоценологии.

ГЛАВА 1

ЖИЗНЬ И ЕЕ ВОЗНИКНОВЕНИЕ НА ЗЕМЛЕ

§ 1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ ЖИЗНЬ

Жизнь – это одна из форм существования материи, закономерно возникающая при определенных условиях в процессе ее развития. Живые организмы отличаются от неживых объектов совокупностью признаков: обменом

веществ и энергии, способностью к росту, развитию, размножению, к поддержанию определенного состава, регуляции своего состава и функций, а также раздражимостью, разнообразными формами движения, приспособляемостью к среде и т. п.

Один из наиболее существенных критериев жизни – *обмен веществ*. Это свойство отражено в определении жизни, сформулированном Ф. Энгельсом в его работе «Анти-Дюринг», опубликованной более ста лет назад. «Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка».

Вещества, поступающие из окружающей среды, в результате пластического обмена – ассимиляции – превращаются в вещества данного организма, из них строится его тело. В процессе энергетического обмена – диссимиляции – происходит расщепление сложных органических соединений на простые и выделяется энергия. Обмен веществ обеспечивает устойчивость, постоянство химического состава клеток и всего организма, а следовательно, и их деятельность. Динамические системы, в которых непрерывно протекают химические реакции за счет поступающих извне веществ и энергии, а продукты реакции отводятся, называются открытыми. Следовательно, живой организм – открытая система, так как он существует до тех пор, пока в него поступает пища, а также энергия из внешней среды, а некоторые продукты обмена выделяются.

Второе обязательное свойство живого – *способность к самовоспроизведению*. Ведь время жизни всех живых систем от молекулярных структур (вирусы) до высокоорганизованных многоклеточных организмов ограничено. Самовоспроизведение осуществляется на всех уровнях организации живой материи – от макромолекул до организма. Благодаря ему клеточные структуры (органоиды), сами клетки и организмы сходны по строению со своими предшественниками. Одно из величайших научных достижений нашего столетия – выяснение молекулярного механизма наследования признаков. При самовоспроизведении все живые существа используют одну и ту же универсальную схему матричного синтеза: новая ДНК копируется на старой, как на матрице; иРНК копируется на матрице ДНК и, наконец, на матрице иРНК синтезирует-

ся полипептидная цепь, образующая белок (см. гл. 4). Стабильность структуры молекул ДНК обеспечивает наследственность. Ведь нуклеиновые кислоты определяют состав белков, а белки – ферменты регулируют всю деятельность клетки и организма.

В своем определении жизни Ф. Энгельс подчеркивает такую характерную особенность всего живого, как наличие в его составе белков. Белки обладают уникальной конфигурацией, которая связана с возникновением вторичной, третичной, а часто и четвертичной структуры. В отличие от линейной структуры нуклеиновых кислот сложная объемная конфигурация белков не может быть самовоспроизведена. Самовоспроизведение, наследственность обеспечивается системой «нуклеиновая кислота – белок», где нуклеиновая кислота является материальной основой генетических программ, а белок – функциональным, исполнительным механизмом, который ею регулируется. Этому соответствует одно из современных определений жизни, данное советским ученым М. В. Волькенштейном (1965): «живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров – белков и нуклеиновых кислот».

Еще одним критерием жизни является изменчивость, которая создает материал для естественного отбора. Без нее была бы невозможна эволюция и как следствие ее – огромное разнообразие форм жизни на Земле. В основе изменчивости лежат мутации – нарушения процесса самовоспроизведения ДНК.

Единство принципов организации всех живых организмов, не зависящее от уровня сложности их строения, обусловлено сходством основных биохимических процессов и свидетельствует о едином пути возникновения жизни.

§ 2. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Жизнь возникла на нашей планете около 3,5 млрд. лет назад. Этому предшествовала очень длительная абиогенная (небиологическая) молекулярная эволюция. Современная наука полностью опровергла все мифы о внезапном «чудесном» появлении жизни. Несостоятельными оказались и теории о заносе жизни из космоса. Сейчас уже можно представить те условия, при которых на Земле стало реальным возникновение жизни. Наибо-

лее широкое признание получила гипотеза происхождения жизни А. И. Опарина – Д. Б. С. Холдейна (1924–1927). Согласно этой гипотезе, ныне дополненной, сложный процесс возникновения жизни происходил следующим образом.

На раскаленной (до 1000 °С) планете, какой была Земля, все элементы находились в атомарном состоянии и при охлаждении постепенно перераспределились соответственно плотности: самые тяжелые – внутрь, наиболее легкие (азот, водород, углерод) – на поверхность. Так образовалась первичная атмосфера, состоявшая из газов. В ее составе не было свободного кислорода, так как он соединялся с металлами и другими способными к окислению элементами. Свободный водород и его газообразные соединения с азотом, углеродом и кислородом (водяные пары) создали восстановительный характер среды, что послужило одной из предпосылок образования молекул органических веществ небиологическим путем. Дальнейшее охлаждение привело к конденсации водяных паров; на поверхность Земли начали низвергаться горячие дожди, образуя огромные водные пространства. В воде были растворены аммиак (NH_3), диоксид углерода (CO_2), метан (CH_4), синильная кислота (HCN). В атмосфере под действием ультрафиолетовых лучей Солнца и грозовых разрядов происходило образование более сложных органических веществ, которые с дождями также попадали в водоемы. В их числе – органические кислоты (уксусная, муравьиная, молочная и др.), аденозинфосфатные соединения (АМФ, АДФ, АТФ) и др. С частыми извержениями вулканов, в том числе подводных, на поверхность выносились (и выносятся сейчас) такие сложные соединения, как различные аминокислоты (их абиогенный синтез осуществляется при температуре около 1000 °С), азотистые основания, аминосахара и другие органические вещества. Карбиды (соединения металлов с углеродом), также извергавшиеся в большом количестве, в горячей воде образовывали углеводороды. Восстановительный характер атмосферы Земли, активная вулканическая деятельность, грозовые разряды, мощное ультрафиолетовое излучение, не задерживаемое озоновым экраном, высокая температура – вот те условия, которые обеспечили абиогенное возникновение органических соединений и положили начало *химической эволюции*, приведшей впоследствии к возникновению живых организмов. В настоящее время экспериментально под-

твержден абиогенный синтез даже таких веществ, как белки. Теплые воды первичного океана были благоприятной средой для химических реакций между растворенными здесь органическими и неорганическими веществами, низкомолекулярные органические вещества превращались в более сложные высокомолекулярные. В течение миллионов лет возникали и разрушались бесчисленные варианты органических соединений. Шло постепенное накопление их в водах первичного океана.

Дальнейший этап в развитии органических веществ – образование коацерватных капель. В водном растворе органические молекулы всегда окружены поляризованной водной оболочкой. Толщина ее зависит от величины заряда молекулы, концентрации солей окружающего раствора, температуры и других факторов. Молекулы, окруженные такими оболочками, могут объединяться, образуя коацерваты – многомолекулярные группы с единой оболочкой, которые уже не смешиваются с окружающим раствором. Коацерватные капли представляют собой высокомолекулярные образования, в том числе белковые и полинуклеотидные, обособившиеся из раствора в виде коллоидных частиц. Исследования А. И. Опарина показали, что коацерватные капли способны адсорбировать (поглощать) из окружающего раствора отдельные вещества и увеличиваться в размерах. В коацерватах осуществлялись простейшие реакции синтеза и распада веществ, продукты которого выделялись наружу. Эти процессы можно сравнить с процессами питания, роста, выделения. Таким образом, адсорбционная способность, присущая коацерватам, стала, по-видимому, начальным этапом обмена веществ в них. Возник один из самых существенных признаков жизни – обмен веществ.

В коацерватных каплях, содержавших полинуклеотидные цепочки, при адсорбции мононуклеотидов происходил неферментативный синтез комплементарных полинуклеотидов, т. е. матричный синтез, столь характерный для живых систем. Формировалась способность к самовоспроизведению.

Рост коацерватных капель за счет поглощения веществ извне приводил к диспропорции между массой капли и силами сцепления между ее молекулами. Капля распадалась на несколько более мелких. Этот процесс стал необходимой предпосылкой для возникновения размножения. Однако в современном понимании размножение – это процесс, посредством которого организмы вос-

производят себе подобных. При распадении же коацервата «дочерние» капли могли оказаться очень различными по химическому составу. Многие из них распадались дальше и погибали, некоторые снова росли. В составе коацерватных капель возникали все новые и новые комбинации веществ.

Наибольшие шансы на сохранение имели капли, содержавшие белок, способный по своей химической природе к ферментативной активности, и полинуклеотиды. Белки-ферменты участвовали не только в обмене веществ, но и в редупликации нуклеиновых кислот. Сохранение в нуклеиновых кислотах, способных к редупликации, информации об «удачных» комбинациях аминокислот обеспечивало стабильность состава белков при распаде капель. Таким образом появился процесс самовоспроизведения – необходимое свойство живого. Завершился последний этап химической эволюции материи, возникли живые системы. Развитие живых систем шло в результате *биологической эволюции*. При редупликации полинуклеотидных молекул в некоторых случаях происходили «ошибки» – мутации: новая молекула не вполне точно копировала исходную. В дальнейшем эта измененная молекула копировалась. Частота мутаций резко повышалась под воздействием излучений, особенно ионизирующих. С момента возникновения простейшие организмы попадали под действие естественного отбора, который и обеспечивал их приспособленность к условиям существования. Случайно приобретенные в результате наследственных изменений полезные признаки закреплялись отбором. По-видимому, именно так из первичных коацерватов сформировались клетки: образовались наружная мембрана, обладающая свойством избирательной проницаемости, цитоплазма, ядро; шла эволюция биохимических процессов.

Первичные организмы использовали для питания готовые органические вещества, т. е. были *анаэробными гетеротрофами*. В условиях увеличения их численности при уменьшении запасов органических веществ в первичном океане у некоторых организмов появилась и закрепилась способность к самостоятельному синтезу органических веществ из неорганических за счет энергии простейших реакций окисления и восстановления. Возник *хемосинтез*. Хемосинтезирующие бактерии были первыми *автотрофными организмами*. Первичные микроорганизмы постепенно сокращали исходные запасы водорода, аммиака,

метана, сероводорода. Так, серные бактерии окисляли сероводород вулканического происхождения, а водородные – молекулярный атмосферный водород.

Следующий важный этап биологической эволюции – создание пигментных систем для использования световой энергии – возникновение *фотосинтеза*. Первыми организмами, использующими свет как источник энергии для синтеза органических веществ, были бактерии (типа пурпурных и зеленых серобактерий) и цианеи (синезеленые). Последние в качестве источника водорода использовали воду, и в атмосферу начал выделяться свободный кислород, что явилось предпосылкой для возникновения в ходе эволюции *аэробного дыхания*, которое почти в 20 раз эффективнее бескислородного анаэробного окисления. Аэробное окисление (важнейший шаг в эволюции) постепенно вытесняет неэкономичное анаэробное.

По геологическим данным, уже 2,7 млрд. лет назад в атмосфере в небольшом количестве имелся свободный кислород. По мере накопления кислорода в верхних слоях атмосферы часть его превращалась в озон, способный интенсивно поглощать ультрафиолетовое и ионизирующее излучение Солнца, – сформировался *«озоновый экран»*. Жизнь, которая первоначально была возможна только в океане, под защитой воды, вышла на сушу и распространилась по всей поверхности Земли.

Жизнь на Земле возникла абиогенным путем. Возможен ли сейчас небиологический путь образования живых организмов, т. е. самозарождение жизни? Нет. Во-первых, на планете отсутствуют условия (температура, состав атмосферы и т. д.), необходимые для абиогенного синтеза органических веществ. Во-вторых, этому препятствует обилие гетеротрофных живых существ, готовых немедленно употребить в пищу любые органические соединения. В современных условиях нашей планеты любые организмы, даже самые примитивные, возникают только биологическим путем, т. е. в процессе размножения себе подобных.

РАЗДЕЛ I
УЧЕНИЕ О КЛЕТКЕ

ГЛАВА 2
ИЗУЧЕНИЕ КЛЕТКИ. КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ

Клетка – основная структурная и функциональная единица организма.

Долгое время биология изучала свойства животных и растений на основе их макроскопического строения (видимого невооруженным глазом). Глубже в строение и функции организмов она проникла после открытия их клеточного строения и изучения клетки как основной структурной и функциональной единицы.

Размеры клеток обычно порядка нескольких микрометров (1 мкм = 0,001 мм); самые мелкие – от 0,5 до 1,2 мкм, что делает их недоступными для изучения невооруженным глазом. Открытие и исследование клетки тесно связано с изобретением и усовершенствованием микроскопа.

В 1655 г. английский естествоиспытатель Роберт Гук с помощью микроскопа впервые установил «клеточное строение» на случайно выбранном для наблюдения растительном объекте – мертвой ткани, пробке. Он ввел понятие «*клетка*» для обозначения наблюдаемых в пробке пустых ячеек, поэтому свойства живой материи Р. Гук ошибочно связывал с клеточной стенкой.

В последней трети XVII в. в работах голландского ученого А. Левенгука были изложены выдающиеся открытия, в частности, клеточное строение животных, но только в 30-е годы прошлого столетия было установлено, что клетки не полые пузырьки, а заполнены полужидким содержимым – «протоплазмой». В 1831 г. Р. Броун впервые описал ядро.

В 1838 г. немецкий ботаник М. Шлейден пришел к заключению, что ядро является обязательным компонентом всех растительных клеток. Его соотечественник зоолог Т. Шванн, сопоставив клетки животных и растительных организмов, пришел к выводу, что все они сходны. Это дало основание М. Шлейдену и Т. Шванну сформулировать *основное положение клеточной теории: все растительные и животные организмы состоят из клеток, сходных по строению.*

В 1858 г. немецкий ученый Р. Вирхов внес в клеточную теорию важное дополнение. Он доказал, что число

Библиотека
СамСХИ
ИНВ. №

клеток в организме увеличивается в результате их деления, так как клетка происходит только от клетки.

Открытие клеточного строения у живых организмов Ф. Энгельс отнес к числу трех важнейших открытий XIX столетия в области естествознания наряду с законом сохранения энергии и эволюционным учением Ч. Дарвина.

Хотя клеточная теория не сразу получила всеобщее признание, тем не менее она явилась мощным стимулом интенсивного изучения клетки. Появились новые замечательные открытия. В 1877–1881 гг. Э. Руссов и И. Горожанкин впервые наблюдали и описали цитоплазматические соединения между растительными клетками – плазмодесмы. Позднее их формирование и структуру изучали немецкие ботаники Э. Страсбургер и Ю. Сакс. Таким образом была доказана взаимосвязь клеток в тканях и органах и, следовательно, материальная основа целостности организма.

Целая эпоха в развитии наших знаний о внутриклеточной структуре и физиологии клетки связана с открытием и изучением деления ядер – кариокинеза – и деления клеток – цитокинеза (работы П. Чистякова, Э. Страсбургера, Л. Гиньяра и др.).

Развитие наших знаний о клеточном строении основывалось на данных светового микроскопирования. Но разрешающая способность светового микроскопа ограничена. С помощью светового микроскопа нельзя рассматривать ультраструктуры клетки, измеряемые нанометрами (1 нм = 0,001 мкм). С открытием же электронного микроскопа, который позволяет увеличивать тонкие структуры клетки в 100 000 раз и больше, возможности изучения клетки резко возросли.

Современные методы исследования позволяют учитывать взаимосвязь структуры и функции, т. е. изучать клетки в единстве с физиологией. Так, один из биохимических методов – хроматография – позволяет установить не только качественные, но и количественные соотношения внутриклеточных компонентов; метод фракционного центрифугирования – изучить отдельные компоненты клетки – ядро, пластиды, митохондрии, рибосомы и др.

Современная клеточная теория включает следующие положения: клетка – основная единица строения и развития всех живых организмов, наименьшая единица живого; клетки всех одноклеточных и многоклеточных орга-

низмов сходны по своему строению, химическому составу, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ; размножаются клетки путем деления, каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки; в многоклеточных организмах клетки специализированы по выполняемой ими функции и образуют ткани; из тканей состоят органы.

Значение клеточной теории заключается в том, что она доказывает единство происхождения всех живых организмов на Земле.

ГЛАВА 3
ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КЛЕТКИ

Сходство химического состава клеток всех организмов служит доказательством единства живой природы. Вместе с тем нет ни одного химического элемента, содержащегося в живых организмах, который не был бы найден в телах неживой природы. Это подтверждает мнение о единстве материи.

Элементы, входящие в состав клетки (в %)

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

В приведенном перечне кислород, углерод, водород и азот – группа элементов, которыми живые существа богаче всего. Вторая группа объединяет 8 элементов, которые представлены десятыми и сотыми долями процента. Их общая масса – около 1,9%. В третью группу входят такие элементы, которых в живой клетке очень мало, – микроэлементы, но и они совершенно необходимы для ее нормального функционирования. В живых организмах все эти элементы входят в состав неорганических и органических соединений, которые и образуют живую материю. В основном клетки живых существ построены из органических веществ.

В состав клеток входят и неорганические соединения. За исключением воды они составляют незначительную долю по сравнению с содержанием органических веществ.

В то время как неорганические соединения существуют и в неживой природе, органические соединения характерны только для живых организмов. В этом существенное различие между живой и неживой природой.

Соотношение в клетке воды, органических и неорганических веществ (в %)

Вода	70–85	Нуклеиновые кислоты	1–2
Белки	10–20	АТФ и другие низкомолекулярные органические вещества	0,1–0,5
Жиры	1–5	Неорганические вещества (кроме воды)	1–1,5
Углеводы	0,2–2,0		

Неорганические вещества. Большое значение в жизнедеятельности клетки имеет вода. Прежде всего она является растворителем, а все обменные процессы могут протекать лишь в растворах. Вода играет важную роль во многих реакциях, происходящих в организме. Например, в реакциях гидролиза, при которых высокомолекулярные органические вещества (белки, жиры, углеводы) расщепляются благодаря присоединению к ним воды. С помощью воды обеспечивается процесс переноса необходимых веществ от одной части организма к другой. Чем выше биохимическая активность клетки или ткани, тем выше содержание в них воды. Велика ее роль и в теплорегуляции клетки и организма в целом. Другие неорганические вещества – соли – находятся в организмах в виде анионов и катионов в растворах и в виде соединений с органическими веществами. Важное функциональное значение для нормальной жизнедеятельности клетки имеют катионы: K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+} и анионы: HPO_4^{2-}, $H_2PO_4^-$, HCO_3^-, Cl^-.

В соединении с органическими веществами особое значение имеют сера, входящая в состав многих белков; фосфор как обязательный компонент нуклеотидов ДНК и РНК; железо, находящееся в составе белка крови гемоглобина, и магний, содержащийся в молекуле хлорофилла. Кроме того, фосфор в форме нерастворимого фосфорнокислого кальция составляет основу костного скелета позвоночных и раковин моллюсков.

Органические вещества, входящие в состав клетки, – это белки, углеводы, жиры, нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и аденозинтрифосфорная кислота (АТФ).

Белки – основная составная часть любой живой клетки. На их долю приходится 50–80% сухой массы

клетки. Химический состав белков чрезвычайно разнообразен, и в то же время все они построены по одному принципу. Белок – это полимер, молекула которого состоит из многих мономеров – молекул аминокислот. Всего известно 20 различных аминокислот, входящих в состав белков. Каждая из них имеет карбоксильную группу (COOH), аминогруппу (NH_2) и радикал, которым одна аминокислота отличается от другой. В молекуле белка аминокислоты химически соединены прочной *пептидной* связью (—CO—NH—), в которой углерод карбоксильной группы одной аминокислоты соединяется с азотом аминогруппы последующей аминокислоты. При этом выделяется молекула воды. Соединение, состоящее из двух или бóльшего числа аминокислотных остатков, называется *полипептидом*. Последовательность аминокислот в полипептидной цепи определяет *первичную структуру* молекулы белка.

В молекуле того или иного белка одни аминокислоты могут многократно повторяться, а другие совсем отсутствовать. Общее число аминокислот, составляющих одну молекулу белка, иногда достигает нескольких сот тысяч. В результате молекула белка представляет собой макромолекулу, т. е. молекулу с очень большой молекулярной массой.

Химические и физиологические свойства белков определяются не только тем, какие аминокислоты входят в их состав, но и тем, какое место в длинной цепочке белковой молекулы занимает каждая из аминокислот. Так достигается огромное разнообразие первичной структуры белковой молекулы. В живой клетке белки имеют еще вторичную и третичную структуру. *Вторичная структура* белковой молекулы достигается ее спирализацией: длинная цепочка соединенных между собой аминокислот закручивается в спираль, между изгибами которой возникают более слабые водородные связи. *Третичная структура* определяется тем, что спирализованная молекула белка еще многократно и закономерно сворачивается, образуя компактный шарик, в котором звенья спирали соединяются еще более слабыми бисульфидными связями (—S—S—). Кроме того, в живой клетке могут быть и более сложные формы – *четвертичная структура*, когда несколько молекул белка объединяются в агрегаты постоянного состава (например, гемоглобин).

Белки выполняют в клетке разнообразные функции. Функциональной активностью обладают белки с третич-

ной структурной организацией, но в большинстве случаев только переход белков третичной организации в четвертичную структуру обеспечивает специфическую функцию.

Ферментативная функция. Все биологические реакции в клетке протекают при участии особых биологических катализаторов – ферментов, а любой фермент – белок. Ферменты локализованы во всех органоидах клеток и не только направляют ход различных реакций, но и ускоряют их в десятки и сотни тысяч раз. Каждый из ферментов строго специфичен. Так, распад крахмала и превращение его в сахар (мальтозу) вызывает фермент диастаза, тростниковый сахар расщепляет только фермент инвертаза и т. д. Многие ферменты давно уже применяют в медицинской, а также в пищевой (хлебопечение, пивоварение и др.) промышленности.

Структурная функция. Белки входят в состав всех мембран, окружающих и пронизывающих клетку, и органоидов. В соединении с ДНК белок составляет тело хромосом, а в соединении с РНК – тело рибосом. Растворы низкомолекулярных белков входят в состав жидких фракций клеток.

Транспортная функция. Именно с белками связан перенос кислорода, а также гормонов в теле животных и человека (его осуществляет белок крови – гемоглобин).

Двигательная функция. Все виды двигательных реакций клетки выполняются особыми сократительными белками, которые обусловливают сокращение мускулатуры, движение жгутиков и ресничек у простейших, перемещение хромосом при делении клетки, движение растений.

Защитная функция. Многие белки образуют защитный покров, предохраняющий организм от вредных воздействий; например, роговые образования – волосы, ногти, копыта, рога. Это механическая защита.

В ответ на внедрение в организм чужеродных белков (антигенов) в клетках крови вырабатываются вещества белковой природы (антитела), которые обезвреживают их, предохраняя организм от повреждающего действия. Это иммунологическая защита.

Энергетическая функция. Белки могут служить источником энергии. Расщепляясь до конечных продуктов распада – диоксида углерода, воды и азотсодержащих веществ, они выделяют энергию, необходимую для многих жизненных процессов в клетке.

У г л е в о д ы – необходимая составная часть любой клетки. В растительных клетках их значительно больше,

чем в животных. Углеводы содержат только углерод, водород и кислород. К простейшим углеводам относятся простые сахара (моносахариды). Они содержат пять (пентозы) или шесть (гексозы) атомов углерода и столько же молекул воды. Примерами моносахаридов могут служить глюкоза и фруктоза, находящиеся во многих плодах растений. Глюкоза кроме растений входит также в состав крови.

Сложные углеводы состоят из нескольких молекул простых углеводов. Из двух моносахаридов образуется дисахарид. Пищевой сахар (сахароза), например, состоит из молекулы глюкозы и молекулы фруктозы. Значительно бóльшее число молекул простых углеводов входит в такие сложные углеводы, как крахмал, клетчатка (целлюлоза), гликоген. В молекуле клетчатки, например, от 300 до 3000 молекул глюкозы.

Углеводы — своеобразное «топливо» для живой клетки: окисляясь, они высвобождают химическую энергию, которая расходуется клеткой на процессы жизнедеятельности. Углеводы выполняют и важные строительные функции: например, у растений из них образуются стенки клеток.

Жиры и липоиды — также обязательный компонент любой клетки. Жиры представляют собой соединение глицерина с различными жирными кислотами, липоиды — эфиры жирных кислот и спиртов, но не глицерина. Именно этим кислотам липоиды обязаны своим важным биологическим свойством — не растворяться в воде. Этим же определяется и их роль в биологических мембранах клетки. Средний, липидный, слой мембран препятствует свободному перемещению воды из клетки в клетку. Жиры используются клеткой как источник энергии: подкожный жир играет важную теплоизоляционную роль у животных, особенно у водных млекопитающих. У животных, впадающих зимой в спячку, жиры обеспечивают организм необходимой энергией. Они составляют запас питательных веществ в семенах и плодах растений.

Нуклеиновые кислоты впервые были обнаружены в ядрах клеток. Существуют два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновые (ДНК) и рибонуклеиновые (РНК). ДНК образуется и содержится преимущественно в ядре клетки, РНК, возникая в ядре, выполняет свои функции в цитоплазме и в ядре.

Молекула ДНК — очень длинная двойная цепочка, спирально закрученная вокруг своей продольной оси

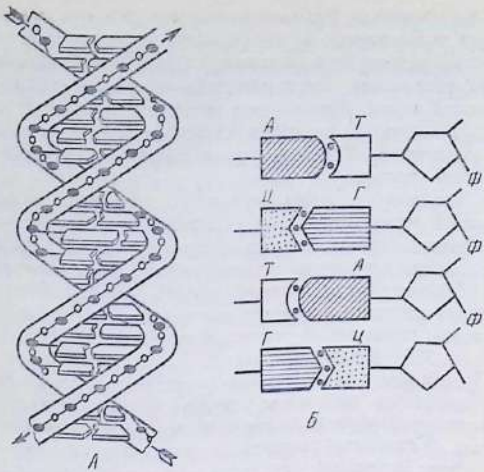


Рис. 1. Модель двойной спирали молекулы ДНК. *А* – участок двуспиральной молекулы ДНК; *Б* – схема участка деспирализованных цепей. Ясно видна комплементарность оснований, водородные связи между ними показаны точками

(рис. 1). Длина ее во многие сотни раз превышает длину цепочки белковой молекулы. Каждая одинарная цепочка представляет собой полимер и состоит из отдельных соединенных между собой мономеров – нуклеотидов. В состав любого нуклеотида входят два постоянных химических компонента (фосфорная кислота и углевод дезоксирибоза) и один переменный, который может быть представлен одним из четырех азотистых оснований: аденином, гуанином, тимином или цитозином. Поэтому в молекулах ДНК всего четыре разных нуклеотида. Разнообразие же молекул ДНК огромно и достигается благодаря различной последовательности нуклеотидов в цепочке ДНК.

Две цепи ДНК соединены в одну молекулу азотистыми основаниями. При этом аденин соединяется только с тимином, а гуанин – с цитозином. В связи с этим последовательность нуклеотидов в одной цепочке жестко определяет последовательность их и в другой цепочке. Строгое соответствие нуклеотидов друг другу в парных цепочках молекулы ДНК получило название *комплемен-*

тарности (рис. 1). Это свойство лежит в основе образования новых молекул ДНК на базе исходной молекулы.

Редупликация сводится к тому, что под действием специального фермента исходная двойная цепочка молекулы ДНК постепенно распадается на две одинарные – и тут же к каждой из них по принципу химического сродства (аденин к тимину, гуанин к цитозину) присоединяются свободные нуклеотиды. Так восстанавливается двойная цепь ДНК. Но теперь таких двойных молекул уже две. Поэтому синтез ДНК и получил название редупликации (удвоения): каждая молекула ДНК как бы сама себя удваивает. Роль ДНК заключается в хранении, воспроизведении и передаче из поколения в поколение наследственной информации.

Молекулярная структура РНК близка к таковой ДНК. Но есть и существенные различия. Молекула РНК – не двойная, а одинарная цепочка из нуклеотидов. В ее состав входят также четыре типа нуклеотидов, но один из них иной, чем в ДНК: вместо тимина в РНК содержится урацил. Кроме того, во всех нуклеотидах молекулы РНК находится не дезоксирибоза, а рибоза. Молекулы РНК не столь велики, как молекулы ДНК.

В клетке имеются три вида РНК. Названия их связаны с выполняемыми функциями. Транспортные РНК (тРНК) – самые маленькие по размеру, транспортируют аминокислоты к месту синтеза белка. Информационные РНК (иРНК) во много раз больше тРНК. Они переносят информацию о структуре белка от ДНК к месту синтеза белка. Третий вид – рибосомальные РНК (рРНК) – входят в состав рибосом. Все виды РНК синтезируются в ядре клетки по тому же принципу комплементарности на одной из цепей ДНК. Значение РНК состоит в том, что они обеспечивают синтез в клетке специфических для нее белков.

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) входит в состав любой клетки, где она выполняет одну из важнейших функций – накопителя энергии. Молекулы АТФ состоят из азотистого основания аденина, углевода рибозы и трех молекул фосфорной кислоты. Неустойчивые химические связи, которыми соединены молекулы фосфорной кислоты в АТФ, очень богаты энергией (макроэргические связи): при разрыве этих связей энергия высвобождается и используется в живой клетке для обеспечения процессов жизнедеятельности и синтеза органических веществ.

ГЛАВА 4

КЛЕТОЧНЫЕ СТРУКТУРЫ И ИХ ФУНКЦИИ

Цитоплазма. Клетка представляет собой целостную живую систему, состоящую из неразрывно связанных между собой цитоплазмы и ядра (рис. 2). От внешней среды цитоплазма отграничена наружной *клеточной мембраной* (от лат. membrans – кожица, пленка), называемой плазмалеммой. Она представляет собой тончайшую (толщина 7–10 нм), но довольно плотную пленку, состоящую почти исключительно из упорядоченно

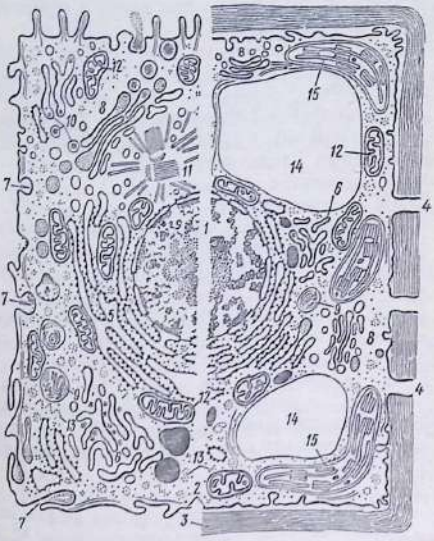


Рис. 2. Схема строения эукариотической клетки. *А* – клетка животного; *Б* – растительная клетка:
1 – ядро с хроматином и ядрышками, *2* – цитоплазматическая мембрана, *3* – клеточная стенка, *4* – поры в клеточной стенке, через которые сообщается цитоплазма соседних клеток, *5* – шероховатая эндоплазматическая сеть, *6* – гладкая эндоплазматическая сеть, *7* – пиноцитозная вакуоль, *8* – аппарат Гольджи, *9* – лизосомы, *10* – жировые включения, *11* – клеточный центр, *12* – митохондрия, *13* – рибосомы и полирибосомы, *14* – вакуоль, *15* – хлоропласт

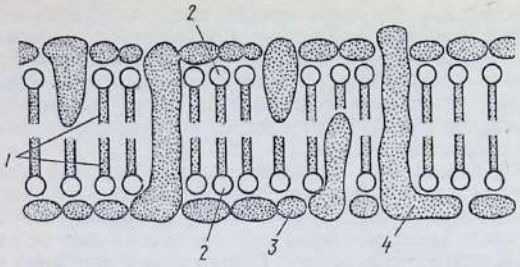


Рис. 3. Схема строения цитоплазматической мембраны:
1 – два слоя липидов, *2* – головки липидов, *3* – белки-ферменты, *4* – белки, пронизывающие мембрану насквозь

расположенных молекул белков и липидов. Наружный и внутренний слои элементарной мембраны образованы белковыми молекулами, а между ними находятся два слоя липидов. Большинство молекул белков располагается на поверхности липидного каркаса с обеих его сторон, а некоторые молекулы проходят через него насквозь, образуя в мембране гидрофильные поры, через которые проходят водорастворимые вещества (рис. 3). Жирорастворимые вещества проходят между молекулами белка через липидный слой.

Одно из основных свойств клеточных мембран – их избирательная проницаемость (полупроницаемость): одни вещества проходят через них легко и даже против градиента концентрации, другие – с трудом. Благодаря этому свойству наружная клеточная мембрана регулирует проникновение веществ в клетку и выход их из клетки.

Внутренняя мембрана клетки – т о н о п л а с т – окружает вакуоли. Она устроена так же, как и наружная мембрана.

Цитоплазма содержит множество специализированных компонентов, называемых *органоидами*. Каждый вид органоидов выполняет определенную функцию. Их согласованная деятельность обеспечивает биохимические реакции, необходимые для жизнедеятельности организма. К органоидам относятся эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, пластиды, лизосомы, комплекс Гольджи, клеточный центр и др. Органоиды взвешены в жидкой среде цитоплазмы, которую называют цитоплазматическим матриксом или г и а л о п л а з м о й. Это

наименее плотная часть клетки, представляющая собой водную коллоидную систему. Коллоидность определяет способность ее загустевать и превращаться в твердый студень (гель), который, в свою очередь, при определенных условиях разжижается и вновь превращается в жидкость (золь). Такой процесс происходит, например, при прорастании семян.

Функциональное значение гиалоплазмы как среды, в которую погружены клеточные органоиды, следующее: 1) благодаря вязкости и способности к перемещению гиалоплазма является основной магистралью для передвижения метаболитов клетки; 2) примыкая к наружной клеточной мембране, она обеспечивает обмен веществами между клетками; 3) вступая в непосредственные контакты с мембранами органоидов, обсуловливает физико-химические и ферментные связи между ними.

Эндоплазматическая сеть – разветвленная система каналов и цистерн, ограниченных мембранами, пронизывающих гиалоплазму. Мембраны, образующие стенки эндоплазматической сети, по структуре сходны с наружной клеточной мембраной. Их толщина в среднем 8 нм, а диаметр каналов 20–50 нм. Каналы заполнены бесструктурной жидкостью – матриксом. Существуют два типа эндоплазматической сети – гладкая (агранулярная) и шероховатая (гранулярная). На мембранах первого типа находятся ферменты жирового и углеводного обмена, т. е. на них происходит синтез липидов и углеводов. На мембранах второго типа располагаются рибосомы, придающие мембранам шероховатый вид. Белки, синтезируемые в них, накапливаются в каналах и полостях эндоплазматической сети и затем по ним доставляются к различным органоидам клетки, где используются или сосредоточиваются в цитоплазме в качестве клеточных включений. Кроме того, по каналам эндоплазматической сети вещества транспортируются из клетки в клетку.

Рибосомы – небольшие органоиды диаметром около 22 нм. Они содержат примерно равное количество белка и рибосомальной РНК и лишены мембранной структуры. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц различной величины, соединенных между собой (рис. 4). Субъединицы образуются в ядрышках; сборка рибосом осуществляется в цитоплазме.

Рибосомы – постоянная составная часть клетки. Часть их располагается в гиалоплазме свободно, другая

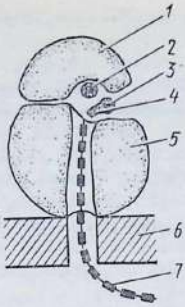


Рис. 4. Схема строения рибосомы:
1 – малая субъединица, *2* – иРНК, *3* – тРНК, *4* – аминокислота, *5* – большая субъединица, *6* – мембрана эндоплазматической сети, *7* – синтезируемая полипептидная цепь

часть прикреплена к поверхности мембран эндоплазматической сети. Последние функционально более активны. Рибосомы могут располагаться на мембране поодиночке или объединяться в группы по 4–40 единиц, образуя цепочки – полисомы или полирибосомы, в которых отдельные рибосомы связаны между собой нитевидной молекулой иРНК. Рибосомы несколько меньшего размера содержатся в митохондриях и пластидах.

Основная функция рибосом – «сборка» белковых молекул из аминокислот.

Митохондрии (от греч. «митос» – нить, «хондрион» – зерно, гранула). Митохондрии – микроскопические структуры размером от 0,5(0,3) до 1 мкм в поперечнике и от 2 до 5–7 мкм в длину. Форма их разнообразна: от сферических глыбок (зернышек) до телец нитевидной формы. Число митохондрий в клетке колеблется в широких пределах и зависит от типа тканей и возраста слагающих их клеток. Митохондрии способны перемещаться в клетке. При этом они концентрируются преимущественно возле ядра, хлоропластов и других органоидов, где процессы жизнедеятельности идут наиболее энергично.

Митохондрии имеют двухмембранное строение. Между наружной и внутренней мембранами находится бесструктурная жидкость – матрикс.

В клетках животных от внутренней мембраны митохондрии к центру отходят гребни (кристы), а в клетках растений – извилистые трубочки, увеличивающие рабочую площадь, на которой расположены окислительные ферменты, участвующие в синтезе АТФ. Промежутки

между кристами или трубочками также заполнены матриксом.

В матриксе митохондрий обычно встречаются более мелкие, чем в гиалоплазме, рибосомы и молекулы ДНК. В митохондриях осуществляется процесс дыхания. На их внутренних мембранах окисляются пищевые продукты (углеводы, жиры и др.) и накапливается химическая энергия в макроэргических фосфатных связях АТФ.

Следовательно, митохондрии можно назвать энергетическими центрами клетки. Число митохондрий в клетке увеличивается путем деления надвое в результате образования перетяжек перпендикулярно к их продольной оси.

Лизосомы (от греч. «лизис» – растворяю, «сома» – тело) – органоиды величиной 0,5–2 мкм. Они имеют сферическую форму, окружены мембраной и заполнены густозернистым матриксом. Лизосомы содержат ферменты, которые могут разрушать белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие органические соединения при внутриклеточном пищеварении. Число ферментов в лизосомах так велико, что при освобождении они способны разрушить всю клетку. Образно их называют «органоиды самоубийства».

Большое значение имеет очищение с помощью лизосом полости клетки после отмирания ее протопласта (например, при формировании сосудов и трахеид у растений). По происхождению лизосомы являются производными эндоплазматической сети или аппарата Гольджи.

Аппарат Гольджи. Эта структура названа по имени открывшего ее итальянского ученого К. Гольджи и до недавнего времени признавалась как компонент только животной клетки. Однако использование электронного микроскопа показало присутствие аппарата Гольджи почти во всех типах и растительных клеток.

Аппарат Гольджи состоит из диктиосом. Каждая диктиосома представляет собой стопку плоских мешочков – цистерн диаметром около 1 мкм и толщиной 20–25 нм, ограниченных мембраной и расположенных параллельно друг другу. Число цистерн в диктиосоме 5–7. От краев цистерн отчленяются пузырьки различного диаметра. Вся структура носит полярный характер. Существует формирующий полюс диктиосомы, где возникают новые цистерны, и секретирующий полюс, где цистерна распадается и образуются секретирующие пу-

зырьки. Такое обновление происходит постоянно и сопровождается повышением активности цистерн по мере продвижения к секреторному полюсу, что выражается в увеличении числа отчленяемых пузырьков. Новые цистерны образуются на формирующем полюсе из элементов эндоплазматической сети.

В животных клетках аппарату Гольджи уже давно приписывалась секреторная функция. Для растительных клеток к настоящему времени выяснено, что диктиосомы являются центром синтеза, накопления и секреции полисахаридов клеточной стенки.

Клеточный центр – органоид, находящийся вблизи ядра в клетках животных. Он состоит из двух маленьких телец цилиндрической формы (центриолей), расположенных под прямым углом друг к другу. Центриоли содержат ДНК и относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Стенка центриоли состоит из микротрубочек. Центриоли играют важную роль при делении клетки: от них начинается рост микротрубочек, формирующих веретено деления.

Органоиды движения клеток. К ним относятся реснички и жгутики – миниатюрные выросты клеток в виде волосков, с помощью которых одноклеточные организмы легко движутся в жидкой среде. Они широко распространены как у одноклеточных, так и у многоклеточных животных. Среди простейших с помощью жгутиков перемещаются жгутиконосцы, а с помощью ресничек – инфузория туфелька.

Целый ряд одноклеточных организмов и отдельных клеток животных движется с помощью выпячивания участков тела – ложноножек (амеба, слизевики, лейкоциты). Такой способ передвижения называется амебоидным.

У многоклеточных животных и растений с помощью жгутиков передвигаются сперматозоиды и зооспоры.

Ядро – органоид, где хранится и воспроизводится наследственная информация, определяющая признаки данной клетки и всего организма в целом. Ядро является также центром управления обмена веществ клетки, контролирующим деятельность всех других органоидов. Поэтому если ядро удалить, клетка, как правило, погибает.

Форма ядра чаще всего шаровидная или эллипсоидальная, реже – линзообразная или веретеновидная. Размер ядра очень изменчив и зависит от вида организма, а также от возраста и состояния клетки. Иногда «рабо-

чая поверхность» ядра увеличивается путем образования лопастей или отростков. В физико-химическом отношении ядро клетки представляет собой комплекс гидрофильных коллоидов более вязкой консистенции, чем коллоидная система цитоплазмы.

По химическому составу ядро резко отличается от остальных органоидов высоким (15–30%) содержанием ДНК и РНК (12,1%). Почти вся ДНК клетки (99%) находится в ядре, где она образует комплексы с белками – дезоксирибонуклеопротеиды (ДНП). Основное вещество ядра – сложные белки (протеиды). В ядре есть также липиды, вода, ионы Ca^{2+} и Mg^{2+}.

Общий план строения ядра одинаков как у растительных, так и у животных клеток. Структура же компонентов ядра существенно изменяется на разных фазах жизненного цикла клетки, что связано с различием выполняемых ядром функций. В связи с этим различают три состояния ядра: 1) делящееся ядро, выполняющее функцию передачи наследственной информации от клетки к клетке; 2) ядро, синтезирующее (редупликация) наследственный материал – ДНК (это состояние характерно для ядер в промежутках между делениями) и 3) рабочее ядро живых неделящихся клеток, выполняющее функцию управления жизнедеятельностью клетки.

В ядре различают: 1) ядерную оболочку, 2) хроматин (хромосомы), 3) одно-два, иногда несколько ядрышек, 4) ядерный сок.

Ядерная оболочка имеет малую толщину и поэтому не видна в световом микроскопе. Она состоит из двух мембран, разделенных бесструктурным матриксом, сходным с матриксом каналов эндоплазматической сети. Наружная мембрана ядерной оболочки непосредственно связана с каналами эндоплазматической сети. Поверхность ее покрыта рибосомами.

Ядерная оболочка содержит своеобразные структуры – ядерные поры. В них наружная и внутренняя ядерные мембраны слиты по краям. Диаметр пор от 30 до 100 нм. Число пор также колеблется, занимая в зависимости от метаболической активности ядра и вида организма от 10 до 50% общей площади его поверхности. Поры – это не простые отверстия, а сложные структурные образования, обеспечивающие избирательную проницаемость. Ядерная оболочка контролирует обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Из ядерного сока в гиалоплазму проходят макромолекулы, в том числе

предшественники рибосом, и осуществляется транспорт белков в обратном направлении.

Хроматин, или хромосомы (от греч. «хрома» – цвет, «сома» – тело) – основной морфологический компонент ядра. Под световым микроскопом на фиксированных и окрашенных препаратах он выявляется в виде сети из тонких длинных нитей, а также мелких гранул. Исследованиями ядра под электронным микроскопом установлено, что основу хроматина составляют тонкие (10 нм) нити (фибриллы), скрученные в спирали. По химическому составу они представляют собой на 90% дезоксирибонуклеопротеиды и на 10% рибонуклеопротеиды. Хроматин – это деспирализованные и гидратированные хромосомы. Таким образом, хромосомы присутствуют в ядре всегда, но в рабочем ядре они обычно не видны, так как находятся в «разрыхленном» состоянии.

Хромосомы хорошо видимы в световой микроскоп во время митоза. Для клеток каждого вида характерно определенное число хромосом определенной величины и формы. Совокупность хромосом называется *хромосомным набором*.

Число хромосом в соматических клетках (от лат. «сома» – тело) обычно двойное (диплоидное). Оно образуется после слияния двух половых клеток, в которых всегда бывает одинарное (гаплоидное) число хромосом. Каждый гаплоидный набор обозначается через n, а диплоидный – через $2n$.

Размеры и форма хромосом одного гаплоидного набора неодинакова, но в каждой половой клетке одного вида организма строго повторяется не только число хромосом, но и размеры и форма каждой из них. Естественно, что в диплоидном наборе каждой хромосоме соответствует парная (гомологичная) хромосома, такая же по форме и размерам. Все организмы одного вида имеют одинаковое число хромосом. Так, у мягкой пшеницы их 42, у кукурузы – 20, у коровы – 60, у курицы – 78, а у плодовой мушки дрозофилы – 8.

Хромосома делящегося ядра имеет вид двойной палочки. Она состоит из двух половин, разделенных узкой щелью вдоль оси хромосомы и называемых *хроматидами* (рис. 5). Каждая хроматида включает две или несколько спирально закрученных тонких нитей, расположенных параллельно оси хромосомы, называемых хромонемами. Участки наиболее плотных завитков спирали хромонем называются хромомерами.

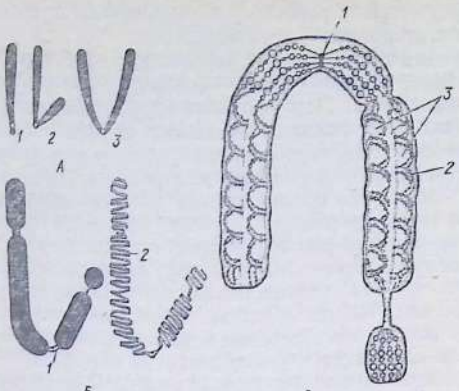


Рис. 5. Строение хромосом. *А* – типы хромосом; *Б*, *В* – тонкое строение хромосом:
1 – центромера, *2* – спирально закрученная нить ДНК, *3* – хроматида

Каждая хромосома имеет первичную перетяжку, которая представляет собой неспирализованный участок хромосом, где расположена центромера (кинетохор). Перетяжка выглядит как утоненная часть хромосомы. Первичная перетяжка делит хромосому на две части — два плеча. В зависимости от местоположения перетяжки выделяют три типа хромосом (см. рис. 5): 1) палочкообразные с одним очень длинным и другим очень коротким, иногда почти незаметным плечом; 2) неравноплечие, с плечами неравной длины; 3) равноплечие с плечами равной длины.

Иногда хромосома имеет и вторичную перетяжку. Если она расположена вблизи конца хромосомы и отделенный ею участок невелик, его называют спутником, а несущую его хромосому – спутничной. Расположение и длина перетяжек постоянны для каждой хромосомы.

Вторичная перетяжка – это место, где формируется ядрышко, поэтому ее называют организатором ядрышка.

Внутреннее строение хромосом, число в ней нитей ДНК меняются в жизненном цикле клетки. Функции хромосом состоят в синтезе специфических для данного организма нуклеиновых кислот ДНК – хранящих и пере-

дающих наследственную информацию в клеточных поколениях, и РНК – управляющих синтезом белков в клетке.

Ядрышки. Размеры и число их более или менее постоянны для одного вида. Форма ядрышка шаровидная, границы неотчетливы, так как ядрышки не окружены мембраной и находятся в непосредственном контакте с ядерным соком.

Для химического состава ядрышка характерны рибонуклеопротеиды, липопротеиды, фосфопротеиды. Содержание белков в нем весьма велико. Концентрация РНК в ядрышке выше, чем в других частях ядра и в цитоплазме. В нем содержится также немного ДНК. Ядрышки как оформленные тела не существуют постоянно. Они обнаруживаются лишь в неделящемся ядре, а при делении ядра исчезают.

В конце деления ядрышки вновь формируются в области вторичных перетяжек некоторых хромосом.

Субмикроскопическая структура ядрышек, как правило, универсальна. Они состоят из рыхлого клубочка нитей деспирализованной молекулы ДНК, погруженного в аморфный матрикс.

На ДНК ядрышек происходит синтез РНК. Здесь же рРНК объединяется с белком (образование рибонуклеопротеидов) и таким образом формируются и накапливаются предшественники рибосом. Последние через поры в ядерной оболочке переходят в цитоплазму, где и заканчивается их объединение в рибосомы. Таким образом, ядрышки играют важнейшую роль в процессах, предшествующих биосинтезу белков клетки.

Ядерный сок (кариоплазма) представляет собой бесструктурную массу, близкую к гиалоплазме цитоплазмы. Он состоит в основном из простых растворимых белков, а также нуклеопротеидов, гликопротеидов. В нем находится бóльшая часть ферментов ядра. Основная функция ядерного сока – осуществление взаимосвязи ядерных структур (хроматина и ядрышка), но он не является инертной средой, а трансформирует проходящие через него вещества. Таким образом, клетки подавляющего большинства живых организмов имеют сложно устроенное оформленное ядро. Их называют *эукариотами*. Бактерии и цианеи относят к *прокариотам*, основной отличительный признак которых – отсутствие ограниченного оболочкой ядра. У них наследственный материал представлен одной-единственной хромосомой, расположенной непосредственно в цитоплазме.

Пластиды характерны для клеток автотрофных растений. Именно с пластидами связан процесс первичного и вторичного синтеза углеводов. Пластиды различают по окраске: 1) бесцветные – лейкопласты, 2) окрашенные в зеленый цвет – хлоропласты и 3) незеленые, окрашенные преимущественно в желто-красные тона, – хромопласты. Все три группы пластид связаны общим происхождением и сходным строением. Предполагают, что пластиды образуются из бесцветных пропластид, которые находятся в клетках зародыша и образовательных тканях. Пропластиды имеют оболочку, состоящую из двух цитоплазматических мембран. Полость заполнена бесструктурным матриксом. Внутренняя мембранная структура пропластид развита очень слабо. Обычно это редкие, часто одиночные цистерны, расположенные без определенной ориентации, иногда это трубочки или пузырьки. Пропластиды могут превращаться в любой из трех видов пластид.

Лейкопласты – бесцветные пластиды, по ультраструктуре ближе всего к пропластидам, но более крупного размера. Они сосредоточены преимущественно в тканях и органах растений, лишенных доступа света: спорах, гаметах, семенах, клубнях, корневищах.

Основная функция лейкопластов – синтез и накопление запасных продуктов питания – в первую очередь крахмала, реже белков и жиров. Наиболее часто в лейкопластах образуются зерна вторичного запасного крахмала из сахаров, притекающих из листьев в запасающие органы. Крахмальные зерна быстро разрастаются и, наконец, весь лейкопласт заполняется крахмалом. Запасной белок в лейкопластах может откладываться в форме кристаллов или аморфных включений.

Хлоропласты. Зеленые пластиды, содержащие зеленый пигмент *хлорофилл* и осуществляющие первичный синтез углеводов при участии световой энергии. Это органоиды фотосинтеза, поэтому их называют оптическим фокусом жизни. В соответствии с функцией хлоропласты находятся преимущественно в фотосинтезирующих органах и тканях, обращенных к свету (в листьях, молодых стеблях, зеленых плодах).

Хлоропласты есть у всех зеленых растений, начиная от водорослей и до цветковых включительно. У высших растений их форма округлая или овальная, чаще в виде двояковыпуклой линзы с диаметром 3–7 мкм при толщине 1–3 мкм. Число хлоропластов в одной клетке ко-

леблется от 1–2 до 50. Обычно в каждой клетке цветковых растений их находится от 20 до 30.

Хлоропласты расположены в цитоплазме у клеточных стенок таким образом, что одна из их плоских сторон обращена к стенке клетки. В зависимости от степени освещенности они могут менять свое положение, чтобы лучше улавливать свет, не подвергаясь разрушительному действию прямых солнечных лучей. При рассеянном свете они располагаются у поверхности, при прямом – у боковых стенок. Живой хлоропласт содержит до 75% воды. Химический состав хлоропласта (в % от сухой массы): белков – 50, липидов – 33; пигментов: хлорофилла – 5–10 и каротиноидов – 1–2, а также небольшое количество РНК и ДНК.

По химической структуре хлорофилл близок к гемоглобину эритроцитов крови. Хлорофилл – это эфироподобное соединение дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух спиртов – метилового и этилового. Формула хлорофилла «а» (синеватый) $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$, хлорофилла «b» (желтоватый) $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$. Хлорофилл образуется только на свету. Растения, развивающиеся в темноте, имеют неестественно вытянутые стебли, бледно-желтую окраску или бесцветны – их называют этиолированными. На свету они зеленеют.

Кроме хлорофилла хлоропласты содержат еще каротиноиды – два пигмента оранжевого и желтого цвета – каротин и ксантофилл. Они представляют собой высокомолекулярные углеводороды: каротин $C_{40}H_{56}$, ксантофилл $C_{40}H_{56}O_2$.

Хлоропласты отделены от цитоплазмы двумембранной оболочкой, которая обладает избирательной проницаемостью и регулирует обмен веществ между цитоплазмой и хлоропластом (рис. 6). Тело хлоропласта состоит из бесцветной гидрофильной белково-липоидной стромы (матрикса). Строма пронизана системой параллельно расположенных плоских мешков, которые образованы из внутренней мембраны оболочки хлоропласта. Их называют ламеллами или тилакоидами. Тилакоиды диаметром около 0,3 мкм, довольно плотно прилегая друг к другу, образуют стопки, называемые гранами. Крупные ламеллы, пронизывающие строму, связывают граны в единую систему.

Мембраны тилакоидов, формирующих граны, отличаются от элементарных мембран. Они состоят из наружного слоя, образованного молекулами белка, за ко-

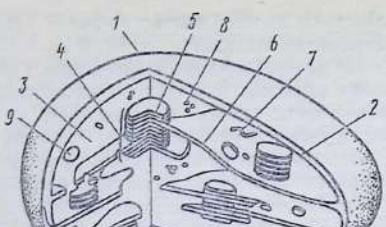


Рис. 6. Схема строения хлоропласта:
1 – наружная мембрана оболочки хлоропласта, *2* – внутренняя мембрана, *3* – строма, *4* – грана, *5* – тилакоид граны, *6* – тилакоид стромы, *7* – нить пластидной ДНК, *8* – рибосомы хлоропласта, *9* – крахмальные зерна

торыми идет слой хлорофилла, далее липидный слой с каротиноидами и затем вновь слой белка. Рядом лежащая мембрана представляет собой зеркальное отображение выше описанной.

Помимо системы тилакоидов в строме хлоропластов находятся рибосомы, крахмальные зерна, структуры липидной природы (пластоглобулы) и молекулы ДНК.

Хромопласты содержат пигменты группы каротиноидов, придающие им оранжевую и красную окраску. Они разнообразны по форме: дисковидные, шаровидные, палочковидные и др. Это связано с тем, что каротиноиды легко кристаллизуются, и форма кристаллов определяет форму хромопластов. Снаружи хромопласты, как и другие пластиды, имеют оболочку из двух мембран. Строма пронизана слаборазвитой внутренней мембранной системой. Внутриклеточная функция хромопластов пока остается неясной. Участие этих пластид в окраске лепестков имеет косвенное значение в привлечении насекомых-опылителей. Яркие плоды, окрашенные каротиноидами (боярышник, ландыш, рябина), хорошо поедаются птицами и животными – распространителями плодов и семян.

В процессе индивидуального развития почти все типы пластид могут превращаться друг в друга.

Пример превращения хлоропластов в хромопласты – изменение пластид при осеннем пожелтении листьев или при созревании плодов некоторых растений (томаты, рябина и др.). В хромопласты могут превращаться и лейкопласты.

Продукты жизнедеятельности. В отличие от органоидов в цитоплазме имеются образования, которые принадлежат к числу непостоянных клеточных структур, так как они периодически синтезируются и расходуются. Их называют включениями. К ним относятся продукты обмена и запаса питательных веществ в оформленном виде – зерна, глыбки, гранулы, кристаллы и вещества, растворимые в клеточном соке.

В растительных клетках продуктом жизнедеятельности цитоплазмы является также целлюлозная стенка.

Физиологически активные вещества. Ферменты, витамины, гормоны, фитогормоны и фитонциды находятся в растворенном виде в гиалоплазме и выделяются клеткой в окружающую среду.

Фитогормоны. Это регуляторы роста растений. К ним, например, относятся ауксины и гиббереллины. Ауксины синтезируются в клетках образовательных тканей. Под их влиянием ускоряются рост и регенерация органов, например корнеобразование при вегетативном размножении. Гиббереллины – самые сильные активаторы роста стебля, поэтому их широко используют с целью получения высокорослых продуктивных кормовых и технических растений для повышения урожайности сельскохозяйственных культур.

Фитонциды. Сюда относят вещества различной химической природы (альдегиды, гликозиды, синильная кислота и др.), которые служат для защиты растений, так как убивают или оказывают повреждающее действие на другие организмы (чаще болезнетворные микроорганизмы и простейшие). Фитонцидами богаты чеснок, лук, черемуха, миндаль, эвкалипт, большинство хвойных. Установлено, например, что фитонцид лимона убивает дизентерийную палочку.

Углеводы. Из полисахаридов в клетках растений наиболее часто встречается крахмал, а в клетках животных – гликоген. Зерна запасного крахмала формируются в лейкопластах. Много крахмала в клубнях картофеля, зерновках хлебных злаков. Гликоген накапливается в печени и мышцах животных. В клеточном соке растений, особенно в запасающих органах (плодах, корнеплодах, корневищах и т. д.), находятся растворимые в воде углеводы: глюкоза, фруктоза, сахароза.

Белки. Много белков в яйцеклетках животных. У растений запасные белки сосредоточены в клеточном соке вакуолей. При высыхании вакуолей они кристалли-

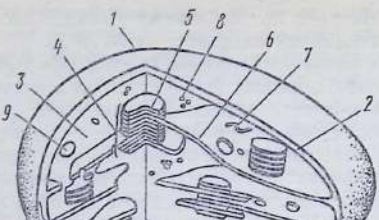


Рис. 6. Схема строения хлоропласта:
1 – наружная мембрана оболочки хлоропласта, *2* – внутренняя мембрана, *3* – строма, *4* – грана, *5* – тилакоид граны, *6* – тилакоид стромы, *7* – нить пластидной ДНК, *8* – рибосомы хлоропласта, *9* – крахмальные зерна

торыми идет слой хлорофилла, далее липидный слой с каротиноидами и затем вновь слой белка. Рядом лежащая мембрана представляет собой зеркальное отображение выше описанной.

Помимо системы тилакоидов в строме хлоропластов находятся рибосомы, крахмальные зерна, структуры липидной природы (пластоглобулы) и молекулы ДНК.

Хромопласты содержат пигменты группы каротиноидов, придающие им оранжевую и красную окраску. Они разнообразны по форме: дисковидные, шаровидные, палочковидные и др. Это связано с тем, что каротиноиды легко кристаллизуются, и форма кристаллов определяет форму хромопластов. Снаружи хромопласты, как и другие пластиды, имеют оболочку из двух мембран. Строма пронизана слаборазвитой внутренней мембранной системой. Внутриклеточная функция хромопластов пока остается неясной. Участие этих пластид в окраске лепестков имеет косвенное значение в привлечении насекомых-опылителей. Яркие плоды, окрашенные каротиноидами (боярышник, ландыш, рябина), хорошо поедаются птицами и животными – распространителями плодов и семян.

В процессе индивидуального развития почти все типы пластид могут превращаться друг в друга.

Пример превращения хлоропластов в хромопласты – изменение пластид при осеннем пожелтении листьев или при созревании плодов некоторых растений (томаты, рябина и др.). В хромопласты могут превращаться и лейкопласты.

Продукты жизнедеятельности. В отличие от органоидов в цитоплазме имеются образования, которые принадлежат к числу непостоянных клеточных структур, так как они периодически синтезируются и расходуются. Их называют включениями. К ним относятся продукты обмена и запаса питательных веществ в оформленном виде – зерна, глыбки, гранулы, кристаллы и вещества, растворимые в клеточном соке.

В растительных клетках продуктом жизнедеятельности цитоплазмы является также целлюлозная стенка.

Физиологически активные вещества. Ферменты, витамины, гормоны, фитогормоны и фитонциды находятся в растворенном виде в гиалоплазме и выделяются клеткой в окружающую среду.

Фитогормоны. Это регуляторы роста растений. К ним, например, относятся ауксины и гиббереллины. Ауксины синтезируются в клетках образовательных тканей. Под их влиянием ускоряются рост и регенерация органов, например корнеобразование при вегетативном размножении. Гиббереллины – самые сильные активаторы роста стебля, поэтому их широко используют с целью получения высокорослых продуктивных кормовых и технических растений для повышения урожайности сельскохозяйственных культур.

Фитонциды. Сюда относят вещества различной химической природы (альдегиды, гликозиды, синильная кислота и др.), которые служат для защиты растений, так как убивают или оказывают повреждающее действие на другие организмы (чаще болезнетворные микроорганизмы и простейшие). Фитонцидами богаты чеснок, лук, черемуха, миндаль, эвкалипт, большинство хвойных. Установлено, например, что фитонцид лимона убивает дизентерийную палочку.

Углеводы. Из полисахаридов в клетках растений наиболее часто встречается крахмал, а в клетках животных – гликоген. Зерна запасного крахмала формируются в лейкопластах. Много крахмала в клубнях картофеля, зерновках хлебных злаков. Гликоген накапливается в печени и мышцах животных. В клеточном соке растений, особенно в запасающих органах (плодах, корнеплодах, корневищах и т. д.), находятся растворимые в воде углеводы: глюкоза, фруктоза, сахароза.

Белки. Много белков в яйцеклетках животных. У растений запасные белки сосредоточены в клеточном соке вакуолей. При высыхании вакуолей они кристалли-

зуются в виде белковых (алейроновых) зерен, которые используются зародышем при прорастании семени.

Жиры. Запасные жиры в виде капель накапливаются в цитоплазме клеток. Много жира в жировых клетках соединительной ткани животных, в семенах и плодах растений (арахис, клещевина, грецкий орех, подсолнечник и др.).

Алкалоиды – сложные органические вещества, относящиеся к азотистым основаниям. Они широко используются человеком. Одни из них входят в состав пищевых продуктов (теин в чае, теобромин в шоколаде, какао), другие имеют важное медицинское значение (хинин, кодеин, кофеин и др.), третьи – ядовиты (анабазин, никотин) и их применяют в борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур.

Органические кислоты. Наиболее часто в клеточном соке встречаются щавелевая, яблочная, винная и лимонная кислоты. Щавелевая кислота находится в плодах томатов, побегах щавеля; яблочная – в плодах яблони, малины, рябины; винная – в плодах винограда, шелковицы, томатов; лимонная – в плодах цитрусовых.

Клеточный сок содержит также разнообразные минеральные соли органических и неорганических кислот. Накапливаясь в значительном количестве, они выпадают в осадок в виде кристаллов различной формы. У растений наиболее часто образуются многогранные кристаллы щавелевокислого кальция.

Целлюлозная клеточная стенка растительных клеток также является продуктом жизнедеятельности органоидов. В процессе развития клеток в зависимости от выполнения ими разных функций происходят следующие видоизменения клеточной стенки.

1. *Одревеснение.* Клеточная стенка пропитывается лигнином, что повышает ее прочность (большинство клеток древесины, косточки плодов сливы, вишни, персика, абрикоса, грецкого ореха и др.).

2. *Опробковение* связано с проникновением в стенку химически стойкого жироподобного вещества – суберина. При полном опробковении живое содержимое клетки отмирает (клетки пробки, выполняющей защитную функцию).

3. *Кутинизация* заключается в наслаивании на стенку тоже жироподобного вещества – кутина. Наиболее обильно он выделяется на наружной поверхности стенок

клеток кожицы. Кутинизация предохраняет органы растения от избыточного испарения.

4. *Минерализация* связана с накоплением в стенке минеральных веществ, особенно кремнезема и углекислого кальция. В результате органы растений приобретают бóльшую прочность и менее повреждаются насекомыми и травоядными животными. Часто минерализуются стенки клеток стеблей и листьев осок, злаков, некоторых овощных растений.

Отличия растительной клетки от животной в основном сводятся к следующему:

1. Наряду с наружной цитоплазматической мембраной, окружающей как животную, так и растительную клетки, клетка растения имеет еще толстую клеточную стенку, состоящую из целлюлозы. У клеток разных тканей растений эти стенки часто видоизменяются. В них есть поры, через которые каналы эндоплазматической сети соседних клеток соединяются друг с другом.

2. Только клетке растений свойственны такие специфические органоиды, как пластиды.

3. Для клеток растений характерна хорошо развитая система вакуолей, в значительной степени обусловливающая их осмотические свойства.

ГЛАВА 5

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ

В ходе жизнедеятельности клетки белки, жиры, углеводы и другие вещества, из которых она состоит, непрерывно расщепляются и синтезируются. Относительное постоянство состава достигается благодаря равновесию этих процессов.

В многообразии реакций обмена, происходящих в клетке, различают пластический и энергетический обмен.

Пластический обмен (*ассимиляция*, или *конструктивный обмен*) – совокупность всех процессов синтеза сложных органических веществ. Эти вещества идут на построение органоидов клетки, на создание новых клеток при делении. Пластический обмен всегда сопровождается поглощением энергии.

Энергетический обмен (или *диссимиляция*) – совокупность реакций расщепления, переход веществ, энергетически более богатых, в вещества, бедные энергией, [illegible] освобождается в реакциях разложения, когда [illegible]ия

щества распадаются на более простые, высокомолекулярные на низкомолекулярные. Крахмал превращается в глюкозу, затем в CO_2 и H_2O, белки – в смесь аминокислот, нуклеиновые кислоты – в смесь нуклеотидов. Освободившаяся энергия и образовавшиеся вещества используются затем в ходе пластического обмена.

Для реакций обмена характерна высокая организованность и упорядоченность. Каждая из них осуществляется с помощью специального фермента в определенном органоиде клетки. Ферменты в большинстве случаев располагаются мономолекулярными слоями на мембранах, выстилая их в том порядке, в котором они работают. Пространственная упорядоченность ферментов обеспечивает необходимую последовательность реакций. Таким образом создается громадная активная поверхность, своего рода ферментный конвейер, где с быстротой и эффективностью, невозможной в иных условиях, последовательно протекают химические реакции.

Реакции пластического и энергетического обмена необходимо дополняют друг друга и в своем противоречивом единстве составляют обмен веществ и энергии в каждой клетке и в организме в целом. Обмен может осуществляться, если организм получает нужные ему вещества из внешней среды и выводит в окружающую среду продукты обмена, т. е. обмен веществ как форма существования живого возможен лишь при условии неразрывной связи организма со средой.

Связь организма с окружающей средой с физико-химической точки зрения представляет собой открытую систему, т. е. систему, где биохимические процессы идут постоянно. Исходные вещества поступают из окружающей среды, а вещества образовавшиеся (продукты) также непрерывно выносятся вовне. Равновесие, устанавливающееся между скоростью и концентрацией продуктов разнонаправленных реакций в организме, является условным, мнимым, так как поступление и вынос веществ не прекращаются. Непрерывная связь с окружающей средой и позволяет рассматривать живой организм как открытую систему.

Энергетический обмен. Для всех живых клеток источником энергии является Солнце. Растительные клетки улавливают энергию солнечного света с помощью хлорофилла, используя ее для реакций ассимиляции в процессе фотосинтеза. Клетки животных, грибов, бактерий используют солнечную энергию косвенно при расщепле-

ний органических веществ, синтезированных зеленым растением.

Распад веществ происходит в процессе их окисления и осуществляется в митохондриях. Окисление при участии свободного кислорода (аэробный процесс) называется *дыханием*, без доступа кислорода (анаэробный процесс) – *брожением*.

Для любого вида работы, выполняемой в клетке, используется энергия в одной единственной форме – в форме энергии фосфатных связей АТФ. АТФ – легкоподвижное соединение. Образование АТФ происходит на внутренней мембране митохондрий, расщепление – на внешней. Синтез АТФ осуществляется во всех клетках при дыхании за счет энергии окисления углеводов, жиров и других органических веществ. В клетках зеленых растений основное количество АТФ синтезируется в хлоропластах за счет солнечной энергии. В них при фотосинтезе АТФ образуется во много раз больше, чем в митохондриях. Разлагается АТФ с разрывом фосфорно-кислородных связей и выделением энергии. Это происходит под действием фермента АТФазы в процессе гидролиза АТФ – присоединения воды с отщеплением молекулы фосфорной кислоты. В результате молекула АТФ превращается в АДФ, а если отщепляются две молекулы фосфорной кислоты, то в АМФ. Реакция отщепления каждой грамм-молекулы кислоты сопровождается освобождением 40 кДж. Это очень большой выход энергии, поэтому фосфорно-кислородные связи АТФ принято называть макроэргическими (высокоэнергетическими) и обозначать знаком ∞.

Использование АТФ в реакциях пластического обмена осуществляется путем их сопряжения с гидролизом АТФ. Молекулы разных веществ заряжаются энергией путем присоединения освобожденной при гидролизе фосфатной группы от молекулы АТФ, т. е. путем фосфорилирования. Особенность фосфатных производных состоит в том, что они не могут покинуть клетку, хотя их «разряженные» формы свободно проходят через клеточную мембрану. Благодаря этому фосфорилированные молекулы остаются в клетке до тех пор, пока они не будут использованы в соответствующих реакциях.

Обратный процесс превращения АДФ в АТФ происходит путем присоединения молекулы фосфорной кислоты к АДФ с выделением воды и поглощением большого количества энергии. Система

том А—А—Ц и т. д. Записанная таким образом в цепи ДНК информация о построении белковой молекулы представляет собой *генетический код*. Его расшифровка – одно из величайших достижений биологии XX в. Генетический код универсален, един для всех живущих на Земле существ: у бактерий и человека, овцы и пшеницы одни и те же триплеты кодируют одни и те же аминокислоты.

Помимо кодонов, определяющих аминокислоты, в молекуле ДНК есть специальные триплеты, ответственные за запуск (инициирующие) и остановку синтеза (терминирующие). Они выполняют функцию знаков препинания. Начало и конец синтеза РНК на матрице ДНК строго фиксированы ими.

В одной молекуле ДНК может быть закодирована последовательность аминокислот для многих белков. Отрезок молекулы ДНК, несущий в себе информацию об одной молекуле белка, называется *геном*. Ген – совокупность триплетов, кодирующих определенный белок. Информация о строении всех белков, которые в состоянии синтезировать данный вид животного или растения, заключена в наборе молекул ДНК каждой из его клеток. Однако ни ДНК в целом, ни его гены не принимают непосредственного участия в процессе синтеза белковых молекул. К рибосомам, где происходит синтез белков, генетическая информация поступает через посредника – иРНК: *ДНК → иРНК → белок*.

Первым этапом на пути к реализации информации, записанной в цепях ДНК, является *процесс транскрипции*, или переписывания. При этом на цепи ДНК, как на матрице, по принципу комплементарности синтезируется химически родственный полимер – РНК. Синтезируемая цепь иРНК по своей нуклеотидной последовательности точно копирует одну из двух цепей ДНК, причем тимину в ДНК соответствует урацил в РНК. Информационная РНК – это копия не всей молекулы ДНК, а только части ее – одного гена или группы рядом лежащих генов, несущих информацию о структуре белков, необходимых для выполнения одной функции. В последнем случае на матрице одной иРНК будет происходить сборка нескольких отдельных белков. Начало и конец их синтеза определены специальными кодонами. С каждого гена может сниматься теоретически неограниченное число копий – молекул иРНК. Эти молекулы, несущие ту же информацию, что и гены, выходят в цитоплазму и служат матри-

цей для синтеза белковых молекул. Иными словами, они переносят информацию от места, где она хранится, в место ее реализации, т. е. в рибосомы.

Рибосомы представляют собой сильно гидратированные структуры, легко нанизывающиеся на молекулу иРНК. Молекулы белка синтезируются с участием еще одной нуклеиновой кислоты – тРНК, выполняющей роль переносчика аминокислот. Для каждой аминокислоты требуется свой переносчик. Молекулы тРНК относительно небольшого размера – 70–90 нуклеотидов. Транспортная РНК сложена в структуру, напоминающую лист клевера, вершина которого представляет триплет нуклеотидов, соответствующий определенной аминокислоте (*антикодон*), а на «черешке» листа имеется участок связывания с этой аминокислотой. Специальный фермент «узнает» антикодон и присоединяет к «черешку» тРНК «свою» аминокислоту.

Информационная РНК служит посредником между ДНК ядра и рибосомами, где протекает белковый синтез. Транспортные РНК доставляют активированные аминокислоты к рибосомам, где находится определенный участок иРНК (рис. 7). К нему строго комплементарно присоединяется тРНК. При этом аминокислота, находящаяся на ее «черешке», оказывается у активного центра рибосомы. Здесь ферментные системы рибосомы отщепляют ее от тРНК и присоединяют к предыдущей аминокислоте. Молекула иРНК передвигается на один три-

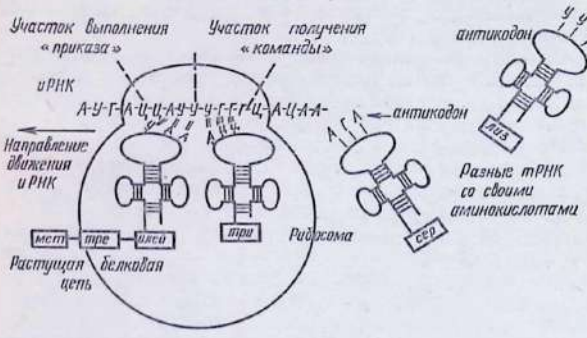


Рис. 7. Схема биосинтеза белка

плет; молекула тРНК оказывается вытесненной и выходит из рибосомы, оставив свою аминокислоту. К свободному кодону иРНК комплементарно присоединяется новая молекула тРНК и ставит свою аминокислоту точно к концу растущей белковой цепи. Освободившиеся тРНК переходят в цитоплазму за следующей порцией аминокислот.

С помощью такого механизма шаг за шагом наращивается белковая цепь. Аминокислоты соединятся в ней в строгом соответствии с расположением кодирующих триплетов в цепи молекулы иРНК. На одной молекуле иРНК может размещаться несколько рибосом (полирибосома). Их число определяется длиной иРНК. На каждой из рибосом такого комплекса одновременно синтезируются молекулы одинаковых белков. Каждое звено биосинтеза катализируется определенными ферментами и снабжается энергией за счет молекул АТФ.

Сборка полипептидных цепей на матрице иРНК (перевод, *трансляция*) – процесс более сложный, чем репликация ДНК или транскрипция РНК на ДНК. Здесь на нуклеотидной матрице собирается цепь аминокислот — пептид, т. е. образуется принципиально иное вещество.

Синтез и распад белков идут очень интенсивно. Например, в молодых растениях овса через 24 ч структурные белки обмениваются на 33‰, а через 3–5 дней — полностью. Синтез одной молекулы белка длится всего 3–4 с. Таким образом, в живых клетках белки непрерывно обновляются. В клетке функционируют не все гены одновременно, а лишь те, чьи продукты необходимы в данный момент.

Авторегуляция химической активности клетки. В разных участках клетки одновременно происходят разнообразные биохимические процессы. Они осуществляются на основе авторегуляции (саморегуляции) по принципу «отрицательной обратной связи». Он заключается в том, что ускоряющийся процесс тормозится своими производными, а замедляющийся – ускоряется ими. Например, если какого-то определенного белка в клетке достаточное количество, то его дальнейшему синтезу препятствует сам факт присутствия этого белка в клетке. Пока он существует в клетке, он химически воздействует на белки-ферменты, принимающие участие в его синтезе, как тормоз. Ферменты временно перестают действовать. Синтез приостанавливается. Но вот белок израсходован и его тормозящее действие на ферменты исчезает. Синтез белка

вновь возобновляется. Это же правило распространяется и на синтез ферментов, регулирующих содержание других веществ клетки. Благодаря саморегуляции количество структурных белков, белков-ферментов, АТФ и других веществ поддерживается в клетке на постоянном уровне. Столь совершенная регуляция была достигнута в процессе длительной эволюции живых организмов.

Особенности жизнедеятельности клеток автотрофных и гетеротрофных организмов. *Гетеротрофные организмы* не могут синтезировать органические вещества из неорганических, поэтому они нуждаются в поступлении органических веществ извне в виде пищи. Из образовавшихся при переваривании простых органических веществ в клетках за счет энергии АТФ синтезируются сложные органические вещества, идущие на построение тела гетеротрофных организмов. К ним относятся все животные, грибы, большинство бактерий и некоторые растения-паразиты.

Автотрофными называются организмы, клетки которых способны из неорганических соединений среды (CO_2, H_2O, минеральных солей и др.) синтезировать органические вещества своего тела. Все автотрофные организмы используют внешние источники энергии: фотосинтезирующие (зеленые растения) – свет, хемосинтезирующие (некоторые бактерии) – энергию, выделяющуюся при окислении неорганических веществ окружающей среды.

Фотосинтез. Слово «фотосинтез» буквально означает создание под действием света. Фотосинтез – это процесс, проходящий в хлоропластах под действием солнечного света, в результате которого из CO_2 и воды образуются углеводы и выделяется кислород:

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow[\text{растения}]{\text{свет}} \underset{\text{углевод}}{[CH_2O]} + O_2$$

За счет энергии Солнца энергетически бедные вещества CO_2 и H_2O превращаются в богатые энергией продукты – углеводы и кислород.

Хотя фотосинтез осуществляется только в зеленых растениях, он имеет общебиологическое значение. Фотосинтез – единственный процесс, в результате которого на нашей планете энергия солнечного луча преобразуется в химическую энергию углеводов, а затем в энергию

и всех остальных органических веществ любых организмов.

В основном благодаря фотосинтезу атмосфера обогащается свободным кислородом, который необходим для дыхания большинства обитателей нашей планеты, не исключая и самих зеленых растений. Наконец, в процессе фотосинтеза атмосфера Земли очищается от избыточных количеств CO_2, который поступает в атмосферу как вследствие дыхания всех живых существ, так и при разнообразных процессах горения, гниения и т. п. Таким образом, фотосинтез представляет собой не только первичный синтез органических веществ, но и процесс, вследствие которого на Земле создаются условия, необходимые для существования всех других организмов.

Все фотосинтезирующие организмы содержат один или несколько органических пигментов, способных поглощать видимый свет, запуская тем самым фотохимические реакции фотосинтеза. Из них основные – хлорофиллы (см. гл. 4).

Молекула хлорофилла состоит из «головки», образованной тетрапиррольным кольцом с расположенным в центре атомом магния, и фитольного «хвоста». Хлорофиллоподобные пигменты фотосинтезирующих бактерий называют бактериохлорофиллами. Желто-оранжевые каротиноиды (каротин, ксантофилл), имеющиеся в мембранах хлоропластов, а также синие, красные, бурые пигменты хроматофоров водорослей называют дополнительными или вспомогательными пигментами, поскольку энергия, поглощенная ими, может передаваться на хлорофилл. В красной части спектра почти вся энергия поглощается хлорофиллом, а в синей – каротиноидами. Максимум поглощения красного и синего пигмента водорослей приходится на зеленую и желтую части спектра.

Фотосинтез – окислительно-восстановительный процесс, в котором вода служит восстановителем и сама окисляется, а диоксид углерода – окислителем и сам восстанавливается. Хлорофилл поглощает свет, с помощью энергии которого осуществляются превращения других веществ. Фотосинтез – сложный, многоступенчатый процесс, протекающий с участием многих ферментов. Различают световую и темновую фазы фотосинтеза.

Световая фаза характеризуется тем, что реакции происходят в мембранах хлоропластов на свету (рис. 8). Световая энергия возбуждает электроны хлорофилла. Электроны, перемещаясь по цепи сложных органических

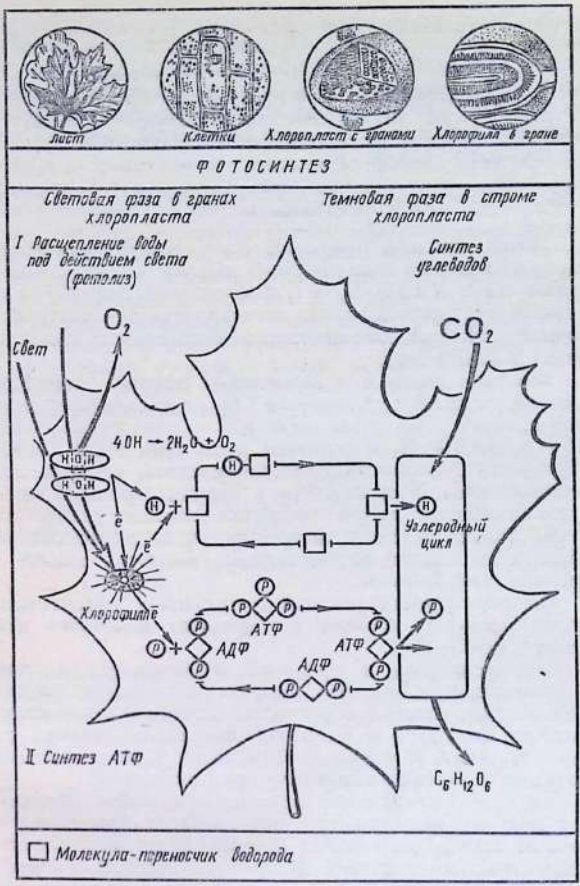


Рис. 8. Схема фотосинтеза

соединений, расходуют свою энергию на синтез АТФ и иных молекул — носителей энергии. Из неорганического фосфата ($Ф_н$) и АДФ образуется АТФ (*фотосинтети-*

ческое фосфорилирование). Одновременно происходит *фотолиз воды*: молекула H_2O расщепляется с выделением атома кислорода, а высвобождающиеся при этом два электрона и водород переносятся на молекулы – носители энергии. Это молекулы НАДФ (никотинамидаденинди-нуклеотидфосфат), которые становятся сильным восстановителем НАДФ·H_2.

$$H_2O + НАДФ + АДФ + Ф_н \xrightarrow[\text{хлоропласты}]{\text{свет}} НАДФ \cdot H_2 + АТФ + 1/2O_2$$

Таким образом, *в световой фазе энергия квантов света превращается в химическую энергию макроэргических связей АТФ, НАДФ·H_2 и освобождается кислород.* Свободный кислород частично используется для внутриклеточного дыхания, но значительно большая его часть выходит в атмосферу.

Темновая фаза. Для химических реакций этой фазы свет не нужен. *Восстановление CO_2 до углеводов происходит за счет энергии, накопленной в химических связях АТФ и НАДФ·H_2 в световой фазе.* При этом вначале образуется 3-фосфоглицериновая кислота, которая, восстанавливаясь, превращается в шестиуглеродные молекулы глюкозы, а затем и в другие углеводы разной степени сложности. Установлено, что в ходе фотосинтеза образуются также жиры, жирные кислоты, амино- и органические кислоты.

Согласованность реакций фотосинтеза обеспечивает этому процессу высокий коэффициент полезного действия – около 60%.

Фотосинтез и урожай. Урожайность растений в значительной степени зависит от продуктивности фотосинтеза, которая обусловлена сложным комплексом внешних факторов и генетическими особенностями самого растения. Изучение их открывает пути управления фотосинтезом, повышения его продуктивности.

Лист – основной орган фотосинтеза. Любое заболевание листьев, недоразвитие хлоропластов или недостаточный синтез хлорофилла (хлороз) ведет к снижению продуктивности растения. Напротив, большая листовая поверхность и движение листьев к свету, большое число устьиц, обеспечивающих газообмен, хорошо развитая сеть проводящих пучков, осуществляющая быструю транспортировку веществ, создают для фотосинтеза оптимальные условия.

Оптимальный световой режим (интенсивность осве-

щения, преобладание красных лучей в спектре) обеспечивает высокую скорость фотосинтеза. На практике для повышения урожайности необходимо соблюдать определенную густоту посевов (чтобы избежать взаимного затенения растений), ориентировать ряды растений так, чтобы освещенность была максимальной, вводить дополнительное освещение в оранжереях. Следует учитывать и разницу в потребности света для светолюбивых и теневыносливых растений, что особенно важно при подборе культур для смешанных посевов. Оптимизации фотосинтеза способствует также поддержание наиболее благоприятного температурного режима (20—25 °С) при выращивании растений в парниках и теплицах.

Обеспеченность водой и диоксидом углерода — важные условия для нормального хода фотосинтеза. Правильный режим орошения полей, достаточное содержание CO_2 в воздухе теплиц положительно влияют на фотосинтез. Повышая продуктивность фотосинтеза сельскохозяйственных растений, можно увеличить их урожайность.

РАЗДЕЛ II
РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

ГЛАВА 6
ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ

Клетка возникает от клетки. Увеличение числа клеток происходит в результате их деления. Различают три способа деления клеток: амитоз (прямое деление), митоз (непрямое деление) и мейоз.

Амитоз свойствен преимущественно клеткам бактерий, а также очень старым и больным клеткам. При амитозе ядро перешнуровывается пополам, а вслед за ним и цитоплазма.

Митоз и мейоз осуществляются в ходе митотического цикла клетки.

Митотический цикл. *Жизнь клетки от одного деления до другого, включая само деление, составляет митотический, или клеточный, цикл* (рис. 9).

После окончания деления клетка вступает в интерфазу, которая длится до начала следующего деления и включает три периода.

Анафаза начинается делением центромеры. Каждая из хроматид одной хромосомы становится самостоятельной хромосомой. Сокращение тянущих нитей ахроматинового веретена увлекает их к противоположным полюсам клетки. В результате у каждого из полюсов оказывается столько же хромосом, сколько их было в материнской клетке, причем набор их одинаков.

Телофаза – последняя фаза митоза. Хромосомы деспирализуются, становятся плохо заметными. Индивидуальность каждой хромосомы уже трудно прослеживается в световом микроскопе. Однако она не исчезает. На каждом полюсе клетки вокруг хромосом образуется ядерная оболочка. Воссоздаются ядрышки. Цитоплазма клетки тоже начинает делиться в экваториальной плоскости. К концу телофазы вместо одной клетки возникают две новые.

Каждая из вновь образовавшихся клеток получила весь объем биохимической и генетической информации, которым обладала ядерная ДНК материнской клетки. В результате митоза обе дочерние клетки имеют одинаковое количество ДНК и одинаковое число хромосом, такое же, как в материнской клетке. Биологический смысл митоза состоит в том, что он обеспечивает очень точное распределение между дочерними клетками материальных носителей наследственности – молекул ДНК, находящихся в хромосомах. Этим обеспечивается наследственное сходство дочерних клеток с исходной материнской.

Мейоз типичен для клеток, из которых образуются гаметы и споры. Сущность мейоза состоит в уменьшении (редукции) числа хромосом вдвое по сравнению с родительской в каждой из образующихся клеток. При половом процессе ядра клеток сливаются и, следовательно, число хромосом в ядре увеличивается в два раза, образуя диплоидный набор ($2n$). При мейозе осуществляется переход от диплоидного набора хромосом к гаплоидному (n). Таким образом, мейоз обеспечивает постоянный для каждого вида набор хромосом и постоянное количество ДНК. В эволюции он возник вместе с половым размножением.

Мейоз – единый, непрерывный процесс, состоящий из двух последовательных делений, которым предшествует одна *интерфаза*. До начала мейоза в интерфазе удваивается количество ДНК, и каждая хромосома становится двухроматидной.

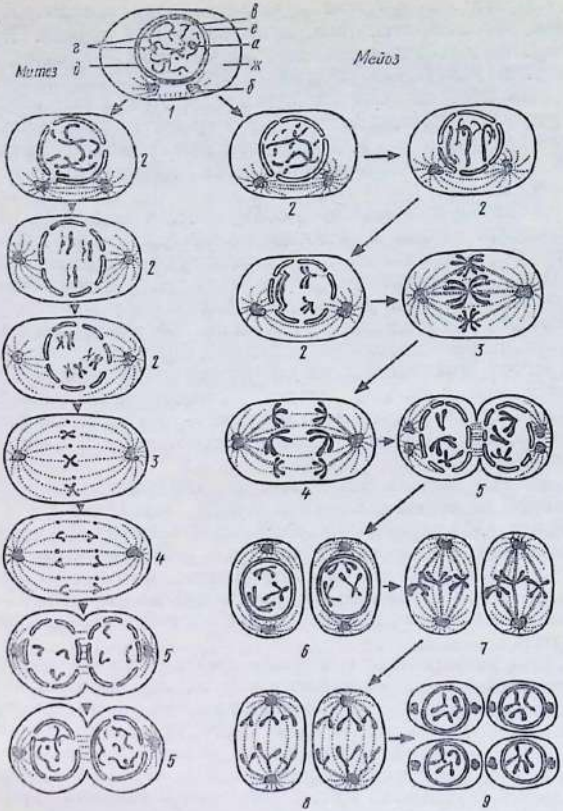


Рис. 10. Схема митоза и мейоза:

1 – интерфаза, *2* – профаза, *3* – метафаза, *4* – анафаза, *5* – телофаза. *Фазы второго мейотического деления: 6* – профаза, *7* – метафаза, *8* – анафаза, *9* – четыре гаплоидные клетки, образовавшиеся в результате мейоза. *В клетке видны: а* – ядрышко, *б* – центриоли, *в* – хромосомы, *г* – центромеры, *д* – ядро, *е* – ядерная оболочка, *ж* – цитоплазма

Первое мейотическое (редукционное) деление. Профаза продолжается несколько часов или недель. Процессы подготовки к делению очень сложны. Хромосомы спирализуются. Гомологичные хромосомы сближаются и связываются (конъюгируют), образуя одну общую структуру, состоящую из четырех хроматид двух гомологичных хромосом. К концу профазы исчезают ядерная оболочка и ядрышко, формируется ахроматиновое веретено (рис. 10).

В метафазе хромосомы собираются в экваториальной плоскости клетки. К центромере каждой из них присоединяется тянущая нить ахроматинового веретена. Две сестринские хроматиды не разделяются, как при митозе, поэтому в анафазе к полюсам движутся двухроматидные хромосомы. Расходятся случайно перераспределенные гомологичные хромосомы каждой пары и на полюсах собирается половинное число (гаплоидный набор) хромосом материнской клетки. Следовательно, именно в анафазе осуществляется редукция – уменьшение числа хромосом. Телофаза слабо обособлена и кратковременна.

Второе мейотическое деление, следующее непосредственно за первым, минуя интерфазу, проходит по типу митоза. Оба гаплоидных ядра делятся синхронно (одновременно). Хромосомы в метафазе собираются на экваторе, расщепляются на хроматиды, которые в анафазе уходят к полюсам. В результате из двух гаплоидных клеток возникают четыре тоже гаплоидные клетки.

При мейотическом делении кроме редукции количества хромосом осуществляется и их перераспределение (перекомбинация). Это связано с тем, что в метафазе первого мейотического деления ориентирование материнской и отцовской хромосом из каждой гомологичной пары к одному или другому полюсу веретена деления является случайным. Кроме того, при сближении хромосом в удлиненной по времени профазе первого мейотического деления иногда происходит обмен между гомологичными участками гомологичных хромосом (кроссинговер) (см. гл. 6, § 3).

Жизненный цикл и дифференциация клеток. Жизненный цикл клетки – это развитие ее от момента возникновения в результате предшествующего деления до разделения на две новые клетки или до ее смерти. У постоянно делящихся клеток (клетки образовательных

тканей и т. п.) жизненный цикл совпадает с митотическим.

Дифференциация клеток. В многоклеточном организме не все клетки способны к делению. Большая часть тканей животных и растений состоит из клеток, развитие которых нормально ограничивается пресинтетическим периодом интерфазы. Они специализированы для выполнения какой-либо функции, не связанной с увеличением числа клеток, т. е. не связанной с митозом.

Функциональные особенности и специфические структуры эти клетки приобретают на ранней стадии развития. *Процесс специализации клеток называют клеточной дифференциацией.* Обменные процессы на протяжении жизни этих клеток приводят не к удвоению их ДНК, росту и делению, а к синтезу ферментов и структур, с помощью которых осуществляются их специфические функции. Этот синтез определяется генами, которые функционируют лишь в дифференцированных клетках определенных тканей. Так, в мышечных клетках синтезируются сократительные белки, выполняющие двигательную функцию, в эритроцитах – гемоглобин для переноса кислорода, в железах внутренней секреции – гормоны. Однако все клетки в организме независимо от их строения и функций полностью одинаковы по характерному для вида набору хромосом – генотипу. Поэтому, например, из одной клетки тела гидры или тела растения можно вырастить полноценный взрослый организм.

После дифференциации клетки функционируют определенное время, затем стареют и умирают. Продолжительность жизни клеток неодинакова у различных тканей. Например, клетки эпидермиса, эпителия кишечника, эритроциты живут сравнительно недолго – дни, месяцы (эритроциты – 2–4 месяца), несколько лет. Затем их сменяют новые клетки. Нервные же клетки или клетки поперечнополосатых мышц живут и функционируют десятки лет до конца жизни организма.

Прекращение размножения клеток (выход из митотического цикла) может быть временным. Например, при ранении стебля растения дифференцированные клетки постоянных тканей *дедифференцируются* и завершают митотический цикл: проходят синтетический и постсинтетический периоды интерфазы и митоз. Так же функционируют и клетки печени животного после частичного ее удаления (см. рис. 9).

ГЛАВА 7
РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

§ 1. ФОРМЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ

Размножение – одно из основных свойств всех живых организмов. Оно поддерживает длительное существование вида путем смены последовательных поколений. При благоприятных условиях вид может значительно увеличить свою численность, расселиться на новые территории. В процессе размножения могут возникать организмы с иными свойствами, чем в предыдущих поколениях, что создает условия для действия отбора. Продолжительность жизни отдельных индивидов ограничена, лишь благодаря размножению сохраняется жизнь на Земле.

Существуют два типа размножения живых существ. В одном случае особи нового поколения берут свое начало от одной исходной. Это разные формы бесполого и вегетативного размножения. Во втором случае особи нового поколения появляются при участии двух организмов: материнского и отцовского. Это половое размножение.

Вегетативное размножение осуществляется путем регенерации (восстановления) целого организма из части. При делении одноклеточных бактерий, водорослей, простейших образуются два новых индивидуума. Из обрывка нити водоросли, мицелия гриба, из кусочка слоевища лишайника развивается новая особь. Одним из способов вегетативного размножения является почкование. Оно встречается у дрожжевых грибов, у некоторых кишечнополостных (гидры). У цветковых растений новые особи могут возникать из вегетативных органов: стебля (ива, тополь), листа (бегония), корня (осот, бодяк), клубня (картофель), луковиц (лук, лилия, тюльпан), корневища (пырей, мать-и-мачеха, ирис). Вегетативное размножение растений широко используется в практике сельского хозяйства. Так размножают виноград, цитрусовые, картофель, ананас и др.

У многоклеточных животных вследствие высокой дифференциации и специализации клеток организма вегетативное размножение наблюдается реже (морские звезды, некоторые черви).

Бесполое размножение характеризуется образованием путем множественного деления специализированных кле-

ток – *спор*, при прорастании которых развиваются новые особи. Бесполое размножение обеспечивает увеличение численности особей. У водорослей и грибов споры путем митоза образуются практически из любой клетки организма. Споры, активно передвигающиеся в воде с помощью жгутиков, называются зооспорами. У высших споровых (мхи, папоротники) споры образуются из диплоидных клеток путем мейоза в специализированных многоклеточных органах – спорангиях. У животных спорами размножаются малярийный плазмодий и некоторые другие простейшие.

Половое размножение очень широко распространено в природе как среди растений, так и среди животных. При половом размножении материнским и отцовским организмами вырабатываются специализированные, физиологически различные половые клетки – *гаметы*. Женские неподвижные гаметы называются *яйцеклетками*, мужские неподвижные – *спермиями*, подвижные – *сперматозоидами*. Процесс слияния гамет, в результате которого образуется *зигота*, называется *оплодотворением*. Гаметы всегда гаплоидны, при оплодотворении восстанавливается диплоидный набор хромосом. Из зиготы развивается новый организм.

Образование половых клеток (гаметогенез) у одноклеточных организмов происходит путем деления особей, у многоклеточных – в специальных органах. У высших растений, исключая цветковые, такими органами являются архегонии, где образуются яйцеклетки, и антеридии, где возникают сперматозоиды или спермии; у животных – половые железы – семенники и яичники, где формируются мужские и женские гаметы.

Сущность гаметогенеза заключается в образовании высокоспециализированных половых клеток с уменьшенным наполовину в результате мейоза числом хромосом. Гаметогенез и оплодотворение – единый физиологический механизм, благодаря которому при половом размножении в клетках организмов каждого вида сохраняется определенное число хромосом. По сравнению с бесполым половое размножение осуществляется медленнее и с помощью более сложных механизмов. *Биологический смысл полового размножения* – обеспечение генетического разнообразия потомства. При половом процессе в одном ядре объединяются хромосомы, а следовательно, и наследственные свойства двух разных клеток, в большинстве случаев происходящих от разных

особей. В диплоидном ядре зиготы одна гомологичная хромосома каждой пары внесена яйцеклеткой, а другая – сперматозоидом. Поэтому дочерний организм, который разовьется из такой зиготы, в одинаковой мере снабжен наследственной информацией обоих родителей. Таким образом создаются новые генетические сочетания, что увеличивает возможность приспособления, изменчивости и эволюции. Именно поэтому половое размножение встречается и у тех видов, где основной способ размножения бесполый, обеспечивающий благодаря скорости и простоте процесса быстрое распространение вида при благоприятных условиях. Путем полового размножения возникают организмы, которые могут сочетать полезные признаки отца и матери. Такие организмы более жизнеспособны. В сельскохозяйственной практике человек очень широко использует половое размножение животных и растений.

Если сущность и биологическое значение полового процесса едины для всех организмов, то его формы (ход гаметогенеза, тип гамет, оплодотворение, половые органы и т. д.) очень разнообразны и зависят от уровня эволюционного развития, среды обитания (вода, суша), образа жизни (свободноживущие, паразиты) и некоторых других особенностей. У простейших – это копуляция (некоторые жгутиконосцы) или конъюгация (инфузория), у водорослей – изо-, гетеро- и оогамия. У высших растений эволюция полового процесса шла в направлении приспособления к условиям суши, путем создания условий для оплодотворения, развития зиготы, защиты зародыша.

Существенной особенностью большинства растений является то, что в их жизненном цикле гаметогенез оторван во времени от мейоза, происходящего при спорообразовании[1].

У животных мейотическое деление идет в конечной фазе гаметогенеза, затем следует оплодотворение.

Формирование яйцеклеток (*овогенез*) происходит в женских половых железах – яичниках; сперматозоидов (*сперматогенез*) – в семенниках. В половых железах различают три зоны: размножения, роста и созревания. Образование гамет начинается в зоне размножения с деления первичных половых клеток путем митоза (рис. 11).

[1] Подробнее эти вопросы рассматриваются при изучении отдельных систематических групп (гл. 17, 18).

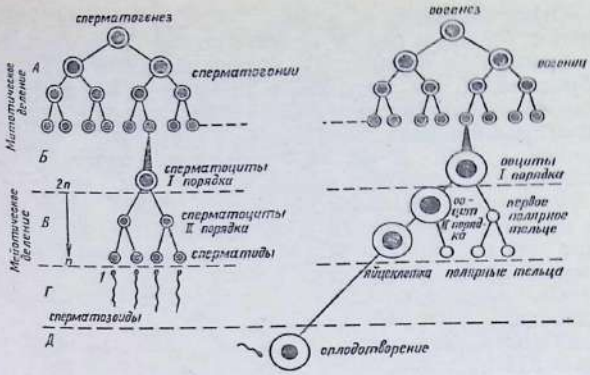


Рис. 11. Гаметогенез у животных. *А* – зона размножения; *Б* – зона роста; *В* – зона созревания; *Г* – зона созревания сперматозоида; *Д* – оплодотворение

Число клеток резко увеличивается. В зоне роста деление прекращается, идет усиленный рост клеток. Особенно сильно увеличиваются в размерах будущие яйцеклетки, так как в их цитоплазме накапливаются запасные питательные вещества. Следом за этим в зоне созревания наступает созревание половых клеток, при котором происходит мейотическое деление, когда каждая из клеток делится дважды, образуя четыре гаплоидные клетки.

При сперматогенезе эти четыре клетки превращаются в четыре сперматозоида. У разных животных они разной формы, но всегда подвижны. У млекопитающих они состоят из головки, шейки и хвостика. В головке находятся ядро и небольшое количество цитоплазмы с комплексом Гольджи, который обеспечивает растворение оболочки яйцеклетки при оплодотворении. В цитоплазме шейки сосредоточены митохондрии, поставляющие энергию для движения хвостика.

При овогенезе только одна из клеток становится яйцеклеткой, а три другие превращаются в так называемые направительные тельца и в дальнейшем погибают. Яйцеклетка состоит из ядра, большого количества цитоплазмы с запасом питательных веществ и оболочки, которая иногда имеет очень сложное строение. Яйцеклетка значительно крупнее сперматозоида и неподвижна.

Жизнь возникла в водной среде, и половые клетки приспособлены к ней. У водных позвоночных (большинство рыб и земноводных) сперматозоиды и яйцеклетки выбрасываются в воду, где и происходит их слияние — *внешнее оплодотворение*. Его эффективность обеспечивается различными способами, в том числе одновременным в одних и тех же местах выметыванием гамет мужскими и женскими особями.

Внутреннее оплодотворение в основном характерно для наземных животных. У них развиваются приспособления для накопления и продвижения половых клеток — половые пути. В мужские половые пути открываются железы, вырабатывающие специальную спермальную жидкость, в которой сперматозоиды сохраняют жизнеспособность. Для введения мужских гамет в женские половые пути у животных с внутренним оплодотворением развиваются специальные копулятивные органы.

Совершенствование процесса размножения животных выражается и в обеспечении развития зиготы. У насекомых, пресмыкающихся, птиц это достигается увеличением запаса питательных веществ в яйцеклетке. У женских особей некоторых видов насекомых, рыб, змей и почти у всех млекопитающих имеются специальные органы, где зародыш находится до его рождения. Высшей формы живорождение достигает у плацентарных млекопитающих, где зародыш развивается в специальном органе — матке, получая питательные вещества и кислород из организма матери.

§ 2. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Зигота, возникающая после оплодотворения, представляет собой одну клетку. С нее начинается жизнь нового организма при половом размножении многоклеточных. *Индивидуальное развитие организма от зиготы до смерти называется онтогенезом и состоит из двух периодов: эмбрионального и постэмбрионального.*

В первом периоде как у высокоорганизованных растений, так и у животных формируется эмбрион (зародыш), поэтому он и называется *эмбриональным* или зародышевым. Зародыш семенных растений развивается в семязачатке, у откладывающих яйца животных — в яйце, у живородящих — в организме матери. В эмбриональном периоде закладывается бóльшая часть органов.

Во втором, *постэмбриональном периоде* заканчиваются формообразовательные процессы. У растений этот период начинается с появления самостоятельного минерального питания (у семенных – после прорастания семени). У животных – с перехода к питанию с помощью собственной пищеварительной системы (после выхода из яйца или после рождения).

Индивидуальное развитие растений. Эмбриональный период начинается с деления зиготы. Первое и все последующие деления происходят путем митоза, поэтому все клетки нового формирующегося организма имеют ту же генетическую информацию, что и исходная зигота. В результате ряда делений образуется компактная группа клеток, затем оформляется зародышевый корешок и зачаток стебля и листьев зародыша. Бóльшая часть его клеток сохраняет способность размножаться (образовательная ткань).

В постэмбриональном периоде прорастают семена, растет зародыш и формируются органы растения. Быстро развивающийся корень закрепляет проросток в почве и снабжает его водой и минеральными веществами. Дальше следует этап усиленного вегетативного роста – формируются корневая и побеговая системы. С образованием цветков, а затем семян и плодов наступает этап размножения. Индивидуальное развитие растений завершается старением и смертью.

У однолетних растений онтогенез заканчивается в один вегетационный период, у двулетних и многолетних – за два и более года. Двулетние цветут на второй год жизни и отмирают; большая часть многолетних цветет многократно.

Последовательность и длительность этапов роста и развития растений строго закономерны и обусловлены взаимодействием наследственности организма с факторами внешней среды (температурой, влажностью и т. д.).

Для сельского хозяйства очень важна регуляция формообразовательных процессов у растений. Активация или подавление роста и развития осуществляется регуляторами роста – гормонами: ауксинами, цитокининами, гиббереллинами. Они регулируют деление, рост и дифференциацию клеток, почек и других органов, а также цветение, плодоношение. Активность гормонов очень велика. Действие внешних факторов на развитие растений объясняется их влиянием на образование и распределение регуляторов роста.

В настоящее время в практике широко используют не только природные, но и искусственные гормоны. Их применяют для вегетативного размножения растений, для борьбы с опадением цветков и плодов у овощных и плодовых культур, для повышения урожайности и более длительного хранения плодов и овощей.

Индивидуальное развитие животных. В эмбриональном периоде развития животных выделяют три этапа: дробление, гаструляцию, органогенез (рис. 12).

Дробление – этап, в ходе которого одноклеточная зигота превращается в многоклеточное тело зародыша. Характер дробления зависит от количества и распределения запасных питательных веществ (желтка). Если желтка мало и он распределен равномерно (млекопитающие), дробление захватывает всю зиготу. Быстро следуют одно за другим митотические деления зиготы и образующихся из нее клеток-бластомеров. Бластомеры не растут и с каждым последующим делением они становятся все меньше (отсюда и название этапа – дробление). Когда образуются приблизительно 64 бластомера, они располагаются в один слой, ограничивая центральную полость, заполненную жидкостью. Зародыш будущего организма

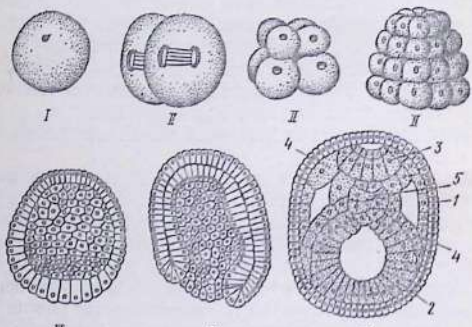


Рис. 12. Ранние стадии эмбрионального развития ланцетника: *I* – яйцеклетка; *II* – последовательное развитие бластомеров; *III* – стадия бластулы; *IV* – стадия гаструлы; *V* – образование осевого комплекса органов:
1 – эктодерма, *2* – эндодерма, *3* – нервная пластинка, *4* – мезодерма, *5* – хорда

становится похожим на микроскопический полый шарик. Эта стадия зародыша называется *бластулой*.

Гаструляция. После дробления развитие зародыша продолжается. На одном из участков клетки делятся быстрее и постепенно эта часть стенки бластулы впячивается во внутреннюю полость. Процесс продолжается до тех пор, пока однослойная замкнутая бластула не превратится в двухслойное образование с новой полостью, которая сообщается с внешней средой. Эта стадия развития зародыша называется *гаструлой*, а этап эмбрионального развития – гаструляцией. Два слоя клеток гаструлы: наружный – эктодерма, внутренний – эндодерма – называются зародышевыми листками. У кишечнополостных развитие заканчивается на этой стадии. У всех остальных многоклеточных животных процесс образования и дифференциации органов в ходе развития зародыша гораздо сложнее. У них между эктодермой и эндодермой позже образуется третий зародышевый листок – мезодерма.

Органогенез. Образование зародышевых листков представляет собой первичную дифференциацию клеток. Из каждого зародышевого листка в дальнейшем формируются строго определенные органы и части будущего организма. У позвоночных животных из эктодермы образуются покровный эпителий, нервная система и органы чувств; из эндодермы – эпителий кишечника и легких, поджелудочная железа и печень; из мезодермы – костный скелет, мышцы, кровеносная система, почки и др. Этот этап и называют органогенезом.

На развитие зародыша существенно влияют внешние условия: температура, влажность, химический состав среды и т. д. Изменяя эти условия, можно ускорить или затормозить его развитие.

Вредное влияние на развитие зародыша человека оказывают употребление родителями алкоголя и курение.

В постэмбриональном периоде развитие может быть прямым и непрямым (с метаморфозом). У одних животных формирование органов почти полностью заканчивается к концу эмбрионального периода. Их постэмбриональное развитие заключается главным образом в росте нового организма, доразвитии тканей и органов (например рыбы, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие). Вылупившийся из яйца цыпленок или родившийся котенок похожи на взрослых животных со-

ответствующих видов. Этот тип постэмбрионального развития называется *прямым развитием*.

У других животных (например, земноводные, большинство насекомых) постэмбриональное развитие протекает с резкими физиологическими изменениями и сопровождается образованием личиночных стадий. Например, из яиц бабочек выходят гусеницы, из яиц лягушки – головастики, которые значительно отличаются от взрослых форм. Превращение гусеницы сначала в куколку, а затем в бабочку или головастика в лягушку называется *метаморфозом*. При этом все части тела личинки (гусеницы, головастика) претерпевают значительные изменения. Меняются также физиология и поведение животных. Метаморфоз регулируется гормонами, с их помощью можно изменить его естественный ход. Биологическое значение метаморфоза в том, что на стадии личинки организм растет и развивается не за счет запасных питательных веществ яйца, а уже может питаться самостоятельно. Часто личинки и взрослые особи живут в разных условиях (личинки комаров, стрекоз – в воде, а их взрослые особи – на суше) и питаются разной пищей (гусеница – листьями, а бабочки – нектаром). Развитие с метаморфозом позволяет одному и тому же индивиду использовать в процессе онтогенеза преимущества двух разных сред, ведет к снижению внутривидовой конкуренции. Этот тип постэмбрионального развития называют *непрямым развитием*. Оно может осуществляться с полным и неполным превращением (см. гл. 21, § 6).

Старение и смерть – последние этапы индивидуального развития. Старение характеризуется многими морфологическими и физиологическими изменениями, ведущими к общему понижению жизненных процессов и устойчивости организма. Причины и механизмы старения до конца не изучены.

Смерть завершает индивидуальное существование. Она может быть физиологической, если наступает в результате старения, и патологической, если вызвана преждевременно каким-нибудь внешним фактором (ранение, болезнь).

РАЗДЕЛ III
ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

ГЛАВА 8
ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

§ 1. ГЕНЕТИКА – НАУКА О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ

Генетика – наука, изучающая закономерности и материальные основы наследственности и изменчивости организмов, а также механизмы эволюции живого. Она возникла на рубеже XIX и XX вв.

Наследственность – способность родителей передавать свои признаки следующему поколению, одно из основных свойств живой материи. Это объясняет способность разных видов животных и растений при размножении сохранять характерные особенности вида. Например, корова всегда рождает телят, овца – ягнят и т. д. Эта видовая специфичность существует в результате преемственности поколений, которая осуществляется при размножении. Признаки организмов формируются в процессе индивидуального развития в строгой последовательности на основе генетической информации, полученной от родителей, и условий внешней среды. Клетки, через которые осуществляется преемственность поколений (половые при половом размножении и соматические при бесполом), несут в себе только задатки, возможности развития организмов и их свойств. Генетическая информация о структуре какого-либо элементарного признака закодирована в *гене* – участке молекулы ДНК. У всех организмов одного вида каждый ген располагается в одном и том же месте (локусе) определенной хромосомы. В соматических клетках с диплоидным набором хромосом две гомологичные хромосомы и соответственно два гена, расположенные в одних и тех же локусах, определяют развитие одного какого-то признака. Такие гены называются *аллельными*.

В то же время в живой природе существуют различия не только между индивидами разных видов, но и индивидами одного и того же вида, сорта, породы и т. д. Это свидетельствует о том, что наследственность неразрывно связана с изменчивостью. Наследственность обеспечивает сохранение сходства и различий организмов в поколе-

ниях, а *изменчивость* – вариации признаков в результате изменения генетической информации или условий внешней среды. Изменчивость выражается в том, что в любом поколении отдельные особи чем-то отличаются и друг от друга, и от своих родителей. Происходит это потому, что свойства и признаки каждого организма есть результат взаимодействия двух факторов: наследственной информации, полученной от родителей, и конкретных условий внешней среды, в которых шло индивидуальное развитие каждого организма. Эти условия никогда не бывают одинаковыми даже для однопометных животных или для растений, выросших из семян одного плода. Чем значительнее различия в условиях, тем резче будет выражена изменчивость организмов.

Сказанное о наследственности и изменчивости позволяет охарактеризовать два генетических понятия – генотип и фенотип. *Генотип* – это совокупность той наследственной информации, которая была получена организмом от предыдущих поколений, это те наследственные возможности, которыми обладает данный организм, т. е. совокупность всех генов одного организма. Реализация наследственных возможностей зависит не только от генотипа, но и от конкретных условий, в которых развивается организм.

Фенотип – это совокупность всех развивающихся признаков и свойств организма в конкретных условиях его онтогенеза. Фенотип формируется на основе генотипа под воздействием определенных факторов внутренней и внешней среды.

Генетика выясняет, что вызывает возникновение сходства и различий и как окружающая среда влияет на процесс реализации наследуемых признаков. Современная генетика – один из наиболее бурно развивающихся разделов биологии. Этому способствуют и новые, очень важные открытия в области цитологии, биохимии, биофизики, эмбриологии.

Велико значение генетики для сельского хозяйства. Она служит теоретической основой селекции сельскохозяйственных растений и животных. Задача селекции – изменить наследственные свойства растений и животных, создать такие сорта и породы, которые позволяют получить максимальное количество продукции наилучшего качества и отвечают запросам сельскохозяйственного производства.

Генетика имеет большое значение и для медицинской

и сельскохозяйственной иммунологии, так как ряд заболеваний растений, человека и животных, а также некоторые формы иммунитета наследуются. Конкретные знания в этой области позволяют вести направленную борьбу с наследственными болезнями и возбудителями заболеваний сельскохозяйственных растений и животных.

§ 2. ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ. МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Сущность этого метода состоит в изучении наследования и проявления признаков в ряду поколений путем скрещивания неодинаковых по определенным признакам родительских форм. Основы гибридологического метода были заложены работами чешского ученого Г. Менделя (1865). Мендель скрещивал между собой сорта гороха, отличающиеся рядом признаков (формой и окраской семян и др.), а затем изучал, как наследуются признаки каждого родителя их потомками в первом, втором и последующих гибридных поколениях. Проведя эту работу на большом числе растений, Г. Мендель смог установить очень важные статистические закономерности количественного соотношения гибридных растений, обладающих признаками того и другого исходного сорта.

Позднее аналогичные исследования были осуществлены очень многими генетиками на различных животных и растениях. При этом оказалось, что правила и законы, установленные Менделем на горохе, имеют общебиологическое значение, так как подтверждаются на самых разнообразных объектах.

Наиболее простой тип скрещивания при гибридологическом анализе – *моногибридное скрещивание*, когда исследуется наследование лишь одной пары альтернативных (взаимоисключающих) признаков, которыми обладают родительские формы. Такие контрастные признаки называют *аллельными* (*аллели* – различные формы одного и того же гена в гомологичных хромосомах); их развитие обусловлено парой соответствующих аллелей, или генов. Примером моногибридного скрещивания может служить скрещивание между желтозерным и зеленозерным сортами гороха, проведенное Менделем.

Для изложения его результатов воспользуемся обозначениями, принятыми в генетике: P – родительские формы (сорта); F_1 – гибриды первого поколения,

F_2 – гибриды второго поколения, F_3 – третьего, F_4 – четвертого и т. д.; × – знак скрещивания; A, a – два гена (аллели), обусловливающие альтернативные признаки. В диплоидных клетках всегда пара аллелей в связи с тем, что гомологичные хромосомы парные (одна отцовская, другая материнская), поэтому в обозначении используются сразу две буквы – AA, aa и т. д. В данном случае A – желтая, а a – зеленая окраска семян гороха.

Мендель получил следующие результаты:

$$P: AA \times aa$$

$$F_1: Aa \quad Aa$$

$$F_2: AA \quad Aa \quad aA \quad aa$$

Результаты моногибридного скрещивания были обобщены Менделем в трех положениях: правило единообразия гибридов первого поколения; закон расщепления признаков гибридов второго поколения; гипотеза чистоты гамет.

1. **Правило единообразия гибридов первого поколения (первый закон Менделя):** при моногибридном скрещивании все гибриды F_1 единообразны по фенотипу и генотипу (рис. 13 и 14).

В рассмотренном случае с горохом все растения F_1 оказались с желтыми семенами (единый фенотип), т. е.

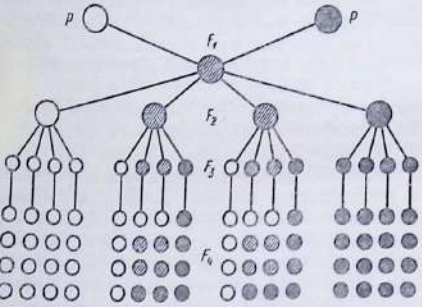


Рис. 13. Схема моногибридного скрещивания:
Светлые кружочки – гомозиготные особи с доминантными признаками, заштрихованные кружочки – гетерозиготные особи с доминантными или промежуточными признаками; черные кружочки – особи с рецессивным признаком

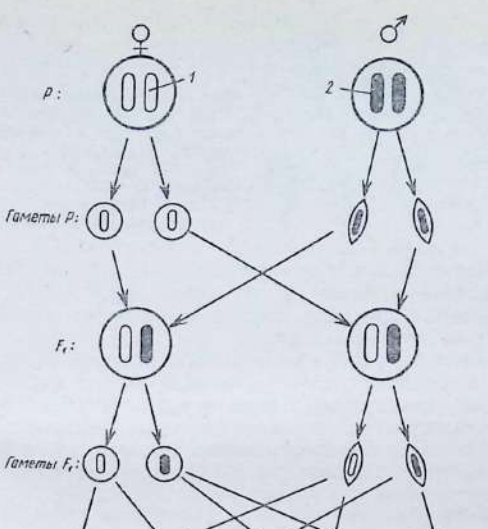


Рис. 14. Цитологические основы моногибридного скрещивания: гаметы любого поколения несут либо «светлую», либо «темную» хромосому и соответственно только один из двух аллельных генов (гипотеза «чистоты» гамет):

1 — хромосомы, несущие ген доминантного признака, *2* — хромосомы, несущие ген рецессивного признака

у них развился признак только одного родителя (*АА*). Сочетание аллелей у всех гибридов тоже одинаковое — *Аа* (генотип). Такие признаки, которые полностью преобладают в F_1, называются *доминантными*. Поэтому данный закон называют еще законом доминирования. Признаки, не проявляющиеся в F_1 и развивающиеся лишь у определенной части особей в F_2 и в следующих поколениях, называются *рецессивными*. В данном случае рецессивной оказалась зеленая окраска семян.

Если в генотипе организма (зиготы) имеются две одинаковых аллели (гена) — обе доминантные или обе

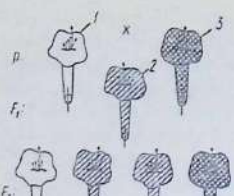


Рис. 15. Пример моногибридного скрещивания растений ночной красавицы при неполном доминировании (скрещивание белой и красной форм ночной красавицы): *1* – белые цветки, *2* – розовые цветки, *3* – красные цветки

рецессивные (*АА* или *аа*), то такой организм называется *гомозиготным*. Если же из пары генов один доминантный, а другой рецессивный (*Аа*), такой организм называется *гетерозиготным*.

Правило единообразия F_1 подтверждается и для тех случаев, когда нет полного доминирования признаков, как в случае с горохом, т. е. когда признаки гибридов носят промежуточный характер (неполное доминирование или промежуточное наследование). Так, при скрещивании белоцветковой и красноцветковой форм декоративного растения ночная красавица в F_1 все цветки оказываются розовыми (рис. 15), т. е. хотя и являются промежуточными по признаку окраски между исходными формами, но сохраняют единообразие.

Закон расщепления признаков (второй закон Менделя). При скрещивании между собой гибридов F_1 или при их самоопылении в F_2 происходит расщепление: не все организмы обладают одинаковыми признаками. При полном доминировании (случай с горохом) расщепление в F_2 происходит в соотношении 3 : 1. Это значит, что из общего числа организмов F_2 примерно $^3/_4$ обладают доминантным признаком, а $^1/_4$ – рецессивным. Если же доминирование неполное, то расщепление в F_2 выразится в соотношении 1 : 2 : 1. Так, в случае с «ночной красавицей» при скрещивании между собой розовых растений F_1 и F_2 появляются растения с цветками трех окрасок: $^1/_4$ растений – с цветками красной, $^2/_4$ – с цветками розовой и $^1/_4$ – белой окраски. Таким образом, второй закон Менделя гласит: при скрещивании гибридов F_1 их потомство дает расщепление в соотношении 3 : 1 при полном доминировании и в соотношении 1 : 2 : 1 при неполном доминировании.

Принципиальную общность соотношений 3 : 1 и 1 : 2 : 1 можно установить, проследив наследование при-

знаков у F_3. Результаты скрещивания у гороха показали, что не все растения F_2 с доминантным признаком желтой окраски семян дают при самоопылении одинаковое потомство. Только $^1/_3$ желтозерных растений F_2 (на рисунке они показаны светлыми кружками) в следующем поколении (F_3) сохраняет желтую окраску семян. От таких растений при самоопылении и в F_4, и в F_5 получатся только желтозерные растения. Иначе говоря, в потомстве части желтозерных растений F_2 не будет иметь место дальнейшее расщепление.

Аналогично и все зеленозерные растения F_2 (на рисунке обозначены черными кружками) при самоопылении будут давать в F_3 и следующих поколениях только зеленозерные растения, т. е. тоже не будут расщепляться. Опытами Менделя было доказано, что все зеленозерные и $^1/_3$ желтозерных растений F_2 гомозиготны по доминантному (*АА*) и рецессивному (*аа*) признакам, поэтому в их потомстве расщепления по изучаемому признаку не происходит.

Другая часть желтозерных растений F_2 (на рисунке обозначены серыми кружками) гетерозиготна (*Аа*) и при самоопылении в F_3 снова дала расщепляющееся потомство: $^3/_4$ желтозерных и $^1/_4$ зеленозерных растений (3 : 1). В F_2 гибридов в опыте с ночной красавицей расщепление признака окраски цветков (1 красный, 2 розовых, 1 белый) полностью соответствует тому, что получилось в опытах Менделя с горохом:

$$F_2: \underset{\text{гомозиготные}}{1AA} \quad \underset{\text{гетерозиготные}}{2Aa} \quad \underset{\text{гомозиготные}}{1aa}$$

Проверка по F_3 у ночной красавицы подтверждает, что растения F_2 с красными и белыми цветками гомозиготны (не дают расщепления в последующих поколениях), а растения с розовыми цветками гетерозиготны, так как расщепляются в F_3.

Неполное доминирование признаков широко распространено в природе. Оно наблюдается при наследовании окраски оперения у птиц, шерсти и других морфологических признаков у крупного рогатого скота, коз, овец и других животных.

Гипотеза чистоты гамет была выдвинута Менделем для объяснения установленных им закономерностей при гибридизации.

При моногибридном скрещивании, в F_1 рецессивный ген (*а*) не проявляется, но и не смешивается с доминант-

ным геном (*A*). В F_2 снова появляются индивиды как с доминантными, так и с рецессивными признаками. Это показывает, что F_1 образуют «чистые» гаметы, несущие только одну аллель *A* или *a*, и при этом в равном количестве.

«Чистотой гамет» Мендель назвал явление, при котором гены каждой пары альтернативных признаков при гаметогенезе гибридных организмов разделяются. Эта гипотеза впоследствии подтвердилась цитологическими исследованиями.

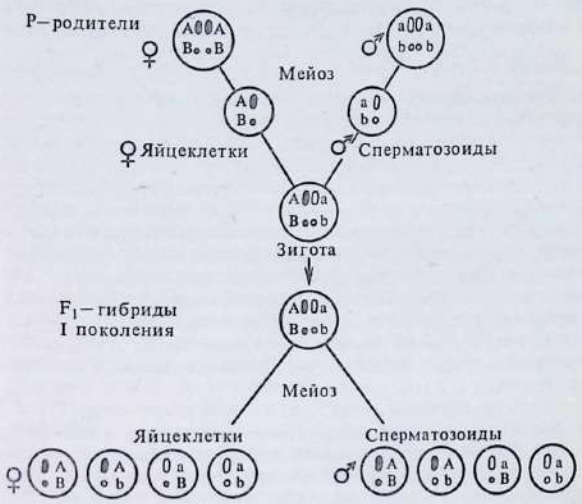
Гомозиготы – организмы, гомологичные хромосомы которых несут одну и ту же форму данного гена и при самоопылении или скрещивании с себе подобными в потомстве не дают расщепления. Гетерозиготы несут разные формы того или иного гена, поэтому в их потомстве наблюдается расщепление.

Гипотеза чистоты гамет устанавливает, что закон расщепления есть следствие случайного сочетания гамет, несущих разные гены. И тем не менее общий результат оказывается закономерным, так как здесь проявляется статистическая закономерность, определяемая большим числом равновероятных встреч гамет. Таким образом, при моногибридном скрещивании отношение 3 : 1 (в случае полного доминирования) или 1 : 2 : 1 (при неполном доминировании) следует рассматривать как биологическую закономерность, основанную на статистических данных.

§ 3. ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ И ЕГО ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ

Закон независимого наследования признаков (третий закон Менделя). Более сложным, чем моногибридное, является дигибридное скрещивание. При нем одновременно прослеживается наследование двух пар альтернативных признаков. Так, Мендель скрещивал сорт гороха с желтыми гладкими семенами с сортом, семена которого были зелеными и морщинистыми. Все растения F_1 имели желтые гладкие семена. Поэтому гены, определяющие эти две пары признаков, можно обозначить: *A* – ген желтой окраски (доминантный), *a* – ген зеленой окраски (рецессивный), *B* – ген гладкой поверхности (доминантный); *b* – ген морщинистой поверхности (рецессивный). Доминантные признаки принадлежали одному родителю (*AABB*), а рецессивные – другому (*aabb*).

Характер расщепления в F_2 и его генетическая расшифровка показаны на рис. 16. Разберемся в этой схеме. Растения F_1 получают от своих родителей доминантный ген желтой окраски *A* и рецессивный ген зеленой окраски *a*, доминантный ген гладкой *B* и рецессивный ген морщинистой *b* поверхности семян. В результате образуется



Гаметы ♂

♀	AB	Ab	aB	ab
AB	AA BB	AA Bb	Aa BB	Aa Bb
Ab	AA Bb	AA bb	Aa Bb	Aa bb
aB	Aa BB	Aa Bb	aa BB	aa Bb
ab	Aa Bb	Aa bb	aa Bb	aa bb

Типы зигот гибридов II поколения—F_2

Рис. 16. Схема дигибридного скрещивания на примере гороха

двойная гетерозиготная особь, генотип которой будет включать в себя две пары генов *AaBb*. В результате доминирования желтой окраски и гладкой поверхности семян эти растения будут иметь желтые гладкие семена.

При образовании гамет двойная гетерозиготная особь *Aab* даст четыре типа разных половых клеток. Цитологически это может произойти, если пара генов *Aa* находится в одной паре гомологичных хромосом, а пара генов *Bb* – в другой паре гомологичных хромосом. Так возникают гаплоидные мужские и женские половые клетки с набором генов: $\frac{AB}{1}$, $\frac{ab}{4}$, $\frac{Ab}{2}$ и $\frac{aB}{3}$; при этом число разных по генному составу половых клеток примерно одинаково. В процессе оплодотворения любая мужская гамета может оплодотворить любую женскую. Всего сочетаний из 4 разных гамет по 2 гаметы (мужская и женская) может быть 16. Значит, возникают 16 зигот F_2, которые записаны в 16 клетках. Если внимательно рассмотреть все 16 клеток, то увидим: разных генотипов всего образовалось 9, а разных сочетаний признаков в силу явления доминирующих – только 4. При этом количественное соотношение фенотипов получилось следующее: 9:3:3:1, где 9 растений с желтыми гладкими семенами, 3 – с желтыми морщинистыми, 3 – с зелеными гладкими и один – с зелеными морщинистыми семенами.

Анализ отношения 9:3:3:1, полученного при расщеплении признаков во втором гибридном поколении в дигибридном скрещивании, позволил Менделю сформулировать *закон независимого наследования признаков: пары альтернативных признаков наследуются при скрещивании независимо друг от друга, при этом каждая пара дает расщепление в отношении 3:1.*

В самом деле, если рассмотреть полученные результаты скрещивания гороха, обращая внимание только на окраску семян, то окажется, что растений с желтыми семенами F_2 будет 12 (9 + 3), а с зелеными – 4(3 + 1). Следовательно, отношение желтозерных растений к зеленозерным можно выразить, как 12:4 или 3:1. А если подсчитать расщепление в F_2 только по признаку характера поверхности семян, то получим 12 гладкосемянных растений на 4 морщинистосемянных, следовательно, тоже 3:1. При этом отношение 9:3:3:1 легко получить, перемножив два предыдущих простых отношения между собой:

(3 жел.: 1 зел.) × (3 гл.: 1 морщ.) =

= 9 жел.гл.: 3 жел.морщ.: 3 зел.гл.: 1 зел.морщ.

Независимое комбинирование генов и основанное на нем расщепление в F_2 в соотношении 9:3:3:1 в дальнейшем было подтверждено для большого числа животных и растений при соблюдении двух условий: 1) доминирование должно быть полным (при неполном доминировании и других формах взаимодействия генов числовые соотношения имеют иное выражение); 2) независимое расщепление приложимо для генов, локализованных в разных хромосомах.

Анализирующее скрещивание. Как показано выше, по фенотипу организма нельзя достаточно полно судить о его генотипе. Например, горох с желтыми гладкими семенами может быть гомозиготным (генотип *ААББ*), дигетерозиготным (*AaBb*) или гетерозиготным по одной паре аллелей (*ААВв* и *АаВВ*). Определить генотип можно лишь по характеру расщепления гибридного поколения. Для этого используется анализирующее скрещивание, которое представляет собой скрещивание особи, генотип которой необходимо определить, с организмом чисто рецессивным по изучаемым аллелям. Рецессивная форма имеет генотип *aabb* и дает гаметы одного типа – *ab*. Такое скрещивание позволяет определить генотип анализируемой особи. В случае гомозиготности доминантной особи потомство от такого скрещивания будет единообразным, расщепления не произойдет, и все растения будут иметь лишь доминантные признаки.

Иная картина получится, если доминантная форма гетерозиготна. Например, при гетерозиготности организма анализирующее скрещивание по двум генам выглядит так:

	AaBb	×	*aabb*
семена	желтые гладкие		семена зеленые морщинистые
Гаметы	*AB*	*Ab*	*aB*	*ab*
ab	*AaBb* желтые гладкие	*AaBb* желтые морщинистые	*aaB* зеленые гладкие	*aabb* зеленые морщинистые

§ 4. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Сцепленное наследование признаков. В 1911–1920 гг. американский генетик Г. Г. Морган сформулировал хромосомную теорию наследственности, согласно которой

хромосомы с локализованными в них генами являются основными материальными носителями наследственности. В дальнейшем эта теория была развита исследованиями большого числа ученых, среди которых значительный вклад внесли наши соотечественники Н. Н. Кольцов, А. С. Серебровский и др.

В работах Г. Моргана было показано, что закон независимого наследования признаков Менделя справедлив не для всех признаков. Может иметь место такое наследование признаков, при котором два или больше признака наследуются совместно, как бы сцепленными друг с другом. В случае, если гены, ответственные за разные признаки, располагаются в разных хромосомах, то наследование таких признаков подчинено закону Менделя о независимом наследовании: разные признаки исходных родителей свободно комбинируются в их потомках при расщеплении. Если гены, ответственные за разные признаки, находятся в одной хромосоме, то эти признаки наследуются сцепленно, т. е. развиваются у потомков только в тех сочетаниях, в каких они были у родителей.

1. При независимом наследовании в опытах Менделя родительские сорта гороха имели такие сочетания признаков: желтые семена с гладкой поверхностью, зеленые семена с морщинистой поверхностью, а растения второго поколения были с четырьмя разными сочетаниями:

желтые гладкие семена зеленые морщинистые семена	сочетания, как у родителей
желтые морщинистые семена зеленые гладкие семена	новые сочетания признаков

2. При сцепленном наследовании в опытах Моргана родительские формы мушки дрозофилы имели такие сочетания признаков: серое тело с нормальными крыльями; темное тело с редуцированными крыльями. В первом поколении все мушки серые с нормальными крыльями. Это гетерозигота по двум парам аллелей (серое тело — темное тело и нормальные крылья — редуцированные крылья).

Если бы две пары альтернативных генов, которые определяют указанные альтернативные признаки, располагались в разных хромосомах, то во втором поколении (F_2) при анализирующем скрещивании, исходя из второго закона Менделя, можно было бы ожидать получения в потомстве мух четырех разных фенотипов в равном соотношении: 25% серых с нормальными крыльями, 25% серых с редуцированными крыльями, 25% темных

с нормальными крыльями, 25% темных с редуцированными крыльями. В действительности, в F_2 от скрещивания этих мух были получены мухи преимущественно только с двумя сочетаниями признаков:

серое тело и нормальные крылья темное тело и редуцированные крылья	} сочетания, как у родителей

Два других фенотипа были в незначительном количестве. Полученный результат свидетельствует о тесной связи между цветом тела и размером крыльев, т. е. гены, их обусловливающие, наследуются преимущественно совместно, иначе говоря, оказываются сцепленными между собой. А это возможно лишь в случае локализации генов в одной и той же хромосоме.

Все гены, входящие в состав одной хромосомы, передаются по наследству совместно и составляют группу сцепления. Поскольку в гомологичных хромосомах находятся одинаковые гены, группу сцепления составляют две гомологичные хромосомы. У каждого вида организмов число групп сцепления соответствует его гаплоидному числу хромосом. Так, у человека 46 хромосом в диплоидном наборе – 23 группы сцепления, у мухи дрозофилы 8 хромосом – 4 группы сцепления, у кукурузы 20 хромосом – 10 групп сцепления, у гороха 14 хромосом – 7 групп сцепления.

Нарушение сцепления. Перекрест хромосом. Среди гибридов второго поколения, например в опытах с дрозофилой, появляется небольшое число особей с перекомбинацией родительских признаков, т. е. сцепление генов не является абсолютным, а иногда нарушается, становится неполным. Исследования показали, что это связано с взаимным обменом идентичными участками гомологичных хромосом в мейозе – перекрестом хромосом, или кроссинговером. Перекрест хромосом гетерозиготных индивидов приводит к генетическим рекомбинациям (рис. 17).

Биологическое значение перекреста хромосом очень велико. Кроссинговер обеспечивает сочетания генов и, следовательно, повышает наследственную изменчивость,



Рис. 17. Перекрест хромосом в мейозе

поставляющую материал для естественного отбора, дает богатые возможности приспособления организмов.

Гибридологическим методом можно изучать наследование не только двух, но и трех и многих пар альтернативных признаков. Осуществляемые при этом скрещивания будут соответственно называться тригибридными и полигибридными. При всей сложности расщепления в таких скрещиваниях в основе всегда лежит моногибридное расщепление 3:1 (при доминировании).

Генотип как целостная исторически сложившаяся система. Каждый из рассмотренных выше признаков обусловлен одной парой генов. Кроме этих случаев существует огромное количество свойств и признаков животных и растений, которые определяются двумя, тремя или даже многими парами генов. Изучение наследования таких признаков дало основание сформулировать положение о взаимодействии генов: не одна пара, а взаимодействие нескольких пар генов определяют конечный результат – то, какой признак разовьется у организма. Так, путем гибридологического анализа установлено, что форма гребня кур определяется двумя парами генов, молочная продуктивность крупного рогатого скота или морозоустойчивость злаков – многими парами генов. Вместе с тем оказалось, что одна и та же пара генов может содержать генетическую информацию относительно нескольких разных признаков организма (множественное действие генов). Например, у большинства растений с красными цветками (наследственный признак) в стеблях тоже имеется пигмент. У мушки дрозофилы ген, определяющий отсутствие пигментов в глазах, снижает плодовитость, влияет на окраску некоторых внутренних органов и уменьшает продолжительность жизни, т. е. ген проявляет множественное действие.

Эти наблюдения углубляют представление о генотипе. Факт расщепления в потомстве гибридов позволяет утверждать, что генотип слагается из отдельных элементов – генов, которые могут наследоваться независимо. В то же время генотип не может рассматриваться как простая механическая сумма отдельных генов.

Генотип любого организма представляет собой сложную целостную систему взаимодействующих генов. Эта целостность генотипа возникла исторически в процессе эволюции вида. Она выражается прежде всего в тесном взаимодействии друг с другом отдельных его компонентов – генов. Какой фенотип разовьется на основе такого

генотипа, будет зависеть как от самого генотипа, так и от тех условий, в которых развивается данный организм.

Изучение генотипов пород сельскохозяйственных животных и сортов сельскохозяйственных растений – необходимая предпосылка для селекционной работы. Зная генетическую обусловленность тех или иных признаков, можно заранее спланировать такие схемы скрещиваний, которые обеспечат получение нужного потомства. В этом состоит практическое значение гибридологического метода изучения наследственности.

Генетика пола. Хромосомная теория наследственности позволила ответить на вопросы, давно интересовавшие человека: чем определяется пол у раздельнополых животных? Как достигается удивительное равенство числа особей обоих полов в каждом поколении?

Известно, что в диплоидном наборе содержатся парные гомологичные хромосомы, одинаковые по форме, размерам и содержащие одинаковые гены. Хромосомный набор самцов и самок большинства раздельнополых организмов неодинаков: в нем существуют два типа хромосом: аутосомы и половые хромосомы. Аутосомы – это хромосомы, одинаковые у обоих полов. Половые – это хромосомы, по которым самцы и самки отличаются друг от друга.

В клетках тела организма обычно находятся две половые хромосомы. Пара половых хромосом может быть представлена двумя одинаковыми хромосомами в клетке; такие половые хромосомы называются Х-хромосомами. Или клетка содержит пару неодинаковых половых хромосом – Х-хромосому и Y-хромосому. Пол животного зависит от того, будут ли в его клетке половые хромосомы представлены ХХ или XY. У большей части животных, в том числе у человека, женскому полу соответствует набор половых хромосом ХХ, мужскому – XY. Диплоидное число хромосом человека – 46. В это число входят 22 пары аутосом и 2 половые хромосомы. У женщин это две Х-хромосомы, а у мужчин – одна Х- и одна Y-хромосома. Соответственно у мужчин образуются сперматозоиды двух типов – с Х- и Y-хромосомами.

Пол организма определяется в момент оплодотворения и зависит от хромосомного набора зиготы. У ряда животных (пресмыкающиеся, птицы, бабочки) ХХ означает мужской пол, а XY – женский (женская гетерогамет-

ность). У некоторых видов Y-хромосома может отсутствовать, и тогда женский пол будут определять две Х-хромосомы (ХХ), а мужской пол – только одна Х-хромосома (ХО).

Не только определение пола, но и числовое равенство полов в каждом поколении вытекает из механизма гаметогенеза. Когда образуются половые клетки, каждая из них получает гаплоидный набор хромосом из диплоидного исходной клетки. При этом распределяются и половые хромосомы. Если эта клетка имела ХХ, то все гаметы получат по одной Х-хромосоме. При этом все образовавшиеся гаметы будут одинаковы. Если исходная клетка имела ХУ, то половина гамет получит одну Х-хромосому, а половина – одну Y-хромосому. В момент оплодотворения одинаково вероятно, что сольются в одну зиготу или гаметы, имеющие по Х-хромосоме, или гаметы, одна из которых несет Х-хромосому, а другая – Y-хромосому. В результате в каждом поколении зиготы ХХ и ХУ образуются примерно в одинаковом количестве. А это и означает, что число самцов и самок в каждом поколении примерно одно и то же.

Наследственные болезни человека. Зигота получает всю необходимую генетическую информацию на весь период онтогенеза. При этом в клетках имеется как «позитивная» (полезная), так и «негативная» (вредная) для организма информация.

Одни аномалии развития или болезни обусловливаются сочетанием генов, расположенных в аутосомах (не сцепленные с полом), другие – сочетанием генов в половых хромосомах (сцепленные с полом). При этом одни заболевания возникают под влиянием доминантных, другие – под влиянием рецессивных генов. Примером не сцепленных с полом болезней могут быть следующие:

1) серповидноклеточная анемия, широко распространенная в странах с жарким климатом. Болезнь связана с изменением строения молекулы гемоглобина (рецессивное заболевание);

2) шизофрения, вызывающая психические расстройства (рецессивное заболевание);

3) эпилепсия – болезнь, для которой характерны периодически наступающие судорожные припадки, сопровождающиеся потерей сознания;

4) астигматизм – нарушение зрения, выражающееся в невозможности видения предметов в различных плоскостях (доминантный ген);

5) глаукома, являющаяся следствием повышения внутриглазного давления и приводящая к слепоте. Катаракта – помутнение хрусталика. Оба эти врожденных наследственных заболевания развиваются под влиянием доминантных генов, но в основном проявляются только в старости и при неблагоприятных условиях.

Кроме наследственных болезней передается по наследству предрасположенность к некоторым инфекционным заболеваниям: полиомиелит, туберкулез и др. Часто наследуется различная степень чувствительности к некоторым пищевым продуктам и лекарственным препаратам – аллергические заболевания.

Примером наследования сцепленного с полом признака служит гемофилия. Это тяжелое наследственное заболевание, одно из проявлений которого – несвертываемость крови. Малейшая царапина или ушиб могут вызвать обильные наружные или внутренние кровотечения, нередко заканчивающиеся смертью. Гемофилия, поражающая исключительно мужчин, возникла как рецессивное наследственное изменение в Х-хромосоме. Обычно носителями болезни являются внешне совершенно здоровые (по фенотипу) женщины, одна из Х-хромосом которых несет ген гемофилии. Однако фенотипически он не выражается в присутствии аллельного ему доминантного гена, обусловливающего нормальную свертываемость крови. Такая женщина-носительница передает гемофилию половине своих сыновей. У тех из них, кому попадает Х-хромосома, несущая рецессивный ген гемофилии, эта болезнь проявляется фенотипически, так как отсутствует вторая Х-хромосома, с нормальным доминантным аллельным геном. Вероятность заболевания гемофилией женщин ничтожно мала. Это может произойти в случае брака гетерозиготной по гемофилии женщины с больным гемофилией мужчиной.

Признаком, сцепленным с полом, может быть и дальтонизм – неспособность различать красный и зеленый цвета.

Значение генетики для медицины и здравоохранения. Установлено, что многие отклонения от нормы и ряд болезней человека обусловлены генотипом. Есть люди, у которых встречаются аномалии хромосом: изменение структуры отдельных хромосом; отклонение от нормы в хромосомных наборах, что влечет потерю или появление дополнительных хромосом. Например, в период созревания гамет в случае нерасхождения 21 пары хромо-

сом в хромосомном наборе человека оказывается одна лишняя хромосома, т. е. в диплоидном наборе их будет 47. Развивается заболевание – болезнь Дауна, выражающаяся в слабоумии и в том, что больной имеет маленькую голову, узкие глазные щели, уродливое телосложение. У женщин встречается синдром Шерешевского – Тернера, когда отсутствует одна Х-хромосома и в кариотипе остается 45 хромосом. Он проявляется в замедлении полового созревания, недоразвитии гонад, отсутствии менструации, бесплодии, малом росте.

В связи с этим исследование кариотипа становится все более актуальным. Оно дает возможность прогнозировать и предупреждать рождение людей с аномальными признаками.

Цитоплазматическая (внеядерная, внехромосомная) наследственность. Все данные современной генетики подтверждают ведущую роль хромосом в наследственности. Однако отдельные органоиды цитоплазмы (митохондрии, пластиды), имеющие собственную ДНК, также могут нести генетическую информацию. Такая информация передается вместе с цитоплазмой, поэтому она получила название цитоплазматической (внеядерной, внехромосомной).

Явление цитоплазматической наследственности было открыто одним из основателей генетики К. Корренсом. Скрещивая растения пестролистной ночной красавицы, он доказал, что пестролистность наследуется только по материнской линии. При скрещивании зеленого материнского растения с пестролистным отцовским все растения в потомстве получаются зелеными. При скрещивании пестролистного материнского растения с зеленым отцовским в F_1 получаются одновременно белые, пестролистные и зеленые растения. Следовательно, пестролистность наследуется исключительно через яйцеклетку. Позже это явление было открыто у хмеля, подорожника и других растений. Пестролистность связана с присутствием в цитоплазме двух типов пластид: зеленых хлоропластов и бесцветных лейкопластов. Когда в процессе овогенеза в одну яйцеклетку попадают одновременно два типа пластид, из зиготы развивается пестролистное растение. Оно может давать три типа потомства в зависимости от того, попадут ли в яйцеклетку зеленые, бесцветные или одновременно зеленые и бесцветные пластиды.

Еще один пример цитоплазматической наследственно-

сти у высших растений – цитоплазменно обусловленная мужская стерильность. Она передается только по материнской линии.

Биологическое значение внеядерной наследственности определяется наличием собственного генетического материала в некоторых органоидах, что создает организмам известные преимущества в эволюции. Ядерные элементы, связанные с передачей наследственной информации, отличаются высокой устойчивостью к изменениям в окружающей среде. Органоиды цитоплазмы развиваются до известной степени независимо от клеточного деления и реагируют на воздействие окружающей среды с помощью приспособительных изменений. Таким образом они обеспечивают быстрые реакции организма на изменения внешних условий.

Методы генетических исследований. Гибридологический метод (метод скрещивания), разработанный Г. Менделем, является основным в генетических исследованиях. С помощью скрещивания можно установить: 1) генотип организма; 2) доминантность или рецессивность исследуемого признака; 3) сцепление генов с полом и др.

Цитологический метод заключается в изучении количества, формы и размеров хромосом. Он особенно ценен для выявления причин ряда заболеваний у человека.

Генеалогический метод (от греч. «генос» – происхождение, рождение) – метод родословных. Он заключается в изучении наследования какого-либо признака в ряду поколений у возможно бóльшего числа родственников. Для этого составляется родословная, в которой отмечаются родственники, имеющие изучаемый признак.

Близнецовый метод основан на изучении однояйцевых близнецов с одинаковым генотипом. Все различия между близнецами обусловлены исключительно влиянием внешней среды. Этот метод позволяет с наибольшей точностью оценить роль внешней среды в реализации действия генов.

ГЛАВА 9
ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

§ 1. МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Живой организм всегда развивается в тесной взаимосвязи с окружающей его внешней средой. Такие факторы среды, как температура, свет, влажность, химический состав и структура почвы, условия питания, влияют на организмы, вызывая в них ответную реакцию, которая может проявляться в изменении их внешних и внутренних признаков. Таким образом, организм обладает не только свойством передавать из поколения в поколение определенные признаки (наследственность), но и изменчивостью, которая обеспечивает разнообразие организмов в процессе эволюционного развития.

Различают две формы изменчивости организмов — модификационную и мутационную.

Модификационной (ненаследственной, или фенотипической) называют изменчивость, которая возникает у организмов при их росте и развитии в разных условиях среды. Она не связана с изменением генотипа. Так, при разном кормлении поросята от одной чистопородной свиноматки будут значительно отличаться друг от друга по живой массе. Продуктивность растений, выращенных из чистосортных семян пшеницы, зависит от агротехники, климатических факторов, места произрастания и т. д.

То, что при такого рода изменчивости полученные признаки не наследуются, иллюстрируется опытом с одуванчиком. Если растение произрастает в долине в условиях достаточной влажности и других благоприятных факторов, оно имеет крупные сочные широкие листья. Если одуванчик вырастет высоко в горах при совершенно иных условиях, он окажется небольшим, со слабо развитой розеткой мелких листьев. При высевании семян высокогорного растения в долине потомки его будут снова иметь крупные сочные листья. Это свидетельствует о том, что в данном опыте генетическая основа одуванчика осталась неизменной. Различные признаки организма в неодинаковой степени изменяются под влиянием внешних условий. Например, у коров можно достичь значительного повышения удоев путем улучшения качества кормов и ухода. Труднее таким путем добиться даже небольшого изменения жирности молока, так как процент жира в молоке зависит от породы.

Модификационная изменчивость разных признаков колеблется в определенных границах, которые определяются генотипом. *Нормой реакции* называют пределы модификационной изменчивости признака. Все модификационные изменения обычно не выходят за рамки нормы реакции. Маленькую собачку породы той-терьер (ее масса около 700 г) даже при кормлении высококалорийной пищей никогда не удастся раскормить до размеров сенбернара, масса которого может достигать 70 кг. Усиленное кормление приведет к увеличению массы, однако она будет находиться в пределах нормы реакции, характерной для этой породы.

Для разных свойств и признаков границы, определяемые нормой реакции, неодинаковы. К числу признаков, испытывающих значительные модификационные изменения в связи с изменением условий, относятся такие, как семенная продуктивность злаков, величина удоя у крупного рогатого скота, живая масса животных, число, размеры листьев многих растений и т. д. В то же время есть признаки, мало варьирующие при изменении условий. У животных к ним относится масть, у растений – окраска цветков и плодов, остистость и опушенность колоса и др.

Таким образом, норма реакции фиксирует возможные границы модификационной изменчивости того или иного признака.

Статистические закономерности модификационной изменчивости. Размеры листьев одного дерева варьируют в довольно широких пределах, хотя генотип их одинаков. Если листья расположить в порядке нарастания или убывания их длины, то получится *вариационный ряд* изменчивости данного признака, слагающегося из отдельных вариант. Следовательно, варианта есть единичное выражение какого-либо количественного признака. Как показывают подсчеты, частота встречаемости отдельных вариант в вариационном ряду неодинакова. Вот пример одного из таких подсчетов. Возьмем, не выбирая, 100 колосьев пшеницы одного сорта. Число колосков в колосе – 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20. Число колосьев – 2, 7, 22, 32, 24, 8, 5.

Графическое выражение изменчивости признака, отражающее как размах вариаций, так и частоту встречаемости отдельных вариант, называют *вариационной кривой*.

Чтобы дать объективную характеристику изменчивости признака, нужно изучить большое число особей. На

этом основании можно построить вариационную кривую, определить среднюю величину признака и его крайние варианты.

Управление доминированием. Вопрос о возможности управления доминированием разработал И. В. Мичурин. Он установил, что у гибридов доминируют преимущественно те признаки, которые в окружающей среде встречают наиболее благоприятные условия для своего развития.

Мичурин подобрал местные морозостойкие сорта плодовых деревьев и скрещивал их с южными теплолюбивыми. Отобранные гибриды он выращивал в спартанских условиях в открытом грунте. В этих условиях доминировали признаки зимостойкости, свойственной местным сортам. Так был получен сорт яблони Славянка от скрещивания Антоновки с южным сортом Ранетом ананасным.

Управление модификационной изменчивостью при помощи агротехнических и зоотехнических мероприятий – важное условие повышения продуктивности сельскохозяйственных растений и животных.

§ 2. МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Мутационной (наследственной, или генотипической) называется изменчивость самого генотипа. Внезапное появление форм организма с измененными признаками, которые передаются последующим поколениям, называется *мутацией*. Впервые мутации были описаны в начале XX в. голландским исследователем Г. де Фризом, который наблюдал скачкообразные наследственные отклонения у садового растения ослинника.

Мутации происходят в хромосомах под влиянием внешних и внутренних факторов. Мутационная изменчивость отличается от изменчивости, появляющейся при скрещивании. Мутации – это вновь возникающие изменения в генотипе, тогда как перекомбинации генов при скрещивании – новые сочетания родительских генов в зиготе.

Мутации обладают следующими свойствами: 1) возникают внезапно, скачкообразно; 2) наследуются, т. е. передаются из поколения в поколение; 3) ненаправленны – мутировать может любой участок хромосомы, вызывая изменения как незначительных, так и жизненно важных признаков; 4) одни и те же мутации могут возни-

кать повторно; 5) по своему проявлению могут быть как полезными, так и вредными, как доминантными, так и рецессивными.

Виды мутаций. По характеру изменений генотипа различают несколько типов мутаций: генные, хромосомные, геномные и соматические.

Генные мутации связаны с изменением структуры ДНК в пределах одного гена, но без нарушения структуры хромосомы. Это наиболее распространенный вид мутаций и важнейший источник наследственной изменчивости организмов, так как приводит к синтезу другого белка.

Частоту мутаций можно увеличить в эксперименте. Достигается это путем воздействия мутагенных факторов: различных химических, радиационных и температурных воздействий на весь организм или на его половые клетки, споры, семена. Открытые за последние годы мощные супермутагены вызывают у растений и животных до 100% наследственных изменений. Такие воздействия прежде всего сказываются на обмене веществ в клетке, а затем и на процессе репродукции ДНК.

К настоящему времени у разных растений и животных описано и получено много генных мутаций. Одни из них, необратимо нарушая обмен веществ и энергии в клетке, приводят к повреждениям организма, а то и к его гибели. Другие же, напротив, полезны для организма в естественных условиях или ценны с хозяйственной точки зрения.

Хромосомные и геномные мутации связаны с изменением структуры или набора хромосом (геномные мутации). Они образуются вследствие утраты части хромосомы или перемещения части одной хромосомы на другую, ей негомологичную, в результате чего возникает новая комбинация генов. Среди хромосомных мутаций наибольшее практическое значение имеет *полиплоидия* – кратное увеличение всего набора хромосом. Полиплоидия распространена главным образом среди растений. Так, если в клетках растений вместо диплоидного набора хромосом будет удвоенный – тетраплоидный набор ($2 \times 2 = 4$), то по целому ряду свойств такие полиплоидные растения могут выгодно отличаться от диплоидных. Как правило, это более мощные растения. У них крупнее цветки, плоды и семена, в запасающих органах (стеблях, клубнях) накапливается больше пита-

тельных веществ. Особенно перспективна полиплоидия для растений, у которых используются вегетативные органы, так как число семян у многих полиплоидов меньше, чем у исходных диплоидных форм. Искусственное получение полиплоидов основано на применении ряда химических веществ, которые нарушают нормальный ход деления клетки. В этом случае число хромосом удваивается (как в обычном митозе), но разделения ядра и цитоплазмы не происходит. В результате возникает клетка с удвоенным числом хромосом. Такая клетка и может стать началом будущего полиплоидного растения. Изменения, характеризующие полиплоиды, стойко передаются по наследству при вегетативном, а при определенных условиях – и при половом размножении.

Соматические мутации связаны с изменением в строении хромосом соматических клеток. Они приводят к изменению признака только части организма. У животных, размножающихся только половым путем, соматические мутации не передаются по наследству, поскольку новый организм из соматических клеток не развивается. У растений при вегетативном размножении иногда удается сохранить изменения, возникшие путем соматических мутаций.

Как отмечалось выше, большинство мутаций рецессивны. Лишь когда соединяются две гаметы, несущие одну и ту же рецессивную мутацию, она проявляется фенотипически. Каждая отдельная мутация вызывается какой-то нередко неизвестной причиной. Связь мутации с изменениями во внешней среде доказывается тем, что искусственным воздействием различных внешних факторов удается резко увеличить частоту мутаций.

Мутации представляют собой ценный исходный материал для естественного и искусственного отбора. Пройдя через естественный отбор в природе и искусственный в селекции, вредные мутации отбраковываются, а полезные сохраняются и накапливаются.

В наши дни, когда бурными темпами развиваются химия, электроника, ядерные исследования, воздушный и наземный транспорт и другие отрасли, существует реальная угроза загрязнения природной среды мутагенами. Они могут вызвать необратимые нежелательные мутации у всех живых организмов, в том числе и человека. В СССР борьба за чистоту окружающей природы проводится в государственном масштабе на основе общесоюзных и региональных законодательств. Большие уси-

лия в этом направлении предпринимаются нашим правительством и на международном уровне.

Комбинативная изменчивость. Кроме мутаций, важный источник наследственной изменчивости – скрещивание. Благодаря скрещиванию могут появляться признаки, которых не было у исходных форм. Примером может служить розовая окраска цветков у ночной красавицы, возникшая при скрещивании красноцветковых растений с белоцветковыми. Кроме того, скрещивание часто позволяет в одном организме соединить признаки, которыми обладают разные породы и сорта.

§ 3. ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Известный советский генетик Н. И. Вавилов долгие годы изучал природную и культурную флору пяти континентов земного шара. Это позволило ему установить важную закономерность, известную под названием закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Сущность этого закона сводится к тому, что виды и роды, генетически близкие, связанные друг с другом единством происхождения, характеризуются сходными рядами в наследственной изменчивости. Зная, какие формы изменчивости встречаются у одного вида, можно предположить существование сходных форм у родственного ему вида (рис. 18).

Проследим ряды гомологической изменчивости на примерах родственных видов. Из 38 исследованных признаков, характерных для семейства злаковых (остистость и безостость колоса, пленчатая или голая зерновка, различный цвет колосковых и цветковых чешуй и зерновок, их форма, строение листьев, окраска всходов и т. д.), у ржи обнаружено 37, у пшеницы – 37, у ячменя и овса – 35, у проса – 27, у кукурузы и риса – 32. Знание характера изменчивости нескольких родственных видов дает возможность поиска признака, который отсутствует у одного из них, но характерен для других. Пример практического применения закона гомологических рядов в селекции – история создания односемянных сортов сахарной свеклы. У обычной свеклы один клубочек – соплодие содержит несколько семян. При прорастании клубочка образуются 3–5 проростков, что требует очень трудоемкой прорывки, удорожая выращивание свеклы. При изучении особенностей видов свеклы у некоторых из них

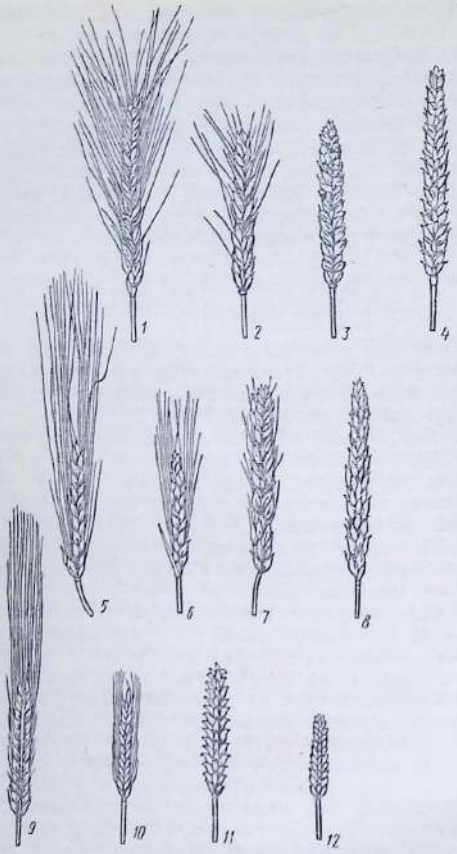


Рис. 18. Гомологичные формы мягких, твердых пшениц и ячменя:

Мягкие пшеницы: 1 – остистая, 2 – короткоостая, 3 – почти безостая, 4 – безостая. Те же формы у твердой пшеницы (5–8) и шестирядного ячменя (9–12)

учеными были найдены односемянные формы. Из каждого клубочка таких форм вырастает только одно растение. На основе закона гомологических рядов было высказано предположение о существовании односемянной формы у культурной свеклы. После длительных поисков такие формы были найдены, они и легли в основу новых ценных односемянных сортов.

§ 4. ГЕНЕТИКА И ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюционная теория, разработанная Ч. Дарвиным, основывается на следующих факторах: изменчивость, наследственность и естественный отбор.

В свете современных научных данных основу дарвиновской наследственной изменчивости составляют мутации – первичный материал эволюции.

Генетика популяций. Популяции – основная форма существования вида. Действие генетических законов в популяции изучает раздел генетики – генетика популяций.

Предполагается, что идеальная гипотетическая популяция может существовать при соблюдении следующих условий: 1) не возникают новые мутации; 2) отсутствует отбор, благоприятствующий или неблагоприятствующий определенным генам; 3) популяция достаточно велика, чтобы обеспечить возможность случайного сочетания генов; 4) популяция полностью изолирована от миграций особей с иными генотипами из соседних популяций данного вида.

В такой идеальной популяции при свободном скрещивании из поколения в поколение относительные частоты генов (и соответственно гомо- и гетерозигот) не меняются. Эту закономерность по имени установивших ее ученых называют законом Харди – Вайнберга (1908).

Генетические исследования природных популяций показали, что при относительной фенотипической однородности они насыщены разнообразными рецессивными мутациями. По достижении высокой концентрации мутаций становится вероятным скрещивание особей, несущих аллельные рецессивные гены. В результате мутации проявятся фенотипически и попадут под контроль естественного отбора. Таким образом, каждый вид и каждая его популяция представляет сложную гетерозиготную систе-

му, таящую в себе, по выражению И. И. Шмальгаузена, «резерв наследственной изменчивости».

Формы естественного отбора. Генетическую неоднородность внутри вида создают мутации, изоляция и колебания численности популяций. Но их действие ненаправленно. Единственный направленный эволюционный фактор – это естественный отбор. Известны две формы естественного отбора, имеющие разный эволюционный результат.

В относительно постоянных условиях среды естественный отбор направлен против особей, признаки которых отклоняются от средней нормы реакции в ту или другую сторону, т. е. мутации, определяющие более широкую изменчивость, отсекаются. Эта форма отбора получила название *стабилизирующего отбора.* Например, у насекомоопыляемых растений форма и размер цветков очень устойчивы. Это связано с тем, что пропорции цветка приспособлены к размерам опыляющих их насекомых и широкая изменчивость неблагоприятно бы отразилась на ходе опыления.

Стабилизирующий отбор предохраняет сложившийся генотип от разрушающего влияния мутационного процесса.

Вторая форма естественного отбора – *движущий отбор.* Он способствует сдвигу среднего значения признака или свойства и действует при изменении условий среды. Такой отбор приводит к появлению новой нормы реакции вместо старой, переставшей соответствовать новым условиям. Как это происходит? Известно, что каждый вид состоит не из абсолютно тождественных особей и групп индивидов, а из более или менее отличающихся по фенотипу и генотипу, по норме реакции. При длительном изменении внешней среды в определенном направлении некоторые отклонения от средней нормы в новых условиях приобретают селекционные преимущества над выработанной ранее приспособленностью основной массы особей вида. Вследствие преимущественного размножения и увеличения численности одной части вида и вымирания менее приспособленных особей другой части изменяется генетическая структура и перестраивается организация вида. Вариационная кривая смещается в направлении приспособления к новым условиям существования. Движущий отбор преобразует виды в меняющихся условиях окружающей среды и приводит к появлению новых видов.

ГЛАВА 10

СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ, ЖИВОТНЫХ И МИКРООРГАНИЗМОВ

§ 1. ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ

Сущность селекции. Слово «селекция» означает отбор, но содержание селекции как науки не ограничивается только отбором. Наука селекция опирается на достижения генетики, молекулярной биологии, биохимии и других наук о растениях, животных и микроорганизмах. Наибольшее значение для развития селекции имеет генетика. Она является теоретической основой селекции, и связь между ними можно сравнить со связью между физикой и техникой.

Предмет исследования селекции составляют специфические закономерности эволюции культурных растений и сельскохозяйственных животных, направляемые человеком. Селекция разрабатывает научные основы создания новых и усовершенствование существующих пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов с целью повышения интенсивности труда в животноводстве, растениеводстве и микробиологической промышленности.

Порода животных или сорт растений являются совокупностью индивидов, искусственно созданных человеком и характеризующихся определенными наследственными особенностями и морфологическими качествами. По Н. И. Вавилову, селекция – это эволюция, направляемая волей человека. Повышение продуктивности сельскохозяйственного производства базируется на интенсивных технологиях сельскохозяйственных растений и животных – создании соответствующих условий среды, в которых данный генотип проявляется наиболее полно.

Методы селекции. Основные методы селекции включают отбор, гибридизацию, полиплоидию и мутагенез.

Методом отбора нельзя получить ничего нового, он позволяет только выделить генотипы, уже имеющиеся в популяции. Для обогащения генофонда создаваемого сорта растений или породы животных и получения оптимальных комбинаций признаков применяют гибридизацию с последующим отбором.

Требования к селекции. Успех селекции зависит от многих факторов: быстроты размножения исходного материала растений и животных; количества приплода,

который получают в каждом поколении; способности к легкому скрещиванию родительских пар. Имеют значение и признаки исходного материала, большое разнообразие в нем, материальные расходы на селекционную работу и др. Для селекционной оценки используют такие качества пород и сортов, как высокая продуктивность, устойчивость к заболеваниям и вредителям, приспособленность к интенсивной технологии.

Как правило, сорта и породы наиболее продуктивны в районах, для которых они специально выведены. В каждой почвенно-климатической зоне нашей страны существуют специальные сортоиспытательные участки и племенные хозяйства, где всесторонне изучают свойства вновь создаваемых сортов (пород) применительно к условиям их будущего производственного использования.

§ 2. СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

Для выведения новых сортов растений селекционеры должны обладать разнообразным исходным материалом.

Глубокий анализ мировых растительных ресурсов был сделан советским генетиком Н. И. Вавиловым. *Центрами происхождения культурных растений* Н. И. Вавилов назвал области введения в культуру основных сельскохозяйственных растений. Это древние очаги мирового земледелия, где прошло первичное видообразование большинства важнейших культурных растений. За их пределами введены в культуру лишь немногие растения и притом в новейшее время. Эти очаги возникали автономно, развивались изолированно в областях с благоприятными почвенно-климатическими условиями и богатой естественной флорой, давшей исходные формы для селекции. Н. И. Вавилов установил восемь самостоятельных центров происхождения культурных растений. Среди них – Китайский, или Восточно-азиатский, – родина сои, трех видов проса, гречихи, голозерных и безостых ячменей, некоторых луков, баклажана, нескольких видов груш, яблонь, слив, хурмы, опийного мака. Среднеазиатский – пшеницы (карликовые и круглозерные), зерновые бобовые (горох, чечевица, конские бобы); Средиземноморский – маслина, большое число овощных (свекла, капуста, петрушка, репа, лук репчатый и порей) и кормовых культур; Южноамериканский – картофель, табак, арахис, ананас, маниок, подсолнечник.

Открытые Н. И. Вавиловым закономерности географического распределения сельскохозяйственных растений и расселения их из первичных центров облегчают работу селекционеров, позволяют быстрее подбирать исходный материал для опытов и в какой-то мере предвидеть возможные результаты.

Трудами Н. И. Вавилова и его сотрудников во Всесоюзном институте растениеводства (ВИРе) была собрана богатейшая (300 тыс. образцов) мировая коллекция культурных растений и их диких сородичей, которая все время пополняется и является ценнейшим исходным материалом для селекционеров.

Существование опытных станций ВИРа во всех почвенно-климатических зонах нашей страны позволяет оценить каждый представленный в коллекции сорт или вид с точки зрения его реакции на условия внешней среды, его пригодности в качестве исходного материала для селекции.

Основная задача селекции растений – повышение урожаев в растениеводстве путем создания высокопродуктивных сортов. В растениеводстве нередко применяют *отбор*. Известны два вида искусственного отбора: массовый и индивидуальный. При *массовом отборе* от индивидов данной популяции, в наибольшей степени обладающих желаемыми качествами, получают потомство. При повторном посеве снова отбирают растения с нужными признаками. Сорт, полученный таким способом, генетически однороден и отбор время от времени повторяют.

При *индивидуальном отборе* от каждого индивида получают отдельное потомство, в котором прослеживаются качества исходного индивида. Полученное поколение генетически однородно. Индивидуальный отбор чаще всего применяют среди самоопыляемых растений для получения чистых линий. *Чистая линия* – это группа индивидов, выведенных от одного гомозиготного индивида путем самоопыления. Все линии имеют один и тот же генный состав и представляют очень ценный исходный материал для селекции.

В селекции прежде всего создают большое число самоопыляемых чистых линий, которые имеют желаемые качества. После этого их скрещивают между собой, отбирая комбинации, которые дают наилучший *гетерозисный эффект* (имеют повышенную жизнеспособность и плодовитость в первом поколении). Гетерозис объясняется

переходом многих генов в гетерозиготное состояние и взаимодействием благоприятных доминантных генов.

Кукуруза была первым растением, у которого получение гетерозисных гибридов было поставлено на промышленную основу.

Использование гетерозиса для повышения продуктивности, кроме кукурузы, широко практикуют в овощеводстве. Однако нередко сочетание разных признаков у чистых линий оказывается неблагоприятным, поэтому применяют гибридизацию с последующим отбором. Например, один сорт пшеницы имеет прочный стебель и устойчив к полеганию, но в то же время легко поражается ржавчиной. Другой сорт, обладая тонкой и слабой соломиной, отличается устойчивостью к ржавчине. При скрещивании этих двух сортов в потомстве обнаруживаются различные комбинации, в том числе у части растений сочетаются признаки устойчивости к полеганию и ржавчине. Такие гибриды отбирают и используют для посева.

Многие сорта культурных растений по сравнению с их давними предшественниками являются *полиплоидными*, т. е. имеют набор хромосом в два, четыре или более раз превышающий кариотип предка, и обычно высокопродуктивны. Таковы многие культурные сорта пшеницы, ржи, клевера, турнепса, картофеля, некоторые сорта свеклы и т. д. В последнее время широко развернуты работы по экспериментальному получению полиплоидных форм.

Большой интерес для селекции представляет тетраплоидная рожь, широко используемая в Белоруссии, в Скандинавских странах, а также в ГДР. Она имеет мощные стебли с крупными колосьями и тяжелым зерном.

Успешно завершается работа с тетраплоидной гречихой, которая дает высокий урожай зерна, а также создаются новые полиплоидные формы зерновых культур, в том числе тритикале, которую получают гибридизацией одного из видов пшеницы с рожью (имеет ряд ценных хозяйственных показателей).

Большое значение в сохранении поколениями ценных сельскохозяйственных качеств имеет селекция вегетативно размножающихся растений. Для этого скрещивают родителей с ценными признаками. Удачные гибриды после этого размножают вегетативно. Так получают сорт с желаемыми признаками. Благодаря вегетативному раз-

множению в ряду поколений сохраняется гетерозисный эффект.

Часто используют *и соматические мутации* (мутации в вегетативных клетках). Новый сорт получают из той вегетативной части растения, которая обладает ценными соматическими мутациями.

Семеноводство в селекции сельскохозяйственных растений решает важнейшую задачу производства отборных семян. Для этого необходимо: а) размножение сорта для получения необходимого количества посевного материала для производственных площадей; б) поддержание сорта на уровне, на котором он находился при его передаче от селекционера в производство.

Естественные мутации с появлением полезных для человека признаков очень редки. Частота мутаций резко повышается при *искусственном мутагенезе* – воздействии некоторых химических веществ, ультрафиолетового и рентгеновского излучений. Наряду с вредными мутациями при искусственном мутагенезе часто обнаруживают и полезные, которые отбирают и используют в селекционной работе.

Творческое использование всех методов селекции позволило советским селекционерам добиться больших успехов. Вот лишь отдельные примеры. Озимая пшеница Безостая 1, созданная акад. П. П. Лукьяненко, за высокую урожайность и отличные мукомольные качества нашла широкое распространение не только в нашей стране, но и за рубежом. Позже тем же ученым были выведены замечательные новые сорта – Аврора и Кавказ. Озимая пшеница Мироновская 808, созданная акад. В. Н. Ремесло, дает богатый урожай почти на всей территории европейской части СССР. В настоящее время выведены еще более урожайные и устойчивые к полеганию новые сорта: Юбилейная 50, Харьковская 63 и др. Большой коллектив, возглавлявшийся акад. В. С. Пустовойтом, добился небывалого увеличения содержания масла в семенах подсолнечника (до 50–54% в среднем по сорту). Кроме того, выведенные им сорта подсолнечника устойчивы к злостному паразиту этой культуры – заразихе.

Необычайно сложна селекционная работа с плодовыми растениями, так как для выращивания только одного поколения требуется затратить несколько лет.

Всю свою жизнь посвятил делу селекции плодовых, ягодных и некоторых декоративных растений крупнейший селекционер-новатор Иван Владимирович Мичурин

(1855–1935). Итог этой работы – не только многочисленные ценные сорта, такие, как груша Бере зимняя Мичурина, яблони Золотая китайка, Бельфлер-китайка, Кандиль-китайка, вишня Краса севера, слива Ренклод терновый и многие другие. И. В. Мичурин обобщил принципы и методы своей работы в ряде положений, имеющих общебиологическое значение. Укажем здесь лишь на некоторые из них.

При подборе пар для скрещивания И. В. Мичурин рекомендовал отдавать предпочтение сортам, происходящим из разных мест обитания. В этом случае легче достигается *управление доминированием* признаков отца и матери у гибридов. Управление доминированием у гибридов занимало важное место во всей его селекционной работе. Если один из родительских сортов был морозостойким, а другой – с хорошими вкусовыми качествами плодов, то развития этих важнейших качеств в гибриде Мичурин достигал специальными приемами выращивания такого гибрида. К их числу относится *метод наставника*, когда путем специальных прививок между гибридом и одним из родительских сортов удается усилить доминирование признаков этого родителя у гибрида. При этом гибриды подвергались весьма жесткому, из года в год повторяющемуся отбору.

Большое место в работах Мичурина занимала *отдаленная гибридизация*: скрещивание между различными видами растений. Обычно такие скрещивания осуществляются с трудом. Мичурин разработал ряд приемов преодоления нескрещиваемости разных видов между собой. В результате ему удалось получить гибриды между вишней и черешней, вишней и черемухой, сливой и терном, между разными видами яблони, актинидии и другими растениями. Ряд этих гибридов дал начало новым ценным сортам.

Методы отдаленной гибридизации, разработанные Мичуриным, нашли широкое применение и в работе с другими растениями (тыквенные, картофель, многие декоративные растения). Сочетание отдаленной гибридизации с последующим получением полиплоидных форм открыло возможности к преодолению другой трудности – бесплодия отдаленных гибридов. Например, в результате многолетних работ акад. Н. В. Цицина и его сотрудников получены ценные сорта зерновых путем гибридизации пшеницы с многолетним сорным растением пыреем и новое культурное растение тритикале (гибрид ржи и пше-

ницы). Оно высокоурожайно и перспективно как кормовая и зерновая культура, устойчивая к неблагоприятным условиям среды.

Методом *химического мутагенеза* получено более 100 сортов пшеницы, риса, овса, кукурузы, подсолнечника. Методами отдаленной гибридизации, химического и радиационного мутагенеза создано более 15 перспективных сортов хлопчатника. Итогом работ по отдаленной гибридизации и полиплоидии у растений явились урожайные и устойчивые к болезням сорта картофеля Весна и Белая ночь.

§ 3. СЕЛЕКЦИЯ ЖИВОТНЫХ

Основные принципы селекции животных не отличаются от принципов селекции растений. Новые породы животных получают на основе наследственной изменчивости путем отбора. Как для растений, так и для животных необходимы определенные условия среды, которые способствуют наиболее полному проявлению генетических задатков и развитию желаемых качеств. Сущность селекции животных состоит в сохранении, усилении и комбинировании у потомства ценных и в устранении нежелаемых качеств. Работа по созданию, поддержанию и усовершенствованию пород включает ряд методов разведения и организационных мероприятий, которые в совокупности представляют племенное дело. Оно имеет свои особенности. Домашние животные в отличие от растений размножаются только половым путем, а половая зрелость у некоторых из них наступает через несколько лет. Самка рождает только одного или нескольких детенышей, что замедляет процесс селекции.

Одомашнивание животных – первый этап в селекции. Оно началось 10–12 тыс. лет до н. э., и основная часть домашних животных появилась в неолите 5–6 тыс. лет назад. Эта работа продолжается и сейчас (например, одомашнивание тувинского яка, антилопы канны, дающей ценное по питательности и лечебным свойствам молоко). Одомашнивание резко повышает изменчивость организмов и создает благоприятные условия для искусственного отбора. В настоящее время усиленно развивается новая отрасль сельского хозяйства – пушное звероводство. Влияние приручения на изменчивость пушных зверей (лисы, песцы, норки) многие годы изучал акад. Д. К. Беляев.

Методы селекции в животноводстве. Отбор родительских пар совершается в зависимости от цели, которую поставил селекционер (повышение молочности, жирности молока, качества мяса и т. д.). Разводимые животные оцениваются по фенотипу, происхождению и по качеству их потомства. Поэтому необходимо хорошо знать их родословную.

Все сельскохозяйственные животные раздельнополы. В то же время многие виды ценной животноводческой продукции создаются животными только одного пола (молоко, яйца). Поэтому оценка животных другого пола может быть осуществлена по их родословной и по качеству их потомства. Так, племенные качества быка-производителя могут быть оценены по молочной продуктивности его предков по материнской линии, его сестер и особенно его дочерей.

Основной способ получения наследственного разнообразия при селекционной работе с животными — скрещивание. Оно может быть родственным или неродственным. Родственное скрещивание — *инбридинг* — между братьями и сестрами или между родителями и потомством применяется, когда селекционер хочет большинство генов данной породы привести в гомозиготное состояние. Такое скрещивание похоже на самоопыление и ведет к гомозиготности. Оно сопровождается строгим отбором по необходимым хозяйственным качествам и чаще всего приводит к ослаблению животных, уменьшению устойчивости к действию внешних факторов, к заболеваниям и т. д. Для устранения этих неблагоприятных последствий используется скрещивание различных линий и пород. Ценность родственного скрещивания заключается в том, что позволяет закрепить в породе полезные хозяйственные качества. Неродственное скрещивание в границах породы или между породами, сопровождаемое строгим отбором, ведет к поддержанию полезных качеств и к усилению их в следующих поколениях.

Как у растений, так и у животных наблюдается явление гетерозиса. Его сущность состоит в том, что в первом поколении гибриды имеют повышенную жизнеспособность и усиленное развитие. При последующих скрещиваниях гибридов между собой эти качества ослабевают, по-видимому, вследствие выщепления гомозигот. Гетерозис применяют в овцеводстве, молочном скотоводстве, свиноводстве. Примером особенно эффективного использования гетерозиса служит выведение гетеро-

зисных цыплят – бройлерное производство. Оно широко применяется в птицеводстве многих стран.

Для разработки научных методов селекции сельскохозяйственных животных большое значение имела селекционная работа акад. М. Ф. Иванова. В условиях юга Украины им была создана высокопродуктивная порода свиней Белая украинская. Начало ей положили две породы: местная, хорошо приспособленная к климатическим условиям, но с низкой продуктивностью, и Английская белая – высокопродуктивная, но совершенно непригодная к содержанию в условиях юга Украины. Скрестив эти породы между собой, М. Ф. Иванов в первых гибридных поколениях использовал инбридинг. Работа сопровождалась жестким отбором животных, выращиваемых в условиях, для которых создавалась порода. В результате в новой породе высокая продуктивность была соединена с хорошей приспособленностью к местным условиям. Порода овец Асканийская рамбулье – другой пример высокопродуктивной породы, созданной М. Ф. Ивановым.

Отдаленная гибридизация домашних животных. Работая в Институте акклиматизации и гибридизации животных в Аскания-Нова, М. Ф. Иванов много сделал для применения отдаленной гибридизации в селекционных целях. В настоящее время в нашей стране такие работы проводятся в широком масштабе. В хозяйственном отношении особенно ценны скрещивания между крупным рогатым скотом и яками, крупным рогатым скотом и зебу, домашними породами овец и диким бараном архаром. В результате были получены животные, сочетающие ценные качества исходных видов. Однако часто отдаленная гибридизация приводит к бесплодию гибридов вследствие нарушения нормального течения гаметогенеза. Примером может служить мул – гибрид между лошадью и ослом. И хотя мулы совершенно не дают потомства, во многих странах их широко используют из-за высокой выносливости и долговечности.

Примерами достижений селекции животных в СССР могут служить высокопородные, приспособленные к природе Сибири овцы, пригодная для выращивания в условиях промышленного комплекса порода свиней Сибирский ландрас, ереванская яичная порода кур, хорошо приспособленные к стойловому содержанию популяции крупного рогатого скота Черно-пестрой породы мясо-молочной направленности и др.

дится на основе наследственных изменений, вызванных мутациями, гибридизацией, рекомбинацией и отбором желаемых качеств для микробиологического производства.

Достижения микробиологии должны шире использоваться в целях повышения плодородия почв, увеличения урожайности сельскохозяйственных культур, для консервации кормов, а в перспективе – для микробиологического производства продуктов питания.

РАЗДЕЛ IV
ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

ГЛАВА 11
РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ

§ 1. ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

Биологическая эволюция (от лат. «эволютио» – развертывание) – это историческое развитие организмов, определяемое наследственной изменчивостью, борьбой за существование и отбором. Причины и закономерности эволюции составляют предмет эволюционного учения. *Эволюционное учение* объясняет, как произошла жизнь, как возникло огромное разнообразие видов (около 2 млн.) современных организмов и почему каждый вид в природе приспособлен к условиям существования.

Представления о развитии жизни, содержащиеся в трудах античных философов (Эмпедокла, Демокрита, Лукреция Кара и др.), носили характер гениальных догадок и не были научно обоснованы.

С начала нашей эры и до середины XVIII в. в биологии господствовали представления о божественном происхождении природы, ее неизменности, «изначальной» целесообразности, т. е. соответствии какому-то назначению. Видов столько, сколько их было создано богом; строение органов животных и растений свидетельствует о выполняемой ими функции, потому что они создавались творцом специально для этой цели (крылья птицы – для полета, ноги лошади – для бега и т. д.).

В биологии господствовало метафизическое мировоззрение: все объекты и явления природы рассматривались как неизменные, изначально целесообразные, вне существующих между ними связей. Великие географические открытия, колонизация новых стран способствовали ознакомлению ученых-натуралистов с огромным разнообразием растений и животных. Но их попытки привести в систему накопленные знания, классифицировать растения и животных успеха не имели.

Создателем первой научной систематики стал выдающийся шведский ученый **Карл Линней** (1707–1778). Он разработал завоевавшую всеобщее признание систему органического мира, которая охватила весь накопленный к тому времени огромный материал. К. Линней впервые применил в науке понятие вида как элементарной единицы живой природы. Видом Линней называл совокупность сходных по строению особей, дающих плодовитое потомство. Линней считал виды постоянными и неизменными, созданными творцом. Близкие виды он объединил в роды, роды – в отряды, отряды – в классы. Наименование вида состояло из родового названия (существительного) и видового эпитета (прилагательного): пшеница мягкая, пшеница твердая и т. д. Этот принцип двойной, или бинарной, номенклатуры сохранился в систематике до настоящего времени. Система Линнея была искусственной в отличие от современных естественных систем, отражающих не только сходство в строении, но и единство в происхождении тех или иных групп. При классификации организмов К. Линней учитывал лишь один-два признака (число тычинок и строение пестика у растений, строение дыхательной и кровеносной системы у животных), поэтому родственные виды могли оказаться в разных классах (рожь с тремя тычинками и рис с шестью тычинками), а далекие, принадлежащие к разным подклассам курица и страус объединены в один отряд.

Во второй половине XVIII в. вместе с ростом научных знаний подрываются представления о неизменности природы. Этому способствовали изменение общественно-политических взглядов, формирование революционных идей, развитие капиталистических форм производства. В биологии сформировался *трансформизм* – учение об изменяемости видов животных и растений, противопоставлявшийся креационизму, основанному на концепции божественного творения и неизменности ви-

дов. Трансформисты (Ж. Бюффон, Жоффруа Сент-Илер во Франции, Э. Дарвин в Англии, И. В. Гете в Германии, К. Ф. Рулье в России) объясняли изменяемость видов факторами существования переходных форм между ними и сходством в строении больших групп животных и растений. Причин и факторов изменения видов они не рассматривали.

Первая попытка создания целостной эволюционной теории принадлежит французскому ученому Жану Батисту Ламарку (1744–1829). В своей книге «Философия зоологии» (1809) он утверждал, что разнообразие животных и растений представляет собой результат эволюции, непрерывного исторического развития. Ламарк построил систему органического мира, в которой разные классы животных расположил, как ступени лестницы, от простых форм к сложным, полагая, что именно так и шло их развитие в природе. Ламарк разделял животных на позвоночных и беспозвоночных, установил 14 классов, которые он разместил на шести ступенях. Переход к более высоким ступеням связывался с усложнением в строении нервной и кровеносной систем. Низшую ступень среди животных заняли инфузории и полипы, высшую – птицы и млекопитающие. Повышение организации от низшей ступени к высшей было названо им градацией (восхождением). Градации Ламарка правильно отражают путь исторического развития живой природы от простого к сложному. Однако причины, движущие силы эволюции, он понимал идеалистически. По мнению Ламарка, переход от низших форм к высшим происходит в результате всеобщего внутреннего стремления организмов к совершенствованию. Причиной разнообразия видов на каждой ступени организации Ламарк считал воздействие условий среды. У растений изменение условий вызывает прямые приспособительные изменения, у высших животных – возникновение новых привычек, заставляющих их упражнять определенные органы. Постоянное употребление органа ведет к его усиленному развитию, а неупотребление – к его ослаблению и исчезновению (так называемый I закон Ламарка). Под действием постоянного упражнения или неупражнения органы изменяются (например, шея жирафы) и возникающие изменения органов наследуются (так называемый II закон Ламарка). Представления Ламарка о свойственном природе стремлению к совершенствованию и о наследовании благоприобретенных свойств оказались ошибочными.

§ 2. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ДАРВИНИЗМА

Научно обоснованную эволюционную теорию создал Чарлз Дарвин (1809–1882), вскрыв истинные факторы эволюции. Она изложена в книге «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859). Закономерностям эволюционного процесса, углублению и развитию проблемы происхождения видов посвящены и труды Ч. Дарвина «Изменение домашних животных и культурных растений», «Происхождение человека и половой отбор» и др. Возникновению эволюционной теории способствовали как общественно-экономические предпосылки, так и успехи естественных наук. Необходимость обеспечения потребностей интенсивно развивающейся промышленности и городского населения передовой капиталистической Англии XIX в. стимулировала выведение более продуктивных пород скота и сортов растений. Бурно развивались естественные науки. Геолог Ч. Лайель установил последовательность отложения осадочных пород, т. е. историческое развитие земной коры. Зоолог Т. Шванн (1839) создал клеточную теорию, доказывающую единство животного мира. Эмбриологи выявили поразительное сходство в развитии зародышей хордовых (жаберные щели в пищеварительной трубке зародышей птиц неопровержимо свидетельствовали об их происхождении от водных предков). Сравнительно-анатомические данные свидетельствовали о едином плане строения разных животных и их органов. Палеонтологические работы Ж. Кювье позволили установить сходство и отличия вымерших ископаемых животных с нынеживущими, последовательную смену на протяжении истории Земли простых форм более высокоорганизованными. Систематика растений и животных указывала на сходство между различными группами. Собственные наблюдения Ч. Дарвина во время кругосветного плавания на корабле «Бигль» также подтверждали изменчивость видов и их происхождение друг от друга. Все эти данные никак не согласовывались с учением о неизменности мира и сотворении его богом.

Гениально обобщив многочисленные данные науки и селекционной практики, Ч. Дарвин создал *учение о происхождении видов*, материалистическую теорию эволюции. С помощью теории Ч. Дарвина появилась возможность ответить на основные вопросы биологии: 1) что

определяет единство и многообразие органического мира; 2) чем обусловлено его развитие от простого к сложному; 3) в чем причина возникновения одних и вымирания других видов; 4) чем вызвана целесообразность их строения.



Рис. 19. Вид и видообразование. Эволюция представлений



Рис. 19. Продолжение

Движущей силой эволюции Ч. Дарвин считает естественный отбор, т. е. выживание и воспроизведение организмов, наиболее приспособленных к условиям среды вследствие борьбы за существование. Представление о борьбе за существование – очень важное положение теории эволюции: каждый вид способен к безграничному размножению, а необходимые ресурсы ограничены. В результате выживают и размножаются наиболее приспособленные виды и гибнут менее приспособленные. Благодаря отбору накапливаются и суммируются полезные наследственные изменения, новые приспособления к разнообразным условиям среды. Со временем расхождение признаков приводит к возникновению различных форм из исходно одинаковых. Происходит видообразование.

Дарвинизм оказал глубочайшее влияние на все биологические науки, утвердив историческое понимание живой природы и дав материалистическое объяснение явлениям целесообразности. В России пламенным пропагандистом идей Дарвина стал К. А. Тимирязев. Идеи Дарвина

нашли поддержку и дальнейшее развитие в трудах В. О. и А. О. Ковалевских, И. И. Мечникова, Н. И. Вавилова, А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена и др.

Классики марксизма-ленинизма высоко ценили труды Дарвина. Ф. Энгельс писал, что Дарвин, доказав, что весь органический мир, включая человека, есть продукт процесса развития, длившегося миллионы лет, нанес сильнейший удар метафизическому взгляду на природу. Ф. Энгельс и В. И. Ленин сравнивали роль К. Маркса, установившего законы развития общества, с ролью Ч. Дарвина, открывшего законы развития живой природы (рис. 19).

§ 3. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

В области биологических наук накоплено огромное количество данных, доказывающих единство происхождения и историческое развитие живой природы.

Цитология – наука о клетке. Открытие клеточного строения растений, животных и человека, а затем установление сходства в составе и строении их клеток, единство принципов хранения, реализации и передачи наследственной информации – одно из наиболее веских доказательств единства органического мира.

Сравнительная анатомия устанавливает степень общности и различий в строении организмов. Чем ближе родство организмов, тем больше сходства в их строении. Одно из доказательств единства происхождения всех позвоночных – наличие у них двусторонней симметрии, общего плана строения позвоночника, черепа, поясов конечностей и всех основных систем (нервной, кровеносной, пищеварительной и др.). Единство происхождения и эволюция подтверждаются строением гомологичных органов, рудиментов, атавизмов и переходных форм. *Гомологичные органы* – это органы, соответствующие друг другу по строению и происхождению независимо от выполняемых функций (рука человека, передняя нога лошади, крыло птицы, лапа лягушки). Гомологичные органы развиваются из одних и тех же зачатков и имеют единую основу строения (рис. 20). Органы, выполняющие одинаковые функции и внешне похожие, но неодинакового происхождения, называются *аналогичными* (крыло птицы и бабочки, жабры рыбы и речного рака). Внешнее сходство, не основанное на родстве, называется *конвергентным*. Установление характера сходства

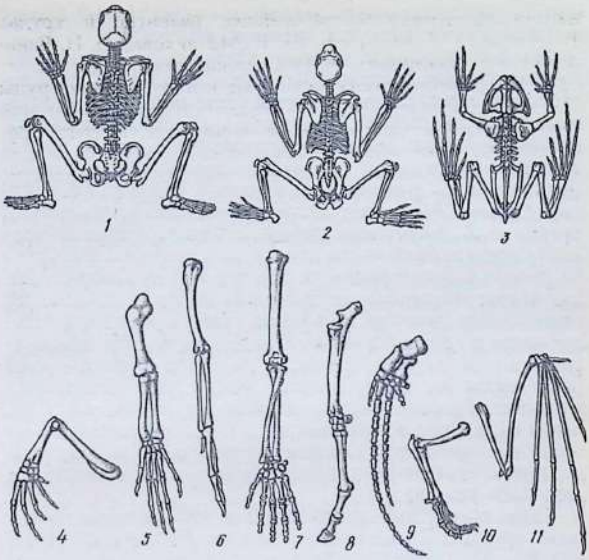


Рис. 20. Общий план строения позвоночных и гомология их передних конечностей:

Скелет: 1 – человека, *2* – шимпанзе, *3* – лягушки. *Скелет передних конечностей: 4* – лягушки, *5* – ящерицы, *6* – птицы, *7* – обезьяны, *8* – лошади, *9* – кита, *10* – кошки, *11* – летучей мыши

органов (аналогия, гомология) помогает в решении вопросов родства и близости видов. Свидетельством истории развития видов служат рудименты и атавизмы. *Рудименты* (от лат. «рудиментум» – остаток) – недоразвитые органы, утратившие в процессе эволюции свое значение для вида и находящиеся на стадии исчезновения (хвостовые позвонки человека, остаток таза у китов). *Атавизмы* (от лат. «атавус» – предок) – появление у отдельных организмов признаков далеких предков, утраченных в процессе эволюции (развитие хвостового придатка у человека, третьей пары сосков на вымени коровы). Понять степень родства крупных систематических групп позволяет наличие *переходных форм*, которые в своем строении соединяют признаки разных классов

(низшие млекопитающие утконос и ехидна имеют клоаку и откладывают яйца как пресмыкающиеся).

Эмбриология – наука, изучающая предзародышевое развитие (образование половых клеток), оплодотворение, зародышевое и личиночное развитие организмов. Имеет большое значение для обоснования эволюционного учения. Процесс образования половых клеток (гаметогенез) сходен у всех многоклеточных организмов. Все организмы развиваются из одной диплоидной клетки – зиготы. Это свидетельствует о единстве мира живых организмов. Блестящим доказательством единства происхождения позвоночных служит сходство их зародышей на ранних стадиях развития: все они имеют вначале хорду, потом позвоночник, жаберные щели и одинаковые отделы тела (голову, туловище, хвост). Различия проявляются по мере развития. Вначале зародыши приобретают черты, характеризующие их класс (у всех, кроме рыб, зарастают жаберные карманы, у рыб появляются плавники, а у остальных – пятипалые конечности и т. д.), затем отряд, род и, наконец, вид. Последовательное расхождение признаков свидетельствует о происхождении хордовых от единого ствола, давшего в ходе эволюции несколько ветвей.

Связь между индивидуальным и историческим развитием организмов немецкие зоологи Ф. Мюллер (1864) и Э. Геккель (1866) выразили в *биогенетическом законе*: индивидуальное развитие особи (онтогенез) кратко повторяет историческое развитие вида (филогенез). Онтогенез есть краткое сжатое повторение филогенеза. Позднее, в частности работами А. О. Ковалевского, А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена, было показано, что в онтогенезе обычно повторяется строение не взрослых предков, а их зародышей, при этом отдельные стадии могут выпадать. Например, зародыш млекопитающего похож не на взрослую рыбу, а на ее зародыш. У зародыша могут возникать специальные временные приспособления к условиям развития, которых никогда не было в истории развития вида (желточный мешок с запасом питательных веществ у мальковых рыб или наполненные жидкостью зародышевые оболочки, защищающие развивающихся зародышей наземных позвоночных). На эмбриональной стадии развития могут возникать новые наследственные изменения, каких не было у предков и которые далее изменяют признаки взрослой особи. Полезные мутации включаются в филогенез (например, увеличение числа

позвонков у змей), вредные – ведут к гибели зародыша.

Палеонтология – наука о вымерших растениях и животных, о смене их в геологическом прошлом. Основатель палеонтологии – Ж. Кювье (1769–1832). По ископаемым остаткам, отпечаткам, следам жизнедеятельности палеонтологи восстанавливают внешний вид и строение организмов, живших на Земле. Сопоставление ископаемых остатков из земных пластов разного возраста убедительно свидетельствует о том, что органический мир изменялся: по мере перехода от более древних земных слоев к новым идет постепенное повышение организации животных и растений, приближение их к современным. Палеонтологические данные позволяют восстановить филогенетические ряды некоторых копытных, хищных, моллюсков. В. О. Ковалевский проследил филогенетический ряд современных лошадей с начала кайнозойской эры (см. гл. 21, § 7). Палеонтология дает возможность представить общую картину развития жизни на Земле.

ГЛАВА 12
ВИДООБРАЗОВАНИЕ И ВИД

§ 1. ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Наследственность и изменчивость организма. Наследственность и изменчивость – коренные свойства всех живых организмов. Многое из того, что известно об этих свойствах в настоящее время, стало завоеванием науки последарвиновского периода.

Под *наследственностью* Дарвин понимал способность организмов сохранять в потомках свои видовые, сортовые, а иногда и индивидуальные особенности. В то же время общеизвестно, что ни в природе, ни в хозяйстве нет двух совершенно одинаковых животных или растений. Каждое из них обладает какими-то индивидуальными особенностями.

Дарвин обратил внимание также на большое разнообразие сортов растений и пород животных, предками которых были один вид или ограниченное число диких видов. Еще во времена Дарвина выращивали 150–320 сортов пшеницы, 700–1000 – винограда, более 300 – крыжовника, около 700 сортов гиацинта. Показав широкое разнообразие домашних форм, Дарвин приводит не-

опровержимые факты изменения видов под влиянием условий существования и делает вывод, что животным и растениям присуща изменчивость. *Изменчивость* – это свойство организмов приобретать новые признаки, т. е. это различия между особями в пределах вида.

Дарвин различал две основные формы изменчивости – ненаследственную и наследственную.

Было замечено, что многие особи данной породы, сорта или вида под влиянием сходных условий изменяются одинаковым образом – в одном направлении. Так, выращивание кроликов при пониженной температуре приводит к развитию у них более густого меха; белокочанная капуста при возделывании ее в жарких странах не образует кочана. Эти изменения не наследственны, так как если организмы перенести в исходные условия существования, то признаки возвращаются к первоначальным.

Сходное изменение всех особей потомства в одном направлении вследствие влияния определенных условий Дарвин назвал *ненаследственной или определенной (групповой) изменчивостью*. Причины ее во времена Дарвина были изучены слабо. Теперь выяснено, что при этой форме изменчивости генотип организма не меняется, т. е. это *фенотипическая, модификационная изменчивость*. Благодаря ей особи популяций оказываются приспособленными к меняющимся условиям среды.

Под *неопределенной (индивидуальной), или наследственной, изменчивостью* Дарвин понимал появление разнообразных незначительных отличий у особей одного и того же вида, сорта, породы, которыми при существовании в сходных условиях одна особь отличается от других. Так, из семян одной коробочки вырастают нетождественные растения, потомки одной пары животных не бывают совершенно подобными, хотя и развиваются в сходных условиях. Поскольку неопределенная изменчивость создает в группе организмов большое разнообразие, Дарвин придавал ей ведущее значение в качестве материала для отбора.

В основе всех видов *наследственной (генотипической, мутационной)* изменчивости лежит изменение генотипа. Дарвин понимал организм как целостную систему, отдельные части которой тесно связаны между собой, поэтому он еще отмечал соотносительный характер наследственной изменчивости. Она выражается в том, что изменение одного органа или признака в организме влечет за собой изменение других органов или признаков.

Так, толщина волоса у овец коррелятивно связана с толщиной кожного покрова. Очень часто скороспелость хлебных злаков обусловливает снижение их продуктивности. Из приведенных примеров легко видеть, какое большое значение для практики селекции имеет соотносительный характер изменчивости, описанный Дарвином.

Основной вопрос, который интересовал Дарвина при изучении изменчивости, — ее причина, которая, как он установил, кроется в различных переменных колебаниях окружающей среды. И в то же время Дарвин понимал, что при появлении каждого отдельного изменения имеют значение как характер условий, так и природа самого организма, его наследственность.

Вопрос о том, какие же изменения и при каких условиях наследуются потомством, по существу был поставлен лишь Дарвином. Он подчеркивал, что наука его времени еще не нашла ответа на этот вопрос, как и на огромное число других вопросов, связанных с наследственностью. И тем не менее практика селекции убедила Дарвина в том, что у любых растений и животных число возникающих наследственных изменений очень велико. Они как раз и служат материалом для искусственного отбора в селекции и для естественного отбора в природе.

Искусственный отбор и наследственная изменчивость — факторы эволюции пород домашних животных и сортов культурных растений.

Творческая роль искусственного отбора. Сила доказательности дарвиновской теории во многом определяется тем, что свои выводы о роли изменчивости, наследственности и отбора Дарвин построил прежде всего на материалах из практики селекции домашних животных и сельскохозяйственных растений.

Он доказал, что тщательно изученные им многочисленные породы голубей имеют одного общего дикого предка — дикого скалистого голубя. Один дикий вид был предком и всех пород кур. Маленькое однолетнее растение, еще и сейчас обитающее по берегам Средиземного моря, — далекая «пра-пра-пра...бабушка» всех современных сортов капусты.

В числе приводимых Дарвином доказательств происхождения многих пород и сортов от одного или немногих видов важны следующие: породы голубей легко скрещиваются между собой и дают плодовитое потомство; голуби разных пород имеют ряд общих черт как между собой, так и с диким скалистым голубем. Приведенные

доказательства приложимы и к породам кур, и к сортам капусты, и к другим домашним животным и культурным растениям.

В то же время Дарвин подчеркивает, что породы одного вида домашних животных и сорта одного вида культурных растений различаются между собой прежде всего теми признаками, ради которых их разводит человек. Так, сорта декоративных растений в первую очередь различаются по форме, размерам и окраске цветков (гладиолус, роза, душистый горошек), сорта корнеплодных овощей (морковь, редис, свекла) – по строению корнеплода, сорта томатов – по форме, окраске и вкусу плодов и т. д. То же справедливо и для животных: существуют мясные и молочные породы крупного рогатого скота; многочисленные породы овец различаются по качеству шерсти. Из этого Дарвин делает вывод, что человек сам добился такого разнообразия пород и сортов и, создавая их, опирался на свойства изменчивости и наследственности животных и растений.

Однако одних свойств изменчивости и наследственности недостаточно, чтобы добиться этого разнообразия. Решающий фактор в породо- и сортообразовании — искусственный отбор. Из поколения в поколение человек сохраняет на племя лишь тех животных, которые в наибольшей степени соответствуют его интересам; из года в год он старается оставить для посева самые крупные семена злаков, а у двулетних растений – самые хорошие корнеплоды и т. д.

Поступая подобным образом из года в год, сохраняя и используя на размножение только те организмы, которые изменились в нужную (при данном направлении селекции) сторону, и отбраковывая все прочие, человек постепенно меняет наследственные особенности породы или сорта, приспосабливая их к своим разнообразным потребностям. Поэтому селекционный процесс в целом носит дивергентный характер. Например, при селекции льна на семена человек отбирает более ветвистые растения с бóльшим числом семян, а при селекции на волокно — неветвящиеся, с длинным тонким стеблем.

Таким образом, искусственный отбор – это совершенствование существующих и создание новых пород животных и сортов растений с полезными в хозяйственном отношении наследственными признаками.

При любом направлении селекции искусственный отбор обладает накапливающей, творческой ролью, ибо по-

средством него создается то новое, чего не было в первоначальном исходном материале. Например, когда человек начал селекцию сахарной свеклы, в ее корнеплодах содержалось всего 5% сахара, а сейчас – до 22%. Дикие курицы несли в год 5–10 яиц, а куры лучших современных пород – 300 и больше яиц в год.

В процессе селекционной деятельности человек создает и такие формы, которые не могут существовать без его помощи. Так, многие культурные породы свиней почти не способны передвигаться и даже с трудом стоят вследствие накопления значительной массы; курдючная овца носит тяжелый курдюк, мешающий ей при передвижении, и т. п.

Искусственный отбор, который осуществляет селекционер, заранее определивший желаемые признаки выводимой породы или сорта, называется *методическим*.

Однако многие породы и сорта возникли задолго до появления планомерной селекции. Дарвин показал, что на разных этапах первоначально возник *бессознательный искусственный отбор*. Уже на заре сельскохозяйственной культуры опыт подсказал человеку, что урожай при прочих равных условиях будет тем выше, чем полноценнее семена для посева; что от более продуктивных животных получается, как правило, и более продуктивный приплод. Эти эмпирические наблюдения и легли в основу бессознательного отбора. При этом человек совсем не сознавал (отсюда и термин Дарвина «бессознательный» отбор), что таким отбором он закладывает основы новой породы или сорта. Именно так возникли местные сорта плодовых растений (например, яблони Антоновка обыкновенная, Грушовка), которые были созданы целыми поколениями земледельцев-садоводов. Описание форм искусственного отбора помогло Дарвину логически перейти к анализу естественного отбора. При бессознательном отборе порода (сорт) образуется без всякого задуманного плана, только за счет избирательного сохранения лучших и уничтожения худших особей. А не происходит ли подобного образования видов в природе? Нет ли в природе силы, которая могла бы осуществлять естественный отбор, а через него и видообразование? И Дарвин отвечает: если искусственный отбор осуществляет человек, то в естественном отборе избирательное сохранение лучших и избирательная гибель худших особей в пределах вида происходит через борьбу за существование.

Борьба за существование и ее формы. Под термином «борьба за существование» Дарвин объединяет различные взаимоотношения, в которые вступают организмы между собой, а также всевозможные взаимосвязи, которые возникают между организмами и условиями неживой природы. Например, зимой в тундре пасется стадо северных оленей. Пищей им служит лишайник ягель («олений мох»), спрятанный под слоем снега. Когда этот слой невелик, олени легко раскапывают его широкими копытами. В поедании ягеля оленями не видно никакой борьбы – и тем не менее отношения между копытными животными и растениями, которыми они питаются, Дарвин относит к борьбе за существование, подчеркивая, что использует этот термин в переносном смысле: олень не «борется» с ягелем, но избирательное выживание оленей зависит от того, насколько успешно тот или иной олень выкапывает ягель.

После сильного снегопада ягель оказывается так глубоко, что добыть его очень трудно или совсем невозможно. Олени страдают от бескормицы. Здесь тоже не видно прямой борьбы, но и эта зависимость оленей от неблагоприятных внешних условий (глубокий снег) войдет, по Дарвину, в общее понятие «борьба за существование».

Олень – лакомая добыча для волков. Вот уж здесь действительно возникает борьба и борьба не на жизнь, а на смерть. Отношение «хищник – жертва» также включено Дарвином в борьбу за существование. Часто целой стае волков достается всего-навсего один олень, к тому же, как правило, далеко не самый крупный. И как только олень, добытый совместными, удивительно согласованными действиями всей стаи, зарезан, вступает в силу еще одна форма борьбы за существование: волки грызутся между собой.

В целом Дарвин различает следующие формы борьбы за существование: 1) внутривидовая борьба, или конкуренция между особями одного и того же вида, 2) межвидовая борьба, которая возникает на разных уровнях (отношения «хищник – жертва», «паразит – хозяин», конкурентные отношения между двумя видами хищников, между разными видами растений в лесу и т. д.); 3) борьба организмов с неблагоприятными факторами неживой природы. В соответствии с этим разделением приведенные выше примеры будут иллюстрировать: отношение «волк – волк» – внутривидовую борьбу за существо-

вание; отношения «ягель – олень» и «олень – волк» – межвидовую борьбу за существование; отношение «олень – снеговой покров» – борьбу с неблагоприятными условиями внешней среды.

Чем ближе биологические потребности вступающих в состояние борьбы организмов, тем острее борьба между ними. Именно поэтому внутривидовую борьбу и борьбу между близкими видами – конкурентами – Дарвин считал наиболее острой.

Взаимоотношения, объединенные Дарвином под названием «борьба за существование», были хорошо известны и до него. Но Дарвин сумел увидеть за всем разнообразием нечто общее и очень важное для теории эволюции.

Большинство животных и растений способны к интенсивному размножению и дают многочисленное потомство, но лишь очень малая его часть выживает, достигает зрелости и сама начинает размножаться. Происходит это потому, что любой организм на протяжении жизни постоянно вовлечен в ту или иную форму борьбы за существование. И какую бы форму она ни принимала, из особей вида, как правило, сохраняют жизнь и оставляют потомство более сильные, лучше приспособленные к данным условиям, а погибают более слабые, менее приспособленные. Это и означает, что в природе борьба за существование приводит к естественному отбору или выживанию наиболее приспособленных.

Творческая роль естественного отбора. Естественный отбор – это постоянно происходящий в пределах любого вида отбор наиболее приспособленных особей, который приводит к сохранению и накоплению изменений, полезных для вида в данных условиях, и к уничтожению вредных изменений. Естественный отбор осуществляется через любую из вышеназванных форм борьбы за существование. А материалом для естественного отбора служит наследственная изменчивость. Естественный отбор – основная движущая сила эволюции органического мира.

Вернемся к примеру с северными оленями. Успешная добыча ягеля оленями зимой прежде всего определится их способностью раскапывать снег, для чего необходимы широкие копыта и сильные ноги. В силу индивидуальной изменчивости оба эти признака не будут в одинаковой мере развиты даже у одновозрастных животных одного стада. Отсюда ясно: быстрее добудут ягель и обеспечат

себя и свое потомство пищей в первую очередь те животные, у которых наиболее широкие копыта и наиболее сильные ноги. В данных условиях эти признаки полезны и их «подхватит» естественный отбор. Животные уже с более узкими копытами (вредный признак в данных условиях) погибнут или от голода, или станут жертвой любого хищника. Таким образом, через разные формы борьбы за существование («олень – ягель», «олень – волк», «олень – олень») в стаде оленей будут идти постоянное избирательное выживание животных с полезными признаками и гибель животных с неблагоприятными признаками. Естественный отбор идет не только по этим двум признакам, но и по тем, от которых в данных условиях зависит успешная добыча корма и возможность избежать гибели от хищника: острота зрения и обоняния, скорость бега, способность быстро разыскивать под снегом заросли ягеля и многие другие. По словам Дарвина, естественный отбор действует медленно и распространяется на особей обоего пола и любого возраста. Он играет творческую роль в природе, являясь основной движущей силой эволюции, поскольку из ненаправленных наследственных изменений отбираются те, которые могут привести к образованию новых групп особей, более совершенных в данных условиях существования.

Основные отличия между искусственным и естественным отбором состоят в следующем: первый осуществляет человек, а второй происходит в природе через борьбу за существование; в результате искусственного отбора образуются породы и сорта с полезными для человека признаками, а в результате естественного – виды, приспособленные к конкретным условиям их обитания. Естественный отбор начал действовать одновременно с появлением жизни, а искусственный – только с того момента, когда человек стал заниматься скотоводством и земледелием.

Другие факторы эволюции. В природе постоянно наблюдается колебание числа особей в популяции. Это связано с сезонами года, изменениями погодных условий, иногда с наводнениями, лесными пожарами и т. д. Колебания численности популяций более или менее регулярны, поэтому их называют *популяционными волнами*. Они случайно могут менять соотношение редко встречающихся генотипов в популяции. Вследствие этого популяционные волны, как и мутации, поставляют материал для естественного отбора.

К факторам эволюции относится также изоляция, т. е. возникновение барьеров, затрудняющих свободное скрещивание особей, что влечет за собой появление значительных различий в генотипах разных популяций одного вида.

Географическая изоляция – обособление определенной популяции от другой популяции того же вида каким-либо труднопреодолимым географическим барьером. Она может возникнуть в результате изменения физико-географических условий в пределах ареала вида или при расселении групп особей за прежние пределы ареала.

Репродуктивная (биологическая) изоляция – нескрещиваемость между обитающими совместно организмами. Она может быть связана с различием в поведении, разными предпочитаемыми местообитаниями, разными сроками размножения, морфологическими различиями в размерах, пропорциях и строении отдельных органов.

Изоляция – один из важнейших факторов видообразования, так как препятствует скрещиванию и тем самым обмену наследственной информацией между обособленными популяциями.

§ 2. МЕХАНИЗМЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Возникновение приспособлений. Факт приспособленности организмов к условиям их обитания церковь очень долго использовала как «научное» доказательство существования божественной силы. Только теория Дарвина окончательно опровергла миф об «изначальной, богом данной» приспособленности и материалистически объяснила появление сложных и многообразных приспособлений к конкретным условиям окружающей среды. В свете теории Дарвина приспособленность – необходимое и закономерное следствие естественного отбора.

Примером выработки приспособленности через естественный отбор может служить развитие покровительственной окраски животных. Около 100 лет назад в Англии была очень широко распространена светло-серая ночная бабочка березовая пяденица. Днем она сидит на стволах березы, и светлая окраска сложенных крыльев хорошо ее маскирует. В связи с развитием индустрии копоть многочисленных заводских труб стала постепенно осаждаться на белостволых березах промышленных районов и их кора приобрела более темную окраску. В этих условиях некогда маскирующая окраска пядениц

перестала быть полезной. В связи с изменением условий изменилось и направление отбора. Если раньше (на белых стволах) птицы поедали в первую очередь более темных бабочек, а выживали более светлые, то теперь (на темных стволах), наоборот, выживали бабочки самые темные, а жертвами птиц становились самые светлые. Процесс этот продолжался из поколения в поколение в течение последних 100 лет. Сейчас зоологи Англии описали две различные расы пяденицы: в сельских местностях по-прежнему обитает светлая раса, а в промышленных районах – новая, очень темная. Так за относительно короткий срок действия естественного отбора выработалось одно из приспособлений – темная покровительственная окраска бабочек.

Как примеры приспособлений очень интересны мимикрия и маскировка. При мимикрии особи какого-нибудь беззащитного вида своей формой, окраской, поведением напоминают другой вид, обладающий активными средствами защиты. Так, некоторые виды мух «подражают» таким вооруженным насекомым, как шмели или осы. Маскировка достигается и сходством животных с телами неживой природы: гусеницы некоторых насекомых в неподвижном состоянии очень похожи на сучок дерева; бабочка каллима со сложенными крыльями удивительно напоминает сухой лист дерева.

Среди растений широко распространены самые разнообразные приспособления к перекрестному опылению, к распространению плодов и семян. У животных большую роль в качестве приспособлений играют различного рода инстинкты (инстинкт заботы о потомстве, инстинкты, связанные с добычей пищи, сложные инстинкты таких общественных насекомых, как пчелы, муравьи и т. д.). Подобных примеров много в зоологии и ботанике.

Относительный характер приспособленности. Одно из главных доказательств естественного происхождения приспособлений – их относительный характер. Любое приспособление полезно только для тех условий, в которых оно исторически возникло: светлая окраска пяденицы полезна в сельской местности, темная – в промышленных районах. Но и для данных условий, в которых вырабатывалось то или иное приспособление, его польза относительна. Во-первых, и защищенные теми или иными приспособлениями организмы становятся жертвой своих врагов, хотя и в меньшем числе, чем их хуже защи-

щенные собратья. Во-вторых, постоянно колеблющиеся условия среды часто создают такие ситуации, при которых приспособление перестает «работать». Например, для зайца-беляка очень полезно приспособление в виде смены окраски волосяного покрова: летом заяц темный, зимой – белый. Но вот в какой-то год снежный покров лег очень поздно, а заяц уже побелел; в этих условиях его белая окраска вместо покровительственной окажется демаскирующей. И в такую пору погибает много зайцев. Панцирь наземных черепах – надежная защита от многих врагов, но не эффективен против хищных птиц, которые поднимают черепах в воздух и, сбрасывая на землю, разбивают его. Об относительном характере приспособленности свидетельствуют и рудименты – органы, потерявшие свою полезность в новых условиях, но еще до конца не исчезнувшие. Относительность приспособлений выступает не только в пространстве, но и во времени, что доказывается фактами вымирания многочисленных органических форм в прошлые эпохи истории Земли.

Таким образом, каждое приспособление и весь их комплекс не появляются в готовом виде, а вырабатываются в процессе борьбы за существование в результате отбора случайных наследственных изменений в ряду поколений, повышающих жизнеспособность организмов в конкретных условиях среды. Другими словами, приспособленность организмов – результат действия движущих сил эволюции в данных условиях существования.

В разных условиях степень совершенства конкретных приспособлений всегда оказывается различной. В этом проявляется отсутствие «стремления» к совершенству, которое приписывалось живым организмам Ж. Ламарком.

Современная теория эволюции исходит из того, что видимость внутренней целесообразности создается только потому, что условия, с которыми сегодня сталкивается организм, встречались в истории вида множество раз и в результате отбора оказалось выработанным то или иное приспособление. Стоит организмам попасть в условия, ранее не встречавшиеся в эволюции вида, как целесообразность приспособлений исчезает (например, сильные дозы радиации).

Биологическая гармония и приспособленность в органическом мире не привнесена свыше, она – следствие естественного процесса эволюционного развития.

Механизмы видообразования. Признавая реальность вида, Ч. Дарвин доказал, что новые виды в природе образуются под влиянием движущих сил эволюции и развил представление о неустойчивости и динамичности видовых границ. В процессе эволюции важнейшим этапом является возникновение новых видов.

С изменением условий жизни направление естественного отбора меняется. Если группы особей одного широко расселенного вида попадают в разные условия или начинают, например, охотиться за разной добычей, то отбор в этих группах пойдет в разных направлениях. Это приведет к формированию у них различных приспособлений; внутри вида начнется процесс расхождения признаков – дивергенция. Вначале она приведет к образованию новых группировок особей внутри вида, а затем из одного вида через естественный отбор сформируется несколько новых видов, т. е. осуществится процесс видообразования.

Таким образом, новые виды возникают через ряд промежуточных ступеней: сначала появляются две или больше разновидностей в пределах одного вида; эти разновидности, продолжая расходиться в своих признаках, постепенно становятся подвидами и, наконец, новыми видами. Разновидность таким образом представляет собой ступень к образованию нового вида. При этом, как правило, один старый вид дает не один, а несколько видов с различной степенью сходства.

Видообразование как результат дивергенции происходит потому, что первоначальное различие организмов внутри вида увеличивает его численность. Дарвин иллюстрирует это положение таким примером: общее число волков начинает расти по мере того, как разные семьи этого хищника начинают охотиться за разной добычей. Одни волки «специализируются» на домашнем скоте, другие – на диких животных. В результате общее число волков возрастает.

§ 3. КРИТЕРИИ И СТРУКТУРА ВИДА

Вид – это совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических и физиологических особенностей, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, имеющих единое происхождение, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенный ареал.

Критерии вида. В природе одни виды отличаются от других группами признаков, называемых критериями вида. Ни один из критериев не является абсолютным, поэтому для правильного выделения вида надо использовать максимально возможное их число.

Морфологический критерий определяет сходство внешнего и внутреннего строения особей одного вида. Существуют виды-двойники, морфологически сходные, но не скрещивающиеся. Например, черные крысы с 38 и 49 хромосомами, 6 видов-двойников, ранее объединявшихся в один под названием малярийного комара.

Генетический критерий – это характерный для каждого вида набор хромосом (их число, размеры, форма), обеспечивающий возможность полового размножения и получения плодовитого потомства. Особи разных видов с неодинаковым набором хромосом не скрещиваются, что создает репродуктивную изоляцию вида и поддерживает его целостность, обеспечивает реальность существования в природе. Репродуктивная изоляция поддерживается и такими биологическими приспособлениями, как несовпадение сроков и мест размножения близких видов, несходство брачных ритуалов, иммунологические реакции яйцеклетки на мужские гаметы. Механизмы репродуктивной изоляции защищают генофонд вида от появления вредных комбинаций генов.

Генофонд – совокупность всех генов данного вида, обеспечивающая приспособленность к условиям существования.

Физиологический критерий – сходство процессов жизнедеятельности у особей одного вида. Служит одним из факторов репродуктивной изоляции.

Биохимический критерий – способность образовывать специфические белки, что связано со специфичностью нуклеиновых кислот.

Экологический критерий позволяет судить о приспособленности особей вида к определенным условиям среды.

Географическим критерием служит ареал (площадь обитания) вида в природе. Ареалы одних видов охватывают почти всю сушу, других – лишь тропические или приполярные области, третьих – ограничиваются одним островом или мысом. В пределах географического ареала особи вида распространены неравномерно, что обусловлено разнообразием условий среды. Пресновод-

ные растения и животные (кувшинки, кубышки, карпы и т. д.) обитают в изолированных водоемах – озерах, прудах, между которыми находятся большие пространства суши; участки леса с елями и березами, белками и дятлами чередуются с полями и лугами; болота с клюквой, сфагновыми мхами располагаются отдельными участками. Особи одного вида, живущие на каждой из обособленных территорий его географического ареала, связаны между собой сложными взаимоотношениями и общностью эволюционной судьбы.

Естественная совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, которые длительно существуют на относительно обособленной территории, называется *популяцией*. Популяции имеют сложную структуру по полу и возрасту, различны по занимаемой площади и числу особей. Численность популяции может резко колебаться по сезонам и годам (см. гл. 24, § 5). Главный фактор, определяющий единство популяции и ее обособленность от других, – свободное скрещивание особей. Отсюда бóльшее сходство особей внутри одной популяции по сравнению с особями других популяций. Обособленность популяций поддерживается географической (горы, реки, пустыни) и биологической (разные сроки цветения или спаривания, половая несовместимость и др.) изоляцией. В популяции происходят все первичные эволюционные процессы, это основная единица эволюции (см. «микроэволюция»). Популяция является реальной формой существования вида. Каждая популяция обитает на определенной территории с особым комплексом условий, к которому она приспосабливается в результате естественного отбора. Благодаря этому вид, состоящий из целого ряда популяций, занимает обширный ареал, несмотря на разнообразие условий в его пределах.

Любой вид, какое бы число популяций он ни включал, представляет собой единое целое. Целостность вида достигается его генетической обособленностью от других видов. Крупные популяции или группы соседних популяций, обладающие устойчивыми морфологическими отличиями от других популяций, называют *подвидами*. Виды с обширными ареалами, охватывающими территории с разными условиями жизни, обычно представлены несколькими подвидами. Например, вид белка обыкновенная включает более 10 подвидов: в Подмосковье это летом рыжие, а зимой светло-серые зверьки, а в окрестностях Хабаровска летом почти черные, а зимой – темно-

серые. Несколькими подвидами представлены заяц-беляк, лисица обыкновенная и др.

Микроэволюция. Наследственная изменчивость, или мутационный процесс, создает разнообразие внутри вида и этим доставляет материал для эволюционных преобразований.

Видообразование представляет собой историческую смену видов во времени, массовый приспособительный процесс, осуществляемый в популяции или группах популяций в результате естественного отбора.

Изменения отдельных изолированных особей ни к каким эволюционным перестройкам привести не могут. Только в пределах популяции, достаточно многочисленной и длительно существующей, индивидуально возникшее изменение может стать групповым, а затем эволюционным. Одно из свойств популяции – ее генетическая разнородность, обусловленная мутациями и рекомбинацией генотипов в процессе скрещивания. При этом, если условия существования сохраняются относительно постоянными, генотипический состав популяции будет оставаться в среднем статистически неизменным. В противном случае неизбежно произойдет изменение генотипического состава популяции.

Микроэволюция – это начальный этап эволюционных превращений, которые осуществляются в популяциях на базе разнонаправленных мутаций и их комбинаций и приводят к образованию новых внутривидовых группировок – популяций и подвидов.

Таким образом, если популяция служит основной единицей эволюции, то элементарный эволюционный материал составляют мутации и их комбинации. В результате естественного отбора в популяциях одни генотипы спустя ряд поколений приобретают преимущества, а удельный вес других, менее приспособленных, уменьшается. Такая длительная направленная перестройка генофонда популяции и является элементарным эволюционным процессом. Дальнейшее изменение генного состава популяции приведет к образованию новых видов.

Способы видообразования. Выделяют несколько способов видообразования. Остановимся на двух основных – географическом и экологическом.

Географическое видообразование может происходить, во-первых, при расселении популяций и приспособлении их к новым условиям существования, т. е. в связи с расширением ареала исходного вида. При этом в процессе

расселения все более удаленные от центра периферийные популяции и их группы, утрачивая связь между собой, в новых условиях интенсивно преобразуются. Их генный состав меняется, что со временем приводит к микроэволюции, а в дальнейшем – к возникновению нового вида.

Например, по побережьям Балтийского и Северного морей живут, не скрещиваясь, два вида чаек – серебристая и клуша. Эти два совершенно самостоятельных вида связаны друг с другом через непрерывную цепь подвидов. Несколько сотен тысяч лет тому назад в районе современного Берингова пролива обитала предковая форма этих чаек. На протяжении следующих сотен тысяч лет эти чайки, биологически связанные либо побережьями морей, либо крупными внутриконтинентальными водоемами, начали распространяться на восток и запад, образовав к настоящему времени две непрерывные цепи подвидов. Особи всех соседних подвидов скрещиваются и дают плодовитое потомство. В районе же Северного и Балтийского морей произошла встреча конечных звеньев восточной и западной цепи подвидов. Накопленные в процессе микроэволюции отдельных подвидов различия в биологии (морфологические особенности, особенности образа жизни) оказались достаточными для создания двух новых видов. Если по каким-либо причинам непрерывная цепь подвидов, связывающая сегодня эти виды, где-нибудь разорвется, то возникнут два самостоятельных вида. Сейчас же видообразование в этой группе чаек находится в процессе становления.

Во-вторых, географическое видообразование может происходить вследствие расчленения обширного ареала на изолированные части возникшими физическими преградами. В пределах обособленных таким образом отдельных популяциях самостоятельно осуществляются эволюционные преобразования. Примером такого процесса распадения ареала широко распространенного родительского вида может быть возникновение видов ландыша. Исходный родительский вид несколько миллионов лет назад имел сплошной ареал и был широко распространен в широколиственных лесах Евразии. После оледенения в четвертичный период в связи с сокращением площадей, занятых широколиственными лесами, ареал распался на изолированные части и сохранился лишь на лесных территориях, избежавших оледенения. Сформировавшиеся на этих территориях самостоя-

тельные популяции дали начало нескольким молодым видам.

Таким образом, в основе географического видообразования лежат те или иные формы пространственной изоляции и другие физико-географические препятствия.

Экологическое видообразование происходит в тех случаях, когда популяции одного вида, оставаясь в пределах своего ареала, оказываются в новых условиях существования и осваивают разные экологические ниши, используют разные места для размножения, у растений не совпадают сроки цветения, у животных – сроки спаривания (сезонные изоляции). В результате естественного отбора изменяется генотипический состав популяций и через множество поколений эти изменения могут привести к нескрещиваемости, т. е. к образованию новых видов.

В основе экологического видообразования лежат экологические формы изоляции. Например, «яровые» и «озимые» расы у миног и лососевых отличаются временем нереста, обусловленным высокой степенью сезонной изоляции между особями этих рас. Так же по срокам нереста, местам и глубине нерестилищ (озеро, река) различают и популяции севанской форели.

Ярко выраженные сезонные расы известны и у растений. Например, на лугах встречается полупаразитное растение погремок большой, который цветет все лето. Он представлен несколькими сезонными расами: погремком большим весенним раннеспелым и погремком большим летним позднеспелым.

Вид – качественный этап эволюционного процесса. Изменение генотипического состава популяций не всегда приводит к образованию нового вида, но в любом случае отбор ведет к улучшению приспособлений популяции к конкретным условиям среды. Благодаря естественному отбору процесс образования новых видов носит приспособительный характер. Вид – это главнейший неповторимый этап в развитии органического мира, качественный этап эволюционного процесса, так как представляет собой наименьшую неделимую, генетически закрытую систему живой природы. Вид как реально существующая категория внутренне противоречив. С одной стороны, он целостен и стабилен, приспособлен к данной среде, генетически обособлен от других видов; с другой – динамичен, имеет расплывчатые границы.

Макроэволюция. С образованием нового вида микроэволюционные процессы не прекращаются. Возникнове-

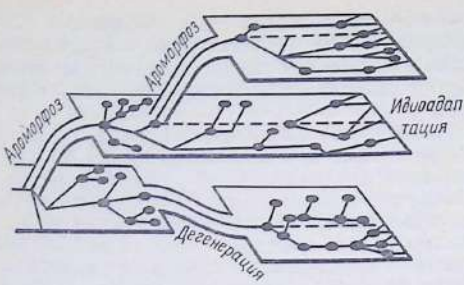


Рис. 21. Схема соотношений между ароморфозом, идиоадаптацией и дегенерацией

форм. Приспособительные изменения – идиоадаптации – обеспечивали полное обживание разнообразных условий обитания без повышения общего уровня организации. Иногда эволюция продолжалась путем дегенерации.

ГЛАВА 13
РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

§ 1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Время существования Земли и других планет Солнечной системы оценивается в 5–7 млрд. лет. Жизнь возникла на Земле не менее 3,5 млрд. лет назад после длительного периода все усложнявшейся химической эволюции.

В геологической истории Земли различают эры – промежутки времени различной длительности, которые подразделяют на периоды. Абсолютный возраст геологических пород определяют по количеству продуктов распада радиоактивных элементов. Распад их происходит с постоянной скоростью при любых условиях. За 100 млн. лет от 1 кг урана остается 985 г и образуется 13 г свинца и 2 г гелия. Определив содержание гелия и свинца в пробе породы, можно подсчитать ее геологический возраст.

Архейская эра (самая древняя) – эра зарождения жизни (табл. 1). Хотя непосредственных следов живых организмов почти не найдено, обнаружены породы этого возраста, которые не могли сформироваться иначе, чем с их участием. Первыми живыми организмами были прока-

Таблица 1. Геохронологическая таблица

Эра	Период	Начало (млн. лет назад)	Продолжительность (млн. лет)	Растительный и животный мир
Кайнозойская (продолжительность 67 млн. лет)	Антропогеновый	1,5	1,5	Растительный и животный мир принимает современный облик. Появление и развитие человека
	Неогеновый	2,5	23,5	Господство покрытосеменных растений. Расцвет млекопитающих, птиц, насекомых. Появление парапитеков и дриопитеков
	Палеогеновый	67	42	
Мезозойская (продолжительность 163 млн. лет)	Меловой	137	70	Вымирание многих групп папоротников и голосеменных. Появление и быстрое распространение покрытосеменных растений. Вымирание аммонитов, белемнитов. Дальнейшее развитие, а затем вымирание гигантских и летающих ящеров, зубастых птиц. Появление настоящих птиц. Широкое распространение насекомых. Преобладание костистых рыб

Продолжение табл. 1

Эра	Период	Начало (млн. лет назад)	Продолжительность (млн. лет)	Растительный и животный мир
Мезозойская (продолжительность 163 млн. лет)	Юрский	195	58	Господство голосеменных растений. Расцвет пресмыкающихся, появление зубастых птиц. Расцвет головоногих моллюсков
	Триасовый	230	35	Развитие голосеменных растений и пресмыкающихся. Появление первых млекопитающих, настоящих костистых рыб
Палеозойская (продолжительность 345 млн. лет)	Пермский	285	55	Исчезновение древовидных плаунов, хвощей и папоротников, распространение голосеменных растений. Развитие пресмыкающихся, насекомых. Вымирание трилобитов
	Каменноугольный	350	75–65	Мощный расцвет папоротникообразных. Расцвет земноводных. Появление первых пресмыкающихся. Первые крылатые насекомые, пауки, скорпионы

Девонский	410	60	Расцвет псилофитов и смена их папоротникообразными. Бурное развитие рыб, формирование и расселение их разнообразных отрядов. Выход на сушу позвоночных – первых земноводных – стегоцефалов
Силурийский	440	30	Широкое распространение водорослей. Выход растений на сушу – появление псилофитов. Расцвет ракоскорпионов и головоногих моллюсков, кораллов, трилобитов. Появление в морях первых позвоночных – бесчелюстных щитковых. Появление первых наземных беспозвоночных – многоножек, скорпионов, бескрылых насекомых
Ордовикский Кембрийский	500 570	60 70	Процветание всех отделов водорослей и морских беспозвоночных. Наиболее распространены трилобиты

Продолжение табл. 1

Эра	Период	Начало (млн. лет назад)	Продолжительность (млн. лет)	Растительный и животный мир
Протерозойская		2600	2030	Развитие эукариотных одноклеточных и многоклеточных организмов, возникновение основных отделов водорослей и беспозвоночных животных. Появление первичных хордовых
Архейская		> 3500	> 900	Появление прокариотных организмов: бактерий и цианей

риоты: вначале гетеротрофные, а затем и автотрофные бактерии и цианеи. Возникновение фотосинтеза привело к накоплению в воде и атмосфере свободного кислорода, благодаря чему возник и начал развиваться процесс дыхания – одна из основ прогрессивной эволюции живых организмов Земли. Для прокариот, не имеющих оформленного ядра, основным материалом эволюции служит мутационная изменчивость. В конце архея возникают эукариотные организмы, имеющие оформленное ядро, что резко повысило их возможности приспособления к условиям среды вследствие появления комбинативной изменчивости (комбинирования генов в процессе полового размножения). Генетическое разнообразие одноклеточных эукариот обусловило разнообразие в строении их клеток, что проявилось в возникновении разных типов одноклеточных организмов, колониальных и многоклеточных с их разделением функций между клетками и способностью осваивать новые среды обитания.

Протерозойская эра (ранней жизни) вместе с архейской составляет около $^{5}/_{6}$ всей геологической истории Земли. В это время жизнь была сосредоточена в море, где возникли все основные отделы водорослей и типы морских беспозвоночных животных (губки, кишечнополостные, черви, иглокожие, членистоногие, моллюски). В конце эры появились первичные хордовые (бесчерепные). Сформировалась двусторонняя симметрия с дифференцировкой тела на специализированные передний и задний концы, брюшную и спинную стороны. На переднем кон-



Рис. 22. Ароморфозы, возникшие в архейскую и протерозойскую эры

це формируются органы чувств, нервные узлы, а впоследствии – головной мозг. Спинная сторона выполняет защитную функцию (щетинки, волоски, покровительственная окраска), брюшная – обеспечивает движение и захват пищи. Жизнедеятельность организмов поднимается на новый уровень (рис. 22).

Палеозойская эра (древней жизни) характеризовалась большим разнообразием живых организмов. В первые периоды (кембрий, ордовик) жизнь процветала в морях, затем начинается освоение и пустынной ранее суши (конец силура).

До конца *силура* жизнь сосредоточена в море. Достигли расцвета, представлены многими видами водоросли, простейшие, губки, кораллы, черви, разнообразные моллюски и членистоногие (среди них трилобиты, некоторые длиной до 75 см, и громадные хищные ракоскорпионы длиной до 3 м). Продолжается развитие иглокожих и хордовых. Появились бесчелюстные щитковые – рыбообразные животные, обладавшие хрящевым скелетом и снаружи (передняя половина туловища) защищенные панцирем из костных пластинок и чешуек. Тело их было расчленено на голову, туловище и хвост. Парных конечностей и челюстей они не имели.

В конце силура происходили крупные горообразовательные процессы. Со дна бывших морей начали подниматься новые материки и горы. Оказавшись на суше, погибло множество растений и животных. Лишь некоторые многоклеточные водоросли сумели приспособиться к новым условиям. На побережьях, в условиях периодического заливания водой, из них сформировались первые поселенцы суши – псилофиты. Это были небольшие, просто устроенные растения, тело которых уже имело ткани (покровную, защищавшую от высыхания, механическую, поддерживавшую растение в неплотной воздушной среде, и проводящую, обеспечивающую доставку воды из почвы). Псилофиты дали начало всем наземным высшим растениям (споровым – плаунам, хвощам, папоротникам, а через них и семенным). Распространение их на суше было возможным там, где жизнедеятельностью прокариот, водорослей и грибов уже была создана первая почва. Вместе с псилофитами на сушу выходят первые дышащие воздухом животные, прежде всего членистоногие: многоножки и скорпионы.

Девон – время формирования и расцвета рыб. Начало им дали, видимо, рыбообразные бесчелюстные щит-

ковые, у которых из жаберных дуг развиваются подвижные челюсти (ротовой аппарат хватательного типа). Этот важный ароморфоз – питание с активным захватом добычи – способствовал развитию нервной системы, перестройке всей организации рыб. Развитие из кожных складок плавников повысило маневренность движения в воде, парные грудные и брюшные плавники приобрели хрящевой или костный скелет – сформировались пояса конечностей. Рыбы этого периода весьма разнообразны: вначале появились челюстноротые панцирные, затем хрящевые (акулы), двоякодышащие и кистеперые. Две последние группы были способны в воде дышать жабрами, а в воздухе – с помощью пузырей, связанных с пищеводом и снабженных системой кровеносных сосудов.

Изменение климата, ставшего сухим, с резкими колебаниями температуры в течение суток и по сезонам, определило широкое распространение двоякодышащих[1] и кистеперых[2] рыб в пересыхающих и промерзающих водоемах с недостаточным содержанием кислорода в воде. Кистеперые рыбы, имевшие сильные плавники, состоящие из отдельных костей с прикрепленными к ним мышцами, позволявшие им ползать, смогли приспособиться к жизни на суше. Они были предками первых земноводных – стегоцефалов. Выходу позвоночных на сушу предшествовало развитие здесь высокоорганизованных споровых растений – плаунов, хвощей и папоротников. У этих потомков псилофитов тело расчленено на органы – корни, стебли, листья. Специализация органов обеспечила жизнеспособность этих растений, а псилофиты к концу девона вымерли.

Каменноугольный период (карбон) отличался теплым влажным климатом. Частые отступания и наступания моря приводили к образованию болот на больших пространствах. Избыток тепла, воды, CO_2 (следствие активной вулканической деятельности) способствовал росту огромных (до 30–40 м) древовидных папоротников, плаунов, хвощей. Отмирая, деревья падали в болота, где не сгнивали, а затягивались илом. Из них сформировались богатые залежи каменного угля. В каменноугольных лесах жили разнообразные пауки, скорпионы, летали

[1] Несколько видов двоякодышащих рыб и сейчас живут в пересыхающих водоемах Африки, Австралии и Южной Америки.

[2] До наших дней дожил один из видов – латимерия, «живое ископаемое», впервые найденное в 1938 г. у берегов Африки.

огромные стрекозы – первые крылатые насекомые, процветали и земноводные – потомки стегоцефалов. Некоторые из них питались наземными животными, а затем и растениями, дольше жили вне воды. В морях широко распространились иглокожие, моллюски, коралловые полипы, разнообразные рыбы.

В *пермском периоде*, когда началось иссушение климата, споровые растения (папоротники, плауны, хвощи) и земноводные животные, которым для размножения необходима водная среда, начали приходить в упадок, большинство групп вымерло. Их сменили голосеменные растения и пресмыкающиеся, более совершенно приспособленные к жизни на суше. У семенных папоротников (древнейших голосеменных), появившихся еще в конце карбона, оплодотворение осуществляется без участия воды, так как пыльцевая трубка доносит мужскую гамету

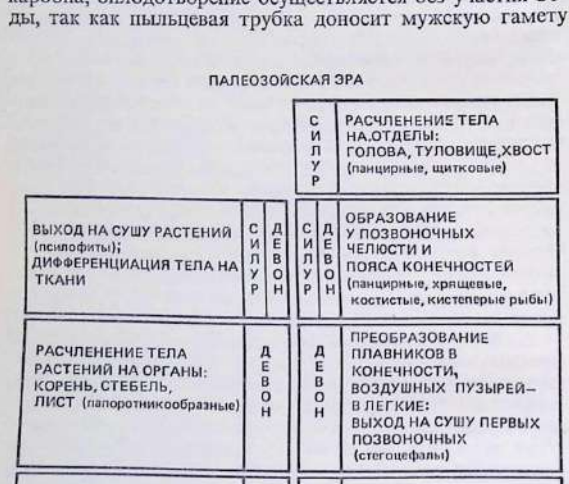


Рис. 23. Ароморфозы, возникшие в палеозойскую эру

к яйцеклетке; зародыш развивается в семени, где защищен от высыхания. Пресмыкающимся жизнь и размножение на суше надежно обеспечивали ороговевшая кожа, через которую не испарялась влага, внутреннее оплодотворение, яйцо, где мог развиваться зародыш, защищенный от высыхания плотной оболочкой и обеспеченный запасом желтка (рис. 23).

Мезозойская эра – эра средней жизни – время господства голосеменных растений и гигантских пресмыкающихся – ящеров. Разнообразные идиоадаптации позволили им занять все экологические ниши. Кроме наземных динозавров (травоядных – гигантского диплодока, бронтозавра, стегозавра и хищных – цератозавра) существовали плавающие ихтиозавры и летающие ящеры – птерозавры (птеродактиль). До наших дней дожили лишь их немногие потомки – крокодилы, ящерицы, черепахи. Большинство гигантских пресмыкающихся вымерли в конце мезозоя.

В конце *триаса* появились настоящие костистые рыбы и первые млекопитающие, предками которых были зверозубые ящеры. В условиях мезозоя млекопитающие не могли конкурировать с динозаврами и более 100 млн. лет (до начала кайнозоя) занимали подчиненное положение.

В *юрском периоде* появились зубастые птицы (археоптерикс). Предками их были лазящие по деревьям ящеры. С развитием из чешуи перьев их прыжки с ветки на ветку превратились в порхающий полет.

В следующем периоде в морях в огромном количестве размножались раковинные корненожки. Раковины этих простейших образовали богатейшие залежи мела, поэтому этот период и был назван *меловым*. В это же время в морях процветали головоногие моллюски и костистые рыбы. В конце мела появились настоящие теплокровные птицы с четырехкамерным сердцем, одной дугой аорты и очень интенсивным обменом веществ. Большинство пресмыкающихся вымерло, вымерли и зубастые птицы, начался расцвет млекопитающих и птиц (рис. 24).

В конце мелового периода этой эры изменение климата – все возрастающая сухость и континентальность – приводят к упадку флоры голосеменных. С поразительной быстротой на Земле распространились покрытосеменные растения, завоевавшие все среды обитания и давшие разнообразные жизненные формы (де-

ЧЕТЫРЕХКАМЕРНОЕ СЕРДЦЕ,ПОЛНОЕ РАЗДЕЛЕНИЕ АРТЕРИАЛЬНОГО И ВЕНОЗНОГО КРОВОТОКА – ТЕПЛОКРОВНОСТЬ (млекопитающие, птицы)	ТРИАС ЮРА
ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЦВЕТКА И ПЛОДА (покрытосеменные)	МЕЛ

Рис. 24. Ароморфозы, возникшие в мезозойскую эру

ревья, кустарники, а также травы, которых нет у голосеменных). Успех их был обеспечен надежной защитой зародыша, который образуется в семяпочке, внутри завязи цветка, и развивается в семени внутри плода.

Кайнозойская эра (новой жизни) – время господства покрытосеменных растений, насекомых, птиц и млекопитающих.

В *палеогене* климатические условия разных областей Земли были сходны. В Центральной Европе росли тропические и субтропические деревья (пальмы, мирты, бананы), в Гренландии – магнолии и лавры. Животный мир был очень многообразен. Насекомые, эволюция которых связана с покрытосеменными, освоили разные условия обитания и стали господствующей группой беспозвоночных. Их расцвет обусловили хитиновый покров, наличие крыльев, трахейный аппарат дыхания, развитые нервная система и органы чувств. Разные группы приспособились к питанию неодинаковой пищей, что было связано с многообразием строения их ротового аппарата.

Млекопитающие (особенно плацентарные) и птицы бурно развивались, чему способствовала обеспеченность разнообразной по составу пищей – плодами и зеленой массой покрытосеменных. Млекопитающие освоили все среды обитания. Среди них выделились насекомоядные, грызуны, копытные, хищные, ластоногие, китообразные. В середине палеогена появляются полуобезьяны и обезьяны Нового Света, а в конце периода – обезьяны Старого Света и предки человекообразных обезьян.

В *неогене* наступило похолодание. В средних широтах господствуют леса из дуба, вяза, каштана, на севере – хвойные. В конце неогена – начале антропогена неодно-

кратные оледенения северного полушария обеднили и изменили флору и фауну. В антропогене окончательно формируется современный зональный растительный покров. Наступление ледников привело к распространению холодолюбивых животных – мамонта, шерстистого носорога, пещерных медведей и пещерных львов, покрытых густой длинной шерстью. Эти огромные животные вымерли несколько тысяч лет тому назад.

Важнейшим событием антропогена (отсюда и название этого периода) было появление человека (см. ч. III, гл. 22).

§ 2. СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Ныне существующих на Земле видов насчитывается около 2 млн. Все это многообразие изучает систематика.

Задача систематики – расположить виды в такую систему, которая отражала бы историю их развития от форм древнейших и примитивных до современных и самых сложных. Определяя место организмов в системе органического мира, систематика имеет важное теоретическое и практическое значение, позволяя ориентироваться в огромном разнообразии живых существ. Систематика опирается на принципы эволюционного учения, используя данные всех биологических дисциплин.

Основной систематической единицей является вид (см. гл. 12, § 3). Виды объединяются в *роды*. Совокупность близкородственных родов составляет *семейство*. Например, роды клевер, люцерна, бобы относят к семейству Бобовые; а роды свинья и бородавочник – к семейству Свиньи.

Семейства растений объединяют в *порядки*, порядки – в *классы*, классы – в *отделы*. Семейство Бобовые относят к порядку Бобовоцветные, классу Двудольные, отделу Покрытосеменные.

Семейства животных объединяют в *отряды*, отряды – в *классы*, классы – в *типы*. Семейство Свиньи относят к отряду Парнокопытные, классу Млекопитающие, типу Хордовые.

Отделы (типы) группируют в *царства*. Представление о том, что все живое делится на два царства – Животные и Растения – устарело. В современной биологии выделяют пять царств: Вирусы, Бактерии, Грибы, Растения и Животные. Царство Вирусы отличается от всех остальных важнейшим признаком организации живой материи:

отсутствием клеточного строения. Остальные четыре царства включают клеточные организмы. По наличию или отсутствию оформленного ядра их делят на два надцарства: Предъядерные и Ядерные.

КЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

А. Надцарство Предъядерные (Прокариоты)

I. Царство Бактерии

Б. Надцарство Ядерные (Эукариоты)

II. Царство Грибы
III. Царство Растения
Подцарство Низшие растения
Подцарство Высшие растения
IV. Царство Животные
Подцарство Одноклеточные
Подцарство Многоклеточные

Из всех перечисленных систематических единиц только *вид является реально существующей категорией*. Внутри вида по морфологическим признакам могут быть выделены более мелкие систематические единицы: *подвид, разновидность, форма*. Для культурных растений употребляют еще таксон *сорт*, для домашних животных – *порода*.

ЧАСТЬ II

МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

РАЗДЕЛ V

ДОКЛЕТОЧНЫЕ И ПРЕДЪЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

ГЛАВА 14

ДОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. ЦАРСТВО ВИРУСЫ

Вирусы – простейшая форма жизни на Земле, переходная между неживой и живой материей. Они не имеют клеточного строения, у них нет цитоплазмы и ядра, нет митохондрий, вырабатывающих энергию, отсутствуют и рибосомы, синтезирующие белки. Вирусы лишены и таких специфических свойств живого, как обмен веществ и энергии, но они способны к размножению. Способность к размножению и связанные с ней наследственность и изменчивость вирусы приобретают лишь при попадании в живую клетку.

Вирус в переводе с латинского языка означает яд. *Вирусы – внутриклеточные паразиты.* К настоящему времени открыто более 3000 вирусов, живущих в клетках растений, человека, животных и бактерий (бактериофаги). Они вызывают самые разнообразные болезни человека: грипп, оспу, полиомиелит, бешенство, энцефалит, корь, свинку и др. Сюда же относят и группу опухолеродных вирусов. Большой вред сельскому хозяйству приносят многочисленные вирусы животных и растений. Массовую гибель животных вызывают ящур, чума свиней и птиц, инфекционная анемия лошадей. Крупные убытки наносят растениеводству мозаичная болезнь табака, томатов, огурцов, Х-вирус картофеля, различные виды желтухи, карликовости и т. д. Бактериофаги – вирусы бактерий нередко приносят большой вред, подавляя развитие по-

лезных микроорганизмов при производстве антибиотиков или молочнокислом брожении.

Величина вирусов колеблется от 20 до 3000 нм. Одни из них мельче некоторых белковых молекул, другие по своим размерам приближаются к бактериям.

Непременными компонентами каждого вируса являются нуклеиновая кислота (или ДНК, или РНК), белок и зольные элементы. Липоиды и углеводы входят в состав крупных вирусов животных и человека. Наиболее простая вирусная частица состоит из нуклеиновой кислоты, заключенной в белковую оболочку (рис. 25).

Многие вирусы растений, а также вирус полиомиелита способны образовывать кристаллы, состоящие из миллионов элементарных вирусных частиц. Эти кристаллы можно растворять и вновь осаждать. При этом вирус не уничтожается.

Размножение вирусов принципиально отличается от размножения остальных организмов. Вирусная частица прикрепляется к клетке организма-хозяина и проникает внутрь нее. Белковая оболочка вируса разрушается и в клетке остается только вирусная нуклеиновая кислота. Она включается в обмен веществ клетки, направляя всю ее деятельность на производство вирусной нуклеиновой кислоты и вирусных белков. Затем «размножившиеся» молекулы вирусной нуклеиновой кислоты соединяются с вновь синтезированным белком, в результате чего образуются вирусы, которые затем выходят из клетки-хозяина. Таким образом, паразитизм вирусов осуществляется на генетическом уровне.

Вирусы очень устойчивы. Они переносят высушивание и низкие температуры. При нагревании до 55–60 °С часть вирусов погибает, часть выдерживает температуры до 90 °С. Многие вирусы длительно устойчивы к дей-



Рис. 25. Схема строения частицы вируса табачной мозаики:
1 – нуклеиновая кислота, *2* – белковые субъединицы

ствию спиртов, эфиров и других сильно влияющих на бактерии химических веществ. Под действием ультрафиолетовых лучей большинство вирусов гибнет.

Происхождение вирусов, по-видимому, связано с эволюцией каких-то клеточных форм, которые в ходе приспособления к паразитизму утратили ядро, цитоплазму и другие клеточные органеллы. Гипотеза о том, что вирусы – древнейшие организмы Земли, потомки каких-то примитивных доклеточных форм жизни, вряд ли состоятельна, так как вирусы могут размножаться только в цитоплазме живой клетки, т. е. сначала должен был возникнуть клеточный организм, а потом уже вирус.

ГЛАВА 15
ЦАРСТВО ПРЕДЪЯДЕРНЫЕ

§ 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

У предъядерных организмов клетки имеют наиболее простой тип строения. Эти клетки принято называть прокариотическими, а сами организмы – прокариотами. У прокариотических клеток нет морфологически выраженного ядра, но существует в виде так называемого нуклеоида зона, содержащая ДНК. Внутриклеточные мембранные системы развиты слабо. Цитоплазма одета цитоплазматической мембраной, впячивания которой (мезосомы) выполняют роль митохондрий или функции эндоплазматической сети, или аппарата Гольджи. Обычно снаружи от цитоплазматической мембраны формируется клеточная стенка, состоящая из полисахаридов или гликопротеидов.

Несмотря на четкие морфологические отличия, клетки прокариот и эукариот имеют много общего, что позволяет отнести их к единой клеточной системе организации живого. И те и другие одеты цитоплазматической мембраной, выполняющей функции активного транспорта веществ между собственно цитоплазмой клетки и внешней средой; синтез белка у них происходит на рибосомах, сходны синтез РНК, удвоение ДНК, биоэнергетические процессы.

§ 2. ОТДЕЛ БАКТЕРИИ

Общая характеристика. Это обширный отдел микроскопических организмов, характеризующихся примитивным строением.

Бактерии встречаются повсеместно в самых разнообразных условиях среды: в воздухе, воде, почве, глубинах земной коры, организмах растений и животных.

Огромное количество бактерий содержится в любом гниющем субстрате. В навозе бактерии по массе могут составлять треть сухого вещества. В почве их содержание изменяется от 300–500 млн. до 2 млрд. на 1 г в зависимости от богатства почвы органическими веществами. В 1 $см^3$ молока их около миллиона, в таком же объеме воды – около тысячи. В 1 $м^3$ воздуха лугов и полей около 100 клеток бактерий, в городском воздухе их число колеблется от 10–25 тыс. на 1 $м^3$ летом, до 4,5 тыс. – зимой.

Бактерии – наиболее стойкие обитатели Земли. Живые бактерии, способные к размножению, были обнаружены в нефтяных водах на глубине 1700 м, на дне океана (глубже 10 км), в рассолах с концентрацией солей более 250 г/л, при большом давлении, после пятидневного кипячения в условиях очень высокого вакуума.

Бактерии были открыты голландцем А. Левенгуком еще в 1675 г., но только великий французский ученый Луи Пастер (1822–1895) впервые показал их роль в процессе брожения и других превращений веществ в природе. Л. Пастер установил, что именно бактерии являются возбудителями заболеваний человека и животных. Его работы имели огромное теоретическое и практическое значение (получил вакцины против сибирской язвы и бешенства).

Клетки бактерий имеют размеры от 0,2 до 10 мкм. Плотная клеточная стенка обеспечивает постоянство формы. Снаружи она часто окружена слизистой капсулой, защищающей клетку от высыхания и других неблагоприятных воздействий внешней среды. Под клеточной стенкой расположена наружная цитоплазматическая мембрана, образующая мезосомы. В цитоплазме находятся рибосомы (до 10 000 на клетку) и включения – запасные питательные вещества (гликоген, жир, волютин). У автотрофных фотосинтезирующих бактерий имеются мембранные структуры, содержащие пигменты. Морфологически обособленное ядро отсутствует. Нуклеоид большинства бактерий содержит одну замкнутую в виде кольца двойную цепь ДНК, которая контролирует обмен веществ и является носителем наследственных свойств клетки.

По форме бактерии делят на шаровидные – кокки,

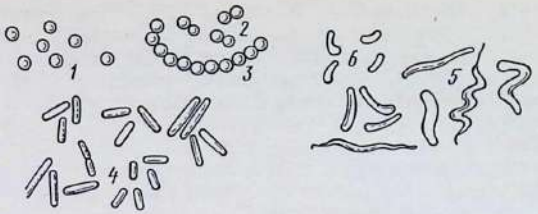


Рис. 26. Различные формы бактерий:
1 – монококки, *2* – диплококки, *3* – стрептококки, *4* – бациллы, *5* – спириллы, *6* – вибрионы

палочковидные – бациллы, изогнутые – вибрионы и спиралевидные – спириллы (рис. 26). Бактерии способны к самостоятельному движению с помощью жгутиков или благодаря сокращению клеток. На плотных питательных средах бактерии образуют крупные скопления – колонии, заметные невооруженным глазом.

Размножение и спорообразование. Бактерии размножаются путем деления клетки на две части (амитоз) посредством перетяжки или в результате образования делящей перегородки. Цилиндрические формы делятся поперек, шаровидные – в любом направлении. Некоторые бактерии размножаются почкованием. Половой процесс отмечен лишь в немногих случаях (например, у кишечной палочки).

Для бактерий характерен высокий темп размножения: деление происходит очень быстро, через каждые 20–30 мин. При такой интенсивности потомство одной бактерии за пять суток заполнило бы бассейны всех морей и океанов. Однако размножение бактерий ограничено климатическими условиями, действием солнечного света, борьбой между видами, накоплением продуктов обмена веществ и т. д.

При неблагоприятных условиях жизни палочковидные бактерии способны образовывать споры. Спорообразование не является размножением, так как из каждой клетки формируется одна спора и число особей при этом не возрастает. Спора развивается внутри клетки бактерии. При этом до 60% воды переходит в связанное состояние, протопласт сжимается и покрывается очень плотной оболочкой. Оболочка бывшей клетки разрушается, и спора освобождается. Споры способны сохранять жизнеспособ-

ность в течение многих лет. Они отличаются исключительной устойчивостью, переносят высушивание, действие высоких и низких температур, ядовитых веществ. В благоприятных условиях споры набухают, оболочка разрывается и молодая сформировавшаяся клетка выходит наружу.

Быстрое размножение, способность к спорообразованию обеспечили не только сохранение этих примитивных организмов с древнейших времен до наших дней, но и их повсеместное распространение.

Питание. Бактерии поглощают питательные вещества всей поверхностью клетки. Большинство бактерий является *гетеротрофными* организмами: пищей им служат готовые органические вещества мертвых (*сапрофитные* бактерии) или живых организмов (бактерии-*паразиты*). Помимо гетеротрофных, существует небольшая группа *автотрофных* бактерий: для синтеза органических веществ они используют углерод CO_2.

Энергетический обмен гетеротрофных бактерий связан с окислением органических веществ – *брожением* для анаэробных видов, *дыханием* для аэробных, живущих при доступе свободного кислорода (см. гл. 5).

Для автотрофных бактерий источниками энергии могут служить окисление минеральных соединений – *хемосинтез* (хемотрофные бактерии) или свет – *фотосинтез* (фототрофные бактерии). Хемотрофные серобактерии получают необходимую энергию от окисления серы или сероводорода, железобактерии – от окисления соединений двухвалентного железа, нитрифицирующие бактерии – от окисления аммиака или нитритов. Фототрофные зеленые и пурпурные серобактерии имеют фотосинтезирующие мембраны, содержащие специальные пигменты: зеленые бактериохлорофиллы и каротиноиды, что позволяет им использовать энергию света для синтеза органических веществ.

При дыхании освобождается больше энергии, чем фактически используют бактерии. Значительная часть этой энергии (75% и более) выделяется в окружающую среду в виде теплоты. Этим объясняется самонагревание навоза, используемое при устройстве парников, нагревание влажного сена и зерна, которое приводит к их порче, а иногда и к самовоспламенению.

Значение бактерий. Паразитные бактерии могут быть безразличными для организма, в котором или на котором они обитают (многие кишечные бактерии), а могут

выделять ядовитые вещества, тогда становятся болезнетворными (патогенными). К ним относятся возбудители большинства заразных болезней человека и животных (дизентерия, холера, туберкулез, сибирская язва, сифилис и др.). Поражают они и растения, вызывая так называемые бактериозы (увядание, пятнистость, гниение стеблей и др.). Бактериозы часто встречаются у томатов, огурцов, капусты, картофеля, плодовых деревьев.

Сапрофитные бактерии играют в природе не только положительную роль, обеспечивая минерализацию органических соединений в общем круговороте веществ в природе, но и отрицательную, вызывая гниение продуктов. Гниение – это разложение азотсодержащих веществ с выделением аммиака. Процесс гниения встречается повсеместно. В результате этого процесса земля очищается от трупов животных и растений, обеспечивается плодородие почв, но в то же время происходит порча продуктов питания. Гниению подвергаются самые разные азотсодержащие соединения: белки, аминокислоты, нуклеиновые кислоты, амиды, амины, мочевая кислота и мочевина. Процесс гниения сопровождается выделением CO_2, аммиака и энергии, избыток которой вызывает нагревание субстрата. Выделяется и ряд других газов с неприятным запахом (сероводород, метан). При гниении образуются и ядовитые вещества, поэтому употребление в пищу или скармливание животным гниющих продуктов недопустимо.

Брожение – это процесс разложения безазотистых углеродсодержащих соединений в анаэробных условиях, широко встречающийся в природе. Бактерии, вызывающие его, получают энергию и материал для синтетических реакций конструктивного обмена.

Процессы брожения очень разнообразны, многие из них имеют большое практическое значение.

Молочнокислое брожение – анаэробное окисление сахара, молока или других углеводов в молочную кислоту. Осуществляется оно большой группой молочнокислых бактерий, которые широко используются для изготовления простокваши, кефира, кумыса, сметаны, сливочного масла, сыров. Другие молочнокислые бактерии сбраживают сахара растений. Они играют основную роль в квашении огурцов, капусты и силосовании кормов. Образующаяся молочная кислота препятствует развитию гнилостных бактерий и обеспечивает сохранность сочных продуктов. Силосование имеет большое хозяйственное

значение, так как позволяет сохранить сочные корма, убирать растительную массу в любую погоду, дает меньшие потери, чем сушка, позволяет использовать на корм грубые отходы (стебли подсолнечника, кукурузы и т. д.).

В сельском хозяйстве большое значение имеют сапрофитные бактерии, обогащающие почву солями аммония, азотной и азотистой кислот, доступными для высших растений. Это нитрофицирующие бактерии, превращающие азот органических веществ почвы в указанные соли, и бактерии, фиксирующие свободный азот воздуха. Азот фиксируют свободноживущие почвенные бактерии и клубеньковые бактерии, вступающие в симбиоз с корнями бобовых растений. Проникая через корневой волосок в корень, они быстро в нем размножаются, вызывая деление паренхимных клеток и образование клубенька. Сначала бактерии живут за счет бобового растения, а затем начинают фиксировать азот, при этом синтезируется аммиак (NH_3), а из него – аминогруппы (NH_2). Образовавшихся азотистых веществ хватает для удовлетворения потребностей и бактерий, и бобового растения. Иногда часть азотистых веществ выделяется из корней в почву. При разрушении клубеньков почва обогащается азотистыми веществами, что повышает ее плодородие.

Благодаря симбиозу с бактериями бобовые играют очень важную роль в севооборотах, обеспечивая устойчивые урожаи. Так как не все почвы содержат необходимые клубеньковые бактерии, в них вносят специальные бактериальные препараты.

Таким образом, положительная роль бактерий в природе и жизни человека очень велика: участие в круговороте веществ, обеспечение минерализации органических веществ и фиксация азота атмосферы; использование в производстве молочнокислых продуктов, масла, сыров, органических кислот, прядильного сырья; применение при силосовании кормов, квашении овощей; в качестве удобрений. Отрицательная роль бактерий состоит в том, что они возбуждают различные заболевания человека, животных и растений, портят пищевые продукты.

Меры борьбы. При *высушивании* многие бактерии погибают, жизнедеятельность остальных сильно замедляется. Поэтому для сохранения плодов, овощей, грибов, мяса, рыбы, травы, зерна и других продуктов их высушивают. Но при этом споры бактерий не погибают, так же как некоторые неспорообразующие стафилококки и молочнокислые бактерии, способные сохраняться в высу-

шенном состоянии несколько лет. Высокие температуры вызывают свертывание цитоплазмы и гибель бактерий. На этом основана *пастеризация* — нагревание до 60—70 °С в течение 10—20 мин. При этом уничтожаются только вегетативные формы бактерий. Пастеризацию применяют для сохранения молока, вина, икры, фруктовых соков и других продуктов.

Освобождение среды от всех бактерий и их зачатков проводится посредством *стерилизации* пламенем, кипячением, насыщенным паром под давлением (120—130 °С).

К низким температурам бактерии мало чувствительны. Охлаждение не вызывает их гибели, однако приостанавливает жизнедеятельность. Поэтому *охлаждение и замораживание* предупреждают порчу продуктов — мяса, рыбы, масла и др.

Повышенные концентрации солей в окружающей бактерии среде нарушает обмен веществ между ними и ведет к гибели бактерий. Парализующее действие высоких концентраций нашло применение в *консервировании* пищевых продуктов в крепких растворах соли (засолка рыбы, овощей, грибов, мяса) или сахара.

На большинство бактерий губительно действует кислая реакция среды. При *квашении* овощей, когда накапливается молочная кислота и создается кислая среда, развитие гнилостных бактерий резко подавляется, что и обеспечивает консервирование.

Прямой солнечный свет за несколько минут или часов убивает почти все бактерии, за исключением фототрофных. Это обусловлено ультрафиолетовыми лучами, обладающими выраженным бактерицидным действием. Их используют для стерилизации воды, посуды, воздуха в операционных, родильных домах и т. д.

Сильными ядами для большинства бактерий являются соли тяжелых металлов (ртути, меди, серебра [1]), хлор, иод, пероксид водорода, марганцевокислый калий, борная кислота и др. Из органических веществ наиболее токсичны фенолы (карболовая кислота), креозол, формалин, спирт. Растворы этих соединений используются в практике для *дезинфекции*, т. е. для уничтожения патогенных бактерий. Дезинфицирующие средства применяют в медицине, пищевой промышленности, сельском хозяйстве.

---

[1] При концентрации солей серебра 0,001 % большинство бактерий погибает за несколько минут, поэтому «святая вода», хранящаяся в серебряных сосудах, не мутнеет.

Цианеи – древнейшие из известных нам (некоторые находки датируются протерозойской эрой) водные (в основном, пресноводные) или, реже, почвенные автотрофные организмы. Они не имеют жгутиков, их одноклеточные, колониальные или многоклеточные (нитчатые) тела неподвижны. По строению клеток сходны с бактериями. Фотосинтез осуществляется в свободно лежащих в цитоплазме отдельных мембранах, содержащих хлорофилл и дополнительные пигменты. Размножаются вегетативно (одноклеточные – делением клеток, нитчатые – распадением нитей на куски).

Цианеи очень пластичны; они встречаются в воде горячих источников и на ледниках. При загрязнении водоемов наблюдается их массовое развитие, что приводит к нежелательным последствиям: наступает процесс гниения, вода приобретает неприятный запах и становится непригодной для питья, происходит гибель рыбы в большом количестве – так называемый замор. Отмирающие синезеленые всплывают на поверхность благодаря газовым вакуолям и образуют маслянистую грязно-зеленую пленку, не пропускающую воздух и завершающую гибель рыбы. Отмершие организмы могут накапливаться на дне, образуя лечебные грязи.

РАЗДЕЛ VI
ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. ГРИБЫ. РАСТЕНИЯ

ГЛАВА 16
ЦАРСТВО ГРИБЫ

Общая характеристика. Грибы – обособленная группа клеточных ядерных гетеротрофных организмов, имеющих черты сходства как с растениями (размножение с помощью спор, поглощение пищи путем осмоса и др.), так и с животными (гетеротрофность и некоторые особенности обмена веществ).

К грибам относят более 100 000 видов разнообразного строения и образа жизни. Грибы распространены очень широко, во всех географических зонах. Они хорошо развиваются в лесах и на полях, в почве и в воде, на стенах домов и в организме других растений и животных. Одни поселяются на мертвых остатках растений

и животных – это сапрофиты, другие питаются за счет живых организмов – это паразиты. *Гетеротрофность* – характерная особенность грибов, определившая основные черты их строения. Готовые органические вещества поступают в клетки путем осмоса, поэтому у грибов развивается обширная поглощающая поверхность. Тело гриба представляет собой мицелий (грибницу) – разветвленную сеть тончайших нитей – гиф. Толщина гиф не превышает 5–6 мкм. Гифы могут быть разделены на клетки или представляют собой как бы одну разветвленную клетку. Гифы мицелия могут плотно сплетаться, образуя ложную ткань (например, в плодовых телах белого гриба, подосиновика и др.).

Клетки грибов лишены пластид. Стенки гиф состоят из пектина с примесью азотистых веществ, сходных по составу с хитином насекомых; изредка встречается целлюлоза. В качестве запасных питательных веществ откладываются углевод гликоген, масла, волютин. Крахмал в грибах не образуется.

Продолжительность жизни грибов – от нескольких дней до нескольких лет. Нахождение грибов из года в год на одном и том же месте объясняется долговечностью мицелия. Велико также разнообразие в строении и размерах грибов. Все тело дрожжевого гриба состоит из одной клетки микроскопических размеров, а трутовик имеет мицелий, пронизывающий ствол дерева от основания до вершины, и образует сложно устроенные многолетние плодовые тела внушительных размеров.

Все грибы нуждаются во влаге и тепле. Оптимальная температура для большинства из них 20–25 °С. Свет грибам не нужен.

Размножение грибов осуществляется вегетативным, бесполым и половым путем.

Вегетативное размножение грибов может происходить частями мицелия, почкованием и др. Попав в благоприятные условия, части мицелия разрастаются в новые особи. Этот способ распространен почти у всех грибов. Почкование наблюдается у дрожжевых грибов. Сначала на клетке появляется небольшой бугорок, затем в него переходит одно из образовавшихся в результате митоза ядер и бугорок превращается в самостоятельную клетку.

Бесполое размножение осуществляется с помощью спор или зооспор (у грибов, ведущих водный образ жизни). Споры образуются внутри одноклеточных спорангиев. В одном спорангии может быть до 10 000 спор.

При вскрытии спорангия они освобождаются, подхватываются токами воздуха и переносятся на довольно большие расстояния. Попав в благоприятные условия, спора прорастает, из нее формируется новый мицелий.

В результате своеобразных способов полового процесса у грибов возникают половые спороношения. Эти споры также, прорастая, образуют новые особи.

Грибы размножаются очень интенсивно. Одна особь способна образовать десятки тысяч и даже миллионы, а иногда и сотни миллионов спор. Многие грибы в течение вегетационного периода могут дать несколько поколений, размножающихся в геометрической прогрессии. Общее количество зачатков, учитывая все способы размножения грибов, исчисляется астрономическими цифрами. В 1 г огородной почвы можно найти до 100 000 и более спор и других зачатков грибов.

Грибы-сапрофиты. *Шляпочные грибы.* Хорошо известны шляпочные грибы – сыроежки, рыжики, мухоморы, белые, подосиновики. Разрастаются и питаются они при помощи гиф, оплетающих частицы почвы и образующих белую грибницу, на которой возникают органы спороношения – плодовые тела, состоящие из пенька и шляпки. Плодовое тело – это плотно прилегающие друг к другу нити грибницы. Наверху шляпки нити окрашены. У одних грибов нижний слой шляпки состоит из многочисленных трубочек (белый гриб, масленок, подберезовик); эти грибы называются трубчатыми. У других грибов он образован многочисленными пластинками (сыроежки, лисички, рыжики и др.), поэтому их называют пластинчатыми. В трубочках или на пластинках шляпки развиваются миллионы мельчайших спор.

Созревшие легкие споры высыпаются, подхватываются и рассеиваются ветром. Их могут разносить также насекомые и слизни. Белки и зайцы, поедающие грибы, тоже принимают участие в распространении спор, которые не перевариваются этими животными и выбрасываются наружу вместе с пометом.

Среди шляпочных грибов есть и съедобные, и ядовитые. Съедобных грибов насчитывается всего около 150 видов.

При сборе грибов надо уметь отличать ядовитые грибы от съедобных. Особенно ядовиты бледная поганка, мухомор, желчный гриб, ложные лисички и ложные опенки.

Микориза. Некоторые грибы (точнее, их плодовые те-

ла) постоянно встречаются под определенными деревьями: подберезовики – под березами, подосиновики – под осинами и т. д. Объясняется это тем, что между корнями деревьев и грибницей устанавливается тесная связь – симбиоз, полезная как грибу, так и высшему растению. Нити грибницы оплетают тонкие окончания корня, проникают внутрь него, в клетки и между клетками. Такое образование называется микоризой. Развиваясь на поверхности молодых корней, мицелий выполняет роль корневых волосков. Грибы используют органические азотсодержащие соединения, недоступные высшим растениям, и снабжают ими корни. Гриб также обогащает зеленое растение некоторыми гормонами, витаминами и ферментами.

Зеленое растение в свою очередь обеспечивает гриб продуктами фотосинтеза. По отмирании гриба растение использует продукты его разложения. Нормальный рост многих деревьев невозможен без микоризы. Она есть у клена, дуба, орешника, сливы, сосны и многих других древесных пород. Имеется она и у брусники, черники, костра, у культурных сельскохозяйственных растений (твердая пшеница, просо, лен-кудряш и др.).

Плесневые грибы развиваются на пищевых остатках, в почве, на плодах и овощах, вызывая их преждевременную порчу. По характеру питания эти грибы являются сапрофитами. Ежегодно человечество теряет значительную часть собранного урожая из-за повреждения плодов, овощей и зерна плесневыми грибами. Часто встречается гриб мукор, называемый белой или головчатой плесенью. Его грибница появляется на хлебе, овощах или конском навозе в виде белого пушистого налета. Нити грибницы мукора не разделены на отдельные клетки. Размножается мукор или обрывками грибницы, или спорами. Некоторые нити грибницы поднимаются вверх, и на их концах развиваются черные шаровидные спорангии, где образуются споры. При созревании спор оболочка спорангия лопается и споры рассеиваются в воздухе. Токами воздуха они могут переноситься на большие расстояния.

Широко распространен гриб пеницилл с грибницей сизо-зеленого цвета (рис. 27, *А*). Она состоит из ветвящихся нитей, разделенных перегородками на отдельные клетки. Споры пеницилла, расположенные на концах некоторых нитей грибницы, образуют мелкие кисточки. Этот гриб разводят специально для получения антибио-

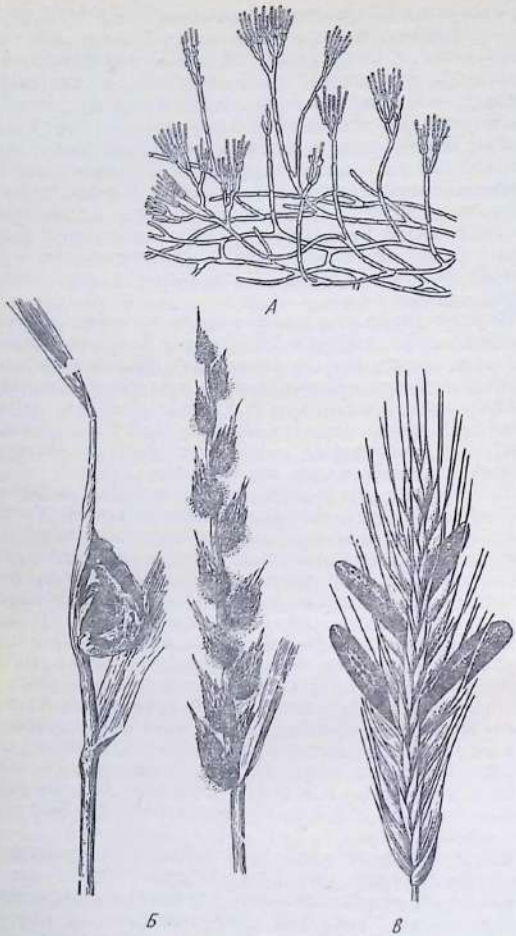


Рис. 27. Грибы. *А* – плесневый гриб пеницилл. Паразитные грибы: *Б* – головня; *В* – спорынья

тика пенициллина, который применяют при лечении различных воспалительных и гнойных процессов.

Дрожжи – своеобразная группа сапрофитных грибов. Их тело состоит из одиночных шаровидных или овальных клеток. Размножаются дрожжи почкованием. Дрожжи имеют большое практическое значение, так как в процессе жизнедеятельности способны разлагать сахар на спирт и CO_2 (спиртовое брожение). В связи с этим они используются в пивоваренной промышленности, для производства спирта и в хлебопечении. При хлебопечении основную роль играет выделяющийся при брожении CO_2.

Грибы-паразиты поселяются на живых растениях и питаются органическими веществами клеток растения-хозяина, сильно угнетая его. Грибы-паразиты приносят огромный вред сельскому хозяйству, снижая урожайность. Известно свыше 10 000 видов грибов-паразитов.

Широко распространены головневые грибы. Они поражают пшеницу, рожь, овес, кукурузу и другие злаки. В колосьях злаков, зараженных головней, вместо зерен развивается масса черных спор (рис. 27, *Б*). Колос становится похожим на обуглившуюся головешку (поэтому и болезнь называется головней). Во время уборки хлебов споры твердой головни попадают на здоровые зерна злаков и сохраняются в них до посева. Весной споры вместе с семенами попадают в землю и прорастают, образуя нити грибницы. Грибница проникает в проростки злаков и развивается внутри их стебля, питаясь соками растения. Ко времени цветения злаков грибница головневого гриба достигает колоса. Здесь она сильно разрастается, разрушая зерновки, и распадается на многочисленные споры. Головня злаков вызывает большие потери урожая. Чтобы уничтожить споры головни, зерно протравливают слабым раствором формалина или другими препаратами.

На зерновых культурах часто паразитируют также ржавчинные грибы и гриб спорынья (рис. 27, *В*). Известно много заболеваний культурных и дикорастущих растений, вызываемых грибами-паразитами: черная ножка капусты, фитофтороз, сухая и мокрая гнили, рак картофеля и др.

Все эти заболевания распространяются очень быстро благодаря высокой энергии размножения грибов и легкому переносу спор с больных растений на здоровые.

Лесному хозяйству большой вред наносят грибы трутовики. Их споры, попадая в раны на коре дерева, прорастают в грибницу, которая распространяется по древесине и разрушает ее. Спустя несколько лет после заражения на дереве появляются твердые плодовые тела трутовика в форме копыта, где образуются миллионы спор. Чтобы предупредить заражение трутовиками, нужно охранять деревья от поломок ветвей и повреждений коры.

Около тысячи видов грибов паразитируют на животных и человеке, вызывая различные заболевания кожи, ногтей и волос.

Роль грибов в природе и значение их для человека. Грибы играют важную роль в общем круговороте веществ в природе. Как гетеротрофные организмы грибы с помощью ферментов разлагают сложные органические вещества: делают их доступными для автотрофных растений. Особенно велика роль грибов в разложении растительных остатков, содержащих целлюлозу и пектин. Обитая в почве, они способствуют повышению ее плодородия. Уничтожая и минерализуя остатки отмерших растений и животных, грибы наряду с бактериями выполняют большую санитарную работу по очищению среды.

Грибы широко используются в хозяйстве. Плодовые тела многих грибов съедобны и, несмотря на то что усвояемость их невелика, имеют пищевое значение как источник ферментов, витаминов и экстрактивных веществ. Дрожжи применяют в хлебопечении, для производства вина и спирта, а также в качестве дешевого высококалорийного корма в животноводстве и птицеводстве. Плесневые грибы, например пенициллл, служат важнейшим источником антибиотиков, широко употребляемых в медицине. Гиббереллин, получаемый из гриба фузариума, используется для стимуляции роста растений, ускорения цветения и плодоношения.

Велика и отрицательная роль грибов. Паразитные грибы вызывают разнообразные заболевания сельскохозяйственных растений, что приводит к значительным потерям урожая. Гниение овощей, фруктов и зерна в процессе хранения вызывается сапрофитными плесневыми грибами и также приводит к гибели части урожая. Значительный вред приносят грибы, вызывающие гниение древесины в лесах на корню и разрушающие деревянные постройки, шпалы и т. д. Грибы вызывают ряд заболеваний человека и животных (микозы, стригущий лишай, парша и т. д.).

ГЛАВА 17
НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

§ 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Низшие и высшие растения связаны общностью происхождения. Их обособление произошло очень рано, и дальнейшая эволюция шла параллельно в обеих группах.

Низшие растения – водоросли и лишайники – распространены в самых различных условиях на суше и в воде по всему земному шару и играют огромную роль в общем круговороте веществ. Строение низших растений характеризуется рядом общих признаков. Тело их не расчленено на органы и представляет собой таллом, или слоевище. Отсутствуют ткани. Органы полового и бесполого размножения, как правило, одноклеточные.

§ 2. ГРУППА ОТДЕЛОВ ВОДОРОСЛИ

Общая характеристика. Водоросли – это низшие автотрофные растения, содержащие хлорофилл и живущие преимущественно в воде. Насчитывается около 40 000 видов водорослей, объединенных в отделы Зеленые, Золотистые, Диатомовые, Бурые, Красные и др.

Водоросли – древнейшие представители растительного мира. Они возникли сотни миллионов лет назад и за это время прошли сложный и длинный путь развития. Однако благодаря постоянству условий жизни в водной среде потомки некоторых форм сохранились почти без изменений. Поэтому по своей организации водоросли сильно различаются.

Среди водорослей есть и микроскопически малые и многометровые (до 60 м) растения. Водоросли бывают одноклеточные (хламидомонада, хлорелла), колониальные (вольвокс), многоклеточные и неклеточные. Среди одноклеточных и колониальных водорослей есть подвижные, имеющие жгутики, и неподвижные. Тело многоклеточных водорослей может быть устроено очень примитивно – в виде нитей (улотрикс, спирогира) или сложно расчленено (ламинария).

Характерная особенность клеток водорослей – присутствие хроматофоров – органелл, в которых происходит фотосинтез. Хроматофор – носитель окраски (от греч. «хрома» – цвет и «форос» – несущий). Форма хро-

матофоров очень разнообразна: лентовидная, чашевидная, сетчатая, зернистая. Эволюция хроматофоров шла от примитивных зеленых пластинок, занимающих наружный слой цитоплазмы, через отдельные спирально изогнутые ленты к мелким пластинкам, а затем к зернам, сходным по форме с хлоропластами высших растений. Прогрессивное развитие хроматофоров сопровождалось увеличением суммарной поверхности без возрастания объема.

Окраска хроматофоров зависит от набора пигментов. Кроме хлорофилла и каротиноидов, которые есть у всех водорослей, в хроматофорах могут находиться и дополнительные пигменты – бурые, синий и красный. Набор дополнительных пигментов коррелирует с глубиной обитания водорослей. Толща воды поглощает оранжево-красные лучи, пропуская сине-зеленые, которые могут быть использованы лишь с помощью красно-бурых пигментов. Поэтому ближе к поверхности обычно обитают водоросли, имеющие чисто зеленую окраску, а на глубине они сменяются бурыми и красными.

Ядро и цитоплазма клеток большинства водорослей имеют такое же строение, как и у высших растений. Клеточная стенка содержит пектин и целлюлозу, иногда пропитывается кремнеземом или известью и становится твердой, как панцирь.

Все вещества, необходимые для питания (CO_2 и минеральные соли) и дыхания (кислород), водоросли поглощают из воды.

Размножение водорослей очень разнообразно. При *вегетативном размножении* новые особи возникают из обрывков нитей, кусков слоевищ, при распадении колоний или делении клеток одноклеточной водоросли. При *бесполом размножении* содержимое одной клетки многократно делится и образуется большое число одноклеточных подвижных зооспор. Каждая из них дает начало новой особи. У некоторых неподвижных водорослей бесполое размножение осуществляется не зооспорами, а неподвижными спорами, лишенными жгутиков. Например, у хлореллы их образуется восемь в одной клетке (рис. 28).

Половое размножение водорослей осуществляется в результате слияния гаплоидных половых клеток – гамет – в диплоидную зиготу. В простейшем случае гаметы одинаковы по величине и форме, как у улотрикса, хламидомонады (изогамия). У других водорослей (лами-

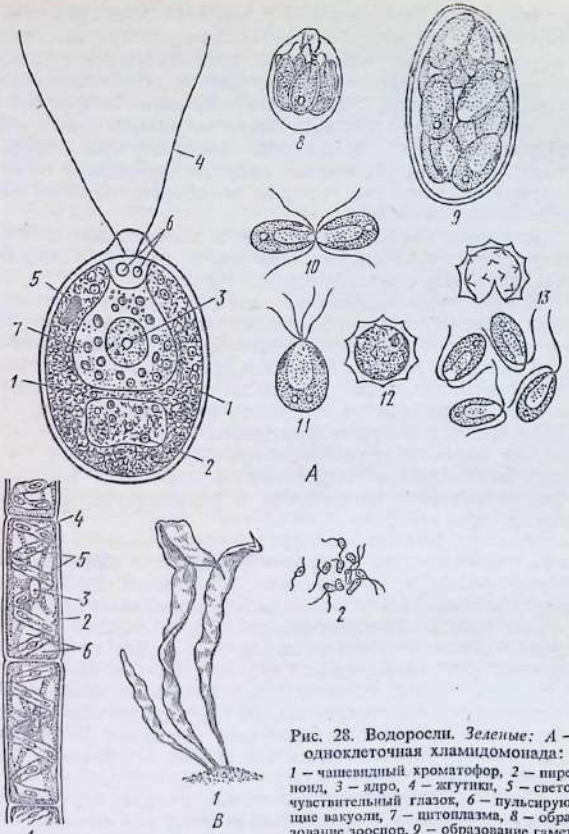


Рис. 28. Водоросли. *Зеленые: А* – одноклеточная хламидомонада:

1 – чашевидный хроматофор, *2* – пиреноид, *3* – ядро, *4* – жгутики, *5* – светочувствительный глазок, *6* – пульсирующие вакуоли, *7* – цитоплазма, *8* – образование зооспор, *9* – образование гамет, *10–11* – изогамия, *12* – зигота, *13* – прорастание зиготы с образованием зооспор;

Б – нитчатая спирогира:

1 – общий вид, *2* – цитоплазма, *3* – ядро, *4* – лентовидный хроматофор, *5* – пиреноиды, *6* – вакуоли;

Бурые: В – ламинария:

1 – многоклеточный таллом, *2* – зооспоры

нария) гаметы могут сильно различаться: женская гамета – яйцеклетка – крупна и неподвижна, а мужская гамета – сперматозоид – мала и снабжена жгутиками, подвижна (оогамия). Зигота покрывается толстой клеточной стенкой, накапливает запасные питательные вещества и в состоянии покоя способна легко переносить неблагоприятные условия. Зигота или непосредственно прорастает в новую особь, или многократно делится, и из нее образуются зооспоры, которые, освобождаясь, дают начало новым особям.

Значение водорослей в природе и жизни человека. Подавляющее большинство водорослей живет в морях, океанах, реках, озерах и других водоемах.

Планктонные водоросли свободно живут в толще воды; бентосные (придонные формы) прикреплены ко дну водоема или просто лежат на нем. Планктонные формы не способны к активному движению и имеют ряд приспособлений, позволяющих им парить в толще воды за счет уменьшения их плотности (отложение масел, газовые вакуоли и др.) и повышения трения о воду. Последнее достигается своеобразной формой клеток с тонкими игловидными выростами и длинными шипами, увеличивающими поверхность и выполняющими роль парашютов.

Одно из основных условий существования водорослей – наличие света. Массовое их развитие наблюдается на глубине до 30 м. Водоросли, обитающие глубже, или имеют специальные приспособления к измененному освещению (набор дополнительных пигментов), или отличаются высокой теневыносливостью. Бурые и красные водоросли встречаются на глубинах 100–200 м.

Температурные границы распространения водорослей очень широки. Насчитывается около 70 видов «снежных» водорослей, живущих на полярных льдах, высокогорных ледниках и нередко окрашивающих их в красный, зеленый, бурый и другие цвета.

Содержание минеральных солей в воде определяет различие морской и пресноводной флор водорослей, которые почти не имеют общих видов. Особую экологическую группу составляют наземные водоросли, живущие на почве и в ней. Многие из них участвуют в почвообразовательном процессе.

Водная поверхность занимает $^2/_3$ земного шара, и на этом огромном пространстве водоросли представляют собой начальное и основное звено всех пищевых цепей,

снабжающее животных пищей и кислородом. Биомасса их крайне велика. Бентосные (придонные) водоросли наших северных морей в пересчете на сухое вещество образуют биомассу в среднем 10 т/га. Средняя продуктивность планктона достигает 1–2 т сырого вещества на 1 га. Огромная биомасса водорослей может служить практически неиссякаемым источником органического вещества, который пока сравнительно мало используется человеком.

Специальное использование имеет одноклеточная зеленая водоросль хлорелла, которая отличается высокой энергией роста и размножения: в 1 $см^3$ воды может накопиться от 1 до 40 млн. клеток. За сутки масса этой водоросли увеличивается в 7–12 раз, она использует не менее 7% солнечной энергии, тогда как наземные растения – только 2%. Содержание полноценных белков достигает в хлорелле 50% от сухой массы, в ее клетках накапливаются масла, витамины В, С и К. По питательности хлорелла превосходит пшеницу и может быть использована в пищу. Заводы по производству хлореллы работают в Узбекистане и Молдавии.

Многие красные и бурые водоросли, которыми так богаты северные моря, используются на корм скоту, а некоторые виды ламинарий и порфиры – в пищу человека под названием морской капусты. Во многих приморских странах морские водоросли применяют для удобрения полей. Из золы некоторых водорослей добывают иод. Из бурых водорослей получают альгинат натрия, обладающий высокой клеящей способностью и использующийся в текстильной, химической и пищевой промышленности. Красные водоросли идут на производство агара – студенистого вещества, применяемого для культивирования бактерий, изготовления мармелада, лучших сортов губной помады и др.

Чрезмерное развитие водорослей («цветение» воды) вызывает нежелательные последствия, наносящие ущерб хозяйству. Например, планктонные водоросли при содержании в 1 $мм^3$ воды сотен тысяч и миллионов особей засоряют фильтры водопроводов, придавая воде неприятный вкус и запах.

§ 3. ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ

Общая характеристика. Лишайники – это своеобразные симбиотические организмы, в состав которых входят водоросли и грибы. Насчитывается около 20 000 видов

лишайников. Их двойственная природа была установлена в середине XIX в. немецким ученым С. Шведенером. Тело лишайника – слоевище – образовано переплетающимися многоклеточными нитями грибницы, между которыми располагаются одноклеточные, колониальные, нитчатые зеленые водоросли или цианеи.

В лишайниковом симбиозе гриб защищает водоросли от высыхания, механического воздействия и действия крайних температур. Он обеспечивает водоросль раствором минеральных солей. В свою очередь от водоросли гриб получает синтезируемые ею углеводы, а также витамины группы В. Симбиоз гриба и водоросли в составе единого организма – лишайника – не является гармоническим сосуществованием: происходит умеренный паразитизм гриба на водоросли. Гриб способен формировать присоски, которыми он внедряется в клетки водоросли и поглощает их содержимое.

В результате сожительства гриба и водоросли создается организм, отличающийся новыми биологическими свойствами. Это дает возможность лишайникам существовать в самых неблагоприятных условиях, где отдельно ни тот, ни другой организм не смогли бы развиваться: на голых скалах, бесплодных почвах, даже на стенах.

Лишайники наиболее широко распространены в тундре – арктической и высокогорной, где занимают огромные пространства. В тайге также много лишайников; в сосновых борах они часто серым ковром устилают почву, растут на стволах деревьев, свисают с ветвей. Растут лишайники на лугах и в степях, встречаются и в пустынях.

Строение и размножение. Различают три основные формы таллома лишайников. У *накипных*, или *корковых*, к которым относится около 80% видов, тело имеет вид корочек или накипи и тесно связано с субстратом всей поверхностью, практически неотделимо от него. *Листоватые* лишайники представляют собой более или менее плотные слоевища, внешне напоминающие листья, прикрепленные к субстрату пучками грибных нитей. Они разрастаются на камнях и стволах деревьев. Лишайники, представляющие собой ветвистые розовые, серые или белые кустики, а также серые и белые нити, получили название *кустистых*.

Разнообразная окраска лишайников связана с тем, что в них вырабатываются различные кислоты. Поскольку фотосинтез водорослей в талломе лишайника мало-

продуктивен, лишайники растут медленно. Листовые и кустистые за год вырастают на 1—3 мм, а накипные увеличиваются в диаметре на 1—8 мм. Живут они очень долго. Лишайники накапливают полисахариды, чем и определяется их кормовая ценность.

Воду лишайники способны поглощать как из субстрата, так и всем талломом из воздуха. Поэтому лишайники наиболее распространены в туманных высокогорных и приполярных областях. Эти организмы способны сохранять жизнь при полном высыхании, набухая и оживая после первого дождя. Но к свету они очень требовательны, так как он необходим водорослям для фотосинтеза. Отличаясь нетребовательностью к субстрату, поскольку могут поглощать минеральные вещества из осадков и атмосферной пыли, лишайники крайне чувствительны к чистоте воздуха. В местах, где воздух загрязнен дымом, копотью, сернистым газом, они не растут.

Как единый организм лишайник размножается *вегетативно*. Время от времени на поверхности слоевища или внутри него возникают многочисленные обособленные образования из гиф гриба и нескольких клеток водорослей. Отделяясь от слоевища, они разносятся ветром и дождевыми потоками и в благоприятных условиях развиваются в новые особи. Водоросли и грибы, входящие в состав лишайника, способны размножаться самостоятельно: гриб — спорами, а водоросли — делением клеток или тоже спорами. Нити гриба, вырастающие из спор, оплетают соответствующую водоросль, если таковая встретится на их пути, и таким образом формируется новый лишайник. При отсутствии водоросли гриб погибает. Водоросль же может существовать самостоятельно.

Роль в природе и практическое использование. Поселяясь на бесплодных горных породах, лишайники способствуют их выветриванию. Выделения лишайников растворяют не только известковые, но и кремнеземистые соединения. В трещинах и углублениях разрыхленной породы задерживаются пылеватые частицы, накапливается гумус. Первыми обычно поселяются накипные лишайники, вытесняемые более крупными листоватыми и кустистыми, затем мхи, травы и, наконец, мелкие кустарники. Лишайниковый покров тундр, мешая прогреванию почвы, поддерживает существование многолетне мерзлых пород («вечной мерзлоты»). В настоящее время при строительстве линий электропередач, газопроводов и

§ 2. ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ

Общая характеристика. Мхи – сравнительно просто организованные травянистые растения. Их более 30 000 видов. Распространены в основном в умеренных и холодных климатических условиях в зоне тундры и в лесной зоне. *От остальных высших растений они резко отличаются преобладанием в цикле развития гаметофита.* Он расчленен на стебель и листья, корней нет, их заменяют ризоиды. Ризоиды – это одноклеточные или многоклеточные волоски, развивающиеся как выросты из внешнего слоя клеток стебля. Они выполняют функцию корней, поглощая воду и минеральные вещества из почвы и закрепляя в ней растение. От корней ризоиды отличаются по своему строению: они состоят из одинаковых клеток, не имеют проводящей ткани. Имея такое строение, ризоиды не могут обеспечить почвенное питание крупного растения.

Спорофит самостоятельно не существует, развивается и всегда находится на гаметофите, получая от него воду и питательные вещества. Спорофит представляет собой коробочку (где развивается спорангий) на ножке, связывающей ее с гаметофитом. Преобладание гаплоидного многолетнего самостоятельно живущего гаметофита над диплоидным однолетним паразитирующим на нем спорофитом здесь очевидно.

Моховидные – древняя группа, связанная своим происхождением с водорослями. Ископаемые остатки их известны начиная с карбона. Различают зеленые и сфагновые мхи.

Зеленые мхи. В сырых лесах под пологом ели или сосны мхи часто образуют сплошной зеленый ковер. Один из самых распространенных мхов – кукушкин лен. Его прямостоячие коричневато-зеленые неветвистые стебли высотой 15–20 см густо покрыты жесткими острыми листьями. От подземной части стебля отходят ризоиды. Внутреннее строение довольно сложное (рис. 29, *А*).

Гаметофит кукушкина льна – раздельнополое растение. На верхушке мужских особей развиваются антеридии, окруженные красно-бурыми листьями, на верхушках женских особей – архегонии. Оплодотворение осуществляется подвижными двужгутиковыми сперматозоидами, которые во время дождя или при сильной росе, активно двигаясь в воде, проникают к яйцеклеткам и сливаются с ними. Из зиготы здесь же на верхушке женского геме-

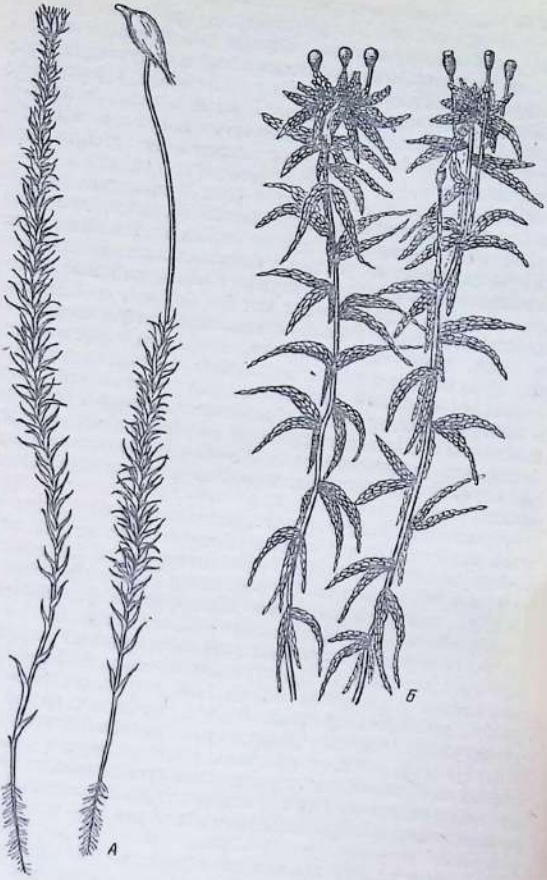


Рис. 29. Мхи: *А* – кукушкин лен; *Б* – сфагнум

тофита вырастает спорофит, имеющий вид коробочки на длинной ножке. Коробочка снаружи прикрыта колпачком – остатком архегония. Внутри коробочки – спорангий, где после мейотического деления образуются споры. После созревания спор колпачок, а затем и крышечка отпадают и споры высыпаются через отверстия на верхушке коробочки. Споры разносятся ветром и в благоприятных условиях из них вырастают стебли мха с листьями.

Сфагновые мхи. На болотах растут преимущественно белые, или сфагновые, мхи (рис. 29, *Б*). Строение сфагновых мхов отличается рядом особенностей. Ветвистые стебельки сфагнума усажены мелкими листьями. Короткие веточки скучены на верхушке стебля, длинные свешиваются вдоль него, образуя как бы фитиль, по которому поднимается вода. Ризоидов нет, сфагнум поглощает воду всей своей поверхностью. Беловатый цвет сухого сфагнума связан с тем, что его стебель покрыт крупными мертвыми пустыми клетками, заполненными воздухом. В листьях находятся такие же клетки-«бочки». Во время дождя они впитывают огромное количество воды, отчего масса мха увеличивается в 30–40 раз. Поэтому земли, где поселяются эти мхи, переувлажняются и заболачиваются.

Архегонии и антеридии сфагновых мхов располагаются на боковых веточках и имеют типичное для мохообразных строение. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается спорофит. Он состоит из шарообразной коробочки и короткой ножки. В коробочке формируются споры, из которых вырастают новые растения.

Обычно сфагнум густым ковром покрывает торфяное болото. Стебельки мха растут верхушками, нижние части постепенно отмирают и медленно разлагаются при малом доступе кислорода. В слое торфа постоянно поддерживается низкая температура, развивается высокая кислотность, поэтому процессы гниения идут очень медленно, что способствует длительному сохранению растительных остатков. Так образуется торф. Сфагновый торф накапливается очень медленно: слой в 1 м – за 1000 лет и более.

Торф используется как топливо и, что более перспективно, в качестве ценного химического сырья. При сухой перегонке торфа получают воск, парафин, фенолы, уксусную кислоту и другие ценные вещества. Используется торф и в качестве хорошего удобрения. По запасам тор-

фа наша страна занимает первое место в мире. Площадь торфяных болот в СССР составляет свыше 150 млн. га. Хотя торф и служит ценным сырьем, но заболачивание обширных территорий, вызываемое мхами (особенно сфагновыми), – явление отрицательное, так как препятствует росту и возобновлению лесов и делает невозможным сельскохозяйственное освоение угодий.

§ 3. ГРУППА ОТДЕЛОВ ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ

Древнейшими и наиболее примитивными наземными растениями – предками папоротникообразных – являются **псилофиты**, возникшие в силуре и вымершие в девоне. Псилофиты дали начало *плаунам*, *хвощам* и *папоротникам*.

В *жизненном цикле папоротникообразных преобладает диплоидное бесполое поколение – спорофит*, который представляет собой крупное многолетнее растение. Его корни, стебли и листья имеют довольно сложное внутреннее строение. Есть настоящие проводящие пучки из ксилемы и флоэмы. У некоторых видов есть камбий, и они способны ко вторичному утолщению.

На спорофите в спорангиях после мейотического деления образуются споры. Из споры развивается гаплоидный гаметофит (половое поколение). Его называют заростком. Строение заростка гораздо проще, чем у спорофита. Зароток имеет вид небольшой пластинки или клубенька без дифференциации на органы. Размер его не превышает нескольких сантиметров. На одном или на разных гаметофитах образуются антеридии и архегонии. Оплодотворение совершается сперматозоидами и из диплоидной зиготы развивается новый спорофит. Хотя большинство папоротникообразных – сухопутные растения, оплодотворение у них возможно только в присутствии воды, благодаря которой сперматозоиды подплывают к яйцеклетке.

Папоротники. Ныне живущих папоротников насчитывается около 10 тыс. видов. Они распространены по всему земному шару, преимущественно в условиях высокой влажности. В нашей стране папоротники – это многолетние корневищные травы (орляк, страусово перо и др.). В тропической Азии, Австралии и Южной Америке кроме разнообразнейших травянистых встречаются древовидные папоротники с высокими прямыми стволами и веером перистых листьев на вершине. На нижней сто-

го развития наземных животных. Практическое значение этих вымерших представителей несравнимо с той незначительной ролью, которую ныне играет их потомство.

Залежи каменного угля, образованные древними папоротникообразными, имеют огромное народнохозяйственное значение.

§ 4. ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ

Общая характеристика. Главная особенность голосеменных растений – размножение с помощью семян. Семена развиваются из семязачатков (семяпочек) и лежат открыто (голо) на чешуях женских шишек. Отсюда и название – голосеменные растения.

Семя – новый орган, служащий для размножения растений. Оно образуется и развивается на родительском растении, получая от него питательные вещества. Семя содержит зародыш и запас питательных веществ, используемых при прорастании, оно защищено кожурой. Споровые растения размножаются одноклеточными спорами, очень мелкими и слабыми носителями жизни. Семенные растения (голо- и покрытосеменные) размножаются семенами, способными хорошо переносить неблагоприятные условия. Возникновение семян является дальнейшим приспособлением к сухопутному образу жизни, большим шагом вперед на пути эволюции растений.

Вторая важная особенность семенных растений – полная независимость процесса оплодотворения от присутствия воды благодаря появлению *пыльцевой трубки*, по которой мужская гамета движется к женской. Оплодотворению предшествует опыление – перенос по воздуху пыльцы, в которой развиваются спермии, к семязачаткам, где формируются яйцеклетки. Успешным завоеванием суши семенные растения в значительной мере обязаны этим двум ароморфозам – семени и пыльцевой трубке, определившим редукцию полового поколения (гаплоидного гаметофита) при дальнейшем совершенствовании бесполого поколения (диплоидного спорофита).

Голосеменные в своем происхождении связаны с папоротникообразными. Они появились в палеозое (девон), а расцвета достигли в конце палеозойской и в мезозойской эрах. С мелового периода, после быстрого разви-

тия покрытосеменных, началось вымирание большинства видов.

В настоящее время насчитывается около 700 видов голосеменных растений – деревьев и кустарников (трав нет). Большинство голосеменных (около 550 видов) составляют хвойные, имеющие игловидные (хвою) или чешуйчатые многолетние (за исключением лиственницы) листья. Сосна, ель, пихта, лиственница образуют леса на больших пространствах лесной зоны Евразии и Северной Америки. В нашей стране хвойные леса занимают большую часть всех лесных угодий. В связи с этим ясно, как велико их народнохозяйственное значение. Хвойные леса определяют ландшафт огромных территорий, служат средой обитания ценных животных и птиц, играют важную водоохранную роль. Хвойные являются основным строительным материалом и топливом, обеспечивают наше хозяйство огромным количеством веществ, применяемых во всех сферах деятельности человека (смолы, эфирные масла, лекарственные средства и т. д.), используются как декоративные и полезащитные (на песках) растения.

Строение и размножение голосеменных рассмотрим на примере сосны. *Сосна* – одна из основных лесообразующих пород лесной зоны. Сосновые леса встречаются в самых разнообразных условиях: на сухих песчаных почвах, в сырых заболоченных местах, на мелах. У сосны мощно развита стержневая корневая система, поэтому она может извлекать воду и минеральные вещества из глубоких слоев почвы и выдерживать самые сильные ветры. На песке у сосны, помимо глубоко уходящих корней, развиваются многочисленные поверхностные корни, позволяющие ей максимально использовать влагу дождей. Это качество делает ее особенно ценной для закрепления подвижных песков. На болотистых почвах сосна имеет только поверхностные корни. Сосна – светолюбивое растение. В лесу сосны вырастают прямыми и стройными, так как боковые ветви, затеняемые соседними деревьями, рано отмирают. В хороших условиях сосна достигает 35–40 м высоты и живет до 150–800 лет.

Ствол покрыт чешуйчатой коркой, под которой находятся слаборазвитая кора (флоэма), камбиальное кольцо и мощная древесина. Сердцевина почти не выражена. В древесине хорошо заметны годичные кольца. Древесина устроена проще, чем у покрытосеменных растений,

и состоит в основном из трахеид. Древесина и кора пронизаны многочисленными сердцевинными лучами и смоляными ходами. Игловидные листья сосны лесной – хвоинки – собраны по две, они функционируют 2–3 года. Дерево сосны представляет собой спорофит. Размножается семенами. Вегетативное размножение отсутствует. В лесу сосна начинает давать семена с 40 лет, при свободном стоянии – с 15–30 лет. Это однодомное, разноспоровое растение. Весной на молодых побегах появляются шишки. В основании одних побегов собраны мужские шишки, на верхушках других расположены 1–2 женские. На чешуях мужских шишек развиваются по два пыльника (микроспорангия). В них в результате мейотического деления образуются гаплоидные микроспоры. Каждая микроспора, не покидая пыльника, прорастает в мужской гаметофит – пылинку (пыльцу). Пылинка имеет два воздушных пузырька, что облегчает ее перенос ветром.

На верхней стороне чешуй женских шишек находятся по два семязачатка (видоизмененных мегаспорангия). В каждом из них в результате мейотического деления образуются четыре мегаспоры. Одна из них прорастает в женский гаметофит с двумя архегониями, три остальные отмирают. Для того чтобы семязачаток развился в семя, сначала должно произойти опыление, а затем оплодотворение. При опылении пыльца попадает на семязачатки, расположенные открыто на женской шишке. Шишка зеленеет, чешуи разрастаются, деревенеют и плотно смыкаются. Пыльца же остается в состоянии покоя до следующего лета, когда она начинает прорастать. Образуется пыльцевая трубка, которая доносит спермии до архегониев, где один из них сливается с яйцеклеткой. Из зиготы развивается зародыш. Весь семязачаток превращается в семя. Зародыш погружен в ткань женского гаметофита, которая к этому времени накапливает запасные питательные вещества. Ее называют первичным эндоспермом. Семя одето твердой деревянистой кожурой, под ней – тонкой пленчатой. Кожура и пленка образовались из тканей семязачатка, они диплоидны. Эндосперм (вегетативная часть гаметофита) гаплоидный, а зародыш (новое поколение сопрофита) имеет диплоидный набор хромосом. Семя сосны лесной снабжено легким крылышком.

Семена созревают через 1,5 года после опыления. К этому времени шишки из зеленых становятся бурыми,

в конце зимы в солнечные дни чешуи раздвигаются, и семена высыпаются. Благодаря крылышкам они разносятся ветром на большие расстояния (рис. 31).

Сосна широко используется: она дает ценную древесину; при подсочке из ствола собирают живицу (раствор смолы в эфирных маслах), из которой получают скипидар и канифоль; из охвоенных веток – витамин С и хвойный экстракт.

Крупные семена сосны сибирской (ее называют обычно кедром сибирским) – кедровые орешки – ценный пищевой продукт. Они содержат около 60% ценного масла, около 20% белка, 12% крахмала.

Ель – широко распространенное в СССР дерево. В отличие от сосны ель теневынослива. В Сибири вместе с пихтой ель образует темнохвойную тайгу. Ель – дерево с пирамидальной кроной, достигает 20–25 м в высоту и живет до 250–300 лет. Хвоя одиночная, короткая, жесткая, сохраняется на дереве 5–7 лет. Корни распо-

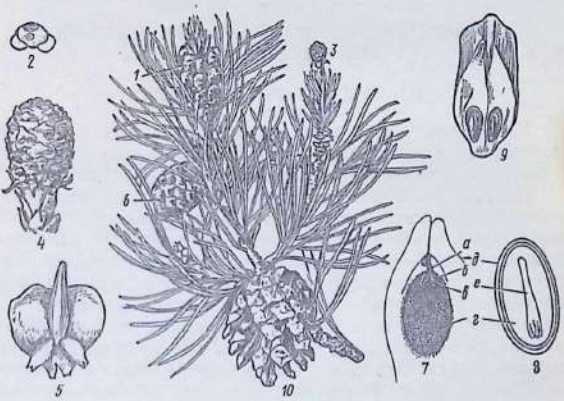


Рис. 31. Сосна лесная:

1 – мужские шишки, *2* – пыльца, *3*, *4* – женская шишка первого года жизни, *5* – семенная чешуя с семязачатками, *6* – женская шишка второго года жизни после опыления и оплодотворения, *7* – разрез семязачатка; оплодотворение (*а* – пыльцевая трубка со спермиями, *б* – архегоний, *в* – яйцеклетка, *г* – эндосперм); *8* – разрез семени (*д* – кожура семени, *е* – зародыш), *9* – семенная чешуя с семенами, *10* – зрелая женская шишка с высыпающимися семенами

ложены поверхностно, поэтому дерево подвержено ветровалам.

Ель дает ценную древесину для строительства, для производства бумаги, картона. Из нее получают ряд технических продуктов – смолу, скипидар, канифоль.

Лиственница. Широко распространена в СССР, особенно в Сибири. Лиственница – порода очень светолюбивая, поэтому лиственничные леса довольно разреженные, светлые. Дерево очень неприхотливо, растет на сухих песках, на каменистых щебневых почвах и в условиях заболачивания. Лиственница отличается большой холодостойкостью и на севере доходит до крайнего предела лесной растительности. Это единственная хвойная порода, ежегодно сбрасывающая хвою. Лиственница живет до 400–500 лет, достигая высоты 30 м и 2 м в диаметре. Она очень ценится из-за прочной древесины, которая практически не гниет. Поэтому ее без пропитки можно использовать на шпалы и телеграфные столбы, а также в судостроении и машиностроении.

ГЛАВА 19

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ (ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ)

§ 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Более половины всех известных видов растений, встречающихся в самых разнообразных условиях среды, относится к отделу Покрытосеменные (Цветковые).

Первые цветковые растения появились в конце юрского периода и уже к середине мелового периода, который характеризовался возрастающим иссушением климата, они завоевали сушу. Расцвет цветковых растений был определен рядом их структурно-физиологических особенностей: способностью переносить яркое освещение и сухость воздуха, высокой приспособленностью и выносливостью к различным климатическим и почвенным условиям, в том числе и к засоленности почв.

Среди покрытосеменных растений в отличие от голосеменных есть не только деревья и кустарники, но и очень много трав. Травы представляют собой более прогрессивную жизненную форму растений: в онтогенезе у них быстрее образуются семена, площадь питания для каждого растения сравнительно небольшая и др. Вегетативные органы цветковых растений достигают наиболь-

шей сложности и разнообразия. Цветковые обладают более совершенной проводящей системой, что обеспечивает лучшее водоснабжение растения. У них произошла и дальнейшая редукция гаметофита: женский гаметофит представлен зародышевым мешком, состоящим всего из восьми клеток, в то время как у голосеменных он состоит из многоклеточной ткани – первичного эндосперма. И главное – у покрытосеменных появился новый орган – цветок.

Цветок – орган семенного размножения растений. В нем происходят процессы опыления и оплодотворения. Опыление осуществляется не только с помощью ветра, как у голосеменных, но и насекомыми. Отличается и процесс оплодотворения. У цветковых появилось двойное оплодотворение, в результате которого в семени образуется диплоидный зародыш и триплоидный эндосперм. Семена в отличие от голосеменных расположены не открыто, а внутри завязи. Из завязи развивается плод, и семена оказываются скрытыми внутри плода, т. е. защищенными (покрытыми).

В жизни человека роль цветковых растений огромна. Они дают ему пищу, одежду, обеспечивают кормом животных, служат материалом для строительства жилищ и т. д.

§ 2. ТКАНИ

Ткани возникли у высших растений в связи с выходом их на сушу и наибольшей специализации достигли у цветковых.

Тканью называется группа клеток, сходных по происхождению, строению и приспособленных к выполнению одной или нескольких функций. Различают следующие ткани: образовательные, покровные, механические, проводящие, основные и выделительные.

Образовательные ткани. Из них возникают все остальные ткани. Клетки этих тканей живые, имеют очень тонкие стенки, густую цитоплазму со слабо развитыми вакуолями, относительно крупное ядро и способны многократно делиться путем митоза. Стенки клеток плотно сомкнуты, т. е. не разделены межклетниками. Весь зародыш растения на первых этапах развития состоит из образовательной ткани. По положению в теле растения различают верхушечные и боковые образовательные ткани. Верхушечные находятся на верхушках

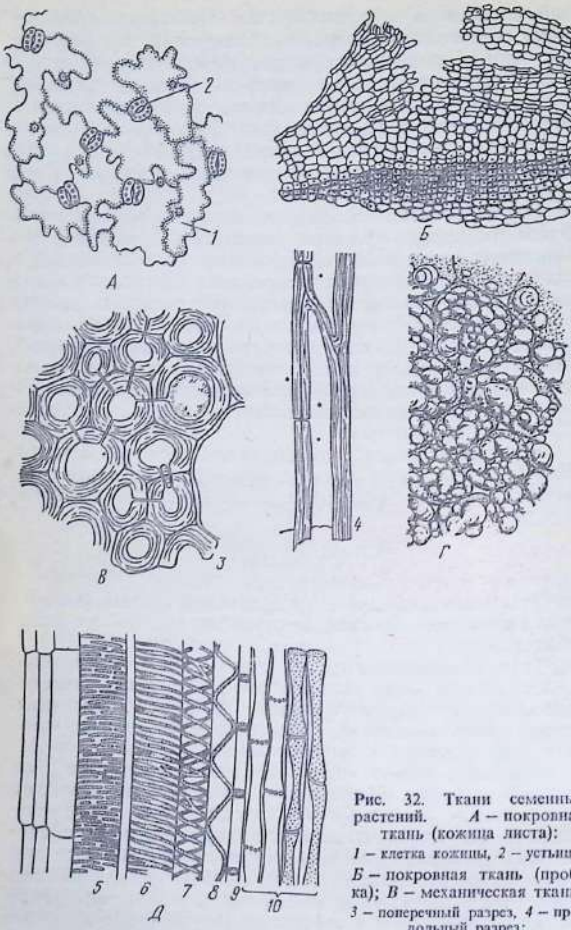


Рис. 32. Ткани семенных растений. *А* – покровная ткань (кожица листа): *1* – клетка кожицы, *2* – устьице; *Б* – покровная ткань (пробка); *В* – механическая ткань: *3* – поперечный разрез, *4* – продольный разрез; *Г* – запасающая ткань клубня картофеля; *Д* – проводящие ткани: *5–9* – сосуды, *10* – ситовидные трубки

корней и стеблей и обусловливают рост этих органов в длину. Боковые (к ним относится камбий) обеспечивают рост стебля и корня в толщину.

Клетки образовательных тканей, дифференцируясь и специализируясь, превращаются в клетки других тканей (рис. 32).

Покровные ткани. Функция покровных тканей – защита растений от неблагоприятного влияния внешних условий: излишнего испарения, резких колебаний температуры, проникновения микроорганизмов, механических повреждений и т. д. Покровные ткани включают: 1) кожицу (эпидерму); 2) пробку; 3) покровный комплекс – корку.

Кожица (эпидерма) покрывает листья, части цветка и однолетние зеленые стебли. Клетки ее живые, плотно сомкнутые, с утолщенными наружными стенками, обычно располагаются в один слой, образуя эластичный чехол, надежно защищающий органы растений. Снаружи клетки обычно покрыты кутикулой – пленкой жироподобного вещества кутина, вырабатываемого клетками кожицы. Толщина кутикулы у разных растений неодинакова.

Листья многих растений (злаки, эвкалипт) и плоды (слива, виноград) бывают покрыты сизоватым восковым налетом. Воск тоже вырабатывается клетками кожицы. На кожице нередко имеются многочисленные волоски, которые образуются в результате разрастания ее клеток. Они могут быть одноклеточными и многоклеточными, линейными и ветвистыми, живыми и мертвыми, простыми и железистыми. Все эти приспособления защищают растение от излишних потерь воды.

В эпидерме имеются устьица – отверстия, окаймленные двумя полулунными клетками. Их функция – регуляция газообмена и транспирации.

Пробка покрывает стебли и корни многолетних растений, которые нежная однослойная кожица не может достаточно хорошо защитить. Пробка обычно образуется под кожицей в результате деления лежащих под ней клеток или деления клеток самой кожицы. Пробка состоит из нескольких мертвых, плотно сомкнутых клеток с равномерно утолщенными стенками. Стенки клеток пропитаны особым жироподобным веществом – суберином и не пропускают воду и воздух, поэтому их цитоплазма и ядро отмирают. Пробка надежно предохраняет растения от неблагоприятных воздействий окружающей сре-

ды. Для газообмена и транспирации в пробке имеются особые образования – чечевички, заполненные рыхлой гигроскопичной тканью, состоящей из живых тонкостенных клеток.

Корка покрывает старые ветки, стволы и корни деревьев и кустарников. Образование ее связано с формированием пробки не только на поверхности органа, но и в более глубоких слоях. Глубже лежащая пробка изолирует наружные участки живых тканей, которые отмирают, так как к ним не поступают вода и питательные вещества. Таким образом, корка – это сложный комплекс, состоящий из слоев пробки, чередующихся со слоями других отмерших тканей. Для газообмена в корке имеются трещины, на дне которых находятся чечевички. Корка служит более надежной защитой растению, чем одна только пробка.

Механические ткани придают растению прочность. Их клетки отличаются сильным утолщением стенок. Растению приходится оказывать сопротивление ветру и дождю, выдерживать тяжесть ветвей и листьев. Механические ткани составляют как бы каркас растения. Наиболее важные механические ткани – *лубяные и древесные волокна*, представленные длинными клетками с равномерно утолщенными целлюлозными или одревеснев шими стенками.

Проводящие ткани служат для передвижения растворов веществ. От корней к другим органам подается вода с растворенными в ней минеральными солями – восходящий ток. Он идет по трахеидам и сосудам, состоящим из мертвых клеток с неравномерно утолщенными одревеснев шими стенками. *Трахеиды* – наиболее древние водопроводящие элементы. Для голосеменных характерны только трахеиды. Это вытянутая вдоль оси органа клетка с заостренными концами. В стенках клеток есть углубления – поры с замыкающей пленкой. Вода из одной трахеиды в другую передвигается, просачиваясь через замыкающие пленки путем осмоса. Поскольку замыкающие пленки препятствуют быстрому движению воды, ток ее по трахеидам довольно медленный. У покрытосеменных растений наряду с трахеидами имеются сосуды. *Сосуд* – это полая трубка, состоящая из нескольких клеток, расположенных в один ряд друг над другом, у которых на поперечных стенках образуются сквозные отверстия (перфорации) или эти стенки разрушаются полностью. По сосудам вода движется значительно бы-

стрее, чем по трахеидам. Сосуды – более совершенные, чем трахеиды, водопроводящие элементы.

От листьев органические вещества – продукты фотосинтеза – передвигаются ко всем остальным органам растений, образуя нисходящий ток, который идет по ситовидным трубкам. *Ситовидная трубка* образована живыми клетками, расположенными одна над другой; поперечные стенки между ними продырявлены в виде сита, сквозь которые проходят тяжи цитоплазмы. Ядра и некоторые другие органоиды в клетках ситовидных трубок разрушаются. Рядом с ситовидными трубками расположены живые клетки-спутницы, содержащие ядра.

Трахеиды и сосуды обычно окружены древесными волокнами; этот комплекс называют *древесиной (ксилемой)*. Ситовидные трубки с клетками-спутницами окружены лубяными волокнами – это комплекс *луб (флоэма)*.

Древесина и луб составляют еще более сложные группы, окруженные механической тканью, которые называются *сосудисто-волокнистыми пучками*. Пучки формируют сложную сеть, пронизывающую все органы растения и объединяющую их в единое целое.

Основная ткань (паренхима) занимает наибольший объем в растении, составляя основу органов. В нее погружены механические, проводящие и другие ткани. Это ткань живая. Она может выполнять и дополнительные функции, в связи с чем различают следующие ее виды: ассимиляционную, запасающую, водоносную и воздухоносную паренхиму.

Ассимиляционная паренхима выполняет функцию фотосинтеза. Она расположена непосредственно под кожицей в листьях, молодых зеленых стеблях и плодах. Клетки ее содержат большое число хлоропластов. При горизонтальной ориентации пластинки листа ассимиляционная паренхима дифференцирована на столбчатую и губчатую ткани.

Запасающая паренхима чаще всего состоит из тонкостенных клеток, которые заполнены крахмалом и другими углеводами, белками, жирами. Она хорошо развита в корнеплодах, клубнях, луковицах, плодах, семенах. У растений засушливых мест обитаний (кактусы и др.) образуется запасающая воду паренхима – водоносная.

Воздухоносная паренхима – рыхлая ткань из клеток с тонкими стенками, образующая крупные воздухоносные межклетники, которые сообщаются с наружной

атмосферой через устьица или чечевички. Воздух используется для дыхания. Эта ткань развита преимущественно у водных и болотных растений, испытывающих недостаток кислорода (например, в корнях риса).

Выделительные ткани делят на два вида: 1) ткани внутренней секреции – млечники, секретирующие млечный сок (латекс), смоляные ходы хвойных, эфирно-масличные ходы цитрусовых; 2) ткани наружной секреции – железистые волоски, нектарники, осмофоры (вырабатывают эфирные масла, придающие аромат цветкам).

Тело высших растений расчленено на вегетативные и генеративные органы. Вегетативные органы служат для поддержания индивидуальной жизни растения. Генеративные – для полового воспроизведения растений. У покрытосеменных растений – это цветок, плод, семя. Онтогенез растения начинается с семени.

§ 3. СЕМЯ

Семя возникло в результате длительного процесса эволюции растений как орган, наиболее надежно обеспечивающий их размножение и распространение.

Строение. Основная часть семени – *зародыш* будущего растения. Он состоит из *зачаточного стебелька*, на котором находятся *зачатки листьев, почечка* и *корешок*. Первые листья зародыша, обычно резко отличающиеся от последующих строением и функцией, называются *семядолями*. Растения, у которых в семени пара семядолей, относят к классу Двудольные (горох, подсолнечник, лен, конопля, капуста и др.). Если же в семени только одна семядоля, растения относят к классу Однодольные (ирис, лилия, рожь, пшеница и др.). Единственная семядоля зародыша злаков называется *щитком*.

В семени содержится необходимый для прорастания зародыша запас питательных веществ, который находится либо в самом зародыше в его семядолях (фасоль, тыква, редька), либо в специальной запасающей ткани семени – *эндосперме* (кукуруза, гречиха, морковь). Снаружи семя защищено *кожурой*, которая защищает его от высыхания и повреждений (рис. 33).

Запасные питательные вещества семян – крахмал, белки, жиры. В состав семян входят также минеральные вещества и вода. Воды в сухих семенах содержится 6–14%, минеральных веществ – 2–4%. В семенах обязательно присутствуют различные ферменты. С их

помощью запасные вещества семени преобразуются в усвояемую для формирующегося зародыша форму.

Условия прорастания семян. Для прорастания семян необходимы вода, воздух и тепло. Вода проникает под кожуру семени через маленькое отверстие – семявход, в результате чего семя набухает. Потребность в воде для набухания в первую очередь зависит от состава семян. Семена, богатые жирами, поглощают 30–40% воды от своей массы, богатые крахмалом – 50–70, семена с большим количеством белка – около 90% воды. Вода необходима также для растворения питательных веществ семени, которые потребляет растущий зародыш.

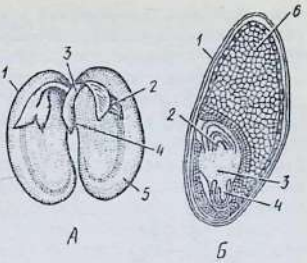


Рис. 33. Строение семени: *А* – семя фасоли; *Б* – зерновка пшеницы: *1* – кожура семени, *2* – почечка зародыша, *3* – стебелек, *4* – корешок, *5* – семядоли, *6* – эндосперм

Набухание семян сопровождается интенсивной деятельностью ферментов. В семенах запасные питательные вещества находятся в форме сложных органических соединений. Например, для того чтобы твердый полисахарид крахмал мог быть использован зародышем, необходим гидролиз его под влиянием фермента диастазы, который осахаривает крахмал до растворимого дисахарида мальтозы. Другие сложные вещества также расщепляются под действием соответствующих групп ферментов. При этом освобождается энергия, используемая в биохимических процессах проростка.

В период покоя дыхание семян очень слабое, но при прорастании резко усиливается: увеличивается потребность в кислороде и возрастает выделение CO_2. Семена могут прорасти только при определенной температуре: например, озимая рожь – при 2–4 °С, а семена огурца – при 15–16 °С. Требовательные к теплу растения высевают позже, когда почва достаточно прогреется.

При хранении семян надо иметь в виду, что во время дыхания выделяется тепло, поэтому сложенные толстым слоем сырые семена быстро разогреваются («сгорают»), причем их зародыши погибают и всхожесть теряется. Се-

мена убирают на хранение только сухими и хранят в сухих, хорошо проветриваемых помещениях при свободном и постоянном доступе воздуха.

Проростки. Молодые растеньица, которые развиваются из зародыша семени, называются проростками. Первое время проростки питаются запасными веществами, которые накоплены в семени. Если семядоли при прорастании выносятся над почвой, то такое прорастание называется надземным (например, огурец, тыква, фасоль, морковь). В том случае, когда семядоли остаются под землей, — прорастание подземное (горох, дуб, пшеница, ячмень). Глубина заделки семян в почву определяется агротехническими требованиями, в соответствии с которыми учитывается способ прорастания. На бóльшую глубину высевают семена с подземным прорастанием.

У проростков однодольных растений обычно образуется несколько корешков (у озимой пшеницы – 3, у яровой – 5). У проростков двудольных сначала, как правило, образуется один корешок, который потом ветвится.

§ 4. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ

Корень

Теофраст (IV в. до н. э.) различал в теле растений три основных вегетативных органа: корень, стебель и лист. Это подразделение сохраняется и в наше время, хотя морфологи считают более правильным говорить о двух органах – побеге и корне, так как побег (стебель с листьями) – производное одной верхушечной образовательной ткани (рис. 34). Корень – осевой орган, обладающий радиальной симметрией и длительным верхушечным ростом. На нем не развиваются листья, а верхушка защищена *корневым чехликом*. Основная функция корня – активное поглощение из почвы воды с растворенными в ней минеральными веществами. Кроме того, корень выполняет функцию закрепления растения в почве, служит вместилищем запасных питательных веществ, принимает участие в первичном синтезе некоторых органических веществ. У корнеотпрысковых растений корень выполняет функцию вегетативного размножения.

Типы корней и корневых систем. Корень, развивающийся из зародышевого корешка семени, называется *главным*; корни, возникающие на других органах растений

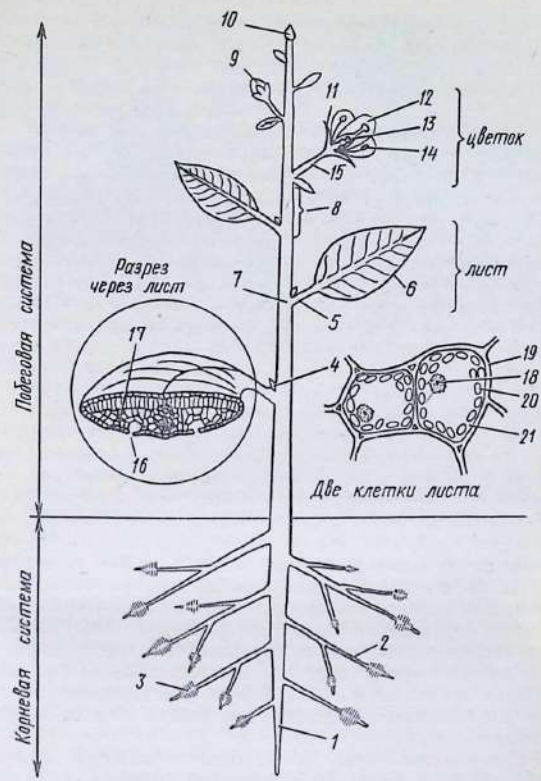


Рис. 34. Схема строения двудольного растения:
1 — главный корень, *2* — боковой корень, *3* — корневые волоски, *4* — верхушечная почка, *5* — пазушная почка, *6* — узел, *7* — междоузлие, *8* — листовая пластинка, *9* — черешок, *10* — цветочная почка, *11* — чашелистик, *12* — лепесток, *13* — пестик, *14* — тычинка, *15* — цветоножка, *16* — устьице, *17* — ассимиляционная ткань, *18* — ядро, *19* — клеточная стенка, *20* — хлоропласты, *21* — цитоплазма

(стебле, листе, цветке), называются *придаточными* (рис. 35). *Боковые* корни образуются на главном и придаточном корнях. В результате их дальнейшего ветвления

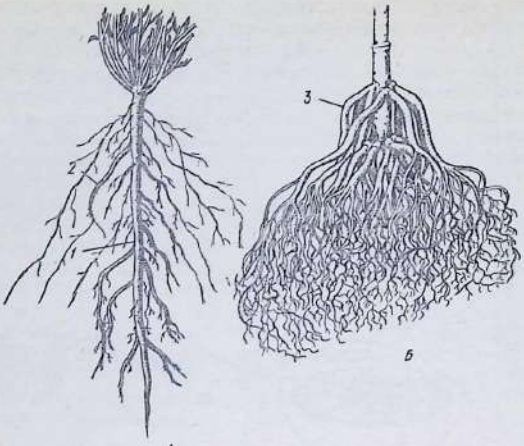


Рис. 35. Корневые системы. *А* – стержневая; *Б* – мочковатая: *1* – главный корень, *2* – боковые корни, *3* – придаточные корни

появляются боковые корни более высоких порядков. Главный корень обладает положительным геотропизмом; под влиянием земного притяжения он углубляется в почву вертикально вниз. Для крупных боковых корней характерен поперечный геотропизм, т. е. под действием той же силы они растут почти горизонтально или под углом к поверхности почвы. Тонкие (всасывающие) корни геотропичностью не обладают и растут во всех направлениях.

Совокупность всех корней одного растения называется *корневой системой*. По происхождению корневые системы могут быть трех типов: 1) система главного корня состоит из главного корня, а также боковых корней второго и последующих порядков; 2) система придаточных корней состоит из придаточных корней и их боковых ответвлений; 3) смешанная корневая система состоит из системы главного корня и системы придаточных корней. По форме различают два типа корневых систем: *стержневую*, в которой главный корень сильно развит и четко выделяется среди остальных корней; *моч-*

коватую, в которой главный корень отсутствует или незаметен среди многочисленных придаточных корней (см. рис. 35). Стержневая корневая система характерна главным образом для двудольных растений, мочковатая – для большинства однодольных.

Мощность развития корневой системы. Корневая система многих растений развита сильнее их надземной части. Например, у кочанной капусты корневая система достигает глубины 1,5 м, а в диаметре – до 1,2 м. У люцерны серповидной корни проникают в почву на глубину свыше 2 м при высоте ее надземной части до 60 см; у бодяка – на глубину более 6 м при высоте надземной части 1 м; у верблюжьей колючки – на глубину до 20 м, в то время как надземная часть не превышает 50–60 см. Особенно большой длины достигают корни растений песков и скал, где они обеспечивают подачу воды из глубинных водоносных слоев.

Диаметр корневой системы плодовых деревьев в 2–5 раз превышает диаметр кроны. Длина всех корней одного растения культурного злака 500–600 м. Длина всех корневых волосков пшеницы около 20 км.

Внутреннее строение корня. Корень растет в длину благодаря делению клеток верхушечной образовательной ткани. Ее нежные клетки всегда прикрыты, словно наперстком, корневым чехликом. Он защищает верхушку корня от повреждения частицами почвы. Живые тонкостенные клетки чехлика непрерывно обновляются. По мере продвижения корня среди твердых частиц почвы с его поверхности слущиваются старые клетки, а на смену им формируются новые. Наружные клетки чехлика выделяют обильную слизь, которая снижает трение корня о частицы почвы и облегчает его продвижение. Возникшие из образовательной ткани клетки постепенно дифференцируются в различные ткани. Это позволяет выделить несколько зон растущего корня (рис. 36).

Зона деления находится под чехликом и представлена клетками верхушечной образовательной ткани. Ее длина около 1 мм. *Зона растяжения* располагается выше зоны деления. Здесь клетки интенсивно растут, вытягиваются вдоль оси корня и начинают дифференцироваться. Деление клеток почти отсутствует. Протяженность ее – несколько миллиметров. *Зона всасывания, или поглощения (зона корневых волосков)*, длиной до нескольких сантиметров начинается над зоной растяжения. Здесь отдельные клетки кожицы корня вытягиваются, образуя наружные

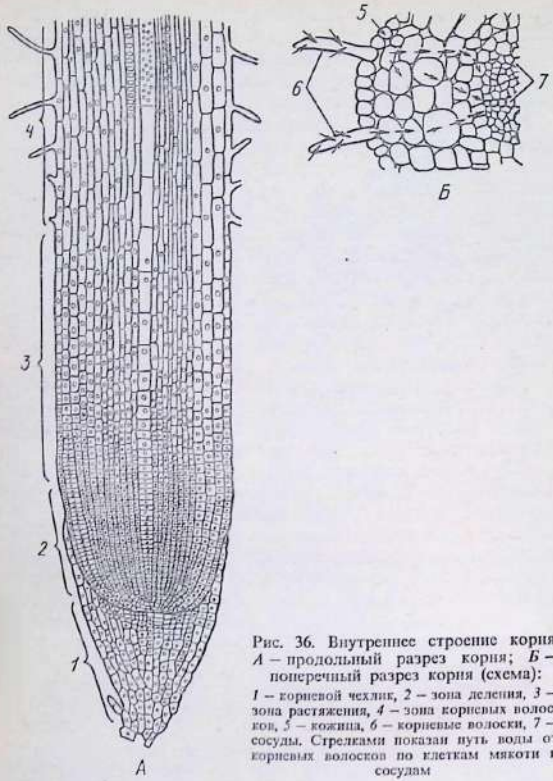


Рис. 36. Внутреннее строение корня. *А* – продольный разрез корня; *Б* – поперечный разрез корня (схема): *1* – корневой чехлик, *2* – зона деления, *3* – зона растяжения, *4* – зона корневых волосков, *5* – кожица, *6* – корневые волоски, *7* – сосуды. Стрелками показан путь воды от корневых волосков по клеткам мякоти и сосудам

выросты длиной от 1–2 до 20 мм – корневые волоски, которые в десятки раз увеличивают всасывающую поверхность корня. Корневые волоски недолговечны и по мере роста корня заменяются новыми. Таким образом, всасывающий аппарат корня соприкасается с новыми участками субстрата.

В зоне всасывания происходит специализация клеток. Под кожицей находится обширная зона первичной коры,

основную массу которой составляют живые клетки с тонкими стенками, вытянутые вдоль оси корня; между ними образуются межклетники, по которым циркулируют газы, необходимые для дыхания и поддержания интенсивного обмена веществ. Клетки коры корня участвуют в проведении растворов, поглощенных из почвы, синтезируют ряд веществ, накапливают запасные вещества. Под корой в центре корня находится центральный цилиндр, большую часть которого составляют проводящие ткани. По сосудам снизу вверх передвигается вода с растворенными в ней минеральными солями, а сверху вниз по ситовидным трубкам – растворы органических веществ, необходимых для роста корня.

Основные функции корня. Минеральное питание. Поглощение корнями воды и минеральных солей – наиболее важная их функция. Вода поглощается благодаря силе, представляющей собой разность между осмотическим и тургорным давлением, т. е. пассивно. Минеральные же вещества поглощаются растениями в результате активного всасывания. Растения способны не только всасывать минеральные соединения из почвенного раствора, но и активно растворять нерастворимые в воде соединения. Этому способствуют выделяемые растением органические кислоты – яблочная, лимонная, винная и др.

Наружная мембрана цитоплазмы клеток кожицы корня с корневыми волосками представляет собой полупроницаемую перепонку, проницаемую для почвенного раствора и почти непроницаемую для растворенных в клеточном соке веществ. Одностороннее прохождение растворов через полупроницаемые мембраны, отделяющие растворы разных концентраций, называется *осмосом*. Давление раствора клеточного сока, оказываемое на цитоплазму и стенки клетки, называется *осмотическим*. Ему противопоставляется давление растянувшейся клеточной стенки – *тургорное*. Интенсивность поглощения воды наружными клетками корня зависит от сосущей силы, с которой вода проникает внутрь вакуоли клетки. *Сосущая сила* – это разность между осмотическим и тургорным давлениями. У большинства растений концентрация веществ клеточного сока выше концентрации почвенного раствора. Передвижение почвенного раствора по клеткам коры корня связано с разностью их сосущей силы и идет от клеток с меньшей сосущей силой к клеткам с большей сосущей силой. В центре корня почвенные растворы попадают в сосуды. Главными движущими сила-

ми, побуждающими почвенный раствор подниматься вверх по сосудам корня и стебля, являются — испарение воды с поверхности листьев и корневое давление, при котором растворы с силой выталкиваются из других клеток корня в сосуды.

Физиологическая роль минеральных веществ, поглощаемых корневой системой из почвы, очень велика. Они представляют основу для синтеза сложных органических соединений, непосредственно влияют на обмен веществ в клетке, выполняют функцию катализаторов биохимических реакций и др.

Установлено, что нормальное развитие растений возможно только при наличии в субстрате трех неметаллов — азота, фосфора и серы и четырех металлов — калия, магния, кальция и железа. Каждый из этих элементов имеет индивидуальное значение и не может быть заменен другим. Их концентрация в растении составляет $10-10^{-2}\%$. Это макроэлементы. Для развития растений нужны также микроэлементы, концентрация которых в клетке составляет $10^{-3}-10^{-5}\%$. К ним относятся бор, кобальт, медь, цинк, марганец, молибден и др. Все эти элементы есть в почве. Однако с каждым урожаем уносится какое-то количество этих веществ, и почва постепенно истощается. Наиболее часто в почве не хватает азота, фосфора и калия. Запас необходимых элементов восполняется минеральными (сульфат аммония, мочевина, хлористый калий, суперфосфат, фосфоритная мука; калиевая, кальциевая и натриевая селитры и др.) и органическими (навоз, торф, торфокомпосты) удобрениями, которые в той или иной форме (порошок, жидкая подкормка) применяют в разные сроки в зависимости от типа почвы, ее плодородия и потребностей растения. Например, азотсодержащие удобрения способствуют росту растений, поэтому их вносят перед посевом или в начале лета. Ко времени формирования плодов растениям требуется больше фосфора и калия.

Плодородные черноземы с толстым слоем перегноя (до 1 м) меньше всего нуждаются в удобрениях. Подзолистые почвы содержат в среднем 15 см перегноя и еще больше бедны перегноем глинистые и песчаные почвы. Их необходимо улучшать внесением удобрений, вводить севообороты с бобовыми растениями, известковать и т. д.

Корни, как и другие органы, дышат. Чтобы к ним постоянно поступал воздух, необходимо рыхление почвы.

Особенно страдают от недостатка воздуха растения на тяжелых глинистых и заболоченных почвах.

Одно из важнейших условий получения гарантированных урожаев – влагообеспеченность корней растений. При недостаточном количестве осадков применяют орошение, искусственный полив, сохраняют влагу мульчированием.

Видоизменение корней связано с выполнением дополнительной функции накопления запасных питательных веществ – крахмала, сахаров и других веществ. При этом корни разрастаются, становятся толстыми, мясистыми. Утолщенный запасающий главный корень называется *корнеплодом* (морковь, петрушка, сельдерей, репа, редька, редис, свекла). Видоизмененные мясистые боковые или придаточные корни называются *корневыми клубнями* или *корневыми шишками* (георгин, батат и др.).

Втягивающие корни развиваются у многих луковичных и корневищных растений. У основания таких корней образуются складки и морщинки, за счет чего корень укорачивается на 10–70% от первоначальной длины. Укорочение корня приводит к втягиванию в почву побегов на необходимую глубину. *Воздушные корни* образуются у многих тропических эпифитов – растений, живущих на ветвях деревьев, которые используют их в качестве подставки для поднятия к свету (орхидные, папоротники). Такие корни способны поглощать влагу из воздуха и могут выполнять функцию фотосинтеза. *Корни-присоски* развиваются у растений-паразитов (омела, повилика). Они выделяют органические вещества, растворяющие поверхностные ткани растения-хозяина. Вслед за этим проводящие системы обоих растений объединяются.

Корни многих растений вступают с почвенными грибами в симбиоз, образуя *микоризу (грибокорень)*. В тканях корней бобовых растений поселяются клубеньковые бактерии – нитрификаторы, способные превращать атмосферный азот в соединения, усваиваемые растением.

Вегетативное размножение при помощи корней происходит у корнеотпрысковых растений. На корнях образуются придаточные почки, из которых развиваются надземные побеги – корневые отпрыски (осина, тополь, ивы, белая акация, сирень, малина, вишня, слива, иван-чай, хрен и др.). Среди корнеотпрысковых растений много трудноискореняемых сорняков (осот полевой, бодяк розовый, горчак ползучий, льнянка обыкновенная,

осины – выемчатый, лист сирени – цельнокрайний. Листовые пластинки в разных направлениях пронизаны жилками, которые представляют собой сосудисто-волокнистые пучки и придают листу прочность. У листьев двудольных растений жилкование перистое или пальчатое. У листьев однодольных жилки располагаются параллельно друг другу или дуговидно. Крупные жилки соединены между собой мелкими, образующими сеть.

Листья, имеющие одну листовую пластинку, опадающую осенью целиком, называют *простыми*, хотя нередко их форма далеко не проста (картофель, дуб, морковь и т. д.). Если лист осенью отмирает, распадаясь на отдельные части, его называют *сложным* (рябина, желтая акация, земляника, люпин, горох, каштан). Сложный лист состоит из нескольких листочков. Если они соединяются с черешком в одной точке, то это пальчатосложный лист (люпин, каштан). Если листочки прикрепляются по всей длине черешка – перистосложный. Различают листья двух типов: парноперистые, если лист заканчивается парой листочков, как у гороха, и непарноперистые, если лист заканчивается одним листочком, как у шиповника.

Листорасположением называется порядок расположения листьев на стебле. При очередном листорасположении листья сидят на стебле по одному, чередуясь друг с другом, при супротивном – по два друг против друга, при мутовчатом – прикрепляются к стеблю пучками – мутовками.

Листья на стебле обычно расположены таким образом, что не затеняют друг друга, а образуют листовую мозаику. Мозаика хорошо выражена у вяза, клена остролистного, плюща, на розетках крестоцветных и сложноцветных. Движение листьев к свету обеспечивается неравномерным ростом черешков: затененная сторона растет интенсивнее, что и вызывает изгиб черешка и перемещение листовой пластинки. Общая площадь листьев во много раз превышает площадь, занимаемую самим растением. Так, листовая поверхность кукурузы на 1 га поля – 12 га, тимофеевки – 24, красного клевера и пшеницы – 25, картофеля – 40 га. Этот показатель обязательно учитывают в агротехнических рекомендациях по норме высева семян на гектар.

Внутреннее строение листа. Сверху и снизу лист покрыт *кожицей* (рис. 38). Среди ее бесцветных клеток, особенно с нижней стороны листа, расположены парные полукруглые *замыкающие клетки* устьиц с хлоропластами,

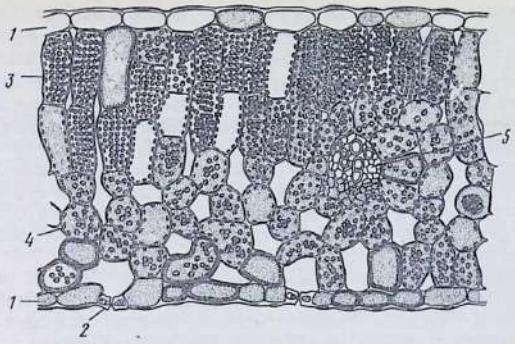


Рис. 38. Внутреннее строение листа:
1 – кожица, *2* – устьице, *3* – столбчатая ткань, *4* – губчатая ткань, *5* – жилка

между которыми имеется отверстие – *устьичная щель*. Замыкающие клетки и устьичная щель вместе составляют *устьице*. Устьиц очень много: на 1 мм^2 поверхности листа их приходится от 40 до 300. Через них осуществляются газообмен и транспирация. При достаточном количестве воды в почве устьица днем открыты, а ночью закрыты. Если же растение испытывает недостаток в воде, устьица закрыты и днем.

Между верхней и нижней кожицей заключена мякоть листа – *ассимиляционная ткань*, клетки которой имеют многочисленные хлоропласты. Именно они играют с новную роль в процессе фотосинтеза. Клетки этой тк по форме неодинаковы: ближе к верхней поверхно располагаются в один или несколько рядов вытяну клетки, прижатые друг к другу; они называются па садными и составляют *столбчатую ассимиляционну ткань*. К нижней кожице листа примыкает *губчатая ассимиляционная ткань*, состоящая из клеток неправильной формы с крупными межклетниками. По ним к клеткам ассимиляционной ткани через устьица проникает воздух, богатый CO_2, и выходит обогащенный кислородом. Излишки воды в виде пара по межклетникам удаляются через устьица в процессе транспирации. Приток воды к клеткам листа и отток органических веществ, образованных в процессе фотосинтеза, происходит по жилкам листа.

Строение листа зависит от условий произрастания растения. Листья растений увлажненных мест обычно крупные, с их поверхности испаряется много влаги. Листья растений сухих мест обитания невелики по размеру и имеют приспособления, уменьшающие испарение (восковой налет, густое опушение). Внутреннее строение листьев также отражает условия их жизни. У таких типичных степных и полустепных растений, как ковыли, устьица находятся на верхней стороне листа, а лист в условиях недостатка влаги способен свертываться в трубку, так что устьица оказываются внутри нее и испарение уменьшается.

Листья многих деревьев (дуб, яблоня, береза), развивающиеся в верхней части кроны на свету (световые листья), обладают более мощной столбчатой паренхимой, чем листья, расположенные в нижней части кроны.

Листопад. Каждой весной на большинстве деревьев и кустарников умеренных и холодных широт раскрываются почки и появляются молодые зеленые листья. К осени они обычно отмирают и опадают. В старых листьях накапливаются ненужные растению минеральные вещества – кристаллы щавелевокислого кальция, кремнезем и др. Ценные же вещества к моменту сбрасывания листьев оттекают в стебель. Растения, листья которых живут только один вегетационный сезон, называются листопадными (дуб, береза); растения, листья которых живут дольше и сменяются постепенно,– вечнозелеными (ель – 5–12 лет, сосна – 2 года, брусника – 2–4 года). Листопад – это приспособление растений к переживанию неблагоприятного зимнего периода, когда корни не могут всасывать из почвы воду. Перед листопадом листья становятся красными, желтыми, оранжевыми, что связано с разрушением хлорофилла, который в летнее время маскирует желтые и красные пигменты и окрашенный клеточный сок. В тропиках листья многих деревьев опадают вследствие чередования дождливого и засушливого сезонов.

Видоизменения листьев связаны с выполнением ими разнообразных функций, не свойственных подавляющему большинству листьев. Так, лист может быть местом отложения питательных веществ (мясистые чешуи и луковицы лука, тюльпана), запасать воду (столетник, агава), служить защитой от животных (колючки барбариса) или неблагоприятных факторов внешней среды (почечные чешуи), прикреплять растения к опоре (усики гороха),

играть роль ловчего аппарата (росянка, венерина мухоловка), быть органом вегетативного размножения (бегония и др.).

Стебель

Строение и функция стебля. Стебель – осевой вегетативный орган растения. Он имеет радиальную симметрию, по бокам в определенном порядке образует листья, а в пазухах их – почки, обладает неограниченным верхушечным ростом и отрицательным геотропизмом. Стебель выполняет многочисленные функции: служит для проведения растворов от корня к листьям и в обратном направлении, т. е. соединяет два полюса питания растения – корни и листья; выносит листья к свету; на нем развиваются цветки и плоды с семенами; служит вместилищем запасных питательных веществ (капуста кольраби); иногда он функционально заменяет листья (кактус); служит для защиты растения (колючка боярышника); для лазания (усики тыквы, винограда).

По очертанию в поперечном сечении стебли разнообразны: округлые (картофель, томаты, злаки) и многогранные (тыква, морковь), четырехгранные (шалфей, мята), трехгранные (осоки), плоские (опунция).

По направлению роста и расположению в пространстве различают стебли: прямостоячие – растут вверх перпендикулярно к поверхности земли (травянистый – подсолнечник, деревянистый – ствол березы, дуба и др.); стелющиеся – растут по поверхности почвы горизонтально (клюква, птичья гречиха); ползучие – стелющиеся стебли, укореняющиеся с помощью придаточных корней (земляника, гусиная лапка, клевер, лютик); лазающие – прикрепляются к опоре при помощи усиков (тыква, виноград, огурец, горох); вьющиеся – обвиваются вокруг опоры (плющ, вьюнок, гречиха, хмель).

По степени одревеснения различают стебли травянистые и деревянистые. Травянистый существует обычно один вегетационный период и отличается слабым утолщением; деревянистый – многолетний, утолщающийся неопределенно долго. В связи с типом стебля и внешним видом растения делят на деревянистые (деревья и кустарники) и травянистые жизненные формы (травы). Дерево – растение с одним многолетним одревеснеющим стеблем (стволом), на ветвях которого находятся почки возобновления. Кустарник – растение с несколькими многолетними одревеснеющими стеблями, несущи-

Древесина широко применяется в хозяйстве. Значительное количество ее используется в качестве топлива. Древесина – весьма распространенный материал и сырье для деревообрабатывающей промышленности. Из нее вырабатывают бумагу, картон, искусственные ткани, пластические материалы, получают спирт, синтетический каучук и др. Сухая перегонка древесины также дает разнообразные ценные продукты: метан, уксусную кислоту, ацетон, деготь.

Из стеблей травянистых растений – льна, конопли, джута получают волокна, состоящие из механической ткани. Эти волокна служат сырьем для текстильной промышленности. Стебли, в которых откладывается большое количество запасных питательных веществ, используют в пищу (капуста кольраби). Стебли сахарного тростника обеспечивают сахаром больше половины человечества. Стебли луговых трав входят в кормовой рацион животных.

Побег

Побегом называется стебель с расположенными на нем листьями и почками. Участки стебля, на которых развиваются листья, называют *узлами*, а участки стебля между двумя ближайшими узлами – *междоузлиями*. Угол между листом и находящимся выше междоузлием носит название пазухи листа. Здесь образуется пазушная почка. Побег состоит из повторяющихся участков – метамеров. Один метамер включает междоузлие, узел, лист и пазушную почку.

Почка. При прорастании семени побег развивается из почечки зародыша семени. У многолетних растений побегу дает начало почка. Почка – это зачаточный побег. Она состоит из укороченного стебля с тесно сближенными зачаточными листьями. На верхушке стебля находится конус нарастания, состоящий из образовательной ткани. За счет его деятельности происходит рост стебля в длину, образование листьев и пазушных почек. Снаружи почка защищена почечными чешуями, которые представляют собой видоизмененные нижние листья побега (рис. 40).

По расположению на побеге почки бывают верхушечными и боковыми. *Верхушечная почка* – это почка, находящаяся на верхушке побега, остальные почки – *боковые*. Их, в свою очередь, делят на пазушные и прида-

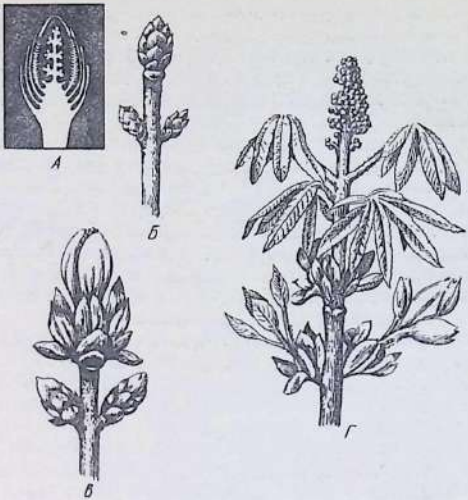


Рис. 40. Развитие побега из почки: *А* – цветочная почка в разрезе; *Б, В, Г* – развитие побегов из боковых и верхушечной почек

точные. *Пазушные почки* регулярно возникают в пазухах молодых листовых зачатков близ верхушки материнского побега. Их расположение точно соответствует листорасположению, поэтому зимой на стебле дерева или кустарника по почкам можно определить, как располагались листья. Боковые почки, которые развиваются вне пазухи на междоузлиях, корнях и листьях, называют *придаточными*. Они часто обеспечивают вегетативное размножение растений (см. «Корень»).

Придаточные почки на листьях нередко сразу развиваются в маленькие растеньица с придаточными корнями, которые отпадают от листа материнского растения и вырастают в новые особи. Эти почки называют *выводковыми* (бриофиллум, росянка). Они могут возникать в пазухе листа и видоизмениться в луковички (лилия тигровая) и клубеньки (горец живородящий).

Почки неодинаковы и по строению. У большинства растений средних широт они закрытые (защищенные),

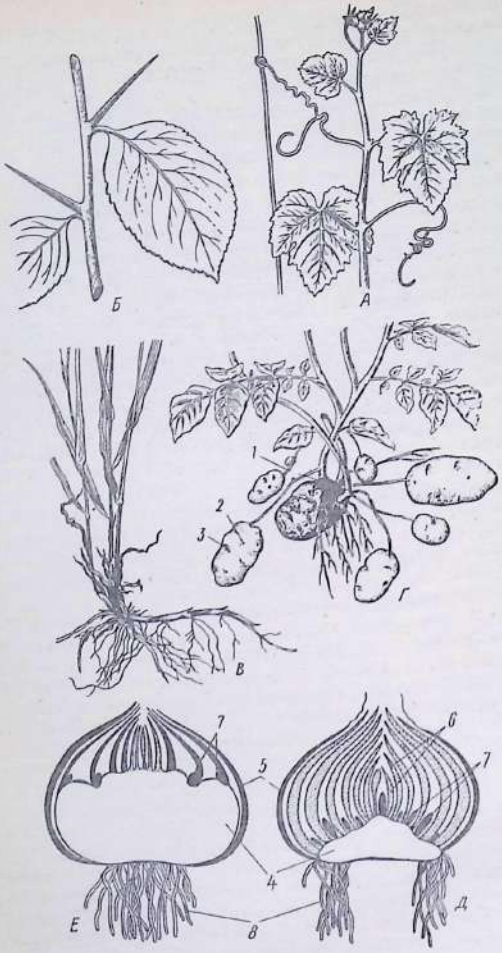

Б
А
1
2
3
Г
В
7
5
4
Е
В
6
7
Д

Рис. 41. Видоизменения побегов. *А* – усики винограда; *Б* – колючки боярышника; *В* – корневище пырея; *Г* – клубни картофеля; *Д* – луковица; *Е* – клубнелуковица:
1 – столон, *2* – клубень, *3* – глазок, *4* – укороченный стебель, *5* – сухие чешуи, *6* – сочные чешуи, *7* – почка, *8* – придаточные корни

осенью. Старые части корневища постепенно отмирают, связь между отдельными группами побегов нарушается, образуется несколько новых растений (пырей ползучий, мать-и-мачеха, сныть, ландыш, ирис, купена и др.).

Тонкие удлиненные подземные побеги, несущие на верхушке клубень или луковицу, называются *столонами*. *Клубень* – это побег с сильно утолщенным стеблем, в котором откладываются запасные питательные вещества. Клубни могут быть подземными и надземными. Подземные развиваются на столонах (картофель, земляная груша). На поверхности клубня картофеля расположены бровки – места прикрепления недоразвитых листьев, в пазухах которых находятся почки (глазки). Надземные клубни развиваются у капусты кольраби, некоторых орхидей.

Луковица – подземный побег с укороченным стеблем – донцем. От донца вниз отходят придаточные корни, а вверх – тесно сближенные сочные листья (луковичные чешуи), в которых откладываются запасные питательные вещества. В пазухах луковичных чешуй находятся почки, из которых формируются надземные побеги и новые луковицы. Наружные сухие чешуи защищают внутренние мясистые от высыхания и загнивания. Луковицы образуются у лука, чеснока, лилий и др.

Клубнелуковица внешне похожа на луковицу, но запасные питательные вещества откладываются в разросшейся стеблевой части, а чешуи у нее сухие (гладиолус, шафран) (см. рис. 41).

Вегетативное размножение растений

Вегетативное размножение растений заключается в образовании новых особей из вегетативных органов. В его основе лежит регенерация, т. е. способность растений восстанавливать весь организм из какой-либо части. Вегетативное размножение с помощью корневищ, клубней, луковиц и клубнелуковиц широко распространено в природе и часто используется в растениеводстве.

Луковицами в естественных условиях размножаются многие растения степей и полупустынь: лук, тюльпан, гиацинт, нарцисс, лилия, в сельскохозяйственной практике – овощные (лук, чеснок) и декоративные растения (тюльпан, нарцисс, амариллис, гиацинт). Гладиолусы размножают клубнелуковицами. Промышленное производство картофеля – важнейшего пищевого и технического растения – основано на использовании в качестве посадочного материала исключительно клубней.

Для вегетативного размножения служат также надземные ползучие побеги – *плети* и *усы*. Стелясь по поверхности земли, они укореняются и дают новые побеги. Междоузлия ползучих побегов отмирают, и новые растения теряют связь с материнскими. Так в природе и сельскохозяйственной практике размножаются костяника и земляника (клубника). Часто растения размножаются *корневой порослью*, образующейся из придаточных почек на корнях.

Человек широко использует способность растений к вегетативному размножению, часто прибегая к такому искусственному приему, как черенкование. *Черенками* называют отрезки побега, корня или листья. Побеговыми черенками размножают виноград, смородину, крыжовник, розы, гвоздику, герань; корневыми черенками – малину, вишню, сливу, рябину, черемуху, тополь, осину. Листовыми черенками, т. е. листьями или даже их кусочками, способны размножаться немногие растения – лимон, бегония, глоксиния, узумбарская фиалка (сенполия).

Некоторые растения плохо укореняются при отделении черенков от материнского растения. Их размножают *отводками*. Для этого ветви растений пригибают к земле и засыпают их, оставляя верхушки над землей. На засыпанном участке ветви развиваются придаточные корни. Укоренившийся побег отделяют от материанского растения и пересаживают на другое место. Так размножают крыжовник, виноград, шелковицу, фикус. В природе размножение отводками наблюдается у пихты.

Декоративные многолетние растения искусственно размножают *делением кустов* (пион, флокс, нивяник и др.).

Один из способов вегетативного размножения – *прививки*. Прививкой называют искусственное сращивание части (черенка, почки) одного растения с побегом другого растения. Растение, которое прививают, называют *привоем*, а то, к которому прививают, – подвоем. При-

вой не образует собственных корней, а получает воду и минеральные соли из корней подвоя; подвой же извлекает из привоя органические вещества. Прививки используют главным образом у плодовых деревьев, при этом признаки сорта материнского растения – привоя – сохраняются.

Успех прививки зависит от хорошего сращивания привоя и подвоя. На практике было выработано множество способов прививки: глазком, или окулировкой, копулировкой, прививкой в расщеп, прививкой сближением (рис. 42). Хорошо удаются прививки между сортами, хуже – между видами, еще труднее – между родами.

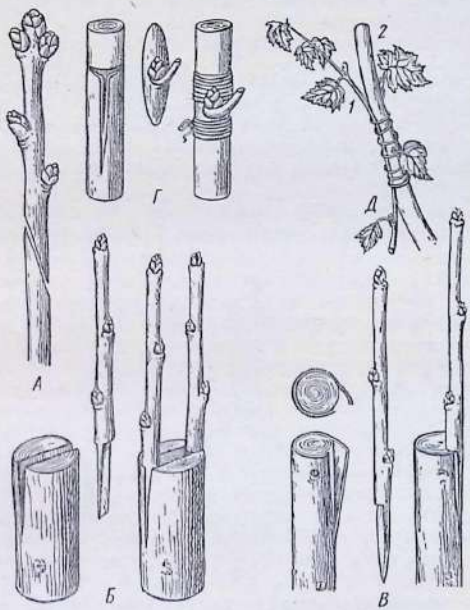


Рис. 42. Различные способы прививки. *А* – копулировка; *Б* – в расщеп; *В* – под кору; *Г* – окулировка «глазка»; *Д* – прививка сближением:
1 – привой, *2* – подвой

Удачны прививки между представителями семейств пасленовых (помидор, картофель, перец, табак и др.), тыквенных (арбуз, тыква, дыня, огурец и др.).

Таким образом, в природе широко распространено естественное вегетативное размножение, а искусственное используется в растениеводстве. При этом наследуются признаки материнского организма, что используют в практике сельского хозяйства для сохранения ценных сортов. Вегетативное размножение позволяет быстро получить большое количество посадочного материала и высокие урожаи.

§ 5. ЦВЕТОК И ПЛОД

Цветок

Строение цветка. Цветок покрытосеменных растений произошел из шишки голосеменных. Еще Гете определил цветок как видоизмененный листостебельный побег, приспособленный для размножения. Как бы ни было велико разнообразие цветков, сходство в их строении все же обнаруживается.

Рассмотрим цветок вишни (рис. 43). Он находится на коротком стебельке — цветоножке, которая, расширяясь,

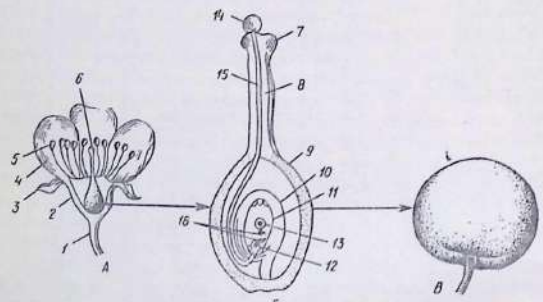


Рис. 43. Цветок, пестик и плод вишни. *А* — цветок в продольном разрезе; *Б* — пестик в продольном разрезе; *В* — плод:
1 — цветоножка, *2* — цветоложе, *3* — чашечка, *4* — венчик, *5* — тычинки, *6* — пестик, *7* — рыльце, *8* — столбик, *9* — завязь, *10* — семяпочка, *11* — зародышевый мешок, *12* — яйцеклетка, *13* — вторичная клетка, *14* — проросшая пылинка, *15* — пыльцевая трубка, *16* — спермии

образует *цветоложе*. На нем располагаются околоцветник, тычинки и пестик. *Околоцветник* – наружная часть цветка. Он состоит из листочков двух типов: наружные зеленые *чашелистики* образуют *чашечку*, внутренние нежные бело-розовые *лепестки* составляют *венчик*. Околоцветник, дифференцированный на чашечку и венчик, называют двойным. Он защищает внутренние части цветка и привлекает насекомых.

Внутри цветка, ближе к лепесткам, располагаются *тычинки*, состоящие из тонких *тычиночных нитей* и желтых *пыльников*, в которых образуется пыльца. В самом центре находится *пестик*, в котором можно выделить нижнюю расширенную часть – *завязь* и верхнюю суженную – *столбик*, верхушка которого заканчивается булавовидным утолщением – *рыльцем*. Разрезав завязь и рассмотрев ее в лупу, можно увидеть полость, а в ней семязачаток (семяпочку) – маленькое белое тельце. Завязь здесь верхняя (свободная), так как прирастает к цветоложу только своим основанием.

У многих растений, главным образом однодольных, все листочки околоцветника одинаковы, т. е. околоцветник не дифференцирован на чашечку и венчик. Такой околоцветник называют *простым*. У одних растений листочки простого околоцветника крупные и яркие, похожие на лепестки венчика, поэтому его называют *венчиковидным* (тюльпан, лилия, гладиолус, амариллис). У других они невзрачные, зеленые, похожие на чашелистики. Такой околоцветник называют *чашечковидным* (свекла, ямс).

На некоторых растениях, например огурце посевном, имеются два типа цветков. В одних есть тычинки, но нет пестика – это мужские цветки (тычиночные), дающие пыльцу. Их называют пустоцветами, так как они не образуют плода. В других цветках под околоцветником хорошо заметен крошечный огурчик – это завязь, она нижняя, так как срослась с разросшимся цветоложем. Тычинок в этом цветке нет. Такие цветки называются женскими (пестичными), из них образуются плоды.

Цветки с тычинками и пестиками называются *обоеполыми*, цветки только с тычинками или только с пестиками – *однополыми*. Если на одном растении есть мужские и женские однополые цветки, его называют *однодомным* (огурец посевной, тыква обыкновенная, кукуруза обыкновенная). Если мужские цветки располагаются на одном растении, а женские – на другом (как у конопли

посевной, ивы козьей, тополя пирамидального), то эти растения называют *двудомными*.

Разнообразие в строении цветка связано с возникшими в процессе эволюции различиями в способах опыления.

Соцветия. Есть растения, у которых цветки развиваются по одному на верхушках побегов или в пазухах листьев. Это одиночные цветки. У других растений цветки собраны в соцветия. Соцветия – это специализированный побег, который несет цветки и видоизмененные листья. Соцветия бывают простыми и сложными (рис. 44).

У подорожника большого многочисленные цветки сидят на длинном стебле. Они имеют очень короткие, едва заметные цветоножки. Это соцветие – *простой колос. В сложном колосе* пшеницы мягкой, ржи посевной на стебле (оси колоса) сидят небольшие колоски, состоящие из нескольких цветков.

Цветки черемухи обыкновенной, ландыша майского, капусты огородной образуют соцветие *кисть*. Отдельные цветки в кисти расположены на ясно заметных цветоножках, отходящих от длинного стебля. У первоцвета весеннего, вишни садовой, яблони домашней цветки собраны в соцветие *простой зонтик*. Цветоножки их расходятся от

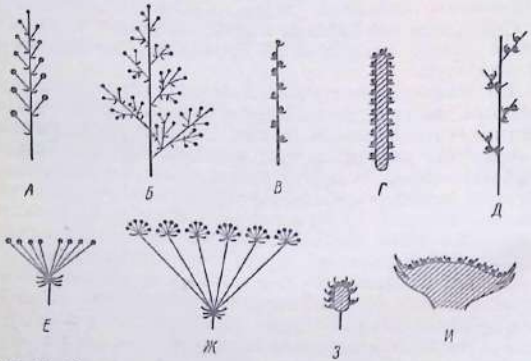


Рис. 44. Схемы соцветий. *А* – кисть; *Б* – метелка; *В* – простой колос; *Г* – початок; *Д* – сложный колос; *Е* – простой зонтик; *Ж* – сложный зонтик; *З* – головка; *И* – корзинка

верхушки стебля, как спицы зонтика. Морковь посевная, укроп огородный, петрушка огородная имеют соцветие сложный зонтик, состоящий из нескольких простых зонтиков. У одуванчика лекарственного, подсолнечника однолетнего, ромашки аптечной, мелкие цветки собраны в соцветие *корзинку*. В этом соцветии многочисленные мелкие цветки расположены на утолщенной расширенной части стебля. Снаружи соцветие защищено зелеными листьями – обверткой. Это соцветие похоже на один крупный цветок.

Биологическое значение соцветий у насекомоопыляемых растений заключается в том, что мелкие цветки, собранные в соцветие, хорошо заметны издали. Во многих соцветиях кроющие листья и прицветники ярко окрашены, благодаря чему все соцветие еще более заметно. У ветроопыляемых растений в соцветиях, находящихся обычно на концах ветвей и не прикрытых листьями, лучше происходит отдача и улавливание пыльцы, разносимой воздушными течениями.

Число цветков в соцветии варьирует от очень немногих до десятков тысяч (у некоторых пальм, агав и др.). Величина соцветий также очень различна: от 2–3 мм до 5 м в диаметре и 14 м длины.

Опыление, оплодотворение, образование семени

Опыление – это перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Перекрестное опыление – попадание пыльцы на рыльце пестика другого цветка – встречается в природе наиболее часто.

Пыльца может переноситься ветром, водой, насекомыми, птицами, но в основном – ветром и насекомыми.

Насекомоопыление. Приспособление цветка к опылению насекомыми привело к формированию ярких, хорошо заметных душистых цветков с нектарниками, вырабатывающими сладкую сахаристую жидкость. Привлеченные запахом или видом цветка, насекомые, доставая нектар из глубины цветка, задевают пылинки, и пыльца прилипает к их телу. Перелетев на другой цветок, насекомое часть пыльцы оставляет на поверхности липкого рыльца.

Ветроопыление. У цветков ветроопыляемых растений околоцветник плохо развит, невзрачный или совсем отсутствует; пыльца сухая и мелкая, образуется в большом количестве; рыльца пестиков, улавливающие пыльцу,

длинные, часто перистые. Цветки лишены запаха. Большинство ветроопыляемых растений образует более или менее густые заросли и цветет до появления листьев, что облегчает опыление (осина, береза повислая, орешник).

Самоопыление – перенос пыльцы на рыльце пестика того же самого цветка. Существует наряду с перекрестным опылением, но наблюдается реже. Встречается у многих сортов пшеницы, риса, овса, ячменя, гороха, фасоли, хлопчатника, т. е. главным образом у давно культивируемых растений. Самоопыление возможно лишь в обоеполых цветках и обычно происходит еще в бутонах, так что когда цветок раскроется, рыльце уже опылено своей пыльцой.

Перекрестное опыление дает обычно более выносливое потомство, так как, получая различные отцовские и материнские задатки, растения становятся более жизнеспособными и стойкими в естественном отборе. При самоопылении жизнеспособность более ограничена, поскольку и пыльца, и яйцеклетка образуются в одном цветке и развиваются в одних и тех же условиях. У перекрестноопыляемых растений при повторяющемся самоопылении в ряде поколений многие сорта и виды утрачивают ряд ценных качеств.

В процессе эволюции у растений выработались способы предотвращения самоопыления. К ним прежде всего относится однополовость (конопля посевная, осина, орешник), при которой возможно только перекрестное опыление. У растений с обоеполыми цветками пыльца и рыльце пестика могут созревать разновременно, что тоже исключает самоопыление (у растений семейства сложноцветные).

Широко распространена также самонесовместимость, когда при самоопылении пыльца не прорастает на рыльце или же рост пыльцевых трубок быстро прекращается, не достигнув завязи пестика (первоцвет весенний). Однако в тех случаях, когда перекрестное опыление не осуществилось (у сложноцветных), самоопыление нередко служит резервным способом опыления.

Искусственное опыление применяют главным образом для выведения новых сортов. В этом случае человек сам переносит пыльцу с тычинок на пестики цветков.

Оплодотворение. После процесса опыления, т. е. попадания пыльцы на рыльце пестика, должно произойти оплодотворение – слияние мужской и женской половых клеток (гамет), дающее начало новому организму. У раз-

ных растений между опылением и оплодотворением проходит разное время (от нескольких минут до нескольких месяцев).

Спермии – мужские гаметы – формируются в пыльцевых зернах пыльников тычинок. В типичном случае *пыльник* состоит из четырех гнезд, заполненных материнскими клетками спор. Эти клетки делятся мейозом, в результате чего из каждой развиваются четыре гаплоидные клетки – *микроспоры*. Затем гаплоидное ядро микроспоры делится митотически и образуется пыльцевое зерно (*пыльца*) – мужской гаметофит цветковых растений. Оно состоит из двух клеток: большой (вегетативной) и маленькой (генеративной), покрытых двойной оболочкой. Генеративная клетка вскоре делится митозом еще раз и формирует две мужские половые клетки без жгутиков – спермии.

Яйцеклетка – женская гамета – развивается в *зародышевом мешке* семязачатка, находящегося внутри завязи пестика. Пестик цветковых растений представляет собой новый орган, которого не было у растений других систематических групп. У голосеменных пыльца улавливается непосредственно семязачатком, а у покрытосеменных (цветковых) – рыльцем пестика. Закрытая завязь пестика защищает находящиеся в ней семязачатки, предохраняя их от неблагоприятных факторов среды. *Семязачаток (семяпочка)* – это видоизмененный мегаспорангий (нуцеллус), защищенный покровами.

В центральной части семязачатка одна из диплоидных клеток нуцеллуса делится мейозом, в результате чего возникают четыре гаплоидные клетки – мегаспоры. Три из них отмирают, а одна претерпевает трехкратное митотическое деление, образуя восемь гаплоидных ядер, находящихся в большой клетке, – это и есть зародышевой мешок, который является гаплоидным поколением – женским гаметофитом цветковых растений.

Пыльца, попавшая на рыльце пестика в результате опыления, удерживается на нем, так как его покровы имеют неровности и выступы, а на поверхности рыльца выделяется липкая жидкость. На рыльце пестика пыльца прорастает. Из вегетативной клетки развивается длинная *пыльцевая трубка*, которая по тканям столбика дорастает до завязи и далее до семяпочки. Из генеративной клетки к этому моменту образуются два спермия, которые спускаются в пыльцевую трубку.

Семяпочка одета особым покровом, в котором имеет-

ся небольшой канал – *пыльцевход*, в который и проникает пыльцевая трубка, несущая спермии. Самая крупная гаплоидная клетка зародышевого мешка – яйцеклетка – находится против пыльцевхода. В центре зародышевого мешка располагается еще одна очень важная клетка – центральная (диплоидная). Пыльцевая трубка через пыльцевход семяпочки входит в зародышевый мешок и лопается: один из спермиев сливается с яйцеклеткой, в результате чего возникает диплоидная зигота, а другой спермий – с центральной клеткой, образуя триплоидную клетку. Этот процесс называется *двойным оплодотворением* и был открыт С. Г. Навашиным в 1898 г.

Диплоидная зигота многократно делится путем митоза и из нее формируется диплоидный многоклеточный зародыш (спорофит). Триплоидная клетка тоже делится путем митоза, образуя множество клеток, в которых накапливаются запасы питательных веществ, необходимых для развития зародыша и будущего проростка. Эта триплоидная ткань называется *вторичным эндоспермом*.

Таким образом, в результате оплодотворения из яйцеклетки возникает зародыш, из центральной клетки – эндосперм, из семяпочки – семя, а завязь цветка разрастается и превращается в плод.

Плоды

После оплодотворения столбик пестика постепенно подсыхает, а к завязи притекают питательные вещества и она превращается в спелый плод. Из стенок завязи развивается околоплодник, который защищает семена от неблагоприятных воздействий. В образовании плода могут принимать участие и другие части цветка: разросшееся цветоложе, сросшиеся основания чашелистиков, лепестков и тычинок (цветочная трубка).

В зависимости от содержания воды в околоплоднике плоды делят на сухие и сочные, а по числу находящихся в них семян – на односеменные и многосеменные. Кроме того, плоды классифицируют по их происхождению. *Простой плод* – плод, развивающийся из цветка с одним пестиком. *Сборный (сложный)* плод формируется из цветка с несколькими пестиками. *Соплодие* образуется из соцветия при условии срастания в нем цветков.

Простые плоды. Многосеменные сухие плоды (боб, стручок, коробочка) при созревании вскрываются, чем обеспечивается лучшее разбрасывание семян. *Боб* – плод,

характерный для гороха огородного, фасоли обыкновенной, желтой акации; он вскрывается двумя створками, к стенкам которых прикреплены семена. *Стручок*, как и боб, вскрывается двумя створками, но между ними есть еще перегородка, которой нет у боба. Стручки имеются у капусты огородной, репы, редьки огородной. *Коробочкой* называют плоды мака снотворного, белены черной, дурмана вонючего, хлопчатника – упланда, льна обыкновенного. Вскрываются они разными способами (у мака – дырочками, у хлопчатника – растрескиванием створок).

Нераскрывающиеся односеменные сухие плоды (зерновки, семянки, орехи) рассеиваются целиком вместе с семенами. Их околоплодники разрываются лишь при прорастании семян.

У плода *зерновка* (растения семейства злаковых) околоплодник плотно срастается с кожурой семени. У *семянки* (подсолнечник однолетний, василек синий, одуванчик лекарственный) околоплодник не срастается с кожурой семени. Плоды орешника, желуди дуба обыкновенного называются *орехами*, у них стенки плода одревесневшие.

Костянка – сочный односеменной плод, характерный для вишни, сливы, персика, абрикоса, черемухи. Наружная часть околоплодника костянки – тонкая кожица, средняя часть – сочная мякоть, внутренняя – одревесневшая, образует косточку, в которой свободно лежит семя.

Сочные многосеменные плоды содержат несколько семян. Среди них различают ягоду, тыквину, померанец и яблоко.

Ягода – плод, в котором семена лежат внутри сочной мякоти (крыжовник, виноград, помидор, ландыш). *Тыквина* – плод, у которого наружный слой околоплодника деревянистый, а семена находятся в сочной мякоти (дыня, тыква, арбуз). *Померанец* характерен для лимона, апельсина, грейпфрута. *Яблоко* – плод, у которого сочная мякоть образована цветочной трубкой, а не завязью; семена лежат в пленчатых камерах (яблоня).

Сборные плоды. Сборная семянка свойственна землянике лесной, клубнике. На сочном разросшемся выпуклом цветоложе находятся многочисленные мелкие сухие плоды семянки. Сборный орешек – у розы собачьей (шиповника): внутри сочного разросшегося бокаловидного цветоложа лежит множество сухих плодов орешков.

Сборная костянка имеется у малины, ежевики. На

белом сухом разросшемся выпуклом коническом цветоложе расположены многочисленные сочные плоды костянки.

Соплодия. Соплодия сочные характерны для ананаса, туты (шелковицы); сухие – для свеклы, шпината.

Распространение плодов и семян происходит разными способами. На далекое расстояние при помощи ветра разносятся легкие плоды, снабженные волосистыми хохолками (одуванчик, ветла) или крыловидными придатками (ясень, береза, клен). Семена акации, гороха, капусты разбрасываются вследствие активного вскрывания плодов. Растения, семена и плоды которых обладают плавучестью, расселяются при помощи воды (кувшинка белая, осока пузырчатая, кокосовая пальма). Плоды и семена, съедобные или снабженные прицепками, распространяются животными; например, желуди и орехи заготавливаются ими с осени в укромных местах и, если остаются несъеденными, прорастают. Животные охотно поедают сочные плоды – землянику, малину, чернику, рябину. Семена этих плодов не перевариваются и вместе с экскрементами попадают в почву. К лапам, шерсти животных цепляются плоды череды трехраздельной, лопуха большого и переносятся на большие расстояния. Некоторые растения расселяются при помощи муравьев, которые поедают съедобные придатки семян (чистотел большой, перловник поникший). Сорные растения могут распространяться человеком. Плохая очистка посевного материала способствует расселению сорняков сельскохозяйственных культур.

В жизни человека плоды и семена имеют очень большое значение: их употребляют в пищу, они служат кормом для скота, их используют в промышленности и медицине. Ради получения плодов и семян человек выращивает зерновые культуры (хлебные злаки и зернобобовые), плодовые деревья и ягодные кустарники, а также овощные, технические, лекарственные, эфиромасличные и другие растения.

§ 6. КЛАССИФИКАЦИЯ ОТДЕЛА ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

Отдел Покрытосеменные включает более 200 000 видов. Его подразделяют на два класса: Двудольные и Однодольные. Основные различия между ними состоят в следующем.

Класс Двудольные	Класс Однодольные
Семя	
Зародыш с двумя семядолями	Зародыш с одной семядолей
Корень	
Стержневая корневая система	Мочковатая корневая система
Лист	
Простой или сложный	Простой
Цельнокрайний и надрезанный	Цельнокрайний
Жилкование сетчатое	Жилкование параллельное или дуговое
Цветок	
С пятью, реже четырьмя лепестками (долями околоцветника)	С шестью долями околоцветника

К двудольным растениям относится примерно $^2/_3$ цветковых растений. К этому классу принадлежат важнейшие плодовые и ягодные (яблоня, груша, виноград, малина, земляника), овощные (картофель, капуста, огурец, свекла), кормовые (клевер, люцерна), прядильные (лен, хлопчатник, конопля) и декоративные (роза, астра, георгина) растения.

Однодольные растения обеспечивают человека хлебом. К ним принадлежат возделываемые хлебные злаки (пшеница, рис, кукуруза, рожь), некоторые овощные (лук, чеснок), многие декоративные (лилия, гладиолус, ирис) растения. Основную биомассу сенокосов и пастбищ составляют дикорастущие злаки (тимофеевка, костер, райграс, полевица).

Класс Двудольные

Семейство Розоцветные насчитывает около 3000 видов, широко распространенных в диком виде на территории СССР и по всей умеренной зоне Северного полушария. Сюда относятся деревья, кустарники и многолетние травы с очередным расположением листьев – простых или сложных, с прилистниками. Многие виды – ценные плодовые и ягодные растения: яблоня домашняя, груша обыкновенная, вишня обыкновенная, слива домашняя, персик обыкновенный, абрикос обыкновенный, миндаль обыкновенный, айва обыкновенная, рябина обыкновенная, малина обыкновенная, ежевика, земляника культурная (клубника). Есть среди розоцветных декоративные (виды боярышника, шиповника, спиреи) и лекарственные (кровохлебка лекарственная, калган) растения.

Цветок розоцветных правильный, имеет пять лепестков и пять чашелистиков. Под чашечкой у многих есть еще и подчашие, которое образовано пятью зелеными листочками, снизу приросшими к чашечке. Околоцветник и тычинки прикреплены к краям разросшегося цветоложа. Пестики всегда находятся в центре плоского, выпуклого или бокаловидного цветоложа. Из каждого пестика образуется мелкий плодик, а из их совокупности в одном цветке – сборный плод. У малины и ежевики при формировании сборного плода цветоложе почти не изменяется, а у земляники лесной и клубники оно разрастается и становится сочным и красным.

В цветках других розоцветных (например, у вишни, сливы, персика, абрикоса) пестик только один с одним столбиком. У них образуется плод костянка. У яблони, груши, айвы, рябины пестик тоже один, но с пятью столбиками и нижней завязью, плод яблоко.

Яблоня домашняя – одно из самых распространенных культурных растений семейства Розоцветные. Число сортов превышает 1000. В СССР занимает больше половины всей площади садов. Это многолетнее листопадное дерево, живущее до 80 и более лет. Крона обычно широкая, раскидистая. Листья простые, крупные, опушенные волосками. Корни уходят в почву на глубину до 5 м.

Цветки распускаются весной из смешанных почек, которые расположены чаще всего на укороченных плодовых веточках. Из каждой почки вырастает побег с листьями и 3–8 цветками. Цветок имеет 5 зеленых чашелистиков, 5 крупных белых, снаружи розовых лепестков, в цветке 15–20 тычинок и один пестик. Перекрестное опыление осуществляется насекомыми. Самоопыления не происходит, так как в цветке раньше созревает пестик, а тычинки – позднее.

Семейство Бобовые включает около 12 тыс. видов. Это деревья и кустарники, однолетние и многолетние травы. Большинство травянистых сосредоточено в странах с умеренным и даже холодным климатом, в тропиках и субтропиках – деревья (сандаловое красное дерево, черное дерево) и кустарники.

Из пищевых бобовых (их называют зернобобовыми) возделываются горох огородный, фасоль обыкновенная, соя культурная, чечевица пищевая, русские бобы, нут культурный, арахис подземный (земляной орех) и некоторые другие. Клевер луговой, клевер ползучий, клевер розовый, клевер средний, люцерна посевная, горошек по-

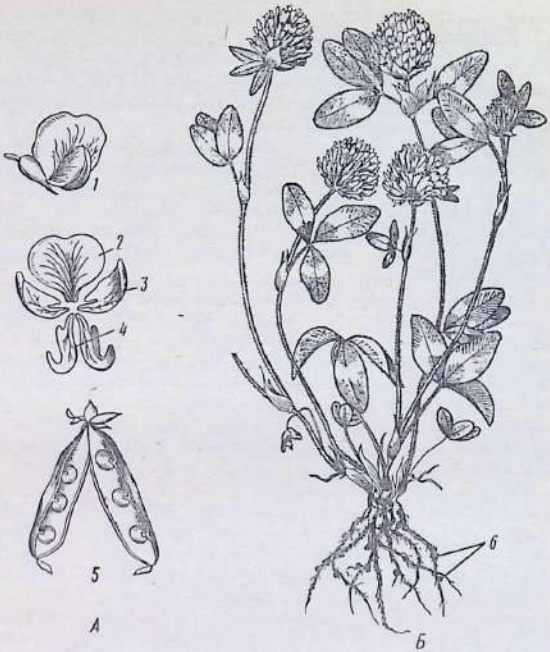


Рис. 45. Бобовые. *А* – горох; *Б* – клевер красный:
1 – цветок, *2* – парус, *3* – весла, *4* – лодочка, *5* – плод боб, *6* – клубеньки

севной, вика дают высококалорийный корм для сельскохозяйственных животных. Широко известны и декоративные бобовые: желтая акация, душистый горошек, на юге – белая акация и глициния китайская.

Много растений из этого семейства растет на лугах (виды клевера и донника, чина луговая), в лесах (горошек лесной), в степях и полупустынях (виды астрагала, верблюжья колючка, солодка обыкновенная). Плод – боб (рис. 45). Цветок бобовых имеет пятилепестковый двусторонне-симметричный венчик. Каждый из лепестков имеет свое название: верхний – парус, два боковых – вёсла,

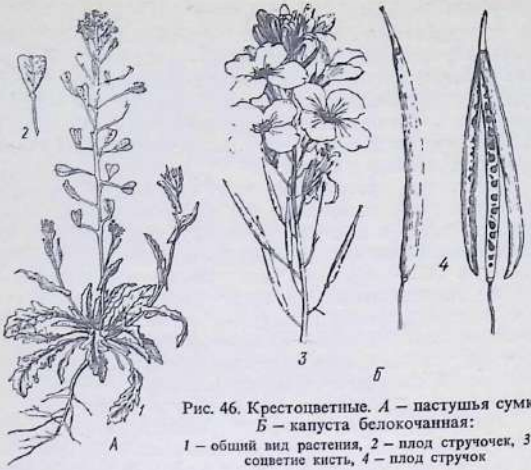


Рис. 46. Крестоцветные. *А* – пастушья сумка; *Б* – капуста белокочанная: *1* – общий вид растения, *2* – плод стручочек, *3* – соцветие кисть, *4* – плод стручок

турных сортов капусты – дикая капуста – растет по берегам Средиземного моря. Это небольшое растение с высоким стеблем и округлыми листьями. В результате многовекового искусственного отбора получены разные формы капусты, у которых в пищу используются листья, стебли, зачатки соцветий. Разновидность капусты огородной – капуста кочанная – двулетнее растение, образующее кочан белого цвета (белокочанные капусты) или фиолетового (краснокочанные). В первый год жизни из семян развиваются стержневой корень, укороченный стебель – кочерыга и крупные округлые листья, образующие кочан. Между листьями на стебле расположены небольшие боковые почки, а на верхушке – одна верхушечная. В белых, лишенных хлорофилла внутренних листьях кочана накапливаются запасные органические вещества, образованные в зеленых наружных листьях, и минеральные соли, поглощенные корнями. На второй год капуста цветет (соцветие – кисть) и образует плоды – стручки с семенами.

Кроме кочанных культивируют и другие разновидности капусты: однолетнюю цветную капусту, у которой

в пищу употребляют плотные белые соцветия с недоразвитыми цветками; брюссельскую капусту, выращиваемую ради маленьких кочанчиков, образующихся из боковых почек; капусту кольраби – ради толстого сочного надземного стебля; листовую капусту, которая не образует кочана, но имеет большую массу листьев, используемых как корм. В СССР наиболее распространены ранние и поздние сорта белокочанной капусты.

Семейство Пасленовые. К нему относится около 2500 видов, главным образом трав. Центр видового разнообразия – Южная Америка, где имеются также лазающие кустарники (рис. 47). Листья обычно простые, без прилистников. Цветки правильные, одиночные или собраны в соцветия. Цветок имеет чашечку из пяти сросшихся чашелистиков, венчик из пяти сросшихся лепестков (спайнолепестный), пять тычинок и один пестик. Плод – ягода и коробочка. Большинство представителей пасленовых содержит ядовитые алкалоиды (белена черная, дурман вонючий, табак настоящий, махорка). Некоторые ядовитые вещества, содержащиеся в таких растениях, как белладонна (красавка), белена черная, скополия кавказская, используют в медицине. Есть среди пасленовых и декоративные растения (табак душистый, петуния гибридная). Хорошо известны пасленовые, используемые человеком в пищу: картофель, помидор (томат) съедобный (культурный), баклажан синий, перец однолетний.

Картофель. Родина картофеля – Чилийские Анды и Перу. Европейцы не знали картофеля до 1556 г., т. е. до завоевания Южной Америки испанцами.

Картофель – важнейшая продовольственная, техническая и кормовая культура. Из клубней получают крахмал (его содержится до 25%), патоку, спирт и другие продукты.

В середине лета картофель зацветает, образуя соцветия с довольно крупными самоопыляемыми цветками. К осени возникают плоды – зеленовато-белые ягоды величиной чуть больше лесного ореха. Из семян вырастают новые растения, у которых в первый год жизни в почве на верхушке столонов развиваются мелкие клубни величиной не более голубиного яйца. Поэтому картофель размножают вегетативным способом – клубнями, а семенами – только при выведении новых сортов.

Помидор съедобный. Родина – Южная Америка, откуда он был завезен в Западную Европу, а в 1850 г. – в

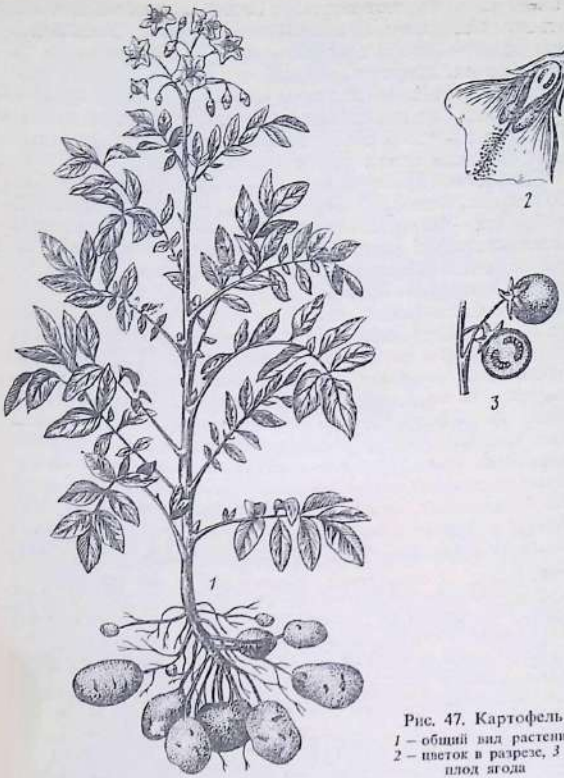


Рис. 47. Картофель:
1 – общий вид растения, *2* – цветок в разрезе, *3* – плод ягода

Россию. Разводят его ради получения плодов, содержащих каротиноиды, витамины, сахара, органические кислоты и минеральные соли. Плод томата – крупная, сначала зеленая, позже оранжево-красная или желтая ягода, масса которой может достигать 600–800 г.

Семейство Сложноцветные (Астровые) – одно из наиболее высокоорганизованных семейств среди цветковых растений. К нему относится около 20 000 видов, распро-

страненных на всех континентах. Большинство сложноцветных – многолетние и однолетние травы, реже полукустарники; в тропиках встречаются суккулентные и изредка древесные формы.

Мелкие цветки сложноцветных собраны в соцветие – корзинку, окруженное снаружи обверткой из зеленых листочков (рис. 48). Цветки сложноцветных бывают правильные и неправильные, обоеполые, однополые и стерильные. Вместо листочков чашечки имеются пленки или хохолок из волосков, который при плодах разрастается, часто превращаясь в летучку (например, у одуванчика лекарственного). Венчики цветков сложноцветных разнообразны по форме и окраске. Венчик спайнолепестный, из пяти лепестков.

У трубчатых цветков лепестки срастаются в трубочку, образуя правильный цветок. Такие цветки расположены в центре корзинки подсолнечника однолетнего, ромашки аптечной (желтые цветки). По краям корзинки расположены более крупные ложноязычковые цветки с венчиком из трех сросшихся лепестков (желтые у подсолнечника и белые у ромашки). Эти краевые цветки женские. В корзинке одуванчика, осота полевого, цикория все цветки язычковые, обоеполые, неправильные. Лепестки венчика такого цветка снизу срослись в трубочку, а их верхняя часть похожа на длинный язычок с пятью зубчиками на конце. В обоих типах цветков имеются пять тычинок и один пестик, из нижней завязи которого образуется плод семянка.

Кроме трубчатых и язычковых у сложноцветных есть еще воронковидные цветки (краевые в корзинке василька синего). Они бесплодны. В центральной части корзинки василька цветки трубчатые.

Сложноцветные дали человеку немногие пищевые и кормовые растения (подсолнечник, земляная груша – топинамбур, салат-латук, цикорий, артишок, сафлор красильный).

Подсолнечник однолетний. Родина – Мексика. В Европу был завезен в начале XVI в., в Россию – в начале XVII в. Это важнейшее масличное растение СССР, которое возделывают главным образом в степной зоне на черноземных почвах. Подсолнечное масло (в семенах его содержится более 45%) идет в пищу, на изготовление маргарина, лаков, мыла. Жмых – хороший корм для сельскохозяйственных животных. Подсолнечник возделывают так же как силосное.

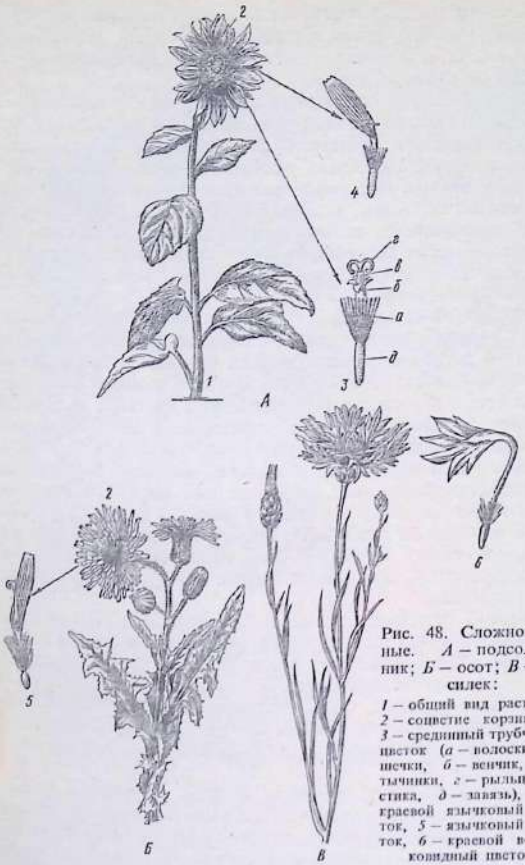


Рис. 48. Сложноцветные. *А* — подсолнечник; *Б* — осот; *В* — василек:
1 — общий вид растения, *2* — соцветие корзинка, *3* — срединный трубчатый цветок (*а* — волоски чашечки, *б* — венчик, *в* — тычинки, *г* — рыльце пестика, *д* — завязь), *4* — краевой язычковый цветок, *5* — язычковый цветок, *6* — краевой воронковидный цветок

Некоторые сложноцветные используются в медицине (девясил высокий, череда трехраздельная, ромашка аптечная, полынь цитварная). Как декоративные растения культивируют георгину изменчивую, астру китайскую,

маргаритку многолетнюю, хризантемы (индийскую и китайскую). Такие сложноцветные, как горчак ползучий, чертополох курчавый, осот полевой, бодяк полевой, василек синий, одуванчик лекарственный,– широко распространенные и трудноискоренимые сорняки. Они дают большое количество плодов-семянок: за лето у одуванчика их образуется до 3000, а у бодяка и осота – до 6000. Кроме того, на корнях бодяка, осота, горчака развивается огромное число придаточных почек, из которых формируются корневые отпрыски. Для уничтожения таких сорняков используют гербициды, а также ведут длительную и упорную борьбу, применяя специальные приемы обработки почвы.

Класс Однодольные

Семейство Лилейные насчитывает около 2500 видов. Они встречаются по всему земному шару и особенно часто в районах с периодической засухой. Большинство лилейных – травянистые многолетние растения. Из немногих древовидных можно назвать виды драцены и алоэ древовидное (столетник), которые часто выращивают как декоративные комнатные. Многие лилейные – обитатели жарких сухих степей и пустынных районов, цветут рано весной, быстро отцветают и в жаркое время сохраняются в почве в виде луковиц или корневищ.

Цветки лилейных или одиночные, или собраны в соцветия: кисть – у видов рода лилия, рода ландыш, зонтик – у видов рода лук (рис. 49). Околоцветник состоит из шести лепестковидных листочков, сросшихся или свободных. В каждом цветке шесть тычинок, которые образуют два круга, и один пестик. Плод – трехстворчатая коробочка (тюльпан, лук, лилия) или ягода (ландыш, спаржа).

К лилейным относятся многие хорошо известные декоративные растения: различные виды лилий с пахучими белыми, розовыми, желтыми или красными цветками, душистые ландыши, тюльпаны и гиацинты. К этому же семейству принадлежат и такие ценные овощные растения, как репчатый лук и чеснок. Спаржу лекарственную разводят как овощное, лекарственное и декоративное растение.

Лук. Этот род насчитывает до 400 видов, в том числе в СССР – 230. Ряд видов – важные овощные растения. Родина их – Средняя Азия, Передняя Азия, Китай.

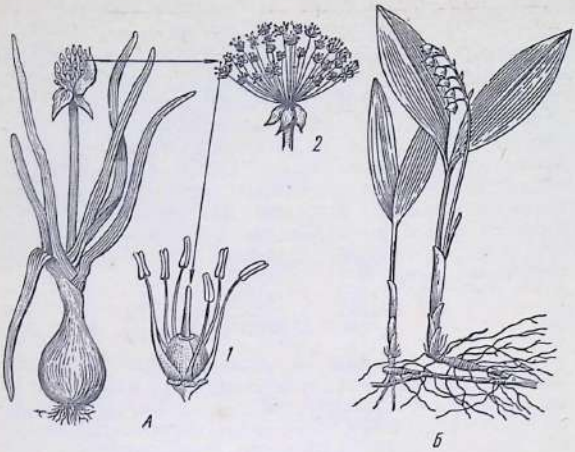


Рис. 49. Лилейные. *А* – лук (общий вид растения); *Б* – ландыш (общий вид растения):
1 – цветок с удаленным околоцветником, *2* – соцветие простой зонтик

Листья – трубчатые или плоские с параллельным жилкованием. Наверху безлистного стебля (стрелки) расположено шаровидное соцветие – зонтик. Цветок имеет типичное для семейства строение. Плод – коробочка. Подземная часть растения – луковица, от донца которой вниз отходят придаточные мочковатые корни. Широко культивируются лук репчатый, чеснок (один из видов лука), лук-порей, лук-батун, шнитт-лук, из дикорастущих видов используют лук медвежий (черемшу).

Запах и вкус лука обусловлены эфирным луковым маслом и сахарами. В луке содержатся витамины В и С.

Семейство Злаковые (Мятликовые) – одно из крупнейших среди однодольных, насчитывает до 10000 видов, распространенных по всему земному шару. Большинство из них травы (однолетние, дву- и многолетние), но существуют и древовидные (бамбуки) высотой до нескольких десятков метров.

Стебель злаковых – соломина, состоящий из плотных утолщенных узлов, от которых отходят листья, и полых междоузлий. У некоторых стебель выполненный (куку-

руза обыкновенная, сахарный тростник). Листья – узкие, длинные, с параллельным жилкованием. Основание листа, свернутое в трубочку, называется влагалищем. У большинства злаковых в основании растения развиваются многочисленные боковые побеги, от которых так же, как от основного стебля, отходят придаточные корни, формируя мочковатую корневую систему.

Цветки мелкие, невзрачные, собраны в колоски, из которых образованы более сложные соцветия: сложный колос, метелка, початок. У основания каждого колоска две колосковые чешуи; цветков в колосках от одного до 15. Каждый цветок имеет две цветковые чешуи, три (иногда шесть) тычинки и один пестик с двумя мохнатыми рыльцами. Плод у злаковых – зерновка.

Злаковые имеют очень большое значение в жизни человека. Они дают продукты питания, корма для животных, сырье для промышленности.

Пшеница (рис. 50) – важнейший хлебный злак мирового земледелия и очень древнее культурное растение. Ее возделывают уже больше 10 тыс. лет. Зерновки пшеницы постоянно находят при раскопках первых поселений человека, они найдены в пирамидах египетских фараонов.

На земном шаре насчитывается около 15 видов и до 4000 сортов пшеницы. Центр видового разнообразия – Закавказье. Все виды и сорта имеют общие признаки строения и одинаковые фазы развития: всходы, кущение, выход в трубку, цветение, созревание, в котором выделяют молочную, восковую и полную спелость зерновки. Соцветие пшеницы – сложный колос, число цветков в колоске 3–7, но из них лишь 2–3 нижних плодоносящие. Культурные пшеницы – преимущественно самоопылители.

Пшеница мягкая. Ее сорта прочно удерживают первое место среди пшениц по занимаемым площадям. Соломина полая, зерновка мучнистая (белков до 13,9%, углеводов – до 79,9%). *Пшеница твердая* имеет выполненную соломину, остистые цветковые чешуи. Зерновка стекловидная, с высоким содержанием белков (до 16% и более) и меньшим содержанием углеводов (до 77,4%). Мука из твердой пшеницы обладает высокими хлебопекарными качествами.

В СССР возделывают озимую и яровую пшеницы. Яровую пшеницу высевают ранней весной, озимую – осенью. В фазе кущения она перезимовывает под снегом,

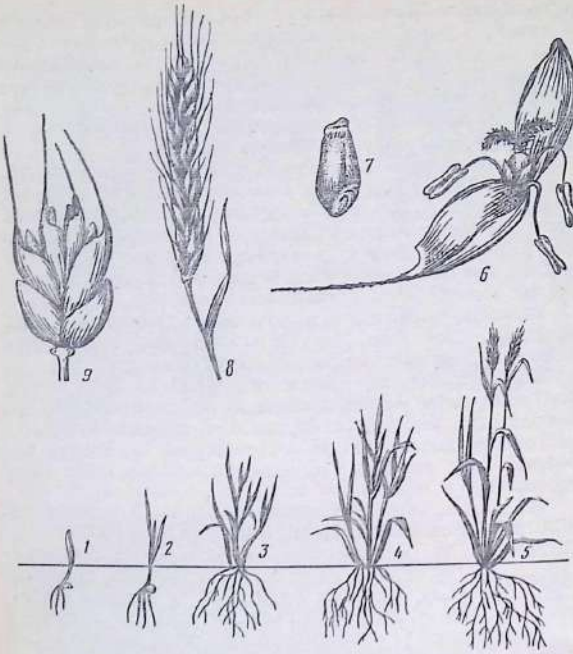


Рис. 50. Пшеница:
1 — появление всходов, *2* — появление третьего листа, *3* — кущение, *4* — выход в трубку, *5* — цветение и колошение, *6* — цветок, *7* — зерновка, *8* — сложный колос, *9* — колосок

к концу лета приносит урожай более высокий, чем яровая пшеница. Созревает озимая пшеница раньше яровой.

Рожь посевная известна только в культуре. Соцветие — сложный колос; колоски с двумя развитыми цветками и одним неразвитым. Перекрестное опыление ветром. Зерновки ржи по содержанию (белков до 12,8%, углеводов до 80,9%) и качеству пищевых веществ уступают пшенице, но содержат весьма важные белки. Мука ржи темная, тяжелая, но ржаной хлеб полезнее.

Ячмень. Колос отличается от ржи и пшеницы тем, что на каждом уступе стержня сидит не один, а три одноцветковых колоска. У большинства сортов зерновки плотно срастаются с цветочными чешуями. Культура самоопыляющаяся. Ячмень не требователен к теплу, очень быстро развивается и созревает за 80—90 дней со дня посева. Культура его заходит на север дальше всех зерновых культур; в СССР до Белого моря. Культивируют ячмень обыкновенный и ячмень двухрядный. Их используют на зеленый корм, а зерновки — для изготовления перловой и ячневой круп, а также в пивоварении.

Овес посевной. Соцветие — метелка, на веточках которой расположены колоски с двумя-тремя цветками. Культура холодостойкая. Используется на зеленый корм и как зерновая кормовая культура, особенно для лошадей. Из зерновок вырабатывают толокно, овсяную крупу и другие продукты.

Просо обыкновенное. Это крупяная культура, из которой получают пшено. Просо — теплолюбивое и засухоустойчивое растение с соцветием метелка. В СССР возделывают главным образом в Казахстане и южных районах РСФСР.

Рис посевной. Его родина — тропические страны. Он служит основной пищей более чем половины человечества. Особенно развита его культура в Китае, Японии и Индии. В СССР рис выращивают на Дальнем Востоке, в Средней Азии, а также на Северном Кавказе и Нижнем Поволжье. Для роста и развития риса необходимо большое количество воды, а потому его возделывают в условиях затопления.

Кукуруза обыкновенная выращивается на юге европейской части СССР, в Средней Азии, на Дальнем Востоке и во многих странах тропиков и субтропиков. Родина ее — Америка. Растения достигают высоты 100—300 см. Цветки однополые. Колоски с тычиночными цветками образуют верхушечную метелку. Одноцветковые колоски с пестичными цветками сидят на толстой оси початков, выходящих из пазух листьев. Длинные нитевидные столбики свешиваются в виде пучка из влагалищ листьев, окружающих початок. Зерновка желтая, белая, красноватая, темно-синяя или зеленая — в зависимости от сорта. Зерновки используют для изготовления муки, крупы, масла, крахмала, патоки, спирта. Солома идет на корм скоту. Кукуруза, скошенная до молочной спелости, сило-

суется. Из обверток початков изготовляют бумагу, соломенные шляпы и другие изделия.

Кроме важнейших хлебных культур к семейству злаковые относятся растения, которые образуют основную массу травостоя наших лугов и пастбищ: тимофеевка луговая, лисохвост луговой, овсяница луговая, костер безостый, мятлик луговой, райграс высокий, райграс многолетний и др.

К злакам принадлежат и многие злостные сорняки, особенно вредны из них щетинник сизый, пырей ползучий, овсюг, свинорой пальчатый, куриное просо. Пырей ползучий – многолетнее растение с длинными корневищами. Общая длина всех корневищ одного растения достигает 500 м. Овсюг – однолетний злак, по внешнему виду напоминающий овес. Он засоряет посевы хлебных злаков и сильно снижает их урожай.

* * *

Зеленые растения, по образному выражению К. А. Тимирязева, «выполняют космическую роль на земле», так как усваивают солнечную энергию в процессе фотосинтеза и создают органические вещества, из которых построено их тело. Животные и человек потребляют готовые органические вещества. Без зеленых растений на Земле не было бы пищи, необходимой для жизни всех живых существ. Растения также обогащают атмосферу кислородом, необходимым для дыхания живых организмов, и поглощают из воздуха CO_2. Разнообразные растительные сообщества служат местом обитания животных.

Велико значение зеленых растений и в жизни человека. Многие из них издавна культивируются не только как пищевые, но и как прядильные (лен, конопля, рами, джут), масличные (подсолнечник, горчица, маслина), лекарственные и др. Растения служат источником топлива, строительных материалов, сырья для промышленности. В качестве топлива человек использует не только растения, окружающие его в настоящее время, но и остатки ранее существовавших (уголь, торф). Растения защищают воздух от загрязнения, увлажняют его, противостоят сильным ветрам и пыльным бурям. Поэтому необходимо беречь и охранять зеленые растения как в естественной природе, так и в искусственных насаждениях.

РАЗДЕЛ VII

ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. ЖИВОТНЫЕ

Многообразие животных, их строение, особенности жизнедеятельности и поведения, закономерности индивидуального и исторического развития, родственные связи и распространение изучает зоология (от греч. «зоон» – животное и «логос» – учение) – наука о животных. Всестороннее познание животного мира не только обогащает биологическую науку, но и служит основой для решения многих важных задач сельского хозяйства и здравоохранения.

Животные и растения – живые организмы, имеющие общее происхождение, о чем свидетельствует ряд общих черт в их строении и жизнедеятельности. Как те, так и другие имеют клеточное строение, сходный химический состав (белки, жиры, углеводы и др.), многие общие свойства (обмен веществ, изменчивость, наследственность, раздражимость).

В то же время животным свойствен ряд особенностей, которыми они отличаются от растений. Наиболее глубокое различие заключается в характере питания этих организмов. Подавляющее большинство растений – автотрофные организмы. Животные же в большинстве случаев – гетеротрофы. Однако это различие животных и растений не абсолютно. Известны простейшие животные с хлоропластами, которые способны к фотосинтезу, и наоборот, есть растения (например, паразитные цветковые), питающиеся готовыми органическими веществами.

Большинство животных способно к активным движениям. Растения же, как правило, неподвижны. Но некоторым растениям (мимоза, росянка и др.) свойственно движение отдельных частей организма, между тем как среди животных встречаются неподвижные формы.

Клетки животных не имеют таких производных протопласта, как целлюлозные клеточные стенки и вакуоли с клеточным соком, что характерно для большинства клеток растений. Однако и эти отличия присущи далеко не всем животным и растениям. Относительность различий между животными и растениями – следствие общности их происхождения, еще одно подтверждение существования генетического единства органической жизни на Земле.

Роль животных в природе, как и роль растений, значительна. Существование многих видов растений тесно зависит от жизнедеятельности тех или иных видов животных. Так, без животных не могли бы существовать многие цветковые растения, не способные размножаться без специальных опылителей. Животные – мощнейший, а иногда единственный фактор расселения семян растений. Жизнь животных в свою очередь зависит от растений, обогащающих воздух кислородом и служащих им пищей.

Животные входят в состав различных пищевых цепей, где виды – потребители растений – служат пищей хищным животным.

Велико значение животных в формировании почв. Дождевые черви, муравьи и другие мелкие животные участвуют в создании структуры почвы, улучшают ее аэрацию и водоснабжение, повышают ее плодородие.

Организмы, разлагающие трупы животных, остатки отмерших растений и опавшей листвы, имеют важное санитарное значение. Многие водные животные играют роль биофильтраторов воды, обеспечивающих ее очистку.

Велико значение животных для разных областей хозяйственной деятельности человека. Домашние и многие дикие виды животных занимают важное место в обеспечении человека разнообразными продуктами питания, техническим и лекарственным сырьем. Дикие виды животных – огромный природный резерв для одомашнивания, хранители генофонда для улучшения пород домашних животных. Многие хищные животные играют большую роль в уничтожении вредителей сельского и лесного хозяйства.

Наряду с положительным значением животных для человека велика и отрицательная их роль. Так, большой ущерб хозяйству причиняют вредители культурных и ценных дикорастущих растений, животные, уничтожающие продовольственные запасы и повреждающие изделия из шерсти, кожи, дерева. Многие виды животных – возбудители опасных заболеваний (малярия, чесотка и др.) или участвуют в их распространении (комары переносят малярию, блохи – чуму и т. д.).

Животный мир крайне многообразен. На Земле обитает свыше 2 млн. видов животных. Разобраться во всем этом многообразии позволяет знание их систематики. Животное царство подразделяют на два подцарства:

Одноклеточные с одним типом Простейшие и Многоклеточные, объединяющие около 20 типов животных, в том числе Кишечнополостные, Плоские, Круглые и Кольчатые черви, Моллюски, Членистоногие и Хордовые. Всех животных, за исключением представителей типа хордовых, относят к *беспозвоночным* (термин принадлежит Ж.-Б. Ламарку).

ГЛАВА 20
ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ. ТИП ПРОСТЕЙШИЕ

К этому типу относят около 30 тыс. видов животных, тело которых состоит из одной клетки. Однако большинство простейших нельзя рассматривать как просто организованные формы, так как только морфологически клетка простейших равноценна клетке многоклеточных животных. В физиологическом плане клетка простейших – целостный организм, которому присущи все проявления жизни: обмен веществ, раздражимость, способность приспосабливаться к условиям среды, размножение и жизненный цикл.

Простейшие – широко распространенная группа животных, находящаяся в состоянии биологического прогресса. В ходе эволюции они приобрели многочисленные приспособления к условиям жизни в разных средах обитания. Большинство простейших – обитатели морей, многие приспособились к жизни в пресных водоемах, в сырой почве, а также в жидкой среде других организмов. Обычно размеры их микроскопически малы.

Тело простейших состоит из цитоплазмы и ядра (обычно одного, реже двух или нескольких). Цитоплазма ограничена тончайшей наружной мембраной. У многих простейших на поверхности имеется оболочка или раковина.

Многие физиологические функции (движение, пищеварение, выделение продуктов обмена веществ и др.), которые у многоклеточных животных выполняют органы, ткани, клетки, у простейших – это части одной и той же клетки, получившие название *органоидов*. Передвигаются простейшие при помощи органоидов движения – ложноножек, жгутиков или ресничек. Ложноножки – временные выросты цитоплазмы, а жгутики и реснички – постоянные цитоплазматические образования.

Большинство простейших питается органической пищей (бактерии, одноклеточные водоросли, гниющие орга-

нические вещества, мельчайшие животные), т. е. являются типичными гетеротрофными организмами. Захваченные ими оформленные частицы пищи перевариваются в пищеварительных вакуолях – органоидах пищеварения, после чего растворенная часть переваренной пищи поступает в цитоплазму, а непереваренные остатки выбрасываются наружу. У простейших, поглощающих из окружающей среды жидкие органические вещества, пищеварительные вакуоли, как правило, отсутствуют. Автотрофные простейшие синтезируют вещества своего тела из неорганических веществ среды путем фотосинтеза. Дыхание простейших обычно происходит всей поверхностью тела.

Кроме пищеварительных вакуолей для простейших характерны сократительные вакуоли – органоиды, основная функция которых заключается в регуляции осмотического давления в клетке. Эти вакуоли свойственны преимущественно пресноводным простейшим, так как в их теле осмотическое давление благодаря образованию солей всегда выше, чем в окружающей среде, в результате чего через покровы внутрь тела непрерывно поступает вода. Удаление избытка воды с помощью сократительных вакуолей предохраняет простейших от гибели. У морских и паразитических простейших сократительные вакуоли, как правило, отсутствуют. Вместе с водой через сократительные вакуоли из тела простейших частично выводятся продукты обмена веществ. Однако основная функция выделения осуществляется через поверхность тела.

Размножение простейших осуществляется делением клетки (бесполое размножение) и половым путем. Ядро делится митозом.

Как полноценные живые организмы простейшие реагируют на воздействия внешней среды, т. е. обладают раздражимостью. Ответные реакции простейших на различные раздражения, проявляющиеся в основном в форме движения, получили название *таксисов*. Таксисы могут быть положительными, если животное движется к источнику раздражения, и отрицательными, если оно уходит от раздражителя. Так, эвглене зеленой свойствен положительный фототаксис – движение к источнику света, а инфузории-туфельке – отрицательный хемотаксис – движение в обратную сторону от помещенного в воду кристаллика соли и т. д. Таксисы позволяют простейшим находить наиболее подходящие для их жизни

условия и уходить от неблагоприятных воздействий среды.

Важной биологической чертой простейших является *инцистирование* – способность при попадании в неблагоприятные условия жизни образовывать цисты. В этом случае животное сбрасывает или втягивает органоиды движения, округляется, выделяет на поверхности плотную оболочку и впадает в состояние покоя. При улучшении условий оно вновь переходит в активное состояние. Инцистирование обеспечивает не только возможность переживания простейшими неблагоприятных условий среды, но и способствует их расселению.

Тип Простейшие включает несколько классов, из которых будут рассмотрены три: Саркодовые, Жгутиковые и Инфузории.

Класс Саркодовые. Для саркодовых характерны ложноножки – органоиды, обеспечивающие передвижение и захват пищи. Снаружи цитоплазма клетки ограничена лишь тончайшей цитоплазматической мембраной (плотная оболочка отсутствует), в результате чего тело животного может изменять форму.

Обыкновенная амеба (рис. 51) – типичный представитель саркодовых, обитатель дна пресных водоемов. Ее размеры достигают 0,5 мм. Движение амебы происходит при помощи ложноножек и представляет собой медленное перетекание животного с одного места на другое. В процессе движения амеба наталкивается на мелкие пищевые частицы (бактерии, водоросли, другие простейшие и т. д.), обтекает их своими ложноножками и втягивает внутрь цитоплазмы. Вокруг этого пищевого комочка образуется пищеварительная вакуоль. Пища переваривается с помощью пищеварительных ферментов, выделяемых цитоплазмой. Жидкие продукты переваривания поступают в цитоплазму, а непереваренные остатки выбрасываются из пищеварительной вакуоли наружу при ее приближении к любому участку поверхности тела амебы. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Избыток воды и содержащиеся в нем продукты обмена веществ удаляются при помощи сократительной вакуоли, имеющей вид пузырька, который при достижении определенного объема изливает содержимое наружу. У амебы одно ядро. Размножение происходит путем деления клетки пополам. При высыхании водоема, охлаждении воды и других неблагоприятных изменениях среды амеба инцистируется.

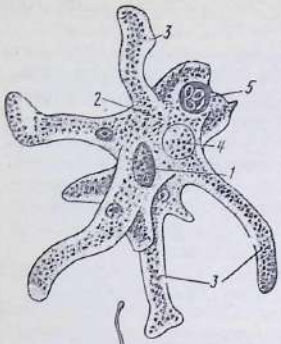


Рис. 51. Амеба:
1 – ядро, *2* – цитоплазма, *3* – ложноножки, *4* – сократительная вакуоль, *5* – образование пищеварительной вакуоли

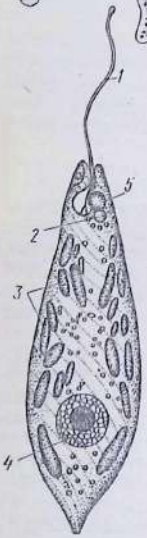


Рис. 52. Эвглена зеленая:
1 – жгутик, *2* – сократительная вакуоль, *3* – хлоропласты, *4* – ядро, *5* – красный глазок

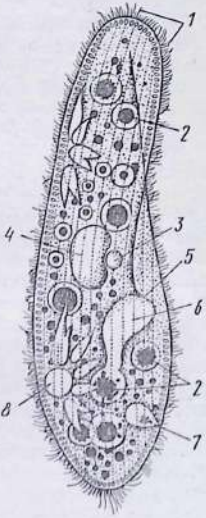


Рис. 53. Инфузория-туфелька:
1 – ресички, *2* – пищеварительные вакуоли, *3* – малое ядро, *4* – большое ядро, *5* – рот, *6* – глотка, *7* – порошица, *8* – сократительная вакуоль

Паразитические амебы могут быть причиной амебиаза – кишечного заболевания человека и животных.

Класс Жгутиковые. Класс объединяет простейших, органоидами движения которых служат жгутики (один или несколько). У большинства представителей наружный слой цитоплазмы уплотняется, в результате чего на поверхности тела образуется плотная эластичная оболочка, определяющая форму животного. К этому классу принадлежат как автотрофные, так и гетеротрофные организмы. Размножаются жгутиковые путем продольного деления клетки пополам.

Эвглена зеленая (рис. 52) живет в пресных водоемах, где быстро плавает с помощью единственного жгутика, расположенного на переднем конце тела. В цитоплазме эвглены имеются хлоропласты, содержащие хлорофилл, который придает ей зеленую окраску и обусловливает способность к фотосинтезу. Поэтому на свету эвглена питается как типичное растение, т. е. автотрофно. Помещенная в темноту, она начинает питаться жидкой органической пищей как животное, т. е. становится гетеротрофным организмом. Благодаря этой особенности питания эвглена зеленая как бы совмещает в себе признаки растения и животного. У основания жгутика расположен красный глазок – светочувствительный органоид, обеспечивающий движение эвглены к источнику света. Как и у других пресноводных простейших, избыток воды и часть продуктов обмена веществ из тела эвглены удаляются при помощи сократительной вакуоли, расположенной в передней части клетки. Бесполое размножение эвглены начинается с деления ядра путем митоза и заканчивается продольным делением всего тела простейшего. Старый жгутик либо отходит к одной из дочерних особей, либо исчезает. В последнем случае в обеих дочерних особях жгутик образуется заново.

Среди жгутиковых имеются паразитические формы (трипанозомы, лейшмании и др.). Трипанозомы живут в плазме крови человека и различных домашних животных, вызывая тяжелые заболевания (сонная болезнь человека в тропических странах, случная болезнь лошадей и др.).

Класс Инфузории. Инфузории – наиболее высокоорганизованные простейшие. Органоидами движения инфузорий служатреснички, по строению во многом сходные со жгутиками, но более короткие и многочисленные. Тело покрыто прочной эластичной оболочкой, обусловливаю-

щей постоянство его формы. У большинства инфузорий два ядра – большое и малое. Большое ядро имеет полиплоидный набор хромосом и регулирует процессы движения, питания и выделения, а также бесполое размножение, осуществляемое путем поперечного деления клетки пополам. Малое ядро, имеющее диплоидный набор хромосом, играет важную роль в половом процессе, выступая в качестве носителя наследственной информации.

Инфузория-туфелька (рис. 53) – обитатель пресных водоемов, достигающая в длину 0,3 мм. Тело инфузории-туфельки равномерно покрывают более 10 тыс. ресничек, расположенных рядами. Работают они синхронно. Питается инфузория преимущественно бактериями. Сбоку на теле находится ротовая воронка. С помощью околоротовых ресничек, выстилающих воронку, пищевые частицы загоняются в рот, расположенный в углублении воронки, а из него поступают в глотку. На дне глотки в цитоплазме образуется пищеварительная вакуоль. Сформированная пищеварительная вакуоль отделяется от глотки и увлекается током цитоплазмы. При обилии пищи и нормальных температурных условиях (около 15 °С) пищеварительные вакуоли образуются каждые 1–2 мин. По мере продвижения вакуоли пища в ней переваривается и усваивается цитоплазмой, после чего пищеварительная вакуоль подходит к заднему концу тела, где через специальное отверстие в оболочке – порошицу – непереваренные остатки пищи выбрасываются наружу. Функцию осморегуляции выполняют две сократительные вакуоли. Бесполое размножение, происходящее в инфузории-туфельке 1–2 раза в сутки, через несколько поколений сменяется половым процессом, протекающим по типу *конъюгации*. В этом случае две особи временно соединяются, большие ядра в них разрушаются, а малые делятся дважды. Из четырех ядер три разрушаются, а четвертое вновь делится, в результате чего в каждой инфузории образуется одно женское и одно мужское ядро. Далее между особями происходит обмен мужскими ядрами с последующим слиянием мужского и женского ядра, после чего особи расходятся. Вскоре в каждой из них ядро делится на большое и малое. Таким образом, при половом процессе число инфузорий не увеличивается, а обновляются наследственные свойства организма и возрастает его способность приспосабливаться к условиям среды.

Среди инфузорий имеются как свободноживущие, так

и паразитические формы. Некоторые виды приспособились к жизни в желудке (рубце) жвачных животных, где они участвуют в химическом разложении клетчатки.

Простейшие – самый древний тип животных. К наиболее древним классам этого типа принято относить жгутиковых и саркодовых, которые, как полагают, произошли от примитивной, вымершей к настоящему времени группы эукариотных гетеротрофных организмов. Инфузории связаны в своем происхождении со жгутиковыми. От жгутиковых (через колониальные формы) произошли и все многоклеточные животные.

Простейшие играют важную роль в природе и жизни человека. В водоемах они питаются бактериями и гниющими веществами, т. е. играют роль санитаров. Многие виды служат индикаторами чистоты воды. Некоторые простейшие, имеющие раковину (морские саркодовые), участвуют в образовании залежей известняков и служат руководящими ископаемыми при разведке нефти и др. Почвенные простейшие оказывают влияние на почвообразовательные процессы. В то же время известно большое число видов паразитических простейших, вызывающих тяжелые заболевания человека. Так, *малярийный плазмодий* – паразит, разрушающий эритроциты крови человека. Он вызывает малярию, которая и в настоящее время уносит много человеческих жизней в тропических и субтропических странах. Другое паразитическое простейшее – *дизентерийная амеба* – вызывает изъязвление слизистой оболочки кишечника человека, что приводит к кровавому поносу. Многие виды простейших – возбудители опасных заболеваний сельскохозяйственных животных. Среди простейших есть также паразиты растений.

ГЛАВА 21
ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Тело многоклеточных состоит из большого числа разнообразных по строению и функции клеток, которые утратили свою самостоятельность, поскольку представляют собой лишь составные части целостного организма.

Для жизненного цикла многоклеточных организмов характерно сложное индивидуальное развитие, в процессе которого из оплодотворенного яйца (при партеногенезе – из неоплодотворенного) формируется взрослый ор-

ганизм. При этом оплодотворенное яйцо дробится и образовавшиеся клетки дифференцируются на зародышевые листки и зачатки органов.

Многоклеточных подразделяют на две группы: *лучистые* (радиально-симметричные), или двухслойные, и *двусторонне-симметричные*, или трехслойные. Лучистым свойственны наличие нескольких плоскостей симметрии и радиальное расположение органов вокруг главной оси тела. В процессе индивидуального развития у них образуются только два зародышевых листка – *эктодерма* и *энтодерма*. К лучистым относится тип Кишечнополостные. К двусторонне-симметричным принадлежит большинство животных.

В отличие от лучистых они имеют одну плоскость симметрии, которая делит их тело на две зеркально одинаковые половины – левую и правую. Кроме эктодермы и энтодермы у них образуется третий зародышевый листок – *мезодерма*, за счет которого развиваются многие внутренние органы.

§ 1. ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

Тип Кишечнополостные объединяет примитивных многоклеточных радиально-симметричных животных, имеющих двухслойное строение тела и обитающих исключительно в водной среде. В большинстве это морские колониальные, реже одиночные формы, ведущие сидячий или свободноплавающий образ жизни. Многие кишечнополостные представлены двумя жизненными формами – *полипом* и *медузой*. У одних представителей эти формы чередуются на разных стадиях жизненного цикла, у других – преобладает одна какая-нибудь форма.

В процессе индивидуального развития у кишечнополостных образуются два зародышевых листка – *эктодерма* и *энтодерма*. Между ними находится *мезоглея* – неклеточная прослойка, выполняющая функцию опоры, механической и химической связи.

У кишечнополостных сочетаются *внутриклеточное* (свойственное одноклеточным) и *полостное* (характерное для многоклеточных) пищеварение. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот. Он окружен щупальцами – органами активного захвата пищи.

В эктодерме всех кишечнополостных имеются стрекательные клетки. Здесь же находятся нервные клетки звездчатой формы, которые соединяются своими отрост-

ками и образуют нервную систему *диффузного* типа – наиболее примитивного в животном мире. Дыхание происходит всей поверхностью тела. Размножаются кишечнополостные бесполым (почкованием) и половым путем. Оплодотворение наружное. Яйца и сперматозоиды выводятся в воду, где в результате их слияния образуется зигота, дающая начало новому организму.

Основные представители типа: гидры, коралловые полипы и медузы.

Гидры (рис. 54) – пресноводные одиночные полипы, обитающие в чистой проточной воде. Они имеют продолговатое мешковидное тело длиной около 1 см, которое с помощью подошвы прикрепляется к субстрату. На переднем конце находится рот, окруженный 5–12 щупальцами. Они способны вытягиваться и укорачиваться.

Стенка тела гидры двухслойна и представлена эктодермой и энтодермой, между которыми располагается мезоглея. Эктодерма состоит из эпителиально-мускульных, нервных, стрекательных и промежуточных клеток. Нервные клетки эктодермы образуют нервное сплетение, сгущающееся вокруг рта и на подошве. При раздражении нервные клетки приходят в возбуждение, которое, передаваясь от одной клетки к другой, распространяется на все тело. Это вызывает сокращение отростков эпителиально-мускульных клеток эктодермы и энтодермы, чем обеспечивается изменение формы тела и движение животного. Передвигаются гидры путем поочередного при-

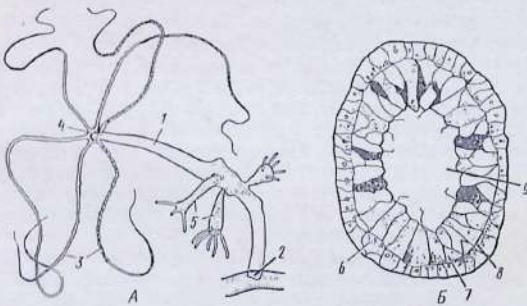


Рис. 54. Гидра. *А* – внешний вид; *Б* – поперечный разрез: *1* – тело, *2* – подошва, *3* – щупальца, *4* – рот, *5* – почка, *6* – эктодерма, *7* – энтодерма, *8* – мезоглея, *9* – кишечная полость

крепления к субстрату то заднего, то переднего конца тела. Стрекательные клетки располагаются преимущественно в эктодерме щупалец. Внутри клеток находится капсула с ядовитой жидкостью и свернутая в спираль трубчатая нить. На поверхности стрекательных клеток имеется чувствительный волосок. Эти клетки служат гидре орудием нападения и защиты. При прикосновении добычи или врага к чувствительному волоску стрекательная капсула выбрасывает нить наружу. Ядовитая жидкость, попадая через нить в тело животного, парализует или убивает его. Стрекательные клетки после одноразового использования погибают и заменяются новыми, образующимися за счет промежуточных клеток эктодермы.

Энтодерма состоит из эпителиально-мускульных и железистых клеток. Основная функция энтодермы – пищеварительная. Эпителиально-мускульные клетки энтодермы при помощи жгутиков, обращенных в кишечную полость, подгоняют пищевые частицы, а с помощью ложноножек захватывают их. В этих клетках энтодермы пища переваривается. Кроме того, железистые клетки энтодермы выделяют в кишечную полость пищеварительные соки, где также происходят процессы пищеварения. Питаются гидры мелкими животными, в основном рачками – циклопами и дафниями.

Размножаются гидры как бесполым, так и половым путем. При бесполом размножении на теле гидры появляется почка, которая растет, затем у нее прорывается рот и образуются щупальца. Так возникает дочерняя особь, вскоре отделяющаяся от материнской. Осенью гидры переходят к половому размножению. В эктодерме образуются половые железы – гонады, в которых развиваются яйца и сперматозоиды. Последние выходят из тела животного, плавают при помощи жгутика, а затем проникают в эктодерму обычно другой особи и оплодотворяют яйца. Весной из зигот образуются новые гидры. Эти животные способны к повышенной регенерации: при протирании их через сито из полученной кашицы восстанавливается целый организм.

Коралловые полипы (рис. 55, *А*) – наиболее многочисленные кишечнополостные. Они широко распространены в тропических морях, где ведут сидячий образ жизни. Большинство из них – колониальные формы, но есть и одиночные (актиния). В жизненном цикле коралловые полипы не имеют формы медузы, а представлены только

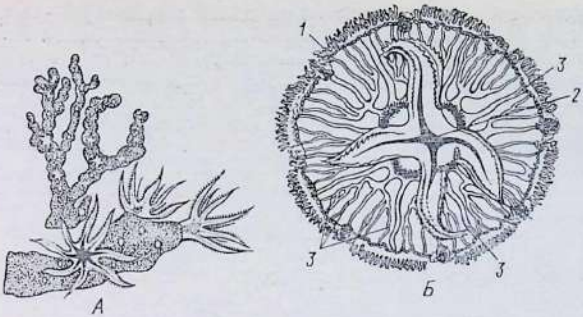


Рис. 55. Морские кишечнополостные. *А* — красный коралл (внизу увеличенная веточка колонии); *Б* — медуза:
1 — щупальца, *2* — рот, *3* — радиальные каналы

формой полипа. Это типичные кишечнополостные животные со всеми свойственными им признаками. У них хорошо развита мезоглея. Отдельный коралловый полип внешне похож на гидру, но располагается обычно в чашечке своего наружного скелета. На переднем конце тела находится рот, окруженный щупальцами со стрекательными клетками. Кишечная полость разделена вертикальными перегородками на камеры, что увеличивает поверхность усвоения пищи. У коралловых полипов наблюдается обособление мышечной ткани: она образована из клеток эктодермы и энтодермы и сосредоточена в области рта, щупалец и подошвы. Нервная система диффузного типа.

Размножение у коралловых полипов бесполое и половое. Бесполое размножение происходит путем почкования, причем дочерние особи не отделяются, а остаются связанными с материнскими организмами, в результате чего возникают огромные колонии. При разрастании колоний образуются коралловые рифы и острова. Они представляют собой мощные отложения известняка, созданные за тысячелетия отмершими поколениями коралловых полипов. Используются как строительный материал, в качестве удобрения и т. д. Из красного, или благородного, коралла делают украшения.

Медузы (рис. 55, *Б*) — морские, плавающие в толще воды животные. Их тело имеет вид зонтика, по краю которого располагаются щупальца. Некоторые медузы до-

стигают 2 м в диаметре при длине щупалец 10—15 м. Передвигаются в воде, сжимая и разжимая зонтик. При сжатии зонтика вода выталкивается из-под него в одну сторону, в результате чего животное движется в обратном направлении (реактивный способ передвижения).

Как и у всех кишечнополостных, стенка тела у медуз состоит из эктодермы и энтодермы. Мезоглея сильно развита и на 98% состоит из воды. Рот располагается посередине нижней стороны тела медузы. Он ведет в глотку, от которой начинается сильно измененная кишечная полость, превращенная в систему радиальных каналов. Они соединены между собой и обеспечивают не только переваривание пищи, но и ее распределение. В связи с подвижным образом жизни нервная система медуз усложнена. Кроме диффузной нервной системы под зонтиком, по его краю образуется сплошное нервное кольцо. Здесь же располагаются органы чувств: светочувствительные глазки и органы равновесия.

Размножаются медузы половым путем. Их особи раздельнополы. Половые клетки образуются в энтодерме и через рот выводятся наружу. Из оплодотворенных яиц выходят личинки, которые опускаются на дно, где из них развиваются полипы, похожие на гидр. Полипы приступают к бесполому размножению, в результате чего один полип распадается на несколько дисков, которые затем превращаются в медуз. Таким образом, у медуз чередуются бесполое (полип) и половое (медуза) поколения, причем в жизненном цикле преобладает форма медузы, а полип — кратковременная форма существования.

Медузы — хищники, убивающие добычу стрекательными клетками. Они питаются мелкими водными животными, иногда молодью рыб.

Некоторые медузы при соприкосновении могут вызвать у человека сильные или даже смертельные «ожоги». В ряде стран Азии медуз употребляют в пищу.

Считают, что животные, относящиеся к типу кишечнополостных, произошли от примитивных многоклеточных животных, которые перешли от подвижного образа жизни (плавания в толще воды) к прикрепленному.

§ 2. ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ

Тип Плоские черви объединяет свободноживущих, но главным образом паразитических червей, тело которых сжато в спинно-брюшном направлении и имеет вид ли-

ста, пластинки или ленты. Плоские черви – более высоко организованные животные, чем кишечнополостные. Со способностью к активному движению – плаванию и ползанию – связано возникновение у них двусторонней симметрии тела. В отличие от двухслойных кишечнополостных плоские черви – трехслойные животные. Кроме *эктодермы* и *энтодермы* в образовании тканей и органов этих червей принимает участие третий зародышевый листок – *мезодерма*.

Снаружи тело плоского червя ограничено сплошным *кожно-мускульным мешком*. Он образован покровами и лежащим под ними пластом гладких мышечных волокон. Более поверхностный слой волокон располагается кольцеобразно вокруг тела, а более глубокий – вдоль тела и по диагонали. При сокращении мышечных волокон тело червя может менять форму, изгибаться, а само животное – ползать. Кожно-мускульный мешок заполнен рыхлой тканью – паренхимой, в которой располагаются все внутренние органы червя. Перенхима выполняет опорную функцию, запасает питательные вещества и принимает участие в обменных процессах.

Пищеварительная система плоских червей имеет примитивное строение. Она состоит из двух отделов кишечника: переднего и среднего, который заканчивается слепо. Задний отдел кишечника и анальное отверстие отсутствуют, поэтому рот служит не только для приема пищи, но и для удаления непереваренных остатков.

Нервная система плоских червей более совершенна, чем таковая кишечнополостных. Она представлена нервными узлами, расположенными в передней части тела, и отходящими от них продольными нервными стволами. Кровеносной системы и специализированных органов дыхания нет.

У плоских червей впервые возникают специальные органы выделения – *протонефридии* (рис. 56). Они предста-

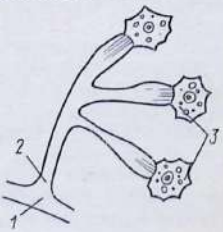


Рис. 56. Схема строения выделительной системы плоских червей:
1 – главный продольный выделительный канал, *2* – его боковая ветвь, *3* – звездчатые (мерцательные) клетки

влены сильно разветвленными канальцами, заканчивающимися в паренхиме особыми звездчатыми клетками. В них из паренхимы поступает вода и растворенные в ней продукты обмена. Внутри клетки есть полость с пучком ресничек. Жидкость из нее благодаря колебательным движениям ресничек течет в выделительные канальцы – отростки клеток. Мелкие канальцы объединяются в более крупные каналы, которые открываются на поверхности тела червя одним или несколькими выделительными отверстиями. Протонефридии регулируют осмотическое давление, удаляют из тела червя излишки воды и жидкие продукты обмена веществ.

Большинство плоских червей *гермафродиты*: каждая особь имеет мужские и женские половые органы. Половая система очень сложная. В ее состав кроме половых желез входят половые протоки и различные дополнительные органы. Оплодотворение внутреннее. Паразитическим формам свойствен сложный цикл развития.

Тип Плоские черви включает три класса: Ресничные черви, Сосальщики и Ленточные черви.

Класс Ресничные черви. Это мелкие плоские черви, преимущественно свободноживущие; морские или пресноводные виды. Тело обычно листовидное, покрыто ресничным эпителием. Движение червей обеспечивается работой ресничек и сокращением мускулатуры.

Пищеварительная система начинается ртом, расположенным на брюшной стороне тела. Рот ведет в глотку, способную выдвигаться наружу при нападении на добычу. Отходящая от глотки средняя кишка часто ветвится, образуя две, три или много слепых ветвей. Они обеспечивают не только переваривание пищи, но и распределение продуктов пищеварения по телу червя. Большую роль играет также внутриклеточное переваривание пищи (в клетках паренхимы). Большинство ресничных червей – хищники, питающиеся мелкими водными животными.

Как свободноживущим формам ресничным червям свойственно прогрессивное развитие нервной системы и органов чувств. Их нервная система представлена головным нервным узлом и отходящими от него нервными стволами. Органы чувств разнообразны: в покровах имеются осязательные клетки, на переднем конце тела – два или несколько простых глазков, органы равновесия и др. Дыхание осуществляется через поверхность тела. Органами выделения служат протонефридии. Размноже-

ние половое. Большинство ресничных червей гермафродиты. Многим видам свойственна регенерация.

Типичный представитель – *белая планария*, живущая на дне пресных водоемов. Ее плоское беловатое тело достигает 2–3 см длины. Вытягивая, сокращая и изгибая тело, планария медленно ползает по дну либо плавает при помощи ресничек. Охотится за мелкими водными животными. Практического значения не имеет.

Класс Сосальщики. Это паразитические черви с плоским листовидным или удлиненным нерасчлененным телом. Оно покрыто плотной защитной оболочкой; реснички эпителия нет. К телу хозяина черви прикрепляются с помощью присосок.

Печеночный сосальщик – наиболее опасный и распространенный среди сосальщиков. Он имеет листовидное тело длиной до 5 см с двумя присосками – ротовой и брюшной. На дне ротовой присоски находится рот, ведущий в глотку, от которой отходят две ветви средней кишки с многочисленными боковыми выростами.

В жизненном цикле печеночного сосальщика (рис. 57) наблюдается смена хозяев. Взрослая гермафродитная особь живет в печени окончательного хозяина (овцы, крупный рогатый скот, свиньи, лошади, изредка человек). Питается в основном желчью, вызывая истощение или даже гибель хозяина. Сосальщик ежедневно продуцирует тысячи яиц. Яйца выводятся с калом хозяина наружу и для дальнейшего развития должны попасть в воду, где из них выходят личинки, покрытые ресничками. Личинки сначала плавают в водоеме, а затем, найдя улитку – малого прудовика, проникают в ее тело. Малый прудо-

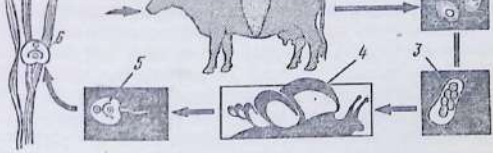


Рис. 57. Цикл развития печеночного сосальщика:
1 – взрослый червь, *2* – яйца, *3* – личинка, покрытая ресничками, *4* – промежуточный хозяин – малый прудовик, *5* – хвостатая личинка, *6* – циста

вик – промежуточный хозяин печеночного сосальщика. В нем личинка червя претерпевает ряд превращений и размножается. В результате образуется поколение личинок, по строению напоминающих взрослого сосальщика, но отличающихся мускулистым хвостовым придатком. На этой стадии личинки покидают тело прудовика, некоторое время плавают в водоеме, а затем оседают на прибрежной растительности. Здесь они теряют хвост и выделяют на поверхности тела плотную оболочку. Образуются цисты, внутри которых личинки некоторое время сохраняют жизнеспособность. С зеленым кормом цисты могут попасть в организм домашних животных, где превратятся во взрослых печеночных сосальщиков. Человек может заразиться ими при употреблении сырой воды из водоема, овощей или фруктов, вымытых в этой воде, и т. д. Основная профилактическая мера борьбы с печеночным сосальщиком – уничтожение в местных водоемах малых прудовиков.

Класс Ленточные черви. Этот класс объединяет паразитических червей, обитающих почти исключительно в кишечнике различных позвоночных животных и человека. Их лентовидное тело длиной от 0,5 мм до 10 м состоит из головки, шейки и члеников, число которых колеблется от трех до нескольких тысяч. Головка несет различные органы прикрепления к стенкам кишечника хозяина: присоски, крючья или присасывательные щели. За головкой следует шейка – место, где происходит отпочковывание молодых члеников, отодвигающих ранее образованные назад. Размеры члеников увеличиваются по направлению от головки к заднему концу тела.

Под влиянием паразитирования внутри кишечника позвоночных животных ленточные черви утратили пищеварительную систему. Готовая пища всасывается из кишечника хозяина всей поверхностью тела червя. Нервная система развита слабо и представлена головным узлом с отходящими от него нервными стволами, которые тянутся вдоль тела. Гермафродитная половая система повторяется в каждом членике. Возможно как самооплодотворение, так и перекрестное оплодотворение. Зрелые членики располагаются на заднем конце тела червя и заполнены оплодотворенными яйцами. У большинства ленточных червей эти членики отрываются и выводятся наружу, а на смену им от шейки отпочковываются новые. Развитие происходит со сменой хозяев.

Бычий цепень (рис. 58) – один из наиболее крупных

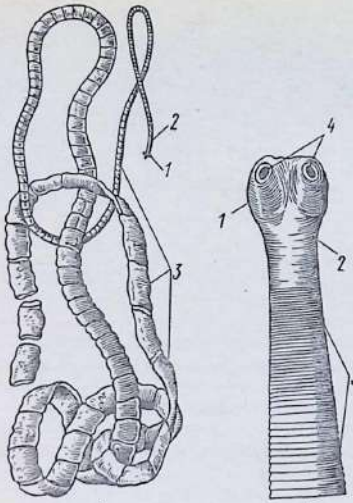


Рис. 58. Бычий цепень. *А* – общий вид; *Б* – передний конец тела:
1 – головка, *2* – шейка, *3* – членики, *4* – присоски

представителей класса ленточных червей. Его длина около 10 м. Окончательный хозяин – человек, промежуточный – крупный рогатый скот. Взрослый червь живет в кишечнике человека, к стенкам которого он прикрепляется с помощью четырех мощных присосок, имеющихся на головке. Его тело состоит более чем из 1000 члеников. За сутки от него отделяется 3–5 последних члеников. Они заполнены яйцами и способны активно двигаться. Из организма человека членики выводятся вместе с испражнениями.

Попав на землю, они разрушаются, освобождая яйца. Из яйца (рис. 59), попавшего вместе с травой в кишечник крупного рогатого скота, выходит шестикрючный зародыш. Сначала он проникает в кровеносные сосуды, а затем с током крови попадает в мышцы животного, где превращается в *финну*. Финна – это пузырек размером с горошину, заполненный жидкостью, внутрь которого

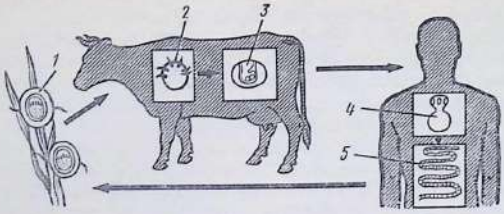


Рис. 59. Цикл развития бычьего цепня:
1 – яйца, *2* – шестикрючный зародыш, *3* – финна, *4* – финна с вывернутой головкой, *5* – взрослый червь

ввернута головка червя с четырьмя присосками. При употреблении плохо проваренного или плохо прожаренного мяса, зараженного финнами, в кишечнике человека головка червя выворачивается и прикрепляется к стенке кишки. Начинается быстрое нарастание члеников. Цепень отравляет организм человека продуктами своей жизнедеятельности, истощает его и нарушает нормальную работу кишечного тракта.

Очень опасен для человека и многих сельскохозяйственных животных *эхинококк*. Взрослый червь, состоящий из 3–4 члеников и достигающий длины 5 мм, живет в кишечнике собак, лисиц и волков. Пузырчатая стадия эхинококка развивается в печени или легких крупного рогатого скота, овец, свиней, а также человека. Эхинококковый пузырь достигает больших размеров (с яблоко и более), так как образует на своей внутренней стенке дочерние пузыри со множеством головок. Такие финны могут вызвать деформацию органов или даже их отмирание. Заражение скота происходит при поедании с травой яиц эхинококка, а человека – в результате общения с собаками, на шерсти которых имеются яйца червя. Собаки заражаются при поедании пораженных финнами внутренних органов (особенно печени и легких) рогатого скота и свиней. Из находящихся в финнах головок эхинококка в кишечнике собак развиваются взрослые черви.

В своем происхождении плоские черви связаны с предками примитивных кишечнополостных. Наиболее древняя группа плоских червей – ресничные черви. Как и кишечнополостные, ресничные черви произошли, по-видимому, от подвижных многоклеточных предков. Однако в отличие от предков кишечнополостных предки рес-

ничных червей перешли не к прикрепленному образу жизни, а приспособились к ползанию по дну водоемов. Предками сосальщиков были, вероятно, примитивные ресничные черви, ставшие паразитами. Происхождение ленточных червей обычно связывают с древними сосальщиками, которые паразитировали сначала на жабрах рыб, а потом могли перейти в рот, глотку, а затем и в кишечник хозяина.

§ 3. ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ

Круглые черви – многочисленный, разнообразный и широко распространенный тип червей, объединяющий как свободноживущих, так и паразитических представителей.

Круглые черви – это двусторонне-симметричные трехслойные животные. Их тело нечленистое, вытянутое в длину, веретеновидной формы, в поперечном сечении круглое. Снаружи оно защищено плотной оболочкой – *кутикулой*, выделяемой клетками покровов. Лежащая под покровами гладкая мускулатура представлена одним слоем продольных мышц, располагающихся в виде четырех лент. Движения круглых червей однообразны: сгибая и разгибая тело в спинно-брюшном направлении, они способны на боку двигаться вперед. Между стенкой тела и стенками внутренних органов находится замкнутое пространство – *первичная полость тела*, выполняющая функцию внутренней среды организма. Она возникла у круглых червей в результате расхождения клеток паренхимы, заполнявшей эту полость у предков. Находящаяся в полости тела круглых червей полостная жидкость вместе с кутикулой создает опору для мускулатуры – гидроскелет. Помимо опорной функции первичная полость тела играет важную роль в обмене веществ и их транспортировке.

Характерная особенность круглых червей – сквозной кишечник, состоящий из трех отделов: переднего, среднего и заднего. Пищеварительный тракт начинается ртом и заканчивается анальным отверстием. Нервная система круглых червей представлена окологлоточным нервным кольцом и отходящими от него нервными стволами. Органы чувств развиты слабо. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Выделительная система либо отсутствует, либо представлена протонефридиями, у многих – одноклеточными кожными железами. Круглые чер-

ви – раздельнополые животные. Большинство обладает хорошо выраженным половым диморфизмом.

Основной класс этого типа – Собственно круглые черви, или Нематоды. Это самая многочисленная и широко распространенная группа круглых червей. Они приспособились к жизни в морях и пресных водоемах, в почве, в среде с разлагающимися остатками. В качестве паразитов круглые черви встречаются в организме человека, животных и растений. Для сельского хозяйства они имеют особое значение как обычные паразиты домашних животных и культурных растений.

Аскарида человеческая (рис. 60) живет в кишечнике человека. Самки ее достигают 40 см длины, самцы более мелкие. Тело покрыто толстой желтоватой кутикулой, которая повышает жизненную стойкость червя и вместе с полостным тургором придает ему упругость. Чтобы не оказаться выброшенным из кишечника в результате его перистальтики и противостоять току пищевых масс, упругое тело аскариды должно постоянно находиться в движении.

Пищеварительная система аскариды начинается ротовым отверстием, окруженным тремя губами. Полупереваренная хозяином пища сначала попадает в короткую глотку червя, затем в среднюю кишку, где окончательно переваривается и усваивается. Средняя кишка переходит в короткую заднюю, которая заканчивается анальным отверстием.

Размножаются аскариды только половым путем. Органы размножения имеют вид извитых трубочек. Половая система самца представлена одним семенником, который переходит в семяпровод, впадающий в заднюю кишку. У самки имеются два яичника. От них отходят яйцеводы, переходящие в матки, которые сливаются в непарное влагалище, открывающееся отверстием на брюшной стороне тела. Оплодотворение внутреннее. Яйца аскарид защищены несколькими оболочками. Вместе с испражнениями они попадают на почву, где при определенной температуре и доступе кислорода в них развиваются личинки. При заглатывании человеком яиц аскариды (с грязными овощами, фруктами, водой и т. д.) личинки выходят из яиц, внедряются в стенку кишечника, проникают в кровеносные сосуды и с током крови попадают в легкие. Из легких личинки переходят в бронхи, дыхательное горло, ротовую полость, откуда вместе со слюной вторично попадают в кишечник человека, где

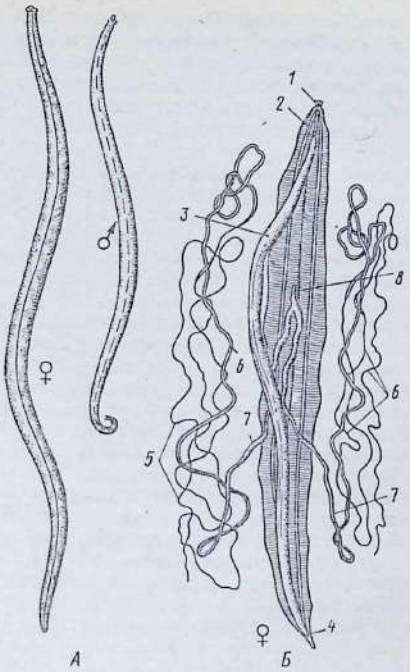


Рис. 60. Человеческая аскарида. *А* – внешний вид самки (слева) и самца (справа); *Б* – внутреннее строение самки:
1 – рот, *2* – глотка, *3* – кишечник, *4* – анальное отверстие, *5* – яичник, *6* – яйцевод, *7* – матка, *8* – влагалище

и превращаются во взрослых аскарид. Аскариды травмируют слизистую оболочку кишечника человека, отравляют его организм ядовитыми продуктами обмена веществ. При большом скоплении могут вызвать закупорку кишечника.

Очень часто в тонких и толстых кишках человека (особенно детей) паразитируют мелкие (длиной до 1 см) круглые черви – *острицы*. Самки остриц откладывают оплодотворенные яйца на кожу вблизи заднепроходного

отверстия ребенка, вызывая при этом зуд. При расчесывании поверхности кожи, прилежащей к заднему проходу, яйца попадают под ногти. Когда ребенок сосет пальцы, яйца вновь оказываются в его кишечнике, где из них выходят молодые черви, превращающиеся затем во взрослых остриц. В результате тот же хозяин заражается повторно.

В кишечнике сельскохозяйственных животных очень часто паразитируют аскариды: свиная, лошадиная и др. Многие нематоды паразитируют в тканях культурных растений (луковая, картофельная, свекловичная, галловая и др.). Они вызывают замедление роста растений и даже их гибель, что снижает урожайность культур. Большой ущерб круглые черви наносят в период хранения продуктов растениеводства в овощехранилищах, иногда уничтожая до 80% заложенных на хранение клубней картофеля, корнеплодов моркови и др.

Предками круглых червей были древние ресничные черви. Значительная часть круглых червей ведет паразитический образ жизни практически во всех органах животных и растений. Переход свободноживущих нематод к паразитизму, по-видимому, происходил в процессе приспособления к новым условиям существования — внутри организма случайно заглотивших их животных. В ходе приспособительной эволюции паразитирование из случайного стало обязательным сначала для одного из двух чередующихся поколений, а затем для каждого поколения круглого червя.

* * *

Существует около 10 тыс. видов плоских и круглых паразитических червей (глистов), которые приспособились к жизни в организме диких и домашних животных, а некоторые и в организме человека. Паразитирование обусловило возникновение у червей-паразитов целого ряда сходных приспособительных особенностей: плотной, химически стойкой оболочки — кутикулы, защищающей тело червя от воздействия пищеварительных соков хозяина, специальных органов прикрепления к телу хозяина — присосок, крючьев и др. В то же время паразитический образ жизни вызвал упрощение строения червей, выразившееся в слабом развитии нервной системы, в исчезновении некоторых органов чувств и т. д. В процессе эволюции у паразитических червей развилась огромная

плодовитость, что связано с большой гибелью в природе их яиц и личинок.

Глисты, поселяющиеся внутри организма хозяина, питаются за его счет, повреждают его органы и отравляют ядовитыми продуктами своей жизнедеятельности. Большой ущерб причиняют паразитические черви животноводству. Они тормозят рост молодняка, снижают продуктивность взрослых животных, служат причиной серьезных заболеваний и падежа скота. Глисты опасны и для здоровья человека, так как нарушают его нормальное физиологическое состояние, вызывают различные заболевания, иногда кончающиеся гибелью. Знание биологии паразитических червей необходимо в медицине и ветеринарии.

В нашей стране борьбе с паразитическими червями уделяется большое внимание. Выполнение этой сложной работы во многом определяется успехами одной из отраслей зоологической науки – паразитологии. Предупреждение и лечение заболеваний человека и домашних животных, вызванных глистами, основаны на знании особенностей развития этих червей и способов заражения ими.

Большую роль в разработке способов борьбы с паразитическими червями и предохранительных мер против заражения ими сыграли советские ученые-паразитологи во главе с акад. К. И. Скрябиным.

Для борьбы с паразитическими червями существует система мер, направленных на предупреждение заражения, которая включает: очистку воды, ветеринарно-санитарный контроль за мясом и органами забитых на бойнях животных, санитарный контроль за очисткой населенных пунктов, не допускающий использования необезвреженных фекалий в качестве удобрений под сельскохозяйственные культуры, и др.

Систематически проводимые медицинские осмотры (особенно в детских учреждениях) позволяют выявить лиц, зараженных глистами. Из кишечника человека червей изгоняют при помощи лекарственных препаратов. К важным профилактическим средствам борьбы с паразитическими червями относится соблюдение правил личной гигиены. Чтобы уберечься от заражения глистами, необходимо мыть руки, особенно перед едой, употреблять в пищу только мытые овощи, а мясо и рыбу в хорошо проваренном, прожаренном и просоленном виде, охранять продукты от мух и т. д.

§ 4. ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ

Кольчатые черви – в основном свободноживущие водные и почвенные организмы. Паразитические формы среди них немногочисленны. Свое название они получили в связи с сегментированным телом, причем *сегментация* (метамерия) выражена у них не только во внешней, но и во внутренней организации. По сравнению с уже рассмотренными типами червей кольчатые черви характеризуются более высоким уровнем организации, что тесно связано с их активным образом жизни.

Тело кольчатого червя слагается из головы, сегментированного туловища и анальной лопасти. Снаружи оно одето *кожно-мускульным мешком*, образованным тонкой кутикулой, выделяемой подстилающим ее однослойным эпителием, и двумя слоями мышц (кольцевыми и продольными). Черви передвигаются путем сокращения мускулатуры. У многих морских кольчецов на сегментах туловища имеются примитивные конечности – *параподии*, представляющие собой парные боковые выросты стенки тела.

Вторичная полость тела – целом – важный признак кольчатых червей. В отличие от первичной полости тела круглых червей целом кольчатых имеет собственную эпителиальную выстилку, отделяющую его от стенки тела и от кишечника. Целом заполнен жидкостью и имеет опорное значение, а также участвует в переносе питательных веществ, выполняет выделительную и половую функции.

Кишечник у кольчатых червей сквозной. Он начинается ртом и представлен передним, средним и задним отделами. Последний открывается анальным отверстием на конце анальной лопасти червя.

Впервые у кольчатых червей образуется *кровеносная система*. Она *замкнутая*, так как кровь движется только по сосудам, из которых особенно развиты два: спинной и брюшной. Они сообщаются между собой многочисленными кольцевыми сосудами, расположенными посегментно. Движение крови обусловлено сокращением спинного и ряда других сосудов. Кровь бесцветная либо красного или зеленого цвета, что зависит от типа дыхательных пигментов.

У большинства кольчатых червей органы дыхания отсутствуют и дыхание происходит через поверхность тела. Лишь некоторые морские представители (например, пе-

скожил) имеют органы дыхания – жабры, представляющие собой видоизмененные участки параподий.

Органы выделения кольчатых червей – *метанефридии*, сообщающиеся с полостью тела – целомом. Обычно в каждом сегменте тела червя имеется одна пара метанефридиев, каждый из которых начинается воронкой, открывающейся в целом. Воронка покрыта ресничками, создающими движение полостной жидкости. Отходящий от воронки канал проходит в следующий сегмент, где открывается наружу отверстием, расположенным сбоку тела червя.

Нервная система кольчатых червей усложнена. В голове помещается мозговой (надглоточный) нервный узел, который посредством окологлоточного нервного кольца соединен с *брюшной нервной цепочкой*. Цепочка тянется вдоль тела и в каждом сегменте имеет свой нервный узел. Органы чувств более развиты у свободноподвижных червей. Они представлены расположенными на голове глазами, органами осязания и химического чувства, а на теле – разбросанными в покровах чувствительными клетками.

Наиболее примитивные кольчатые черви раздельнополы, у многих видов вторично возник гермафродитизм. Оплодотворение яиц наружное. Развитие у большинства видов происходит с превращением, у остальных – прямое. Многие кольчатые черви в высшей степени способны к регенерации.

Тип кольчатых червей подразделяется на три класса – Многощетинковые, Малощетинковые и Пиявки.

Класс Многощетинковые. Живут преимущественно на дне морей. Многие ведут активный образ жизни, ползая по дну, зарываясь в грунт или плавая в толще воды. Есть сидячие формы, живущие в защитных трубках. Обычно имеют хорошо обособленную голову с развитыми органами чувств. По бокам сегментов туловища расположены параподии, которые несут по два пучка щетинок. Параподии помогают червям ползать и плавать. Многощетинковые черви раздельнополы. Характерные представители класса – *нереида* и *пескожил*. Они служат кормом многим морским промысловым рыбам, в частности каспийским осетровым.

Класс Малощетинковые. Большинство живет в почве, но есть и пресноводные формы. В отличие от многощетинковых у малощетинковых червей наблюдается упрощение организации, что выражается в меньшей обо-

очень важную группу для понимания эволюции высших беспозвоночных животных (членистоногих, моллюсков и др.).

§ 5. ТИП МОЛЛЮСКИ

Моллюски – обособленный большой (объединяет свыше 100 тыс. видов) тип высокоорганизованных беспозвоночных, ведущий начало от кольчатых червей. Моллюски – преимущественно водные животные, лишь немногие приспособились к жизни на суше. Представлены в основном донными, медленно передвигающимися формами. Большинство моллюсков – двусторонне-симметричные животные, некоторые – асимметричные.

Несегментированное тело моллюсков подразделяется на три отдела: голову, туловище, заключающее большую часть внутренних органов, и ногу – мускулистую брюшную часть тела, при помощи которой они передвигаются или прикрепляются к субстрату. Туловище покрыто складкой кожи – *мантией*, наружный эпителий которой выделяет раковину. Раковина у моллюсков либо цельная, либо состоит из двух створок или нескольких пластинок. Обычно раковина трехслойная: наружный слой – органический, средний – известковый, внутренний – перламутровый. У некоторых моллюсков раковина снаружи покрыта мантией и в значительной степени редуцирована. Между мантией и телом моллюска имеется мантийная полость, в которой располагаются жабры, анальное, выделительное и половое отверстия.

Моллюски – *вторичнополостные* животные. Однако целом у них представлен лишь околосердечной сумкой и полостью половых желез, а все промежутки между органами заполнены паренхимой. Пищеварительная система состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего. У моллюсков (кроме двустворчатых) в ротовую полость со дна глотки высовывается *терка* – пластинка с роговыми зубчиками, которая служит для перетирания пищи. В средний отдел кишечника впадают протоки пищеварительной железы – печени.

Органы дыхания у водных моллюсков – жабры, у наземных – легкие. Кровеносная система *незамкнутая*, но хорошо развитая. Имеется сердце, состоящее из желудочка и предсердий. От сердца отходят сосуды, образующие ответвления, по которым кровь изливается в полости – лакуны, располагающиеся между тканями и органами и

лишенные собственных стенок. Кровь чаще бесцветная, реже голубая из-за присутствия в ней дыхательного пигмента – гемоцианина, содержащего медь.

Нервная система *разбросанно-узлового* типа. Она состоит из нервных узлов, находящихся в разных частях тела, соединенных между собой нервными стволами. Из органов чувств у моллюсков имеются органы равновесия, глаза, органы химического чувства и органы осязания. Органами выделения служат почки.

Размножаются моллюски только половым путем. Большинство из них раздельнополы, у гермафродитных форм оплодотворение перекрестное.

Тип моллюсков включает несколько классов, из которых наиболее распространены два: Брюхоногие и Двустворчатые.

Класс Брюхоногие. Брюхоногие – самый многочисленный класс моллюсков. Очень много видов брюхоногих обитает в морях, другие приспособились к жизни в пресных водоемах и на суше. Раковина у них цельная часто спирально закручена, иногда в виде колпачка В ряде случаев раковина подвергается редукции (слизни Большинство брюхоногих утратили двустороннюю симметрию и приобрели асимметрию, которая проявляется в форме раковины, ее расположении, в строении тела, повторяющего форму и положение раковины.

Тело этих моллюсков разделено на голову, туловище и ногу (рис. 62). На голове имеются одна-две пары щупалец, глаза, рот. Для ротовой полости характерна терка. У большинства брюхоногих органами дыхания служат жабры. У наземных и некоторых видов, вторично приспособленных к жизни в пресных водоемах (прудовики, катушки), есть легкое – обособленный участок мантийной полости, сообщающийся с наружной средой через дыхательное отверстие. Газообмен в этом случае происходит в многочисленных кровеносных сосудах, пронизывающих стенки мантийной полости.

Большой прудовик – обычный для пресных водоемов брюхоногий моллюск. Имеет конусовидную, спирально закрученную раковину. На голове располагаются два щупальца, в основании которых находятся глаза. Дыхание легочное. Периодически поднимаясь к поверхности воды, прудовик заполняет мантийную полость свежим воздухом. Питается водными растениями. Гермафродит. Откладывает множество яиц, прикрепляя их к водным растениям.

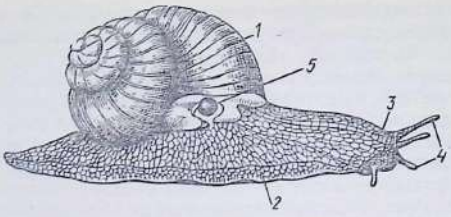


Рис. 62. Виноградная улитка:
1 – раковина, *2* – нога, *3* – голова, *4* – щупальца, *5* – дыхательное отверстие

Виноградная улитка – наземный брюхоногий моллюск, имеющий крупную округлую, спирально закрученную раковину с полосатым рисунком. Встречается в южных и западных районах СССР. Иногда причиняет убытки виноградникам, объедая почки и листья виноградной лозы. В ряде стран Европы используется в пищу.

Слизни – брюхоногие моллюски с вытянутым, покрытым слизью телом. Раковина обрастает мантией и полностью или частично редуцируется. Вредители различных сельскохозяйственных культур.

Многие брюхоногие служат промежуточными хозяевами сосальщиков – возбудителей опасных заболеваний человека и сельскохозяйственных животных. Например, личинки печеночного сосальщика развиваются в малом прудовике.

Класс Двустворчатые. Класс объединяет морских и пресноводных моллюсков, ведущих малоподвижный образ жизни. Это двусторонне-симметричные животные. В связи с редукцией головы их тело состоит из туловища и ноги (рис. 63). Снаружи оно надежно защищено раковиной, состоящей из двух створок, соединенных на спинной стороне связкой. Кроме того, имеются два мускула-замыкателя, притягивающие створки друг к другу. Мускулистая клинообразная нога способна высовываться между створками. Мантия представлена двумя свешивающимися с боков складками, наружный эпителий которых выделяет створки раковины. В мантийной полости находятся жабры, имеющие вид пластинок. Связь мантийной полости с внешней средой осуществляется через два сифона, расположенные на заднем конце тела.

По типу питания двустворчатые – типичные фильтраторы. Питаются они пассивно. Вода, содержащая ли-

щевые частицы и кислород, поступает через нижний – жаберный сифон в мантийную полость. Движение воды в мантийной полости вызывается биением ресничек мерцательного эпителия, выстилающего внутреннюю поверхность мантии. Омывая жабры, вода обеспечивает газообмен и доставляет пищу ко рту, расположенному на переднем конце туловища. Затем пища поступает в пищевод, открывающийся в желудок, в который впадают протоки печени. Отходящая от желудка средняя кишка ветвится в ноге и, поднимаясь на спинную сторону туловища, переходит в заднюю кишку. Последняя пронизывает желудочек сердца и заканчивается анальным отверстием. Непереваренные остатки пищи и продукты обмена веществ вместе с водой выводятся наружу через верхний – клоакальный сифон.

Нервная система двустворчатых состоит из трех пар нервных узлов, соединенных нервными тяжами. Органы чувств развиты слабо.

Типичный представитель класса двустворчатых – *беззубка* – живет в пресных водоемах со слабым течением. Раковина у нее тонкая, перламутровый слой развит слабо. Питается мелкими растительными и животными организмами, которые отфильтровывает из воды. Беззубка – раздельнополое животное. Размножается яйцами, которые откладывает в жабры. Из яиц выходят личинки с двустворчатой треугольной раковиной. Они покидают моллюска и, прикрепившись к жабрам или коже рыб, не-

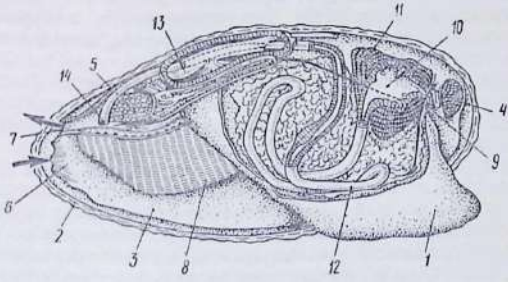


Рис. 63. Внутреннее строение беззубки:
1 – нога, *2* – раковина, *3* – мантия, *4* – передний мускул-замыкатель, *5* – задний мускул-замыкатель, *6* – жаберный сифон, *7* – клоакальный сифон, *8* – жабры, *9* – рот, *10* – желудок, *11* – печень, *12* – кишечник, *13* – сердце, *14* – анальное отверстие

которое время паразитируют, а затем переходят к самостоятельной жизни. С помощью рыб мелитительные беззубки расселяются.

Значение двустворчатых разнообразно. Как фильтраторы, они способствуют биологической очистке водоемов. Многих представителей морских двустворчатых (устриц, гребешков, мидий) употребляют в пищу, а их измельченные раковины — для подкормки домашней птицы. Мясо беззубок и перловиц используют как корм для свиней и уток. Из раковин некоторых двустворчатых (перловицы) изготовляют перламутровые изделия. Морских жемчужниц промышляют для получения натурального жемчуга. Некоторые представители двустворчатых причиняют вред. Так, дрейссена, размножаясь в большом количестве, закупоривает водопроводные трубы, засоряет турбины, а корабельный червь, или шашень, разрушает деревянные днища судов, сваи и т. д.

§ 6. ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Членистоногие — самый многочисленный тип животных, объединяющий свыше 1,5 млн. видов. Возникнув от предков, которые вели водный образ жизни, членистоногие на протяжении своей эволюции освоили также наземную, почвенную и воздушную среды обитания. Обнаруживая сходство общего плана строения с кольчатыми червями, членистоногие приобрели целый ряд отличительных прогрессивных черт организации, которые и обусловили их широкое распространение, а главное — завоевание суши.

Тело членистоногих *сегментировано*. Однако в отличие от однородной сегментации кольчатых червей сегментация членистоногих *неоднородная:* сегменты разных участков тела имеют различное строение. Сходные между собой сегменты у членистоногих объединяются в отделы тела, которых чаще всего бывает три: голова, грудь и брюшко. Отделы тела могут сливаться друг с другом.

Конечности членистоногих состоят из члеников, подвижно соединенных между собой и с телом при помощи суставов. Они служат не только для передвижения, но и для дыхания, удержания и измельчения пищи и т. д.

Тело членистоногих покрыто *хитиновой кутикулой*, которая защищает организм от неблагоприятных воздействий внешней среды и играет роль наружного скелета.

Сплошного кожно-мускульного мешка, свойственного кольчатым червям, у членистоногих нет и отдельные пучки поперечнополосатых мышц прикрепляются изнутри к хитиновому покрову. В связи с нерастяжимостью кутикулы рост животного сопровождается линькой. Всякий раз, когда членистоногое сбрасывает свой хитиновый покров, кожный эпителий выделяет новую кутикулу и, пока она не затвердела, животное растет. Приобретение членистоногими хитиновой кутикулы сыграло ведущую роль в их распространении и приспособлении к различным условиям обитания.

Полость тела членистоногих *смешанная*. Она образуется за счет слияния в процессе эмбрионального развития сегментированного целома с первичной полостью тела и выполняет выделительную и половую функции. В отличие от полости тела червей полость тела членистоногих не имеет опорного значения.

Пищеварительная система состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишки, а также включает пищеварительные железы, способствующие перевариванию пищи. Кровеносная система *незамкнутая*. На спинной стороне имеется трубчатое сердце, от которого отходят кровеносные сосуды, изливающие кровь в полость тела. Здесь она омывает органы и вновь возвращается в сердце, засасываясь через его боковые отверстия. Органы дыхания водных членистоногих представлены жабрами, наземных – легкими или трахеями. Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки и близка к таковой кольчатых червей. Органами выделения служат видоизмененные метанефридии или *мальпигиевы сосуды*. Членистоногие – раздельнополые животные, часто с хорошо выраженным половым диморфизмом.

Предками членистоногих были древние морские кольчатые черви, принадлежащие к классу многощетинковых. При переходе от кольчатых червей к членистоногим организация животных заметно усложнилась: тонкая кутикула превратилась в жесткий скелет, кожно-мускульный мешок распался на отдельные мышцы, гладкие мышцы сменились поперечнополосатыми, образовалась смешанная полость тела, параподии превратились в членистые конечности, а спинной кровеносный сосуд – в сердце, развились сложные глаза, передние туловищные сегменты стали головными, а конечности, соответствующие этим сегментам, – ротовыми органами, в процессе обо-

собления головы однородная сегментация заменилась на неоднородную.

Наиболее распространены и важны для сельского хозяйства три класса членистоногих: Ракообразные, Паукообразные и Насекомые.

Класс Ракообразные. Ракообразные – первичноводные членистоногие. Они широко распространены в морях и различных пресных водоемах вплоть до временных луж. К этому классу относятся речные раки, крабы, омары, лангусты, креветки и множество мелких представителей (циклопы, дафнии и др.). Есть виды, приспособившиеся к жизни в наземных условиях (например, мокрица). Большинство ракообразных свободноживущие, однако встречаются прикрепленные и даже паразитические формы. Органы дыхания – жабры; многие мелкие представители не имеют органов дыхания и дышат всей поверхностью тела.

Тело ракообразных сегментировано и разделено на голову, грудь и брюшко. Нередко голова, сливаясь с грудью или частью груди, образует головогрудь. На голове находятся две пары усиков, простые и сложные глаза и три пары челюстей, служащих для захвата и размельчения пищи. Грудные конечности разнообразны и выполняют различные функции: двигательную, дыхательную и т. д. Брюшные ножки есть не у всех ракообразных. Конечности обычно двуветвистой формы, что сближает их с параподиями многощетинковых кольчатых червей. Характерный представитель класса ракообразных – речной рак.

Речные раки – обитатели пресных водоемов со слабым течением. Днем они обычно прячутся под камнями и корягами. Активными становятся в ночное время, когда в поисках пищи покидают свои укрытия. Питаются водными животными и растениями, а также падалью. Размеры средневозрастных особей достигают 10–15 см. Окраска разнообразна и зависит от характера водоема.

Тело речного рака разделено на головогрудь и брюшко и покрыто толстым слоем хитиновой кутикулы, пропитанной известковыми солями, придающими поверхности головогруди прочность и твердость (рис. 64). Хитиновый панцирь защищает рака и служит его наружным скелетом, но препятствует росту животного. Рост возможен до тех пор, пока новая кутикула еще не затвердела.

На передней части головогруди расположены две пары усиков (короткие и длинные), выполняющие осяза-

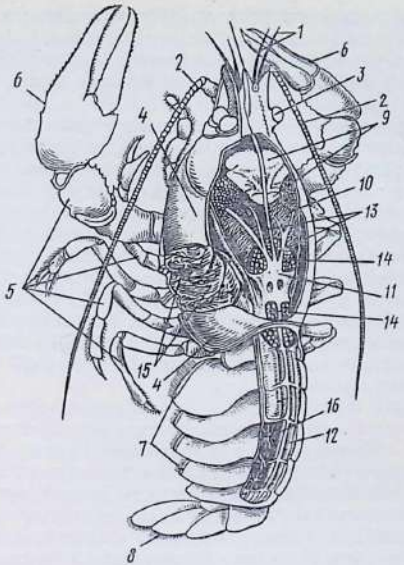


Рис. 64. Строение речного рака:
1 – короткие усики, *2* – длинные усики, *3* – сложный глаз, *4* – головогрудный щит, *5* – ходильные ноги, *6* – клешни, *7* – сегменты брюшка, *8* – хвостовой плавник, *9* – желудок, *10* – печень, *11* – сердце, *12* – задняя кишка, *13* – кровеносные сосуды, *14* – яичник, *15* – жабры, *16* – брюшная нервная цепочка

тельную функцию, стебельчатые глаза и околоротовые конечности, которые образуют пару верхних и две пары нижних челюстей. Челюсти обеспечивают захват и размельчение пищи перед ее отправлением в рот. На задней части головогруди помещаются три пары ногочелюстей, которые поддерживают пищу и продвигают ее ко рту, и пять пар ходильных ног. Первая пара ходильных ног вооружена большими, а две последующие – маленькими клешнями, при помощи которых раки разрывают крупную добычу. У основания второй и третьей пар ногочелюстей, а также всех пар ходильных ног располагаются органы дыхания – жабры, представленные тонкостенными перистыми выростами кожных покровов.

Брюшко рака состоит из шести подвижно соединенных сегментов, на которых расположены конечности. Они преобразованы в органы совокупления, служат для плавания и прикрепления яиц и молоди. Заканчивается брюшко хвостовым плавником.

Пищеварительная система речного рака начинается ртом. Он ведет в короткий пищевод, переходящий в обширный желудок, состоящий из двух отделов. В переднем отделе происходит механическое перетирание пищи с помощью трех хитиновых пластинок с зубцами, образующих жевательный аппарат. В заднем отделе желудка пища фильтруется и жидкая ее часть поступает в среднюю кишку, а твердая — в заднюю. В среднюю кишку открывается проток печени, играющей важную роль в переваривании и всасывании пищи. Задняя кишка имеет вид прямой трубки, которая тянется вдоль брюшка и заканчивается анальным отверстием на брюшной стороне хвостового плавника.

Кровеносная система незамкнутая. Мешковидное сердце с тремя парами отверстий с клапанами расположено на спинной стороне головогруди. При сокращении сердца кровь попадает сначала в отходящие от него сосуды, а затем изливается в полость тела, где омывает органы, отдавая им кислород. Кровь обогащается кислородом в жабрах. Окисленная кровь из полости тела поступает в сердце через имеющиеся в его стенках отверстия.

Нервная система рака образована окологлоточным нервным кольцом, в состав которого входят надглоточный и подглоточный нервные узлы, и брюшной нервной цепочкой. Органы чувств различны. Раки имеют органы осязания, обоняния и химического чувства, расположенные на обеих парах усиков, органы равновесия — в основном членике длинных усиков. Органами выделения служат зеленые железы, представляющие собой видоизмененные метанефридии, располагающиеся в основании длинных усиков.

Раки — раздельнополые животные с хорошо выраженным половым диморфизмом. Оплодотворение внутреннее. Весной самки выметывают икру, которую прикрепляют к брюшным конечностям. Развитие прямое. Вышедшие из икры в начале лета маленькие рачки первое время остаются под брюшком самки.

К классу ракообразных принадлежат крабы, отличающиеся от раков тем, что их брюшко укорочено и подог-

нуто под головогрудь. Крабы наряду с другими крупными ракообразными (омары, лангусты, креветки) используют в пищу. Раков нередко разводят.

Из мелких представителей ракообразных широко распространены пресноводные рачки – *дафнии*, тело которых заключено в тонкую двустворчатую раковину. На голове имеются простой и сложный глаза, две пары усиков. С помощью биения второй пары сильно развитых двуветвистых усиков дафнии толчкообразно движутся в воде, за что их часто называют «водяными блохами». Питаются взвешенными в воде частицами. Наряду с другими мелкими ракообразными (циклопы, бокоплавы) дафнии служат кормом мальками рыб и очищают водоемы, пропуская воду через кишечник. В то же время среди ракообразных немало паразитов рыб. Некоторые ракообразные служат промежуточными хозяевами червей – паразитов сельскохозяйственных животных и человека.

Класс Паукообразные. Класс объединяет в основном наземных членистоногих – пауков, скорпионов и клещей. Лишь немногие виды пауков и клещей вторично приспособились к жизни в воде.

Обычно тело паукообразных (рис. 65) состоит из двух отделов – головогруди и брюшка. Однако в пределах класса наблюдаются различия в степени расчлененности тела: у скорпионов головогрудь слитная, а брюшко расчленено на сегменты, у пауков ни головогрудь, ни брюшко не сегментированы, а у клещей все тело цельное. Усиков, столь характерных для других членистоногих, у паукообразных нет. На головогруди находится шесть пар ног, из которых две первые участвуют в захвате и измельчении пищи, а остальные четыре пары – типичные ходильные конечности. Брюшко не несет настоящих конечностей, поскольку они или исчезают, или видоизменяются и превращаются в паутинные бородавки, легкие и т. д.

Большинство паукообразных – хищники, имеются также растительноядные и паразитические формы. Питаются в основном полужидкой пищей. В связи с этим передняя кишка имеет расширение – мускулистую глотку, которая служит в качестве насоса. Средняя кишка образует длинные боковые выросты, способствующие увеличению принимаемого количества пищи и всасывающей поверхности кишечника. В среднюю кишку открываются протоки пищеварительной железы – печени. На

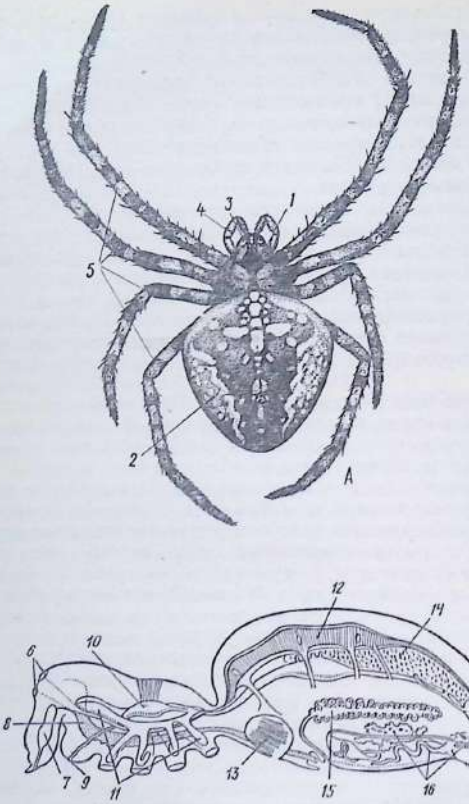


Рис. 65. Паук крестовик. *А* – внешний вид; *Б* – схема внутреннего строения:

1 – головогрудь, *2* – брюшко, *3, 4* – первая и вторая пары конечностей ротового аппарата, *5* – ходильные ноги, *6* – глаза, *7* – ядовитая железа, *8* – головной мозг, *9* – рот, *10* – глотка, *11* – слепые выросты средней кишки, *12* – сердце, *13* – легкое, *14* – печень, *15* – яичник, *16* – паутинные железы, *17* – паутинные бородавки

границе средней и задней кишки в кишечник открывается пара слепых трубочек – мальпигиевых сосудов, служащих органами выделения.

Нервная система представлена надглоточным узлом (головной мозг) и брюшной нервной цепочкой, число нервных узлов которой у разных представителей паукообразных зависит от степени расчлененности их тела. Так, у пауков все узлы брюшной нервной цепочки слились в головогрудный узел, а у клещей нет разграничения между головным мозгом и головогрудным узлом. Из органов чувств у паукообразных имеются органы осязания, органы химического чувства и органы зрения, представленные 1–6 парами простых глаз.

Органы дыхания – легкие и трахеи. Кровеносная система незамкнутая. От трубчатого сердца, расположенного на спинной стороне брюшка, отходят кровеносные сосуды, доставляющие кровь к органам. Обратный ток крови идет по полостям между органами. В легких кровь обогащается кислородом. В сердце она поступает через имеющиеся в нем отверстия с клапанами. Кровь бесцветна.

Паукообразные – раздельнополые животные, часто с хорошо выраженным половым диморфизмом. Оплодотворение внутреннее. При размножении обычно откладывают яйца. Некоторые виды живородящи. Развитие у большинства паукообразных прямое, лишь у клещей с превращением.

Пауки – наиболее многочисленные и широко распространенные представители паукообразных. Их головогрудь и брюшко не расчленены на сегменты и соединены между собой тонким стебельком. Пауки – хищники, питаются преимущественно насекомыми. Первая пара конечностей заканчивается коготком, на конце которого открывается проток ядовитой железы. Вонзая коготки в тело жертвы, паук вводит яд и умерщвляет ее. Питаются пауки разжиженной пищей. Для этого они впрыскивают в жертву секрет слюнных желез, расщепляющий белки и приводящий ее в состояние жидкой кашицы.

На нижней стороне брюшка находятся паутинные бородавки, на которых открываются протоки паутинных желез. Они выделяют секрет, застывающий на воздухе в виде тончайших паутинных нитей. При изготовлении ловчей сети пауки склеивают многочисленные тончайшие паутинные нити в одну. Радиальные нити ловчей сети делаются более толстыми и без клейких капелек, а натяну-

тая на них тонкая спиральная паутиновая нить покрывается капельками клея, к которому прилипают попавшие в сеть насекомые. Паутина обеспечивает пауков не только пищей; из нее они устраивают убежище и плетут кокон, в который откладывают яйца. При помощи летной паутины расселяются молодые паучки.

Многие пауки приносят пользу, истребляя вредных насекомых. Примером может служить паук крестовик, устраивающий свои ловчие сети в лесах, садах, под крышами строений и т. д. Самки этого паука крупные, достигают в длину 2—2,5 см, самцы — мелкие, длиной около 1 см. На спинной стороне брюшка имеется характерный крестообразный рисунок. В брюшке паука находится до 1000 паутинных желез. Ядовитые пауки фауны СССР — каракурт и тарантул.

Укус тарантула болезнен, но не опасен, а укус каракурта очень опасен для человека, крупного рогатого скота и лошадей.

Скорпионы — самые древние наземные членистоногие, обитающие главным образом в странах тропиков и субтропиков. В СССР встречаются в южных районах. Длина скорпионов в среднем 5—10 см. Первая пара головогрудных конечностей выполняет функцию челюстей, вторая пара, значительно больших размеров, заканчивается клешнями. Они похожи на клешни рака и служат для захвата добычи. Длинное брюшко сегментировано и состоит из двух отделов: широкого и узкого. На конце брюшка имеется пузыревидное расширение с ядовитой железой, протоки которой открываются на конце изогнутого острия — жала. Охотятся скорпионы ночью. Пищей служат насекомые и другие членистоногие. Схватив добычу клешнями, скорпион заносит брюшко над головогрудью и через жало вводит яд, парализующий или убивающий жертву. Укол скорпиона может быть смертельным и для мелких млекопитающих. Для человека он обычно не опасен, но вызывает болезненное состояние. Многие скорпионы живородящи.

Клещи — большая группа мелких паукообразных с нерасчлененным телом. Если у пауков ведущую роль в приспособительной эволюции сыграла паутина, то у клещей — небольшие размеры, обеспечившие широкое расселение их по Земле. У большинства клещей органами дыхания служат трахеи. Мелкие виды не имеют трахей, и дыхание у них происходит через тонкие покровы тела. Ротовые органы грызущего или колюще-сосущего типа.

Развитие клещей происходит с превращением. У личинки лишь три пары ног.

Образ жизни клещей разнообразен. Многие виды обитают в почве. Они имеют твердый хитиновый панцирь и ротовой аппарат грызущего типа. Почвенные клещи, питаясь гниющими растительными остатками и мицелием грибов, играют положительную роль в почвообразовательных процессах. Некоторые из них служат промежуточными хозяевами ленточных червей – паразитов сельскохозяйственных животных. Немало видов клещей вторично приспособились к жизни в пресных водоемах.

Многие виды клещей паразитируют на растениях, в том числе на сельскохозяйственных. Микроскопически мелкие паутинные клещи, скапливаясь на нижней стороне листьев хлопчатника, картофеля, земляники, малины и других культур, высасывают из них соки при помощи хоботка, что ведет к потере урожая. Есть клещи, которые повреждают зерно, муку и мучные изделия. Ряд видов клещей – паразиты человека и сельскохозяйственных животных. Среди них очень опасны зудни – мелкие округлые клещи с короткими ножками. Просверливая ходы в коже человека и других млекопитающих, они повреждают ее, вызывая изнурительную болезнь – чесотку.

Еще большее отрицательное значение имеют иксодовые клещи – переносчики возбудителей таких тяжелых заболеваний человека и сельскохозяйственных животных, как клещевой энцефалит (воспаление мозговых оболочек), туляремия, бруцеллез, пироплазмоз крупного рогатого скота и др. Это относительно крупные (до 1 см) клещи с округлым телом и длинным хоботком. Из них широко распространен таежный клещ – переносчик возбудителя клещевого энцефалита. Взрослые клещи нападают на людей и скот из травы или с кустарников, где обычно подстерегают своих хозяев, кровью которых питаются. Насосавшись крови, клещи отваливаются от хозяина и падают на землю. Здесь, в лесной подстилке, самки клещей откладывают яйца. Вышедшие из них личинки сосут кровь ящериц, птиц и мелких млекопитающих. После этого они уходят в почву, где линяют и вновь нападают на животных, но уже на более крупных: белок, зайцев и др. Таким образом, за период развития таежный клещ три раза меняет хозяев.

В СССР с иксодовыми клещами ведется упорная борьба. В целях профилактики заболевания энцефалитом людям делают предохранительные прививки, для пре-

дупреждения укусов клещами используют специальную одежду и смазывают кожу отпугивающими препаратами; обнаруженных во время осмотра одежды и поверхности кожи клещей уничтожают.

Класс Насекомые. К этому классу принадлежит около 70% обитающих на Земле видов животных. Большинство ведет наземный образ жизни. В ходе эволюции часть насекомых приспособилась к активному полету, что позволило им освоить воздушную среду. Многие живут в почве. Имеются виды, которые вторично перешли к водной среде обитания.

Тело насекомых разделено на голову, грудь и брюшко (рис. 66). Голова несет пару усиков, пару сложных глаз, простые глазки и ротовой аппарат. На усиках располагаются органы обоняния и осязания. Ротовой аппарат насекомых разнообразен и зависит от характера пищи. Различают три основных типа ротовых аппаратов: *грызущий, колюще-сосущий* и *сосущий*. Грызущий характерен для насекомых, которые питаются твердой пищей, – стрекоз, тараканов, кузнечиков, жуков и др. Ротовое отверстие у них прикрыто хитиновой пластинкой – верхней губой, за которой располагается пара верхних челюстей, имеющих вид пластинок с зазубренными краями, благодаря которым измельчается пища. За ними находятся парные нижние челюсти, помогающие измельчать пищу, и непарная нижняя губа, участвующая в слизывании пищи. Нижние челюсти и нижняя губа снабжены щупиками, на которых расположены органы осязания и вкуса. От грызущего аппарата как наиболее древнего произошли остальные типы ротовых аппаратов. Так, переход к питанию жидкой пищей (соки растений, кровь животных) обусловил возникновение колюще-сосущего типа, все части которого вытянуты в длину и образуют колющий хоботок. Этот тип характерен для комаров, клопов, тлей и ряда других насекомых. У бабочек, питающихся нектаром, появился сосущий тип ротового аппарата. Он представлен спирально закрученным сосательным хоботком, образованным сильно вытянутыми нижними челюстями.

Грудь насекомых состоит из трех сегментов, каждый из которых несет по паре членистых двигательных конечностей. Разнообразие типов ног связано с образом жизни и способом передвижения. Различают конечности бегательные, прыгательные, плавательные, копательные и др. Второй и третий сегменты груди обычно несут по паре

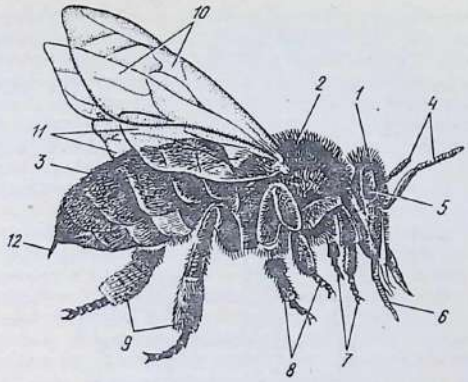


Рис. 66. Внешнее строение насекомого (пчела):
1 – голова, *2* – грудь, *3* – брюшко, *4* – усики, *5* – сложный глаз, *6* – хоботок, *7, 8, 9* – передняя, средняя и задняя пары ног, *10, 11* – передние и задние крылья, *12* – жало

крыльев, представляющих собой мощные складки стенки тела. У жуков передние крылья сильно хитинизированы и превращены в твердые толстые надкрылья, не участвующие в полете. Они защищают задние тонкие крылья, служащие для полета. У мух и комаров развиты только передние крылья, а задние редуцированы. Некоторые насекомые (вши, блохи и др.) утратили обе пары крыльев в связи с переходом к паразитическому образу жизни.

Брюшко разных представителей насекомых включает неодинаковое число сегментов и лишено конечностей. Тело и конечности насекомых покрыты хитиновой кутикулой, которая предотвращает испарение влаги из организма, защищает его от механических повреждений и играет роль наружного скелета. Мышцы насекомых поперечно-полосатые. Они прикрепляются к выростам хитиновой кутикулы, обращенным внутрь полости тела.

Пищеварительная система (рис. 67) начинается ротовой полостью, куда открываются протоки слюнных желез. Ротовая полость продолжается в мускулистую глотку, которая переходит в узкий пищевод, расширяющийся в зоб, особенно развитый у насекомых, питающихся жидкой пищей. У насекомых, потребляющих твердую пищу,

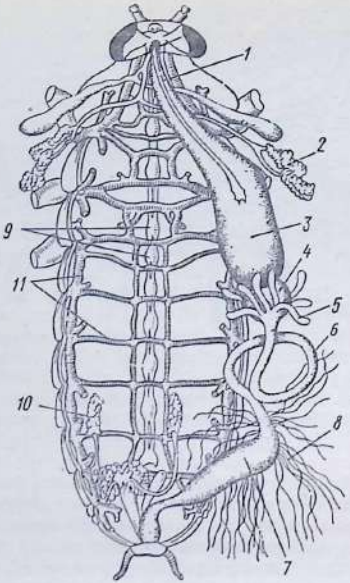


Рис. 67. Внутреннее строение насекомого (таракана):
1 — пищевод, *2* — слюнная железа, *3* — зоб, *4* — желудок, *5* — слепые выросты кишечника, *6* — средняя кишка, *7* — задняя кишка, *8* — мальпигиевы сосуды, *9* — брюшная нервная цепочка, *10* — семенник, *11* — трахеи

имеется еще один отдел передней кишки — жевательный желудок. Далее следует средняя кишка, обеспечивающая переваривание и всасывание пищи, а затем — задняя кишка, которая заканчивается анальным отверстием. Пища насекомых разнообразна и включает почти все вещества растительного и животного происхождения.

Органы выделения насекомых — *мальпигиевы сосуды* — представляют собой трубочки, слепо замкнутые на свободном конце и открывающиеся в кишечник на границе между средней и задней кишкой. Их число колеблется от 2 до 200. Продукты обмена всасываются стенками

мальпигиевых сосудов из омывающей их крови и в виде сухих кристаллов выделяются в кишечник, откуда они вместе с непереваренными остатками пищи удаляются наружу. Освободившаяся при этом вода обратно всасывается мальпигиевыми сосудами и возвращается в кровь. Таким образом, мальпигиевы сосуды обеспечивают насекомым экономное расходование воды, что особенно важно для наземных видов.

Нервная система насекомых, как и других членистоногих, состоит из головного мозга, подглоточного узла и сегментарных узлов брюшной нервной цепочки. У некоторых насекомых все узлы брюшной нервной цепочки сливаются с подглоточным узлом в один большой узел, лежащий в грудном отделе. Органы чувств насекомых хорошо развиты и представлены органами осязания, обоняния, вкуса, зрения и слуха. Органы осязания и обоняния располагаются преимущественно на усиках, органы вкуса – на ротовых конечностях. Наиболее сложное строение имеют органы зрения – сложные глаза, состоящие из большого числа фасеток и способные воспринимать изображения предметов. В отличие от них простые глазки различают лишь свет от тьмы. Насекомые (пчелы, бабочки) различают цвета. Они воспринимают зеленожелтые, синие и даже невидимые для человека ультрафиолетовые лучи, но плохо различают красные. Органы слуха помещаются в разных частях тела и имеют различное строение.

Дыхание насекомых происходит при помощи хорошо развитой трахейной системы. Она представляет собой сеть трубочек, проникающих в тело и опутывающих своими разветвлениями органы. С наружной средой трубочки сообщаются отверстиями – дыхальцами, которые располагаются по бокам груди и брюшка. Трахейная система обеспечивает доставку кислорода непосредственно к местам его потребления, т. е. к тканям и клеткам, как бы заменяя собой кровеносные сосуды. Обмен воздуха в трахеях осуществляется через дыхальца диффузно либо путем ритмического сжатия и расширения брюшка.

Кровеносная система насекомых из-за сильно разветвленной трахейной системы развита слабее, чем у других членистоногих. Кровь обеспечивает лишь доставку питательных веществ к тканям и органам, а также транспортировку продуктов обмена веществ к органам выделения, дыхательная же функция ей не свойственна. На спинной стороне брюшка насекомого располагается длинное

трубчатое сердце, замкнутое на заднем конце и состоящее из нескольких камер. В перегородках между камерами имеются клапанные отверстия, пропускающие кровь только в одном направлении. От сердца к голове отходит единственный короткий кровеносный сосуд, по которому кровь изливается в полость тела. Омывая органы, она возвращается к сердцу и засасывается в него через боковые отверстия камер. Кровь бесцветная или желтоватая, редко красная.

Насекомые – раздельнополые животные, многие с хорошо выраженным половым диморфизмом. Оплодотворение внутреннее. В период размножения самки откладывают во внешнюю среду оплодотворенные яйца. Развитие происходит с неполным или полным превращением (рис. 68). В первом случае (например, у тлей, саранчи, тараканов, клопов и др.) из яйца выходит личинка, похожая по внешнему виду на взрослое насекомое, но отличающаяся от него малыми размерами, недоразвитием крыльев и половой системы. Личинка растет, периодически линяет и превращается во взрослое насекомое. Во втором случае (у жуков, бабочек, мух, пчел и др.) личинка резко отличается по строению и образу жизни от взрослого насекомого. Так, личинка бабочки – гусеница – имеет червеобразную форму тела, грызущие ротовые органы (а не сосущие, как у взрослого насекомого), кроме трех пар истинных конечностей – несколько пар ложноножек с присосками. Личинка интенсивно питается, растет, несколько раз линяет, после чего превращается в неподвижную и непитающуюся куколку. Под покровом куколки происходит большая перестройка органов и тканей личинки, заканчивающаяся выходом взрослого насекомого.

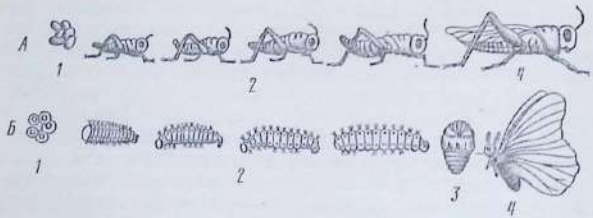


Рис. 68. Развитие насекомых. *А* – с неполным (саранча) и *Б* – с полным превращением (бабочка):
1 – яйца, *2* – личинки, *3* – куколка, *4* – взрослое насекомое

Рассмотрим основные отряды насекомых, имеющих наибольшее значение для сельского хозяйства.

Отряды насекомых с неполным превращением. *Отряд прямокрылые* (кузнечики, саранча, сверчки, медведки). Это растительноядные или всеядные насекомые. Ротовой аппарат грызущего типа. Передние крылья узкие, более хитинизированные, задние тонкие, складывающиеся на спине веером. Задние ноги часто сильно развиты и позволяют насекомому передвигаться прыжками.

Некоторые виды саранчи, образующие массовые скопления, могут причинять вред посевам.

Отряд полужесткокрылые, или *клопы*. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа. Передние крылья жесткие лишь у основания, а концы их, как и задние крылья, перепончатые. У постельного клопа, питающегося кровью человека и теплокровных животных, крыльев нет. Многие клопы питаются соками растений, причиняя им вред. Вредная черепашка высасывает соки из листьев, стеблей и колосьев злаковых культур.

Отряд равнокрылые (тли, цикады и др.). Ротовой аппарат колюще-сосущего типа. Обе пары крыльев одинакового строения. Иногда крылья отсутствуют. Тли – мелкие насекомые, тело которых покрыто тонкой кутикулой. Характеризуются интенсивным размножением и сложным жизненным циклом. Многие тли – опасные вредители культурных растений. Виноградная филлоксера наносит вред виноградной лозе, кровяная тля – яблоням и другим плодовым деревьям.

Отряды насекомых с полным превращением. *Отряд чешуекрылые*, или *бабочки*. Ротовой аппарат сосущего типа. Обе пары крыльев покрыты мелкими окрашенными чешуйками. Личинки бабочек – гусеницы – питаются твердой растительной пищей. В отличие от взрослого насекомого ротовой аппарат у них грызущего типа. Многие бабочки в личиночной стадии причиняют вред сельскохозяйственным культурам: гусеницы капустной белянки объедают листья капусты, а озимой совки – подгрызают всходы озимых злаков. Взрослые бабочки играют положительную роль в опылении культурных и дикорастущих растений. В южных районах нашей страны развито шелководство – важная отрасль народного хозяйства, занимающаяся разведением гусениц тутового шелкопряда для получения шелка-сырца.

Отряд жесткокрылые, или *жуки*. Ротовой аппарат взрослых и личинок грызущего типа. Передние крылья – жесткие, превращены в надкрылья, задние – перепончатые. Колорадский жук – опасный вредитель картофеля – был завезен в начале XX в. во Францию из Америки. В период второй мировой войны и в послевоенное время он широко распространился в Европе. Взрослый жук и его личинка выгрызают листовую мякоть ботвы картофеля, вызывая гибель растений. Многие жуки приносят вред лесному хозяйству. Так, майский жук обгрызает листья деревьев, преимущественно березы. Его личинка живет в земле и питается корнями растений, вредя посадкам сосны и др. Некоторые жуки полезны, так как истребляют насекомых – вредителей культурных растений (например, божьи коровки, поедающие тлей).

Отряд двукрылые (комары, мухи, слепни, оводы и др.). Ротовой аппарат в виде хоботка разного строения. Имеется только одна (передняя) пара крыльев. Задние крылья превращены в жужжальца. Личинки безногие и часто лишены оформленной головы.

Комары – мелкие двукрылые с колюще-сосущим ротовым аппаратом и длинными усиками. Личинки живут в воде. Самка обыкновенного комара питается кровью человека, самец – нектаром цветков. Малярийный комар – переносчик возбудителя малярии человека.

Мухи – короткоусые двукрылые. Их личинки, лишенные конечностей и обособленной головы, живут в среде с гниющими органическими остатками (в навозе, на помойках и т. п.). Комнатная муха питается жидкой пищей, слизывая ее при помощи хоботка. Мухи участвуют в распространении кишечных заболеваний человека (например, дизентерии), яиц аскарид и других паразитических червей – возбудителей многих опасных для человека и сельскохозяйственных животных болезней.

Оводы – крупные волосистые мухи. Взрослые оводы ведут свободный образ жизни, личинки – паразитический. Они скапливаются под кожей крупного рогатого скота, лошадей и овец, в желудке лошадей, в полостях носа, рта и глотки ряда сельскохозяйственных животных. Вызывая сильное истощение скота и снижение его продуктивности, личинки причиняют ущерб животноводству.

Отряд перепончатокрылые (пчелы, шмели, осы, муравьи, наездники и др.). Ротовой аппарат грызущего или грызуще-лижущего типа приспособлен для сосания нектара. Имеются две пары перепончатых крыльев, причем

задние крылья меньшего размера и сцеплены с передними. Многим свойственно сложное поведение, в основе которого лежат инстинкты. Оно проявляется при строительстве гнезд, добывании пищи, в многообразных формах заботы о потомстве. Наибольшей сложности поведение достигает у общественных насекомых – пчел, ос, шмелей, муравьев, которые живут большими семьями. Семьи состоят из специализированных особей, инстинктивные действия которых носят согласованный характер. Так, в пчелиной семье имеются матка и самцы-трутни, обеспечивающие продолжение вида, а также рабочие особи – самки, не способные к размножению. Рабочие пчелы собирают цветочный нектар и пыльцу, выкармливают личинок, воспитывают из личинок маток, защищают улей, поддерживают в нем постоянную температуру и влажность и т. д. У муравьев кроме рабочих особей имеются еще «солдаты», охраняющие муравейник.

Пчеловодство – важная отрасль народного хозяйства СССР. Пчелы – основные опылители многих культурных растений. Их разводят для получения меда, воска, пыльцы, прополиса, пчелиного яда, маточного молочка и др. Муравьи уничтожают большое количество гусениц бабочек, личинок жуков – вредителей леса и культурных растений. Наездники истребляют многих вредителей сельскохозяйственных и дикорастущих растений. Самки наездников при помощи длинного яйцеклада откладывают свои яйца в яйца или личинки вредных насекомых. Вышедшие из яиц личинки паразитируют внутри своих хозяев, вызывая их гибель. Такое уничтожение вредного насекомого с помощью его естественного врага получило название *биологического метода борьбы* с вредителями. Искусственное разведение наездников в промышленных условиях с последующим массовым выпуском их в местах массового размножения вредителей все шире практикуется в сельском и лесном хозяйстве.

Роль насекомых в природе и их практическое значение. Насекомые – самая многочисленная и широко распространенная группа животных, активно участвующая в разнообразных биологических процессах.

Пчелы, шмели, бабочки и другие насекомые опыляют цветковые растения. Муравьи и живущие в почве личинки насекомых участвуют в почвообразовательных процессах. Они рыхлят почву, улучшая ее аэрацию и водоснабжение. Разрушая остатки растений и животных,

обогащают ее перегноем. Жуки-могильщики и навозники, используя в пищу падаль и экскременты животных, выполняют роль санитаров в природе. Среди позвоночных животных (особенно среди птиц) имеется немало исключительно насекомоядных видов.

Человек получает прямую пользу от одомашненных насекомых – медоносной пчелы и тутового шелкопряда, а косвенную – от насекомых-опылителей, насекомых-санитаров, а также паразитов и хищников, уничтожающих вредителей полезных растений.

Велика и отрицательная роль насекомых. Так, питаясь тканями живых растений, насекомые существенно вредят им, а при массовом нападении вызывают их гибель. Однако часто сам человек, неумело вмешиваясь в исторически сложившиеся биологические комплексы и нарушая их равновесие, провоцирует массовое размножение вредителя. Установлено, например, что многократное применение инсектицидов в садах вызывает рост численности таких вредителей, как минирующие моли.

Насекомые-вредители поедают и портят пищевые продукты, техническое сырье (древесину, кожу и др.), шерстяную и меховую одежду, мебель, разрушают деревянные строения.

Насекомые-паразиты вызывают заболевания сельскохозяйственных животных, снижая их продуктивность. Кровососущие насекомые – комары, блохи, вши, клопы – переносят возбудителей таких болезней человека, как малярия, чума, тиф и др.

Охраняя и разводя полезных насекомых и ведя борьбу с вредными, человек должен стремиться к тому, чтобы сохранить все видовое многообразие насекомых. В природе не существует абсолютно вредных или абсолютно полезных насекомых. Один и тот же вид в зависимости от места, времени, условий и численности может быть для человека вредным или полезным. Виды насекомых, о которых сегодня еще многое неизвестно, в будущем могут оказаться для человека полезными и даже необходимыми.

§ 7. ТИП ХОРДОВЫЕ

К хордовым принадлежит примерно 40 тыс. видов двусторонне-симметричных вторичнополостных животных с метамерным расположением многих органов. Они обитают во всех средах: в воде, на суше, в толще почвы

и в воздухе. В отличие от уже рассмотренных типов животных хордовые имеют следующие признаки:

1. Внутренний осевой скелет, первоначально представленный *хордой*, лежащей вдоль тела животного. У низших представителей этого типа хорда сохраняется в течение всей жизни, а у более высокоорганизованных частично или полностью вытесняется и замещается более прочным сегментированным осевым скелетом – позвоночником.

2. Центральная нервная система имеет вид *нервной трубки* с каналом внутри и располагается над хордой. У высших хордовых передний отдел нервной трубки разрастается и превращается в головной мозг, тогда как остальная часть нервной трубки становится спинным мозгом.

3. Глотка (передний отдел кишечника) сообщается с наружной средой посредством *жаберных отверстий*, которые образуются в период зародышевого развития и пожизненно сохраняются лишь у первично водных хордовых.

Тип Хордовые объединяет два основных подтипа: Бесчерепные и Позвоночные (или Черепные).

Подтип Бесчерепные

Бесчерепные – немногочисленная группа низших хордовых, пожизненно сохраняющих все признаки типа. К этому подтипу относится класс Ланцетники.

Класс Ланцетники

Ланцетники – маленькие (длиной 5–8 см) морские животные с рыбообразным полупрозрачным телом. Они ведут малоподвижный образ жизни, большую часть времени лежат, зарывшись в грунт дна и оставляя на поверхности песка только передний конец тела, где находится рот, окруженный щупальцами (рис. 69). Голова у них не обособлена. Парные плавники отсутствуют. По спинной стороне тела тянется невысокая складка кожи – спинной плавник, переходящий на заднем конце тела в небольшой хвостовой плавник ланцетовидной формы (отсюда название).

Ланцетники – типичные хордовые животные. Они представляют собой как бы упрощенную схему строения хордовых. Так, их центральная нервная система имеет

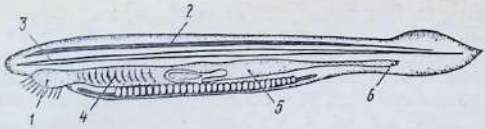


Рис. 69. Схема строения ланцетника:
1 – рот, окруженный щупальцами, *2* – нервная трубка, *3* – хорда, *4* – глотка с жаберными щелями, *5* – кишка, *6* – анальное отверстие

вид нервной трубки, которая не подразделена на головной и спинной мозг. Осевой скелет в течение всей жизни представлен хордой. Череп и позвоночник отсутствуют. Стенки глотки пронизаны многочисленными жаберными щелями.

Кожа у ланцетников, как и у остальных хордовых, состоит из двух слоев: наружного – эпидермиса и внутреннего – дермы. Эпидермис ланцетников однослойный, содержит железистые клетки, выделяющие на поверхность тела слизь. Питаются и дышат ланцетники пассивно. Благодаря движению щупалец создается ток воды, подгоняющий к ротовому отверстию взвешенные в воде пищевые частицы. Вода сначала поступает в рот, затем в глотку, где омывает жаберные щели и выводится наружу. Сквозь тонкие покровы жаберных щелей происходит газообмен между кровью животного и проходящей по щелям водой. Попавшие с водой пищевые частицы склеиваются в глотке в комочки и транспортируются в недифференцированный на отделы кишечник, который заканчивается анальным отверстием.

Кровеносная система замкнутая. Сердца нет, слабое движение крови вызывается пульсацией сосуда – брюшной аорты. Кровь бесцветная. Выделительная система представлена многочисленными метанефридиями и близка к таковой кольчатых червей. Ланцетники – раздельнополые животные. Размножаются путем откладывания икры. Оплодотворение наружное. Развитие происходит в воде.

Ланцетники – наиболее примитивные (близкие к предковым формам) современные хордовые. Сочетание в их строении признаков настоящих хордовых животных с признаками, характерными для других типов животных (кольчатые черви, моллюски), свидетельствует о том, что эти своеобразные существа занимают как бы промежуточное положение между беспозвоночными и позво-

ночными. Изучение строения ланцетников важно для понимания происхождения всех хордовых, в том числе позвоночных животных.

Подтип Позвоночные, или Черепные

Позвоночные – высшие хордовые животные. В отличие от малоподвижных и пассивно питающихся низших хордовых – ланцетников, позвоночные – подвижные животные. Они активно разыскивают и захватывают пищу, активно спасаются от преследования врагов и т. д. Позвоночным свойственна более высокая организация. Так, их нервная трубка уже дифференцирована на головной и спинной мозг. Головной мозг подразделен на пять отделов: передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый. Развиты разнообразные органы чувств. С переходом к активному питанию связано появление челюстей, обеспечивающих захват, удержание и измельчение пищи. Увеличение подвижности обусловило перестройку двигательной системы. Появляются парные конечности и их пояса. Осевой скелет у большинства позвоночных представлен позвоночником, который дает опору для тела и конечностей и служит защитой для спинного мозга.

Уровень обмена веществ у позвоночных по сравнению с низшими хордовыми возрастает за счет более интенсивного питания, пищеварения, дыхания, кровообращения и выделения. С повышением интенсивности обмена веществ связано появление у позвоночных сердца, обеспечивающего более быстрое движение крови по сосудам, возникновение пищеварительных желез – печени и поджелудочной железы, активизирующих пищеварительный процесс, а также почек, выводящих из организма большое количество продуктов обмена.

Для позвоночных характерны широкое распространение, обилие и многообразие видов (около 40 тыс.). Велико и разнообразно значение позвоночных для хозяйственной деятельности человека. К ним принадлежат почти все виды сельскохозяйственных животных. Многие позвоночные служат объектом промысла, что позволяет вовлекать в хозяйственный оборот мясо, жир, кожу, пушнину, другие ценные продукты и техническое сырье. Ряд представителей позвоночных (особенно из числа птиц) приносят большую пользу, уничтожая вредителей сельскохозяйственных растений. Однако среди позвоночных

немало вредителей растениеводства (суслики, крысы, мыши, полевки и другие грызуны), а также видов, участвующих в распространении опасных заболеваний человека и домашних животных (крысы, сурки, мыши).

К подтипу позвоночных относятся следующие основные классы: Рыбы, Земноводные, Пресмыкающиеся, Птицы, Млекопитающие.

Класс Рыбы

Рыбы – наиболее древние первичноводные позвоночные животные, органами дыхания которых служат *жабры*. Рот снабжен подвижными *челюстями*. Большинство рыб – хорошие пловцы. Их высокая активность связана с развитием головного мозга и органов чувств. Поступательное движение рыб осуществляется путем волнообразных изгибов всего тела или ударов мощного хвоста. *Парные плавники* (грудные и брюшные) поддерживают тело рыбы в его естественном положении, служат рулями поворота, а у некоторых (скаты) – органами движения. *Непарные плавники* обеспечивают устойчивость тела. У большинства рыб тело покрыто *чешуей*. Температура тела зависит от температуры окружающей воды.

Кожа рыб образована эпидермисом и дермой. Эпидермис богат одноклеточными железами, которые выделяют на поверхность кожи слизь, уменьшающую ее трение о воду. В коже развиваются защитные образования – чешуи разного строения и формы.

Скелет рыб слагается из черепа, позвоночника, скелета парных плавников и их поясов. Позвоночник, состоящий из позвонков, подразделяется на туловищный и хвостовой отделы. С позвонками туловищного отдела соединены ребра. Мускулатура сохраняет хорошо выраженную сегментацию.

Рот (рис. 70) ведет в ротовую полость, в которой обычно имеются многочисленные зубы, располагающиеся на челюстях, небных и других костях. Ротовая полость переходит в глотку, пронизанную жаберными щелями и ведущую в короткий пищевод, за которым следует желудок. В связи с отсутствием в ротовой полости слюнных желез переваривание пищи начинается лишь в желудке под действием желудочного сока. Дальнейшая ее переработка происходит в кишечнике, длина которого зависит от характера пищи: у хищных видов он короче, чем у расти-

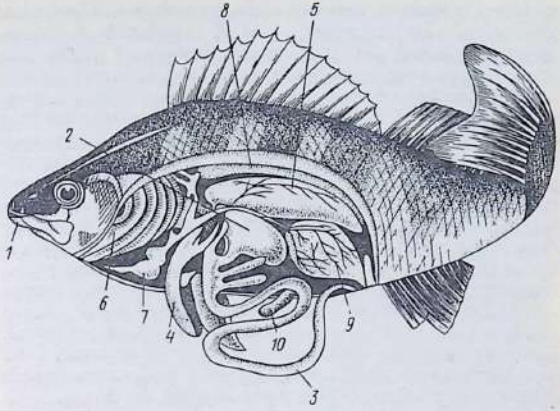


Рис. 70. Внутреннее строение рыбы (окуня):
1 – рот, *2* – желудок *3* – кишечник, *4* – печень, *5* – плавательный пузырь, *6* – жабры, *7* – сердце, *8* – почка, *9* – яичник, *10* – селезенка

тельноядных. Печень, поджелудочная железа и железы самого кишечника выделяют в кишечник ферменты, необходимые для переваривания пищи. Переваренная пища всасывается стенками кишечника, а непереваренные остатки выбрасываются через анальное отверстие наружу.

Большинство рыб имеет *плавательный пузырь* – тонкостенный вырост кишечника, наполненный смесью газов и выполняющий гидростатическую функцию. Изменение объема газов в пузыре приводит к изменению плотности рыбы, что облегчает ее нахождение в определенном слое толщи воды.

Органами дыхания рыб служат жабры, располагающиеся на стенках жаберных щелей. У большинства рыб (костные) жабры снаружи прикрыты жаберными крышками. Жабры состоят из жаберных дуг, на наружной стороне которых в два ряда размещаются жаберные лепестки, пронизанные густой сетью кровеносных сосудов. На внутренней стороне жаберных дуг находятся беловатые жаберные тычинки, представляющие собой цедильный аппарат. Рыба постоянно заглатывает воду, которая

омывает лепестки жабр и выходит наружу. При этом кислород, содержащийся в воде, поступает в кровь, циркулирующую по капиллярам жаберных лепестков, а диоксид углерода, напротив, переходит из крови в воду.

Кровеносная система замкнутая. *Сердце двухкамерное*, состоящее из предсердия и желудочка. Имеется *один круг кровообращения*. При сокращении желудочка находящаяся в нем венозная кровь (бедная кислородом и содержащая много CO_2) поступает в брюшную аорту, несущую ее к жабрам, где кровь обогащается кислородом и освобождается от CO_2. От жабр уже артериальная кровь собирается в спинную аорту, от которой по всему телу отходят многочисленные артерии. В тканях и органах рыбы артерии распадаются на тончайшие капилляры, через стенки которых кровь отдает растворенный в ней кислород и насыщается CO_2, т. е. снова становится венозной. Венозная кровь по венам собирается в предсердие, а из него поступает в желудочек. Сердце у рыб сокращается сравнительно редко, обеспечивая слабый кровоток.

Центральная нервная система рыб представлена головным и спинным мозгом. Головной мозг, как у всех позвоночных, имеет пять отделов: передний мозг с отходящими от него обонятельными нервами, промежуточный мозг, от которого идут зрительные нервы к глазам, средний мозг, мозжечок и продолговатый мозг. Последний переходит в спинной мозг. У многих рыб хорошо развит средний мозг, осуществляющий анализ зрительных восприятий, и мозжечок, регулирующий координацию движений и сохранение равновесия.

Из органов чувств у рыб развиты органы зрения, слуха, обоняния, вкуса и боковая линия. Глаза имеют округлый хрусталик и плоскую роговицу и приспособлены к видению предметов на близком расстоянии (до 1 м, реже до 10–12 м). *Аккомодация*, т. е. способность глаза ясно видеть предметы, расположенные на разном расстоянии, достигается перемещением хрусталика по отношению к сетчатке. Органы слуха представлены только внутренним ухом. Рыбы способны издавать различные звуки зубами, трением костей жаберной крышки, путем изменения объема плавательного пузыря. Звуковая сигнализация имеет большое значение в жизни рыб. Обонятельные органы представлены парными слепо заканчивающимися мешочками, выстланными чувствительным эпителием и открывающимися наружу двумя ноздрями. Обоняние играет важную роль в поисках пищи, обеспечи-

вает встречу особей разного пола и т. д. Вкусовые сосочки – органы вкуса – расположены на губах, в ротовой полости, в других участках тела и на его поверхности. Боковая линия представляет собой канал, лежащий в коже по бокам тела и сообщающийся с внешней средой рядом мелких отверстий, прободающих чешую. В стенках канала находятся многочисленные нервные окончания. Органы боковой линии воспринимают изменение давления и движения воды. С их помощью рыбы избегают столкновения с подводными предметами, успешно охотятся на плавающую добычу и спасаются от врагов.

Органы выделения рыб представлены двумя ленто видными *туловищными почками*, расположенными по бокам позвоночника. Их выделительные канальцы почти утратили связь с полостью тела и продукты распада отфильтровываются в них непосредственно из крови. У большинства рыб, особенно у пресноводных, основным продуктом белкового обмена служит аммиак, который очень ядовит. Выведение его из организма сопряжено с большими потерями воды, количество которой легко восстанавливается в результате постоянного поступления ее через кожу, жабры и с пищей. Полное обновление воды в организме пресноводных рыб происходит через 3–5 ч. В моче морских рыб увеличено содержание мочевины – вещества менее токсичного, чем аммиак; для выведения ее из организма требуется меньшее количество воды. Образовавшаяся в почках моча по мочеточникам собирается в мочевой пузырь или выводится прямо наружу.

Почти все рыбы раздельнополы. У самок в полости тела находятся парные яичники, в которых развиваются яйца – икринки, а у самцов – парные семенники, продуцирующие сперматозоиды. Большинству видов свойственно наружное оплодотворение. Оплодотворенная икра развивается в воде. Некоторые виды (например, аквариумные гуппи, меченосцы) родят живых детенышей.

Многие рыбы перед нерестом совершают миграции, перемещаясь в места, где есть условия, необходимые для размножения. Проходные рыбы мигрируют из морей в реки (лососевые, осетровые) или из рек в моря (речной угорь). Некоторые виды (дальневосточные лососи, речной угорь) размножаются один раз в жизни; при этом идущие на нерест рыбы перестают питаться и после его завершения погибают.

Плодовитость рыб огромна и тесно связана с усло-

виями развития икры и мальков. Наибольшей плодовитостью отличаются морские рыбы, откладывающие плавающую икру, вероятность гибели которой очень велика. Так, луна-рыба выметывает до 300 млн., треска – до 10 млн., а лососевые рыбы (кета, горбуша) – всего несколько тысяч икринок. Сравнительно небольшое число икринок у лососевых связано с тем, что икра и мальки на ранних стадиях развиваются в специально вырытых рыбами ямах, засыпанных сверху мелкой галькой; это обеспечивает бо́льшую сохранность потомства. У живородящих видов появляются лишь единицы или десятки мальков.

Многообразие рыб

Рыбы – наиболее многочисленный класс позвоночных животных, объединяющий свыше 20 тыс. видов. Его подразделяют на две основные группы – хрящевые и костные рыбы, которые некоторыми зоологами рассматриваются как самостоятельные классы.

Хрящевые рыбы – немногочисленная группа современных морских рыб с хрящевым скелетом. Чешуя у них плакоидная, представляющая собой лежащую в коже и образованную клетками дермы дентиновую пластинку с острым, выдающимся наружу зубцом. Зубец чешуи покрыт чехликом эмали, являющейся производным эпидермиса. Жаберные щели (5 – 7 пар) открываются на поверхности тела самостоятельными отверстиями. Жаберных крышек нет. Парные плавники расположены горизонтально. Хвостовой плавник неравнолопастной – с большой верхней и малой нижней лопастью. Передняя часть головы вытянута в удлиненное рыло, в связи с чем рот находится на брюшной стороне в виде поперечной щели. Плавательный пузырь отсутствует. Оплодотворение внутреннее. Многим видам свойственно живорождение. К хрящевым рыбам относятся два отряда: *акулы* и *скаты*. Акулы – хорошие пловцы, с торпедообразной формой тела. Это хищники. Челюсти вооружены острыми зубами. Питаются рыбой или беспозвоночными животными. Скаты – придонные малоподвижные рыбы с уплощенным в спинно-брюшном направлении телом. Питаются мелкими донными животными. Мясо акул и скатов съедобно.

Костные рыбы – самая многочисленная группа современных рыб, обитающих как в морях, так и в пресных

водоемах. Чешуя у них костная, образующаяся только за счет дермы и состоящая из костных пластинок, черепицеобразно налегающих друг на друга. Скелет в той или иной мере костный. У большинства видов есть плавательный пузырь. Оплодотворение наружное. Икра мелкая, образуется в большом количестве. К группе костных рыб относятся отряды осетровых, сельдеобразных, карпообразных, двоякодышащих, кистеперых и ряд других.

Отряд осетровые. В этот отряд входят *белуга, севрюга, осетры, стерлядь* и другие древние костные рыбы. Как и у хрящевых рыб, у них имеется рыло, рот в виде поперечной щели на брюшной стороне тела, горизонтально расположенные грудные и брюшные плавники и неравнолопастной хвостовой. Хорда сохраняется всю жизнь. Скелет в основном хрящевой, но в черепе, кроме того, имеются плоские кости. Как и остальные костные рыбы, осетровые имеют жаберную крышку, плавательный пузырь, мелкую и многочисленную икру, наружное оплодотворение. Чешуя костная, в виде пяти рядов ромбических пластинок, или жучек. Живут как в морях, так и в пресных водоемах. Морские виды нерестятся в реках. Питаются донными беспозвоночными и рыбой. Это ценные промысловые рыбы, дающие высококачественное мясо и черную икру.

Отряд сельдеобразные. Сюда относятся *сельди* – стайные морские рыбы. Питаются мелкими ракообразными. Размножаются, откладывая многочисленную икру. Некоторые виды для нереста заходят в реки. Занимают первое место в рыбном промысле СССР. К этому же отряду принадлежат *лососевые рыбы* (кета, горбуша, семга, форель и др.). Для них характерен небольшой жировой плавник, расположенный на спине перед хвостовым плавником. Это преимущественно проходные рыбы, растущие и созревающие в морях, а размножающиеся в реках. Плодовитость их невысокая. Лососевые – ценные промысловые рыбы. Используют высококачественное мясо этих рыб и красную икру.

Отряд карпообразные объединяет в основном пресноводных рыб. Таковы *карась, плотва, лещ, линь, язь, сазан* (и его домашняя форма – *карп*) и др. Характеризуются отсутствием зубов на челюстях. Питаются донными беспозвоночными животными и водными растениями. Пища измельчается особыми глоточными зубами, расположенными в глубине глотки. Имеют важное промысловое значение. В рыбоводных прудовых хозяйствах

нашей страны разводят карпов, карасей, линей, толстолобиков, белых амуров и других представителей этого отряда.

Отряд двоякодышащие. Это древние рыбы, ранее широко распространенные по земному шару. В настоящее время они обитают в обедненных кислородом или даже в пересыхающих водоемах Африки, Австралии и Южной Америки. Дыхание у них жаберное и легочное. При пересыхании водоемов некоторые виды впадают в летнюю спячку, при которой они зарываются в ил дна и дышат атмосферным воздухом при помощи легких.

Отряд кистеперые — древние, почти полностью вымершие рыбы. В настоящее время представлены одним видом — *латимерией* — крупной рыбой (до 1,5 м длиной), обитающей в Индийском океане. Вымершим мезозойским кистеперым, как и двоякодышащим, было свойственно не только жаберное, но и легочное дыхание, что подтверждается наличием у тех и других сквозных ноздрей. По-видимому, первоначально кистеперые обитали в пресных водоемах, где периодически ощущался недостаток кислорода, что и способствовало развитию у них легочного дыхания. Переход к жизни в море сопровождался его утратой, и современные морские кистеперые дышат только жабрами. Сквозных ноздрей они не имеют. Другая особенность кистеперых заключается в своеобразном строении парных плавников. В основании такого плавника имеется мясистая лопасть, внутри которой находится расчлененный скелет, удивительно напоминающий скелет конечности наземных позвоночных. Из всех рыб именно кистеперые наиболее близки к предкам наземных позвоночных — панцирным амфибиям (стегоцефалам).

Хозяйственное значение рыб. Охрана и рациональное использование рыбных богатств

Рыбы и рыбные продукты занимают важное место в питании человека, составляя значительную часть его белкового рациона. При переработке рыбы получают жир, витамины, кормовую муку, используемую в животноводстве, удобрения.

Современный мировой улов рыбы составляет 72—74 млн. т. Значительная часть его (около 85%) приходится на моря и океаны. При этом основные промысловые скопления рыб сосредоточены в зоне шельфа с глубина-

ми, не превышающими 200 м (вблизи материков и на мелях). Площадь этой наиболее рыбопродуктивной зоны составляет лишь 5% площади Мирового океана.

В СССР ежегодно добывается около 9,5 млн. т рыбы. Наибольшее значение, как и в мировом улове, имеет океаническое рыболовство. Много рыбы вылавливается и во внутренних пресных водоемах нашей страны. Наибольшее значение в промысле имеют *тресковые, сельдевые* и *карповые* (лещ, сазан, усач, толстолобик и др.).

В последние годы прирост улова замедлился. Становится все более очевидным, что запасы рыбы в морях и океанах не безграничны. Сказывается усиление влияния хозяйственной деятельности человека на рыбопродуктивность океана. В результате перепромысла сократилась численность некоторых видов рыб – камбалы, сельди и др. Отрицательно влияет на рыбопродуктивность и возросшее загрязнение морских вод нефтью, солями ртути, свинца, химическими соединениями, используемыми для борьбы с вредителями.

Важное место в сохранении и увеличении промысла морских рыб занимает его регулирование на основе межправительственных соглашений (например, соглашения между СССР, США, Канадой и Японией о нормах лова лососей и сельди).

В нашей стране проводится большая работа, направленная на охрану и рациональное использование рыбных богатств. Законами установлены способы и сезоны лова рыбы. При промысловом лове предусмотрен минимальный размер ячеек сетей для исключения возможности вылова молоди. Запрещено глушение рыбы взрывчатыми веществами, приводящее к ее массовой гибели. Все больше внимания уделяется улучшению мест нереста ценных промысловых рыб, очистке водоемов от сорной растительности, подкормке рыб в прудах и озерах и т. д. На реках, течение которых перекрыто плотинами, для пропуска рыб к местам нереста сооружаются рыбопропускники и рыбоподъемники. Сооружаются очистные устройства, которые должны обеспечить охрану рек, озер и морей от промышленных и бытовых сточных вод.

Большое значение для воспроизводства и увеличения запасов ценных промысловых рыб (некоторые осетровые и лососевые) имеет искусственное разведение их на рыборазводных заводах, построенных в устьях рек или у плотин. Здесь от пойманных в период нереста рыб берут икру и молоки, смешивают их, заливают водой и поме-

щают в специальные аппараты. Вышедших из икры личинок подращивают в искусственных бассейнах, после чего мальков выпускают в естественные водоемы.

Для повышения продуктивности водоемов в СССР акклиматизированы многие ценные виды рыб, например в Каспийском море – черноморская кефаль, в озере Иссык-Куль – севанская форель. В реки, водохранилища и каналы европейской части СССР и Средней Азии выпущены завезенные из рек бассейна Амура растительноядные рыбы – толстолобик и белый амур, что повысило рыбопродуктивность этих водоемов и позволило решить проблему их зарастания (в частности, Каракумского канала).

Из-за снижения ресурсов и ограничения зон океанического рыболовства ставится задача быстрейшего развития и рационального использования внутренних водоемов для разведения в прудах ценных видов рыб – карпа, форели и др. При прудовом разведении рыб используют системы прудов с разным назначением (нерестовые, выростные, зимовальные и нагульные), в результате чего весь цикл – от мальков до получения товарной рыбы – оказывается под контролем человека. Опыт передовых колхозов и совхозов показывает, что прудовое рыбоводство – высокопродуктивная и доходная отрасль сельского хозяйства. Роль рыбоводных хозяйств в обеспечении населения нашей страны свежей рыбой постоянно растет.

Класс Земноводные, или Амфибии

Земноводные – наиболее примитивные наземные позвоночные, сохранившие тесную связь с водной средой. Только в водной среде могут развиваться их яйца (икра). Водный образ жизни ведут также вышедшие из икры личинки. После метаморфоза (превращения) взрослые животные, как правило, живут на суше, приобретая признаки наземных позвоночных. Они дышат *легкими*, имеют *трехкамерное сердце* и *два круга кровообращения*, передвигаются с помощью *пятипалых конечностей* и т. д. Однако земноводные еще плохо приспособлены к жизни на суше. Легкие у них развиты слабо и большую роль в дыхании играет голая кожа. Кожа не защищает организм от высыхания. Трехкамерное сердце не обеспечивает полного разделения крови и к органам поступает смешанная кровь. Конечности еще не обеспечивают удержание тела в приподнятом над землей положении. Зем-

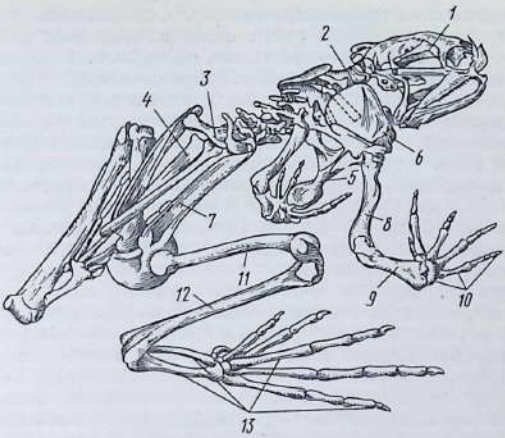


Рис. 71. Скелет лягушки:
1 – череп, *2* – шейный позвонок, *3* – крестцовый позвонок, *4* – уростиль, *5* – грудина, *6* – лопатка, *7* – подвздошная кость, *8* – плечевая кость, *9* – предплечье, *10* – кости кисти, *11* – бедренная кость, *12* – голень, *13* – кости стопы

новодные, как и рыбы, – животные с непостоянной температурой тела.

Строение земноводных рассмотрим на примере лягушки.

Тело лягушки, как и большинства других земноводных, подразделяется на голову и туловище. Шея почти не выражена. Развиты передние и задние конечности. Кожа голая, лишенная каких-либо чешуй. Наружный ее слой – эпидермис – содержит большое количество желез, выделения которых предохраняют кожу от высыхания. Внутренний слой кожи – дерма – развит слабо.

Скелет земноводных (рис. 71), как и рыб, состоит из черепа, позвоночника, скелета конечностей и их поясов. Череп в основном хрящевой, число костей в нем меньше, чем в черепе рыб. Он подвижно сочленен с позвоночником с помощью двух мыщелков. Позвоночник земноводных в связи с полуназемным образом жизни отличается большей, чем у рыб, расчлененностью. Он состоит из шейного, туловищного, крестцового и хвостового отделов. Шейный и крестцовый отделы впервые обособ-

лены и имеют по одному позвонку. У лягушки число туловищных позвонков равно семи, а хвостовой отдел представлен костью – уростилем, образованной несколькими сросшимися позвонками. Ребра отсутствуют. Передние конечности причленяются к плечевому, задние – к тазовому поясу. Скелет передних конечностей включает плечевую кость, две сросшиеся кости предплечья (локтевую и лучевую) и ряд косточек кисти. В кисти выделяют запястье, пясть и фаланги пальцев. Скелет задних конечностей состоит из бедра, двух костей голени (большой и малой берцовой) и стопы. Стопа подразделяется на предплюсну, плюсну и фаланги пальцев. В связи с расчлененностью скелета конечности земноводных представляют собой не одночленные рычаги, как у рыб, а многочленные, подвижно соединенные суставами. Это обеспечивает не только перемещение всей конечности относительно корпуса тела, но и каждого отдела относительно соседних.

Мускулатура земноводных в значительной степени утратила свойственную мускулатуре рыб сегментацию и приобрела бо́льшую дифференцировку. В связи с особенностями передвижения у земноводных развилась мускулатура на самих свободных конечностях, отсутствующая у рыб. Усложнилась и специализировалась мускулатура ротовой полости, участвующая в питании и дыхании.

Прогрессивные особенности скелета и мускулатуры обеспечили земноводным возможность существования в наземных условиях и передвижения при помощи пятипалых конечностей. Прототипом пятипалых конечностей земноводных служат плавники кистеперых рыб. Однако большинство амфибий – малоподвижные животные, неспособные к маневренным движениям.

Пищеварительный тракт начинается широким ротовым отверстием, ведущим в ротоглоточную полость, переходящую в пищевод. С наземным образом жизни связано появление у земноводных настоящего языка. У лягушек он прикреплен передним концом к нижней челюсти и может выбрасываться вперед, что облегчает ловлю добычи. В ротоглоточную полость открываются протоки слюнных желез, секрет которых смачивает пищу, облегчая ее проглатывание. По пищеводу пища поступает сначала в желудок, затем в кишечник, более длинный и дифференцированный, чем у рыб. Он начинается двенадцатиперстной кишкой, в которую впадает

желчный проток. В этот же проток изливает свой секрет и поджелудочная железа. Обе пищеварительные железы – печень с желчным пузырем и поджелудочная железа – хорошо развиты. Двенадцатиперстная кишка незаметно переходит в тонкую кишку, впадающую в широкую прямую кишку, которая открывается в клоаку. Взрослые земноводные почти исключительно плотоядны. Питаются они в основном различными мелкими беспозвоночными, иногда икрой и молодью рыб. Личинки многих видов преимущественно растительноядны.

Дышат взрослые земноводные обычно легкими, имеющими вид двух тонкостенных мешков с ячеистой внутренней поверхностью. Стенки легких снабжены кровеносными сосудами, где и происходит газообмен. Через открытые ноздри воздух засасывается в ротовую полость животного, когда дно ее опускается, и проталкивается в легкие, когда ноздри закрываются и дно ротовой полости поднимается. В связи с несовершенством легких (имеют небольшую дыхательную поверхность) важное значение в дыхании приобретает тонкая влажная кожа, богатая кровеносными сосудами и имеющая большую поверхность, чем легкие. При длительном пребывании в воде дыхание у земноводных исключительно кожное.

Сердце земноводных *трехкамерное*, состоит из двух предсердий и одного желудочка. В левое предсердие собирается артериальная (богатая кислородом) кровь от легких, в правое – венозная (богатая диоксидом углерода) кровь от органов. При сокращении предсердий кровь через общее отверстие поступает в желудочек, где она частично смешивается. При последующем сокращении желудочка кровь из него выталкивается в сосуды, особое расположение которых обеспечивает подачу первой порции бедной кислородом крови к легким и коже, затем смешанной крови – к телу, а последней порции насыщенной кислородом крови – к голове. Таким образом, у земноводных нет полного разделения крови и по телу в большей или меньшей степени разносится смешанная кровь.

Движение крови у земноводных осуществляется не по одному, как у рыб, а по *двум кругам кровообращения – большому* и *малому*. Большой круг начинается в желудочке, из которого кровь по артериям поступает к различным органам и тканям, а заканчивается в правом предсердии, куда кровь из органов возвращается по венам. Часть же крови направляется из желудочка по ле-

гочным артериям в легкие, откуда затем возвращается по легочным венам в левое предсердие. Это малый, или легочный, круг кровообращения, впервые появившийся у земноводных в связи с наземным образом жизни. Начиная с земноводных, два круга кровообращения характеризуют все последующие классы позвоночных животных.

Головной мозг земноводных состоит из тех же пяти отделов, что и головной мозг рыб. Наблюдается увеличение относительных размеров переднего мозга и разделение его на полушария. Мозжечок развит слабо, что связано с несложностью и однообразием движений земноводных.

Получили прогрессивное развитие органы чувств. Глаза земноводных защищены от высыхания и загрязнения подвижными веками. Роговица стала выпуклой, а хрусталик – линзовидным. Аккомодация, как и у рыб, достигается перемещением хрусталика по отношению к сетчатке. Усложнение органа слуха выразилось в том, что в дополнение к внутреннему появилось *среднее ухо* с одной слуховой косточкой, ограниченное от внешней среды барабанной перепонкой. Среднее ухо усиливает восприятие звуковых колебаний, что важно в связи с меньшей по сравнению с водой звукопроводностью воздушной среды. Имеются органы обоняния, сообщающиеся с внешней средой парными наружными ноздрями.

Органами выделения у земноводных, как и у рыб, служат парные туловищные почки, располагающиеся по бокам позвоночника. Проходящая через ткани почек кровь освобождается от вредных продуктов жизнедеятельности организма, состоящих главным образом из мочевины и сопровождающей ее воды (мочевина хорошо растворима в воде). Образовавшаяся моча по мочеточникам попадает в клоаку и мочевой пузырь, а затем вновь через клоаку выводится наружу. Значительная потеря воды из организма земноводных с мочой компенсируется постоянным поступлением ее через кожу.

Земноводные раздельнополы. Парные половые железы (яичники у самок и семенники у самцов) расположены в полости тела. У большинства видов оплодотворение наружное, в воде. Развитие с метаморфозом. Личинки земноводных – типично водные животные; они дышат жабрами, имеют двухкамерное сердце, один круг кровообращения и органы боковой линии, плавают при

помощи хвоста, окаймленного перепонкой. Превращение личинки во взрослое земноводное сопровождается значительными изменениями большинства органов.

* * *

Возникновение земноводных означало начало освоения позвоночными суши. Считают, что первыми наземными животными были девонские земноводные – стегоцефалы, обнаруживающие черты сходства с кистеперыми рыбами. Отсутствие палеонтологического материала позволяет лишь предполагать, что предками земноводных были очень древние примитивные кистеперые рыбы, пока еще неизвестные науке.

Многообразие земноводных и их значение

Земноводные – самый малочисленный класс современных позвоночных. Общее число видов составляет 2–2,5 тыс. Они очень требовательны к температуре и влажности окружающей среды. При температуре 7–8 °С многие виды впадают в оцепенение, а при температуре –2 °С погибают. Низкая температура воды не может обеспечить развития икры и личинок.

В СССР обитают представители двух отрядов: бесхвостые и хвостатые.

Отряд бесхвостые объединяет различные виды *лягушек* и *жаб*. Они имеют короткое и широкое тело, лишенное хвоста. Задние ноги длиннее передних, поэтому животные передвигаются скачками. У лягушек кожа гладкая, слизистая, а у жаб – бугристая и суховатая. Питаются в основном насекомыми и моллюсками. Активны обычно в ночное время. Размножаются весной, откладывая в воду студенистую икру. Личинка – головастик – живет в воде и постепенно превращается во взрослое животное, которое у одних видов (зеленые лягушки) остается в водоеме, у других (бурые лягушки, жабы) – покидает его и начинает вести наземный образ жизни. Зимуют лягушки обычно в ямах на дне речек, а жабы – в укромных местах на суше. Из бурых лягушек в нашей фауне наиболее обычны травяная, а из зеленых – прудовая и озерная. Из жаб наиболее широко распространены два вида – обыкновенная и зеленая.

Отряд хвостатые представлен *тритонами, саламандрами* и другими земноводными, имеющими вытя-

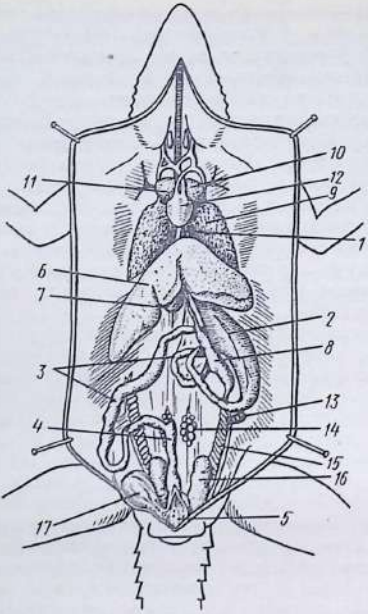


Рис. 72. Внутреннее строение ящерицы:
1 – пищевод, *2* – желудок, *3* – тонкая кишка, *4* – толстая кишка, *5* – полость клоаки, *6* – печень, *7* – желчный пузырь, *8* – поджелудочная железа, *9* – легкое, *10* – левое предсердие, *11* – правое предсердие, *12* – желудочек, *13* – селезенка, *14* – яичник, *15* – яйцевод, *16* – почка, *17* – мочевой пузырь

ходит в короткий пищевод (рис. 72),
бъемистый желудок. От желудка от-
дразделенный на тонкую и толстую
щийся в клоаку. Имеются печень
келеза, протоки которых впадают
онкой кишки – двенадцатиперстную
пресмыкающихся питается разно-
пищей – от мелких насекомых до

311

ГОЛ.
чувст.
поясов
нию опор.

ельной
глотки,

крупных млекопитающих; некоторые виды черепах растительноядны.

Органы дыхания пресмыкающихся – легкие. Складчатость стенок значительно увеличивает дыхательную поверхность легких. Кожное дыхание отсутствует. Механизм дыхания иной, чем у земноводных, заглатывающих воздух ртом. У пресмыкающихся воздух втягивается в легкие и выталкивается наружу через ноздри в результате изменения объема грудной клетки.

Кровеносная система пресмыкающихся обеспечивает более полное разделение артериального и венозного потоков крови, чем кровеносная система земноводных. *Сердце* рептилий *трехкамерное*. Однако имеющаяся в *желудочке неполная перегородка* уменьшает степень перемешивания артериальной и венозной крови. Три сосуда – легочная артерия и две дуги аорты – отходят от разных частей желудочка, что в результате его сокращения обеспечивает поступление к легким венозной крови, к голове и передним конечностям – артериальной, а к остальным частям тела – смешанной с преобладанием артериальной. Несмотря на увеличение количества кислорода, поступающего к органам пресмыкающихся, интенсивность обмена в организме еще невелика, что обусловливает малую способность их к терморегуляции. В итоге температура тела пресмыкающихся, так же как земноводных, зависит от температуры среды.

Нервная система пресмыкающихся усложнена. Это проявляется в увеличении размеров головного мозга, в котором особенно сильно развиты большие полушария переднего мозга и мозжечок. С образованием зачатка коры больших полушарий, состоящей из серого мозгового вещества, связано сложное приспособительное поведение пресмыкающихся.

Прогрессивно развиты и органы чувств пресмыкающихся. Глаза защищены подвижными веками (верхним и нижним) и мигательной перепонкой. Аккомодация достигается не только перемещением хрусталика (как у земноводных), но и путем изменения его кривизны. Органы обоняния хорошо развиты и открываются наружу парными ноздрями. Орган слуха, как и у земноводных, представлен внутренним и средним ухом. Механические раздражения пресмыкающиеся воспринимают с помощью осязательных «волосков», расположенных по краям чешуй. Некоторые виды змей имеют органы термического чувства, расположенные на переднем конце головы и ула-

животных. В то же время яд, полученный от ядовитых змей, после соответствующей обработки широко используется в медицине для лечения многих болезней (радикулит, ревматизм, эпилепсия и др.). В ряде стран употребляют в пищу мясо черепах и крокодилов. Используются также кожа крокодилов и роговой панцирь черепах. В результате перепромысла численность крокодилов и многих видов морских черепах сильно сократилась. На Кубе, в США и некоторых других странах созданы специальные хозяйства для искусственного разведения крокодилов.

Происхождение пресмыкающихся. Древние пресмыкающиеся

Предками современных пресмыкающихся были примитивные девонские земноводные – *стегоцефалы*. Окончательное вытеснение их пресмыкающимися произошло в пермский период. В последующее время наблюдался бурный расцвет пресмыкающихся. Не встречая конкуренции со стороны других животных, они начали активно приспосабливаться к различным условиям наземной среды. В мезозойскую эру класс пресмыкающихся был разнообразнее, чем в настоящее время. Тогда на суше господствовали динозавры. Среди них выделялись гиганты, длина тела которых достигала 30 м. Появились зверозубые ящеры, давшие начало млекопитающим. Зверозубые имели хорошо выраженную дифференцировку зубов на резцы, клыки и коренные. Их конечности располагались не по бокам туловища, а под ним (как у млекопитающих). В воздухе при помощи кожистых крыльев летали крылатые ящеры (птерозавры). В морях жили похожие на дельфинов ихтиозавры и крупные (до 15 м) плезиозавры с длинной гибкой шеей и небольшой головой. Одной из предпосылок исчезновения большинства мезозойских пресмыкающихся, по-видимому, была их узкая специализация, а также появление и быстрое развитие в конце мезозоя более высокоорганизованных групп животных – млекопитающих и птиц, вступивших в конкуренцию с пресмыкающимися.

Класс Птицы

Птицы – высокоспециализированный и широко распространенный класс высших позвоночных, представляющий собой прогрессивную ветвь пресмыкающихся, при-

способившихся к полету. О сходстве птиц с пресмыкающимися свидетельствуют такие общие признаки, как тонкая, бедная железами кожа, сильное развитие на теле роговых образований, наличие клоаки и др. К числу прогрессивных черт птиц, отличающих их от пресмыкающихся, относятся: 1) более высокий уровень развития центральной нервной системы, обусловливающий приспособительное поведение птиц, 2) высокая (41 – 42 °С) и постоянная температура тела, поддерживаемая сложной системой терморегуляции, 3) совершенные формы размножения (гнездостроение, насиживание яиц и выкармливание птенцов).

Эволюция птиц шла по единому пути, связанному с освоением воздушной среды обитания. Полет как основной способ их передвижения (птицы сохранили также способность передвигаться по земле или лазать по деревьям) наложил отпечаток на их внешнее и внутреннее строение, обусловил общее однообразие этой группы наземных позвоночных.

Тело птиц расчленено на голову, шею, туловище и хвост. На небольшой голове расположены различные органы чувств. Челюсти лишены зубов и одеты роговыми чехлами, образующими клюв. Форма клюва очень разнообразна, что связано с характером потребляемой пищи. Шея у птиц разной длины и отличается большой подвижностью. Туловище имеет округлую форму. Передние конечности превращены в крылья. Задние конечности – ноги – разного строения, что связано с разнообразием мест обитания птиц. Обычно на ногах имеются по четыре пальца, заканчивающихся когтями. Нижняя часть ног покрыта роговыми щитками. Укороченный хвост снабжен веером рулевых перьев и у разных птиц имеет неодинаковое строение.

Кожа птиц сухая. Кожные железы отсутствуют, за исключением копчиковой, расположенной на спинной стороне у основания хвоста. Секрет этой железы служит для смазки перьевого покрова и придания ему водонепроницаемости. Тело птиц покрыто перьями. Основу оперения составляют контурные перья (рис. 73), состоящие из стержня, очина (часть стержня, погруженная в кожу) и опахала. Опахало образовано многочисленными, отходящими от стержня в обе стороны бородками первого порядка, на которых расположены более тонкие, сцепленные друг с другом при помощи крючочков бородки второго порядка. В результате этого опахало

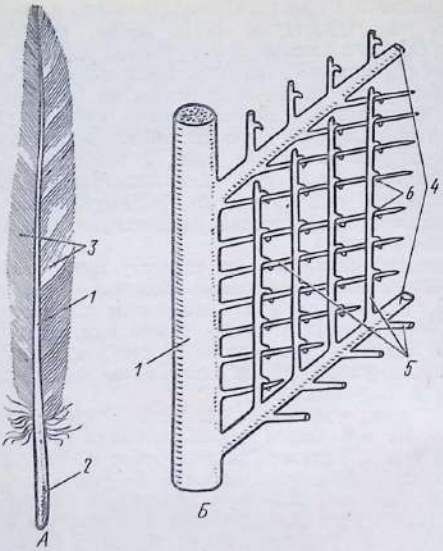


Рис. 73. Строение махового пера. *А* – общий вид; *Б* – схема строения опахала:
1 – стержень, *2* – очин, *3* – опахало, *4* – бородки первого порядка, *5* – бородки второго порядка, *6* – крючочки

имеет вид упругой эластичной пластинки. Контурные перья придают телу птицы обтекаемую форму. Крупные контурные перья, образующие летательную плоскость крыла, называются маховыми, а образующие плоскость хвоста – рулевыми. Под контурными перьями располагаются мелкие с тонким стержнем пуховые перья, которые лишены бородок второго порядка и соответственно не образуют сомкнутого опахала. Есть также собственно пух, который в отличие от пухового пера имеет укороченный стержень с пучком отходящих от него бородок первого порядка. Перьевой покров способствует сохранению постоянства температуры тела птиц.

Скелет птиц (рис. 74) в связи с приспособлением к полету легкий и прочный. Легкость скелета обусловлена

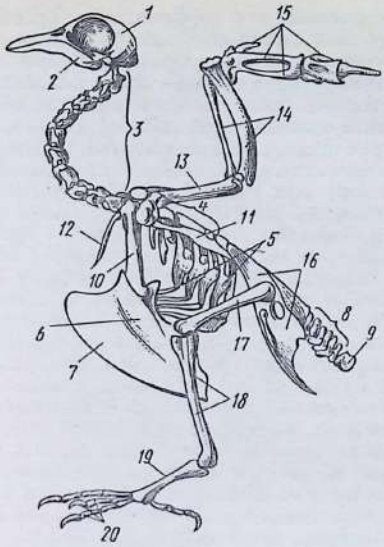


Рис. 74. Скелет птицы:
1 – череп, *2* – нижняя челюсть, *3* – шейные позвонки, *4* – грудные позвонки, *5* – ребра, *6* – грудина, *7* – киль грудины, *8* – хвостовые позвонки, *9* – копчиковая кость, *10* – коракоид, *11* – лопатка, *12* – ключица, *13* – плечевая кость, *14* – кости предплечья, *15* – кости пястья и пальцев, *16* – таз, *17* – бедренная кость, *18* – кости голени, *19* – цевка, *20* – фаланги пальцев

пневматичностью многих костей, а прочность – срастанием отдельных костей еще в раннем возрасте. Череп птиц характеризуется большими размерами мозговой коробки и глазниц, беззубыми челюстями. Тонкие кости черепа срастаются между собой, не образуя швов. Как и у рептилий, имеется один мыщелок для сочленения черепа с позвоночником. Позвоночник состоит из шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового отделов. Только шейный отдел обладает значительной подвижностью, остальные же части позвоночника малоподвижны и прочно соединены между собой. Конечные хвостовые позвонки срастаются в копчиковую кость,

служащую опорой для прикрепления рулевых перьев. Имеется грудная клетка, образованная грудными позвонками, отходящими от них ребрами и грудиной. У летающих птиц и пингвинов грудина несет высокий гребень – киль, к которому прикрепляются мышцы, обеспечивающие движение крыльев (или ластов). Плечевой пояс состоит из трех парных костей: лопатки, коракоида и ключицы, которые сходятся своими передними концами, создавая опору для крыльев. Скелет крыла образован большой плечевой костью, двумя костями предплечья (локтевой и лучевой) и косточками кисти с тремя пальцами. Тазовый пояс состоит из трех парных костей: подвздошной, седалищной и лобковой, которые срастаются между собой, а также с позвонками крестцового и частично соседних отделов позвоночника, образуя сложный крестец. Кости таза снизу не соединены, что связано с откладыванием птицами крупных яиц, покрытых твердой скорлупой. Скелет задних конечностей образован длинной бедренной костью, сросшимися большой и малой берцовыми костями, «цевкой», возникшей в результате срастания ряда косточек плюсны и предплюсны, и фалангами пальцев. В связи с большой подвижностью птиц и разнообразием их движений наблюдается более сильная, чем у пресмыкающихся, дифференцировка мускулатуры и увеличение ее относительной массы.

Пищеварительная система птиц (рис. 75) характеризуется дальнейшим усложнением. В результате отсутствия зубов функцию захвата и удержания добычи выполняет клюв. В ротовой полости пища смачивается слюной, после чего попадает в глотку. От глотки отходит длинный пищевод, образующий у большинства птиц расширение – зоб, где пища временно резервируется и где начинается ее переваривание. Из зоба пища поступает в железистый желудок: здесь происходит ее химическая переработка под действием секрета пищеварительных желез. Механически пища обрабатывается в мускульном желудке, имеющем толстые мускульные стенки и выстланном изнутри плотной оболочкой. Большую роль в перетирании пищи играют мелкие камешки, которые заглатываются многими растительноядными птицами. Затем пища переходит в кишечник, который подразделяется на тонкий и толстый отделы. С тонкой кишкой сообщаются протоки печени и поджелудочной железы, играющие важную роль в переваривании пищи. Короткая толстая кишка открывается в клоаку. С недо-

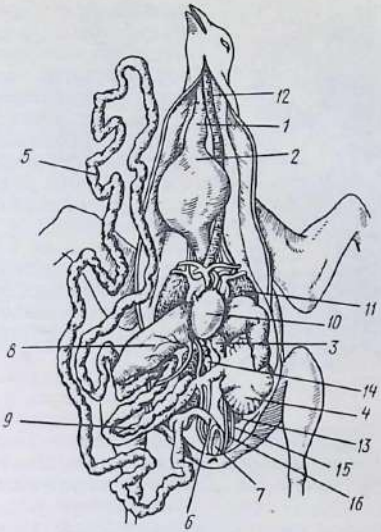


Рис. 75. Внутреннее строение птицы (голубя): *1* – пищевод, *2* – зоб, *3* – железистый желудок, *4* – мускульный желудок, *5* – тонкая кишка, *6* – толстая кишка, *7* – отверстие клоаки, *8* – печень, *9* – поджелудочная железа, *10* – сердце, *11* – легкое, *12* – трахея, *13* – почка, *14* – семенник, *15* – мочеточник, *16* – семяпровод

развитием у птиц прямой кишки связано частое удаление фекальных масс из кишечника, имеющее большое значение для сохранения постоянства массы тела.

Процесс переваривания пищи у птиц очень активен; у насекомоядных он не превышает 1 ч., а у зерноядных – 4 ч. С интенсивным обменом веществ связано потребление значительного количества корма, особенно возрастающее у мелких видов, которым свойственны большие потери тепла.

Дыхательная система птиц (рис. 76) имеет ряд особенностей, связанных с приспособлением к полету. Легкие у птиц губчатые, лишенные внутренней полости. Бронхи, войдя в легкие, образуют многочисленные слепо заканчи-

ролью в координации движений птиц во время полета.

Важнейшие органы чувств птиц – органы зрения и слуха. Глаза у них очень крупные, снабжены верхним и нижним веками и третьим веком, или мигательной перепонкой. Все птицы обладают цветовым зрением. Острота зрения очень большая; аккомодация совершенная, достигается изменением формы хрусталика и расстояния от него до сетчатки. Органы слуха, как и у пресмыкающихся, представлены внутренним и средним ухом. Органы обоняния у многих птиц развиты слабо.

Выделение продуктов обмена веществ осуществляется парными крупными *тазовыми почками*, лежащими в углублении таза. От них отходят мочеточники, открывающиеся в клоаку. Мочевого пузыря у взрослых птиц нет. Удаление из организма продуктов обмена веществ сопровождается незначительной потерей воды. Это связано прежде всего с тем, что моча птиц, как и пресмыкающихся, состоит в основном из плохо растворимой в воде кашицеобразной мочевой кислоты. Кроме того, в клоаке вода, сопровождающая продукты распада, всасывается и вновь возвращается в организм, а моча смешивается с калом и выводится наружу. Это обусловливает малую потребность птиц в воде.

Птицы – раздельнополые животные, часто с хорошо выраженным половым диморфизмом. Оплодотворение внутреннее. Размножаются, как и пресмыкающиеся, путем откладывания яиц. У самцов имеются парные бобовидные семенники, от которых отходят семяпроводы, соединяющие их с клоакой. У самок половая система непарная: представлена одним (левым) яичником и левым яйцеводом, который открывается в клоаку. Яйцеклетки птиц имеют крупные размеры из-за содержания в них большого количества питательных веществ. Собственно яйцо (или яйцеклетку) птиц называют желтком. На его поверхности находится зародышевый диск, из которого развивается зародыш. Основная масса желтка служит запасом питательных веществ и воды. Проходя по яйцеводу, яйцо окружается сначала слоем белка, предохраняющего его от механических повреждений и служащего источником воды для развивающегося зародыша, затем одевается подскорлуповой оболочкой и, наконец, прочной известковой скорлупой. Скорлупа пронизана мельчайшими порами, обеспечивающими газообмен зародыша с внешней средой.

Размножение большинства птиц умеренных и северных широт приурочено к концу весны – началу лета, т. е. к наиболее благоприятному для выкармливания птенцов времени года. Предварительно птицы разбиваются на пары.

Устройство гнезд – характерная черта размножения птиц, повышающая сохранность потомства. Большинство птиц сооружает сложнейшие гнездовые постройки: дупла, норы, лепные и шаровидные гнезда и т. д. Не строят собственных гнезд кукушки. Они откладывают яйца в гнезда других птиц, которые их насиживают и выкармливают птенцов.

Плодовитость птиц значительно меньше, чем плодовитость пресмыкающихся, что связано с разнообразными формами заботы о потомстве (гнездостроение, насиживание и выкармливание птенцов).

Число яиц в кладке колеблется от одного (орлы, пингвины, кайры и др.) до 22 (серая куропатка). У большинства птиц насиживают свою кладку оба родителя (голуби, чайки, многие воробьиные) или только самка (куриные, утки), у некоторых – только самец (например, страус эму).

В зависимости от степени развития птенцов, только что вылупившихся из яиц, выделяют выводковых и птенцовых птиц. Птенцы выводковых птиц опушенные, зрячие, способные через короткое время самостоятельно питаться. К ним относятся куры, утки, фазаны, куропатки и многие другие. У птенцовых птиц птенцы голые и слепые. Они длительное время остаются в гнезде, где выкармливаются родителями. Таковы голуби, дятлы, многие мелкие певчие птицы и др.

В отличие от земноводных и пресмыкающихся птицы при наступлении неблагоприятного времени года не впадают в спячку, а увеличивают свою подвижность, кочуя, в поисках корма. Осенью в результате интенсивного питания птицы жиреют.

По отношению к территории птиц делят на оседлых, кочующих и перелетных.

Оседлые птицы (синицы, поползни, сойки и др.) в течение всего года держатся в одной и той же местности. *Кочующие птицы* (свиристели, снегири, клесты, чечетки и др.), соединяясь после сезона размножения в небольшие стайки, улетают сравнительно недалеко. *Перелетные*

птицы, собравшись осенью в большие стаи, улетают на постоянные места зимовок, расположенные за тысячи километров от мест гнездования. Большинство птиц СССР (примерно 600 видов из 750) перелетные, что связано с резкими колебаниями условий существования по сезонам года.

Во время перелета птицы могут ориентироваться по положению солнца и луны, звездного неба, по особенностям ландшафта. Важную роль в выборе общего направления миграции играет врожденный миграционный инстинкт – одна из форм приспособления птиц к сезонным изменениям условий среды. Он проявляется при сочетании многих факторов внешней среды: изменение количества и доступности корма, уменьшение продолжительности светлого времени суток, пожелтение листвы, появление снежного покрова и т. д. Перелеты птиц сложились в течение тысячелетий под влиянием чередования сезонов года.

Большое значение для изучения перелетов птиц имеет метод кольцевания, когда птенцам перед вылетом из гнезда или взрослым птицам надевают на ногу легкое кольцо с номером и условным обозначением учреждения, проводящего мечение. В СССР все сведения о кольцевании и добыче окольцованных птиц поступают в Центр ольцевания АН СССР (Москва).

Происхождение птиц

Предками птиц были раннемезозойские рептилии, которые систематически близки к древним пресмыкающимся – псевдозухиям, давшим начало динозаврам, крокодилам и др. Предполагают, что первоначально это были наземные, бегающие на задних ногах животные, впоследствии перешедшие к древесному, лазающему образу жизни. Разрастание роговых чешуй, покрывающих наружную часть передних конечностей, и превращение их в перья способствовали приобретению способности сначала перепрыгивать с ветки на ветку, а затем удлинить прыжки и перейти к планирующему полету. Обособление птиц от пресмыкающихся произошло, по-видимому, в конце триаса – начале юры, т. е. 190–170 млн. лет назад, что свидетельствует об относительной молодости этого класса по сравнению с классом млекопитающих.

Птицы – многочисленный (объединяет около 8,6 тыс. видов) и широко распространенный класс позвоночных животных. В ходе эволюции они приспособились к различным средам обитания, с чем связано возникновение среди них разных экологических групп, которые приурочены к определенным местам обитания, используют свойственные им корма и имеют своеобразные приспособления для их добывания. Различают несколько экологических групп птиц.

Птицы парков и садов, лугов и полей – обитатели культурных ландшафтов. Это в основном представители отряда воробьиных: синицы, мухоловки, скворцы, воробьи, ласточки, жаворонки и др. Большинство насекомоядны. Ласточки и мухоловки ловят насекомых в воздухе, синицы собирают их с ветвей деревьев, а жаворонки – с земли и травы. Многие гнездятся на деревьях, часто в дуплах (синицы, мухоловки, скворцы и др.). Городская и деревенская ласточки строят гнезда в постройках, а береговая ласточка – в норе. Жаворонки гнездятся на земле. Большинство красиво поют. Истребляют вредных насекомых в садах, на лугах, огородах и полях.

Птицы леса – наиболее многочисленная группа видов с разнообразными формами связи с лесной средой.

1. Древесные птицы. В эту группу входят виды, наиболее специализированные к лазанию по деревьям. В основном это представители отряда дятлов (большой пестрый дятел, черный дятел и др.) и отряда воробьиных (поползни, чечетки, щеглы, клесты и др.). Добывают корм и гнездятся на деревьях. Дятлы гнездятся в дуплах, которые выдалбливают своим долотообразным клювом. Имеют короткие ноги с загнутыми когтями. У дятлов два пальца направлены вперед, а два назад, что позволяет им ловко лазать по стволам деревьев, опираясь на жесткие и упругие перья хвоста. Многие птицы из этой группы питаются семенами. Дятлы, поползни и пищухи уничтожают насекомых – вредителей леса.

2. Лесные птицы, гнездящиеся на деревьях, а корм добывающие в воздухе. В эту группу входят ястребы (отряд дневные хищные птицы), мухоловки (отряд воробьиные) и некоторые другие.

3. Лесные птицы, гнездящиеся на земле, а корм добывающие на земле и на деревьях. Примером служат представители отряда куриных – рябчик, глухарь, тетерев.

Летом они кормятся ягодами, насекомыми, частями травянистых растений, а зимой – хвоей (глухарь), почками березы (рябчик, тетерев). Служат объектами промысловой и спортивной охоты.

Птицы болот и побережий водоемов. Типичные представители – аисты и цапли (отряд аистообразные). Это крупные птицы, передвигающиеся на длинных тонких ногах с удлиненными пальцами. Кормятся мелкими животными, добывая их с поверхности почвы или извлекая из воды своим длинным и жестким клювом. Гнездятся обычно на деревьях. В эту группу входят также лебеди, гуси, утки, чирки, нырки (отряд гусеобразные) и пингвины (отряд пингвины). Это птицы с хорошо развитыми перепонками на ногах. Они хорошо плавают, а многие и ныряют, но ходят по суше и летают плохо, а некоторые вообще не летают (пингвины). Корм добывают в воде, реже на суше. Гнездятся у водоемов. Многие виды имеют промысловое значение.

Птицы пустынь и степей – обитатели открытых пространств. В эту группу входят: страусы (отряд страусы), дрофа и стрепет (отряд дрофы), журавли (отряд журавли). Крупные птицы, имеющие длинные и сильные ноги, часто с короткими и толстыми пальцами. Кормятся и гнездятся на земле. В поисках корма преимущественно ходят и бегают, а не летают. Вследствие перепромысла и распашки земель численность их сильно сократилась. Дрофа, стрепет, белый журавль (стерх), журавль-красавка внесены в Красную книгу СССР.

Роль птиц в природе, их значение в жизни человека

Большинство птиц плотоядны, другие растительноядны или всеядны. Из плотоядных видов одни поедают мелких беспозвоночных, преимущественно насекомых, другие – разных рыб, третьи – птиц и зверей. Среди растительноядных большинство питаются семенами, другие – ягодами, некоторые – вегетативными частями растений и т. д. Следует отметить, что даже те птицы, которые сами потребляют растительные корма, своих птенцов обычно выкармливают насекомыми. В связи с этим особенно велика роль птиц (синицы, мухоловки, славки, пеночки, дятлы и др.) в регулировании численности насекомых. В свою очередь многие хищные птицы (пустельга, канюк, совы, сычи и др.) оказывают влияние

на численность мелких грызунов. Сами птицы часто служат пищей другим животным.

Птицы играют важную роль в жизни растений, обеспечивая одним распространение семян (свиристель, сойка, кедровка, дрозды и др.), другим – опыление цветков (колибри, нектарницы). Многие птицы, питающиеся падалью (стервятники, грифы, сипы, вороны и др.), играют в природе роль санитаров.

Велико и многообразно значение птиц в хозяйственной деятельности человека. Особенно велика роль птиц в истреблении насекомых – вредителей сельского и лесного хозяйства. Значение птиц как регуляторов численности вредных насекомых особенно возрастает в период выкармливания ими птенцов. Птицы уничтожают также большое количество насекомых – паразитов сельскохозяйственных животных. Многие дневные хищные птицы и совы приносят огромную пользу сельскому хозяйству, истребляя множество сусликов, крыс, мышей, полевок и других вредных грызунов. Многочисленные виды диких птиц – утки, глухари, тетерева, куропатки, рябчики и др. – служат объектами спортивной и промысловой охоты. Птичий помет (гуано) используется как ценное органическое удобрение.

Большое значение для охраны птиц имеет принятый в 1980 г. Закон СССР «Об охране и использовании животного мира». Закон предусматривает предотвращение гибели животных при проведении сельскохозяйственных и лесозаготовительных работ, при использовании средств борьбы с вредителями, минеральных удобрений и т. д.

В настоящее время в Красную книгу СССР внесено 80 видов птиц. Большая роль в восстановлении редких видов животных принадлежит заповедникам. В заповеднике Аскания-Нова содержится около 100 видов диких копытных и птиц, из которых 20 видов внесены в Красную книгу СССР. Уже получили широкую известность работы Дарвиновского и Березинского заповедников по разведению глухарей. Создаются специальные питомники по размножению в контролируемых условиях редких и исчезающих видов птиц (например, Окский государственный журавлиный питомник). Возрастает значение зоопарков как специальных центров размножения редких видов.

Для повышения численности и привлечения птиц создаются благоприятные условия для их гнездования, развешиваются искусственные гнездовья: дуплянки, скворе-

ники, синичники; организуется зимняя подкормка птиц и т. д.

В ряде случаев птицы могут причинять определенный ущерб. Так, в южных районах нашей страны серьезный вред урожаю зерновых причиняют воробьи. Кочующие скворцы расклевывают зрелые плоды вишни и винограда. Необходимо также учитывать роль птиц в распространении опасных для человека и сельскохозяйственных животных заболеваний (орнитозы, грипп, энцефалит и др.).

Птицеводство

Птицы, одомашненные человеком (куры, утки, гуси, индейки, перепела, цесарки, голуби), используются для получения высококачественных диетических продуктов питания (яйцо, мясо) и технического сырья (яйцо, пух, перо) для пищевой, медицинской и легкой промышленности.

Домашние куры произошли от обитающих в Индии диких банкивских кур. В настоящее время породы кур подразделяют на яичные (например, леггорн), мясные (например, корниш, плимутрок) и мясо-яичные (например, московские куры). Существуют также куры декоративных и бойцовых пород, которые не имеют промышленного значения и разводятся птицеводами-любителями. Домашние утки произошли от дикого вида – кряквы, домашние гуси – от двух диких видов: серого гуся и гуся-сухоноса.

В СССР созданы крупные специализированные хозяйства на промышленной основе по производству яиц и мяса птицы. Современное промышленное птицеводство – высокодоходная отрасль животноводства, которая должна внести весомый вклад в выполнение Продовольственной программы.

Класс Млекопитающие, или Звери

Млекопитающие – наиболее высокоорганизованный класс позвоночных, обладающий следующими прогрессивными чертами: 1) высокоразвитой центральной нервной системой, в которой важное место занимает кора больших полушарий переднего мозга; 2) живорождением и выкармливанием детенышей молоком матери; 3) интенсивным обменом веществ и сложной системой тер-

морегуляции, обеспечивающей постоянную температуру тела (37–38 °С). Эти особенности организации обусловливают сложное приспособительное поведение млекопитающих, возможность широкого распространения в различной природной обстановке, создают более благоприятные условия для выживания потомства.

Размеры и внешний облик млекопитающих разнообразны. Масса тела колеблется от 2–3 г (землеройка-крошка) до 150 т (синий кит). Форма тела, как и соотношение его отдельных частей, варьирует в зависимости от среды обитания и образа жизни. Передние и задние конечности (особенно длинные у наземных зверей) располагаются не по бокам тела, как у пресмыкающихся, а под туловищем, что обеспечивает значительную приподнятость тела млекопитающих над землей.

Кожа млекопитающих более толстая и плотная, чем кожа птиц. В строении ее сохраняется присущая всем позвоночным двухслойность. Поверхностно расположенные клетки наружного слоя кожи – эпидермиса подвергаются ороговению и постепенно снашиваются (перхоть). Внутренний слой кожи – дерма – хорошо развит, в его нижней части откладывается жир. В коже располагаются основания волос, образующих характерный для млекопитающих *волосяной покров*.

Волосы представляют собой нитевидные роговые образования – производные эпидермиса. Густой волосяной покров млекопитающих, или мех, играет огромную роль в терморегуляции. Его утрата связана с приспособлением животных к особым условиям существования (например, к водной среде у китообразных). Основу волосяного покрова у многих видов составляют нежные, тонкие и более короткие пуховые волосы, обусловливающие теплозащитные свойства меха. Между ними располагаются грубые, толстые и длинные остевые волосы, защищающие пуховые волосы и кожу от механических повреждений.

Производными эпидермиса у млекопитающих служат и такие роговые образования, как когти, ногти, копыта, рога носорогов, антилоп, рогатого скота и др.

В коже млекопитающих располагаются различные железы (потовые, сальные, пахучие, млечные). Наиболее многочисленны потовые железы, которые выделяют из организма пот, состоящий из воды, мочевины и солей. Испарение воды с поверхности тела животного способствует его охлаждению. У собак потовые железы раз-

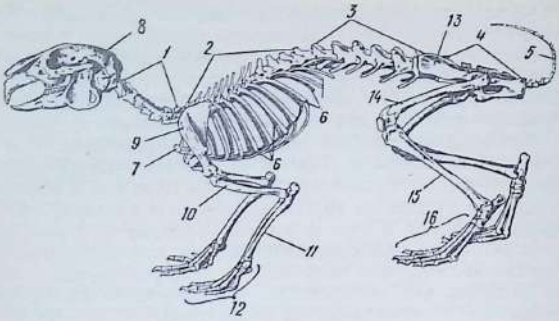


Рис. 78. Скелет млекопитающего (кролика):
1 – шейные позвонки, *2* – грудные позвонки, *3* – поясничные позвонки, *4* – крестец, *5* – хвостовые позвонки, *6* – ребра, *7* – грудина, *8* – череп, *9* – лопатка, *10* – плечевая кость, *11* – кости предплечья, *12* – кости кисти, *13* – таз, *14* – бедренная кость, *15* – кости голени, *16* – кости стопы

ты слабо и охлаждение организма достигается учанным дыханием. Сальные железы выделяют жирный рет, который служит смазкой для волос и поверхности ки, что защищает их от высыхания и намокания. С помощью пахучих желез животные распознают особей другого пола, метят территорию и обороняются. Млечные железы выделяют молоко, которым самки кормят своих детенышей.

Скелет млекопитающих (рис. 78) состоит из черепа, позвоночника, костей конечностей и их поясов. Череп образован толстыми массивными костями, которые соединены между собой швами, и характеризуется увеличением размеров мозговой коробки, вмещающей большой объем головного мозга. Глазницы сравнительно невелики. Череп сочленен с позвоночником двумя мыщелками.

Позвоночник состоит из позвонков, имеющих плоские сочленовные поверхности, между которыми находятся хрящевые прослойки. Он разделен на шейный (состоящий из семи позвонков), грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы. Грудные позвонки несут ребра, которые вместе с грудиной образуют грудную клетку. В крестцовом отделе позвонки срастаются, в других отделах они остаются свободными, что обусловли-

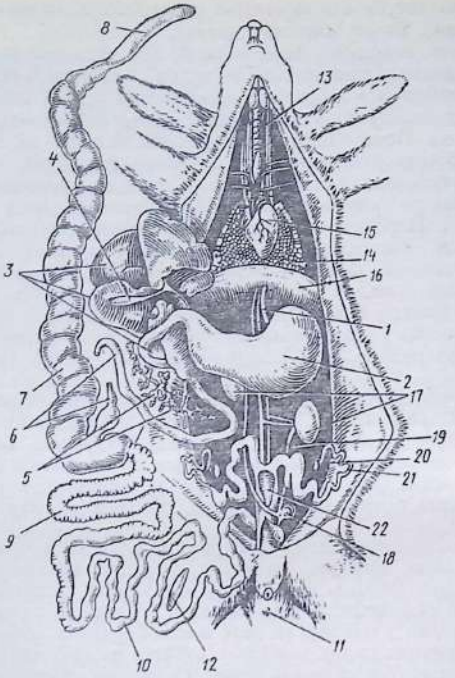


Рис. 79. Внутреннее строение млекопитающего (кролика):
1 — пищевод, *2* — желудок, *3* — печень, *4* — желчный пузырь, *5* — поджелудочная железа, *6* — тонкая кишка, *7* — слепая кишка, *8* — червеобразный отросток, *9* — толстая кишка, *10* — прямая кишка, *11* — анальное отверстие, *12* — селезенка, *13* — трахея, *14* — легкое, *15* — сердце, *16* — диафрагма, *17* — почки, *18* — мочевой пузырь, *19* — мочеточник, *20* — яичник, *21* — яйцевод, *22* — матка

типерстной кишкой, в которую открываются протоки печени и поджелудочной железы. Их секрет также важен для переваривания пищи. Обработанная всеми этими соками пища поступает в тонкую кишку, где подвергается воздействию кишечного сока. Здесь же растворенные вещества пищи всасываются в кровь. Непереваренная пища поступает затем в толстую кишку. На границе тонкого

и толстого отделов кишечника находится слепая кишка, обеспечивающая сбраживание растительной клетчатки и поэтому получившая наибольшее развитие у многих грызунов и зайцеобразных. Толстая кишка переходит в прямую, заканчивающуюся анальным отверстием. Клоака у большинства видов отсутствует. Общая длина кишечника млекопитающих в несколько раз превышает длину тела, что особенно сильно выражено у растительноядных видов.

Ассортимент используемых млекопитающими кормов очень велик. Многие звери приспособились к потреблению разнообразной растительной пищи, другие питаются различными животными. Большинство видов млекопитающих всеядны.

Легкие млекопитающих имеют более сложное, чем у птиц, сплошь ячеистое строение. Это обусловлено сильным ветвлением в легких бронхов, образующих сложную сеть мелких веточек – бронхиол, заканчивающихся многочисленными легочными пузырьками – альвеолами. В их тонких стенках образуется густая сеть капилляров кровеносных сосудов. Появление у млекопитающих альвеол значительно увеличило поверхность газообмена. Роль кожи в дыхании невелика, что связано с ороговением эпидермиса и относительно небольшой ее поверхностью по сравнению с дыхательной поверхностью легких. Механизм дыхания млекопитающих связан с изменением объема грудной клетки в результате движения ребер и диафрагмы. Число дыхательных движений в минуту при уменьшении размеров тела увеличивается (у лошади – 8–16, у мыши – около 200), что тесно связано с различием в интенсивности обмена веществ.

Сердце, как и у птиц, *четырехкамерное*, состоящее из двух предсердий и двух желудочков (рис. 80, *А*). Имеются два круга кровообращения: большой и малый. Большой круг начинается в левом желудочке, из которого выходит одна *левая дуга аорты*, несущая артериальную кровь к органам, и заканчивается в правом предсердии, куда собирается вся венозная кровь от органов. Малый круг кровообращения начинается в правом желудочке, из которого венозная кровь по легочным артериям доставляется к легким. От легких артериальная кровь по легочным венам поступает в левое предсердие. Из предсердий кровь переходит в соответствующие желудочки, откуда начинаются круги кровообращения. Мелкие и многочисленные эритроциты крови млекопитающих ли-

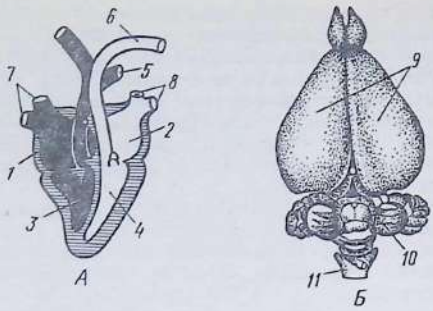


Рис. 80. Сердце (*А*) и головной мозг (*Б*) млекопитающего:

1 – правое предсердие, *2* – левое предсердие, *3* – правый желудочек, *4* – левый желудочек, *5* – легочная артерия, *6* – левая дуга аорты, *7* – полые вены, *8* – легочные вены, *9* – большие полушария, *10* – мозжечок, *11* – продолговатый мозг

шены ядер, что значительно увеличивает количество переносимого ими кислорода и определяет бóльшую кислородную емкость крови. Частота сердечных сокращений зависит от интенсивности обмена веществ у разных видов. Так, у быка частота пульса в минуту 24, у мыши – 600.

Головной мозг млекопитающих состоит из тех же пяти отделов, что и головной мозг всех других позвоночных, но отличается бóльшими размерами, что связáно с сильным развитием полушарий переднего мозга и мозжечка (рис. 80, *Б*). Размеры головного мозга в единицы, а у более высокоорганизованных видов – в десятки раз превышают размеры спинного мозга. Наружный слой полушарий образован серым мозговым веществом, состоящим из нервных клеток и безмякотных нервных волокон, и носит название коры. Кора больших полушарий – центр высшей нервной деятельности млекопитающих. У высших млекопитающих (особенно у обезьян) кора переднего мозга образует большое число извилин, увеличивающих ее площадь.

Из органов чувств у млекопитающих особенно хорошо развиты органы обоняния и слуха. Обонятельный аппарат характеризуется увеличением объема обонятельной капсулы и ее разделением на обонятельные раковины. Орган слуха кроме внутреннего и среднего уха пред-

ставлен еще наружным слуховым проходом и ушной раковиной, усиливающей тонкость слуха. В полости среднего уха у млекопитающих находится не одна косточка – стремечко (как у земноводных, пресмыкающихся и птиц), а три: стремечко, молоточек и наковальня, что обеспечивает лучшую передачу звуковой волны.

Зрение развито у млекопитающих слабее, чем у птиц. Функцию осязания выполняют чувствующие волосы (вибриссы), располагающиеся главным образом на голове (усы, брови), а также на других частях тела животных.

Органами выделения, как у всех высших позвоночных, служат *тазовые почки*, имеющие бобовидную форму и лежащие в брюшной полости тела по обеим сторонам позвоночника. От каждой почки отходит по мочеточнику, открывающемуся в мочевой пузырь, из которого накопившаяся моча периодически выводится наружу. В отличие от пресмыкающихся и птиц, у которых моча состоит в основном из мочевой кислоты, у млекопитающих о новным продуктом белкового обмена служит мочеви (как у земноводных).

Млекопитающие – раздельнополые животные. Сам и самки часто отличаются по внешним признакам (ра мерами, окраской и др.). У самцов половые железы представлены парными семенниками, у самок – парными яичниками. Оплодотворение яйцеклеток происходит в яйцеводах самок. Лишь немногие виды (утконос, ехидна) размножаются, как пресмыкающиеся и птицы, откладывая яйца. Подавляющему большинству видов свойственно живорождение. Зародыш развивается в особом мускулистом органе женской половой системы – матке. В период внутриутробного существования (беременности) он связан с организмом матери через плаценту, образующуюся в результате срастания оболочки, окружающей зародыш, со стенкой матки. В этом месте устанавливается тесный контакт между кровеносными сосудами зародыша и материнского организма, что обеспечивает газообмен в теле зародыша, его питание и удаление продуктов жизнедеятельности. Продолжительность беременности у разных видов существенно отличается. Деторождение у млекопитающих приурочено к концу весны – началу лета, т. е. к наиболее благоприятному для выращивания потомства времени года.

Все млекопитающие выкармливают своих детенышей молоком, которое содержит все необходимые для его развития вещества – белки, жиры, углеводы (сахар), вита-

мины и минеральные вещества. После окончания периода молочного кормления детеныши некоторое время остаются с матерью, которая их охраняет и воспитывает. Затем семья распадается и молодняк расселяется.

Продолжительность существования семьи у разных видов неодинакова. У сусликов, размножающихся несколько раз в году, расселение молодняка начинается в возрасте одного месяца. Это связано с хорошей обеспеченностью молодых животных легкодобываемым кормом. У волков, чье кормовое благополучие определяют крупные животные (копытные), на которых они охотятся стаей, семья сохраняется в течение года. У большинства видов млекопитающих самцы не принимают участия в воспитании потомства. Пары у млекопитающих обычно образуются только на один сезон размножения (песцы, лисицы, бобры), реже – на несколько лет (волки, обезьяны).

Млекопитающие – очень древний класс наземных позвоночных. Возникли они, по-видимому, в триасе. Их предками были примитивные малоспециализированные палеозойские рептилии – *зверозубые*. К классу млекопитающих относится около 4 тыс. видов. Он подразделяется на три подкласса: Яйцекладущие, Сумчатые и Плацентарные.

Подкласс Яйцекладущие, или Первозвери

Древняя и наиболее примитивная группа млекопитающих, распространенных преимущественно в Австралии. Основные представители – утконос и ехидна. Размножаются, откладывая яйца размером 1–2 см, которые либо вынашивают в имеющейся на брюхе сумке (ехидны), либо, как птицы, высиживают в гнезде (утконосы). Детеныши выкармливаются молоком, слизывая его с шерсти самок; млечные железы лишены сосков. Губы и зубы отсутствуют. Несмотря на волосяной покров, температура тела низкая и непостоянная (25–30 °С).

Утконос – полуводный зверь, покрытый густым коротким мехом. Пальцы лап связаны плавательной перепонкой. Хвост уплощен. Имеется роговой клюв, похожий на утиный. Живет в водоемах с богатой прибрежной растительностью. Гнездо устраивает в норе, выход из которой открывается под водой. Питается водными беспозвоночными.

Ехидна – наземное роющее животное. Волосяной покров частично видоизменен в иглы. Конечности вооружены длинными уплощенными загнутыми когтями. Живет в норах. Питается насекомыми, преимущественно муравьями. Раскапывая когтями муравейники, ехидна извлекает насекомых при помощи длинного языка, покрытого липкой слюной.

Подкласс Сумчатые

Ранее сумчатые были широко распространены по Земле. В настоящее время они встречаются лишь в Австралии, в Южной и Северной Америке. Сумчатые рождают живых детенышей, но на ранних стадиях развития и очень мелких размеров, что обусловлено недоразвитием у них плаценты и соответственно очень короткой беременностью. Детеныши вынашиваются самкой в кожистой сумке на брюхе, где имеются млечные железы. Сумчатые очень разнообразны. К ним принадлежат *кенгуру, сумчатый медведь – коала, сумчатый крот, сумчатая белка* и др.

Подкласс Плацентарные

К этому подклассу относится большинство современных млекопитающих, в том числе все виды зверей, обитающие в СССР. Плацента хорошо развита и к моменту рождения детеныши достигают более полного развития, чем детеныши сумчатых. Продолжительность беременности плацентарных зависит в основном от размеров животных и варьирует от двух недель (мыши, полевки) до двух лет (слоны). Челюсти несут зубы, обычно дифференцированные на резцы, клыки и коренные. Различают молочные и постоянные зубы.

Отряд насекомоядные. К этому отряду относятся *землеройки, кроты, ежи.* Это наиболее примитивные и древние плацентарные звери. Полушария переднего мозга маленькие и без извилин. Зубы слабо дифференцированы. Морда заканчивается подвижным хоботком, при помощи которого зверьки обнюхивают окружающие предметы. Полезны, так как истребляют вредных насекомых. Шкурки кротов используются как меховое сырье.

Отряд рукокрылые объединяет около 1000 видов *летучих мышей* и более крупных тропических пло-

ний кит). Зубатые киты имеют большое число одинаково устроенных зубов. Питаются они главным образом рыбой и моллюсками. У беззубых китов во рту имеется особый цедильный аппарат, образованный несколькими роговыми пластинами, сидящими по бокам нёба (так называемый китовый ус). Процеживая через него воду, киты добывают пищу – мелких рачков. Деторождение происходит в воде. Детеныши рождаются крупными, способными сразу же следовать за самками, которые в течение нескольких месяцев кормят их молоком.

Киты издавна служили важным объектом промысла, основным продуктом которого был жир. Китобойный промысел регулировался на основе международных соглашений. В последние годы численность многих видов китообразных заметно сократилась, большинство их было внесено в Красную книгу Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП) и в Красную книгу СССР; добыча всех видов китов запрещена.

Отряд парнокопытные. В состав отряда входят: из диких животных – различные виды *диких быков, горные козлы* и *бараны, антилопы, олени, кабаны, бегемоты*, а из домашних – *крупный* и *мелкий рогатый скот, свиньи, северные олени*. Ноги обычно длинные, на которых хорошо развиты два пальца (третий и четвертый). Первый палец у всех видов редуцирован, а второй и пятый если и сохраняются, то, как правило, недоразвиты. Концы пальцев несут копыта. Различают парнокопытных жвачных и нежвачных. Нежвачные (свиньи, бегемоты) имеют простой желудок и пища у них не отрыгивается в рот для повторного пережевывания. К жвачным относится большинство диких и домашних парнокопытных (крупный рогатый скот, овцы, козы). Желудок у них сложный и состоит из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. Огромная масса грубых кормов, попавшая в ротовую полость жвачного, не успевает полностью измельчиться зубами и заглатывается вместе со слюной. Попав в рубец, такая слабопережеванная пища под влиянием слюны и деятельности бактерий подвергается брожению. Из рубца пища переходит в сетку, откуда путем отрыгивания вновь попадает в рот для повторного пережевывания и смачивания слюной. Образовавшаяся полужидкая масса пищи заглатывается и поступает в книжку, откуда уже в виде однородной кашицы переходит в последний отдел желудка – сычуг, где

подвергается химической обработке желудочным соком.

Все породы разводимого в нашей стране крупного рогатого скота (кроме яка и буйвола) возникли путем одомашнивания дикого быка тура, ранее обитавшего в Европе, Азии и Северной Африке и истребленного около трехсот лет тому назад. В настоящее время выведено много пород крупного рогатого скота, отличающихся как по внешнему виду, так и по продуктивности (качеству и количеству получаемой от них продукции). От них получают молоко, мясо, кожевенное и меховое сырье и др.

Все современные породы скота по хозяйственно полезным признакам можно разделить на четыре основные группы: молочные, мясо-молочные, мясные и рабочие. К *породам молочного направления* продуктивности относятся: голландская – самая древняя и наиболее молочная порода, черно-пестрая, широко распространенная в центральных областях СССР; холмогорская, выведенная в холмогорском районе Архангельской области, а также ярославская, красная степная и др. Основные *мясо-молочные породы*, или породы двойной продуктивности, – симментальская, выведенная в Швейцарии, одна из наиболее распространенных пород скота Европы, костромская и др. К *мясным породам* принадлежат калмыцкая и шортгорнская и др. Использовавшиеся в дореволюционное время, породы рабочего рогатого скота в настоящее время в связи с развитием механизации утратили свое значение. Рабочий рогатый скот (например, буйволы) широко распространен в основном в Южной Азии.

Дикие бараны, обитающие в горах Европы и Азии, дали начало домашним овцам. Продукция овцеводства – шерсть, мясо, молоко. Разводимые козы выведены от дикого безоарового козла, живущего в горах Восточной Европы и Западной Азии. Большинство пород домашних свиней произошли от дикого вида – обыкновенного кабана. Одна из наиболее широко распространенных в СССР пород свиней – крупная белая. Свиньи этой породы достигают большой массы (200–300 кг) и отличаются высокой плодовитостью (за один опорос приносят по 10–15 поросят). Животных этой породы использовали при выведении многих других пород свиней (например, украинской степной белой породы).

Отряд непарнокопытные. К непарнокопытным относятся *лошади, зебры, ослы* и *носороги*. На ногах

хорошо развит один (третий) палец, остальные рудиментарны. На концах пальцев имеются копыта. Более полная редукция боковых пальцев отмечается у быстро бегающих представителей отряда – лошадей, зебр, ослов с однопалыми передними и задними конечностями.

Единственный ныне вид дикой лошади – лошадь Пржевальского – сохранился в небольшом количестве в горных пустынях Монголии. В южно-русских степях почти до 70-х годов XIX в. встречалась дикая лошадь тарпан (подвид лошади Пржевальского), которая, возможно, была предком некоторых пород домашних лошадей.

Ныне существует много разных пород домашних лошадей – верховых, легкоупряжных и тяжелоупряжных. Из верховых пород в нашей стране были выведены донские лошади, отличающиеся большой выносливостью и способные за сутки проходить дистанцию до 300 км. Всемирную известность получила также орловская рысистая порода. Орловские рысаки – крупные лошади легкоупряжного типа, пригодные для переездов на большие расстояния. Для перевозки больших тяжестей в СССР были выведены такие породы тяжелоупряжных лошадей, как советский тяжеловоз, русский тяжеловоз и владимирский тяжеловоз. Лошади из числа местных пород, разводимых в нашей стране, используются не только на сельскохозяйственных и транспортных работах, но и под седлом, а также для получения мяса и кумыса – напитка, приготовляемого из кобыльего молока.

В пустынях Средней Азии сохранились близкие к лошадям куланы. В саваннах Африки распространены зебры, в пустынях – дикие ослы. Домашние ослы разводятся во многих южных районах нашей страны как упряжные и верховые животные. Леса и саванны Африки и Южной Азии населяют трехпалые непарнокопытные – носороги. Кожа у них толстая, несет редкие, грубые волосы. На носу или лбу сидят один или два острых рога.

Отряд обезьяны или приматы. Самый высокоорганизованный отряд млекопитающих, к которому принадлежит и человек. Отличается относительно большими размерами головного мозга, особенно его полушарий, имеющих многочисленные извилины. Глазницы направлены вперед. На конечностях первый палец противопоставлен остальным, что облегчает обхватывание ветвей при лазании по деревьям. Пальцы имеют ногти.

Обезьяны населяют тропические и субтропические леса, где ведут в основном древесный образ жизни. Живут обычно стаями. Питаются разнообразной животной и растительной пищей. Группа человекообразных обезьян объединяет три крупных бесхвостых вида – *шимпанзе, гориллу* и *орангутана,* по ряду признаков наиболее близких к человеку.

Роль млекопитающих в природе и в жизни человека

Роль млекопитающих в природе неодинакова и определяется в первую очередь их численностью. Так, крупные звери, встречающиеся в большинстве случаев относительно редко, оказывают меньшее воздействие на природные сообщества, чем более многочисленные млекопитающие мелких и средних размеров. Особенно велика в природе роль грызунов, потребляющих большое количество растений и их семян и одновременно служащих пищей для многих хищников.

Значение млекопитающих для человека велико и многообразно. К этому классу принадлежит более 60% видов домашних животных (крупный и мелкий рогатый скот, свиньи, лошади, верблюды, кролики и др.), а также все объекты пушного звероводства (американская норка, серебристо-черная лисица, голубой песец, соболь, нутрия и др.). Многие дикие виды служат объектами промысла, давая мясо, жир, кожу, пушнину и другие ценные продукты. Основные промысловые звери СССР – белка, соболь, ондатра, лисица, песец, куницы, зайцы.

Но многие виды млекопитающих, в частности грызуны, приносят немалый вред народному хозяйству, уничтожая или повреждая культурные растения и разные виды сельскохозяйственной продукции.

Грызуны и некоторые другие млекопитающие являются переносчиками и хозяевами возбудителей опасных болезней человека и сельскохозяйственных животных. Волки местами наносят ущерб животноводству, нападая на домашний скот.

В результате усиления воздействия человека на природную среду, а также под влиянием перепромысла многие ценные виды млекопитающих (соболь, бобр, выхухоль, калан, зубр, лось и др.) к началу XX в. оказались под угрозой исчезновения. Введение полного запрета на отстрел и отлов этих зверей в сочетании с широким расселением их в местах прежнего обитания позволило спа-

сти, а в ряде случаев довести численность видов до промыслового уровня.

В настоящее время в СССР большое значение придается рациональной эксплуатации ресурсов млекопитающих, которая предусматривает сочетание добычи промысловых зверей на строго научной основе с широкими мероприятиями по их охране и обогащению. Обогащение фауны преследует цель повысить продуктивность угодий и включает мероприятия по искусственному расселению млекопитающих – представителей отечественной и зарубежной фауны, охране и воспроизводству промысловых зверей СССР. Охрана промысловых зверей предполагает строгое соблюдение сроков и способов охоты. Под защиту закона в СССР взяты многие виды млекопитающих, охота на которые либо полностью запрещена, либо разрешена по лицензиям – особым разрешениям на отстрел и отлов строго определенного числа особей. 94 вида и подвида млекопитающих, ставших редкими и находящимися под угрозой исчезновения, внесены в Красную книгу СССР, опубликованную в 1984 г. (2-е издание). В нашей стране растет число заповедников и заказников, играющих важную роль в сохранении многих видов млекопитающих. Создается широкая сеть питомников для разведения редких видов зверей. Увеличивается роль зоопарков как центров разведения. Сохранение видового многообразия животных нашей планеты – одна из важных и сложных задач, стоящих сегодня перед человечеством.

ЧАСТЬ III
ЧЕЛОВЕК

ГЛАВА 22
ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

§ 1. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА РОДСТВА ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Собственная родословная всегда интересовала людей больше, чем происхождение растений и животных. Попытки понять и объяснить, как возник человек, отражены в верованиях, легендах, сказаниях самых разных племен и народов. В решении этой проблемы особенно обостренно проявляется борьба материалистических и идеалистических взглядов. Долгое время научные знания были слишком отрывистыми и неполными, чтобы решить проблему происхождения человека. Лишь в 1857 *г.* Ч. Дарвин высказал гипотезу, а в 1871 г. в своем труде «Происхождение человека и половой отбор» убедительно доказал, что люди произошли от обезьян, а не созданы актом божественного творения в 4004 г. до рождества Христова, как учит церковь. «Если мы не станем нарочито закрывать глаз, то при современном уровне знаний сможем приблизительно узнать наших прародителей, и нам незачем стыдиться их»,– писал Ч. Дарвин [1]. Роль социальных факторов, на которую также указывал Ч. Дарвин, была раскрыта Ф. Энгельсом в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» (1896). К 80-м годам нашего столетия многочисленные ископаемые находки и использование самых разнообразных методов исследования позволили значительно прояснить вопросы эволюции человекообразных, хотя и сейчас невозможно с полной уверенностью сказать, от каких именно обезьян произошел человек.

[1] *Дарвин Ч.* Соч. М., 1953. Т. 5. С. 274.

чине и совершенству». Развитие мозга и органов чувств, совершенствование сознания «оказывало обратное воздействие на труд и на язык, давая обоим все новые и новые толчки к дальнейшему развитию»[1].

Энгельс впервые указал на роль труда как решающего фактора в становлении человека. Труд, по его словам,— «... первое основное условие всей человеческой жизни, и притом в такой степени, что мы в известном смысле должны сказать: труд создал самого человека»[2]. Данные современной антропологии полностью подтвердили теорию Ф. Энгельса о роли труда в происхождении человека. На всем пути палеонтологической летописи человека останкам наших далеких предков сопутствуют остатки орудий труда той или иной степени сложности (рис. 81).

Все условия материальной и духовной жизни современного человека есть продукт труда многих поколений людей.

Предпосылки антропогенеза. Общими предками человекообразных обезьян и человека были стадные узконосые обезьяны, жившие на деревьях в тропических лесах. Переход этой группы к наземному образу жизни, вызванный похолоданием климата и вытеснением лесов степями, привел к прямохождению. Выпрямленное положение тела и перенос центра тяжести вызвали замену угообразного позвоночного столба, свойственного всем четвероногим животным, S-образным, что придало ему ибкость. Образовалась сводчатая пружинящая стопа, расширился таз, грудная клетка стала шире и короче, челюстной аппарат легче и главное – передние конечности освободились от необходимости поддерживать тело, их движения стали более свободными и разнообразными, функции усложнились.

Переход от использования предметов к изготовлению орудий труда – рубеж между обезьяной и человеком. Эволюция руки шла путем естественного отбора мутаций, полезных для трудовой деятельности. Таким образом, рука не только орган труда, но и его продукт. Первыми орудиями труда были орудия охоты и рыболовства. Наряду с растительной стала шире использоваться более калорийная мясная пища. Приготовленная на огне пища уменьшила нагрузку на жевательный и пи-

[1] *Маркс К., Энгельс Ф.* Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 490.
[2] *Там же.* С. 486.

щеварительный аппараты, в связи с чем потерял свое значение и постепенно исчез в процессе отбора теменной гребень, к которому у обезьян прикрепляются жевательные мышцы, стал короче кишечник. Наряду с прямохождением важнейшей предпосылкой антропогенеза явился стадный образ жизни, который по мере развития трудовой деятельности и необходимости обмениваться сигналами обусловил развитие членораздельной речи. Медленный отбор мутаций преобразовал неразвитую гортань и ротовой аппарат обезьян в органы речи человека. Первопричиной возникновения языка послужил общественно-трудовой процесс. Труд, а затем и членораздельная речь – те факторы, которые контролировали генетически обусловленную эволюцию мозга и органов чувств человека. А это, в свою очередь, привело к усложнению трудовой деятельности. Конкретные представления об окружающих предметах и явлениях обобщались в абстрактные понятия, развивались мыслительные и речевые способности. Формировалась высшая нервная деятельность и развивалась членораздельная речь. *Переход к прямохождению, стадный образ жизни, высокий уровень развития мозга и психики, использование предметов в качестве орудий для охоты и защиты – те предпосылки очеловечивания, на основе которых развились и совершенствовались трудовая деятельность, речь и мышление.*

Предшественники человека. В начале кайнозоя, более 40 млн. лет назад, появились первые приматы. От них обособилось несколько ветвей эволюции, приведших к современным человекообразным обезьянам, другим приматам и человеку. Современные человекообразные обезьяны – не предки человека, но происходят от общих с ним, уже вымерших предков – наземных человекообразных обезьян – *дриопитеков*. Они появились 17–18 млн. лет назад, в конце неогена, и вымерли около 8 млн. лет назад. Обитали в тропических лесах. Некоторые их популяции и положили, видимо, начало эволюции человека, его предшественникам – австралопитекам.

Австралопитеки (от лат. «аустралис» – южный и греч. «питек» – обезьяна) – вымершая группа гоминид (прямоходящих приматов). Их скелетные остатки найдены в Южной Африке. Эти двуногие существа размером с шимпанзе имели много черт, сближающих их с человеком (форма зубов, строение черепной коробки, форма таза). Однако размером мозга (650 $см^3$) они не превосхо-

дили современных человекообразных обезьян. Раскопки последних 20 лет в Восточной Африке (Л. Лики и др.) показали, что австралопитеки жили свыше 5 млн. лет назад, а следовательно, для эволюции предков человека путем отбора было достаточно времени. Более поздние из австралопитеков явились, видимо, непосредственными предками людей. Они получили название «человек умелый». По своему внешнему виду и строению человек умелый не отличался от человекообразных обезьян, но уже умел изготовлять примитивные режущие и рубящие орудия из гальки. Многие группы, вступив на путь очеловечивания и не закончив его, погибли в борьбе за существование. Естественный отбор способствовал выживанию особей и групп, обладающих способностью к трудовой деятельности.

Этапы становления человека. В эволюции человека (Homo) различают три этапа: 1) древнейшие люди, к которым относятся питекантроп, синантроп и гейдельбергский человек (вид человек прямоходящий – Homo erectus); 2) древние люди – неандертальцы (первые представители вида человек разумный – Homo sapiens); 3) современные (новые) люди, включающие ископаемых кроманьонцев и современных людей (вид человек разумный – Homo sapiens). Многие популяции человека разумного не сменяли друг друга последовательно, а жили одновременно, ведя борьбу за существование и уничтожая более слабых.

Древнейшие люди жили 2 млн. – 500 тыс. лет назад.

Питекантроп – «обезьяночеловек». Остатки были обнаружены сначала на о. Ява в 1891 г. Е. Дюбуа, а затем и в ряде других мест. Питекантропы ходили на двух ногах, объем мозга у них увеличился, они пользовались примитивными орудиями труда в виде дубин и слегка обтесанных камней. Низкий лоб, мощные надбровные дуги, полусогнутое тело с обильным волосяным покровом – все это указывало на их недавнее «обезьянье» прошлое.

Синантроп, остатки которого найдены в 1927–1937 гг. в пещере близ Пекина, во многом сходен с питекантропом, это географический вариант человека прямоходящего. Синантропы уже умели поддерживать огонь. Основным фактором эволюции древнейших людей был естественный отбор.

Древние люди характеризуют следующий этап

антропогенеза, когда в эволюции начинают играть роль и социальные факторы: трудовая деятельность в группах, которыми они жили, совместная борьба за жизнь и развитие интеллекта. К ним относятся *неандертальцы*, остатки которых были обнаружены в Европе, Азии, Африке. Свое название они получили по месту первой находки в долине р. Неандер (ФРГ). Неандертальцы жили в ледниковую эпоху 200–35 тыс. лет назад в пещерах, где постоянно поддерживали огонь, одевались в шкуры. Орудия труда неандертальцев много совершеннее и имеют некоторую специализацию: ножи, скребла, ударные орудия. Несмотря на то, что внешний облик неандертальцев все еще нес на себе отпечатки недавней животной истории (покатый лоб, недостаточно выпрямленная фигура), две важные черты резко подчеркивали их принадлежность к людям: объем их мозга достиг 1400 $см^3$, а форма нижней челюсти свидетельствовала о членораздельной речи. Неандертальцы жили группами по 50–100 человек. Мужчины коллективно охотились, женщины и дети собирали съедобные корни и плоды, старики изготовляли орудия. Последние неандертальцы жили среди первых современных людей, а затем были ими окончательно вытеснены. Часть ученых считают неандертальцев тупиковой ветвью эволюции гоминид, не участвовавшей в формировании современного человека.

Современные люди. Возникновение людей современного физического типа произошло относительно недавно, около 50 тыс. лет назад. Их останки найдены в Европе, Азии, Африке и Австралии. В гроте Кроманьон (Франция) было обнаружено сразу несколько скелетов ископаемых людей современного типа, которых и назвали *кроманьонцами*. Они обладали всем комплексом физических особенностей, который характерен для нынеживущих людей. Увеличившийся объем мозга ($\sim$1600 $см^3$), хорошо развитая членораздельная речь, на что указывал развитый подбородочный выступ; строительство жилищ, первые зачатки искусства (наскальные рисунки), одежда, украшения, совершенные костяные и каменные орудия труда, первые приручение животные – все свидетельствует о том, что это настоящий человек, окончательно обособившийся от своих звероподобных предков. Неандертальцы, кроманьонцы и современные люди образуют один вид – Homo sapiens – человек разумный; этот вид сформировался не позднее 100–40 тыс. лет тому назад.

В эволюции кроманьонцев большое значение имели социальные факторы, неизмеримо выросла роль воспитания, передачи опыта.

Движущие силы антропогенеза. В эволюции человека – антропогенезе – важнейшая роль принадлежит не только биологическим факторам (изменчивость, наследственность, отбор), но и социальным (речь, накопленный опыт трудовой деятельности и общественного поведения). Особенности человека, обусловленные социальными факторами, не фиксируются генетически и передаются не по наследству, а в процессе воспитания и обучения. На первых этапах эволюции решающее значение имел отбор на большую приспособляемость к быстро меняющимся обстоятельствам. Однако впоследствии способность передавать из поколения в поколение негенетические приобретения в виде разнообразной научно-технической и культурной информации стала играть все более важную роль, освобождая человека от жесткого контроля естественного отбора. Социальные закономерности приобрели важное значение в эволюции человека. Победителями в борьбе за существование оказывались не обязательно самые сильные, а те, кто сохранял слабых: детей – будущее популяции и стариков – хранителей информации о способах выжить (приемы охоты, изготовление орудий и т. п.). Победа популяций в борьбе за существование обеспечивалась не только силой и разумом, но и способностью жертвовать собой во имя семьи, племени.

В эволюции человека разумного социальные отношения играют все возрастающую роль. Для людей современных ведущими и определяющими стали общественно-трудовые отношения. В этом качественное своеобразие эволюции человека.

Человек – существо биологическое и социальное, что и определяет его особое положение в природе и качественно отличает от всех других организмов. Благодаря тому что человек является биологическим существом, его эволюционное развитие подчиняется всем основным закономерностям наследственности и изменчивости. Реализация наследственной информации в условиях определенной внешней среды формирует биологическую природу человека – его строение и физиологию, создает материальные предпосылки для развития мышления, способности мозга накапливать информацию нового типа – социальную.

Социальная информация передается с помощью слова при обучении и определяет духовный облик индивидуума. Она создается при доминирующей роли социально-экономических факторов – общественной формации, уровня производительных сил, производственных отношений, национальных особенностей и пр. Человек как социальное существо эволюционирует быстрее, чем как существо биологическое, поэтому, несмотря на огромные достижения цивилизации, между человеком, жившим тысячелетия назад и живущим сейчас, нет существенных биологических различий. Способности, талант, эмоциональность, добродетели, пороки человека зависят от наследственного предрасположения и действия социальной среды.

Хотя мутационный процесс и продолжается у человека, его биологическая эволюция будет и далее замедляться благодаря ослаблению естественного отбора. Однако жизнеспособность человеческого общества возрастает, так как по мере развития цивилизации, устранения национальных и расовых барьеров обеспечивается обмен генами между ранее изолированными популяциями, увеличивается гетерозиготность и уменьшается возможность проявления рецессивных генов. Средствами, контролирующими эволюцию человека, являются: предохранение от воздействия мутагенных факторов, разработка методов лечения наследственных болезней, раскрытие способностей человека в детском и юношеском возрасте и создание оптимальных условий для обучения и воспитания, для повышения культурного уровня всего общества.

§ 3. ЧЕЛОВЕЧЕСКИЕ РАСЫ

Происхождение рас. Все современные люди на Земле имеют общее происхождение и составляют один вид – человек разумный. Это положение согласно подтверждают все данные палеонтологии, анатомии, физиологии и генетики человека: одинаковое строение мозга, стопы, руки, полное сходство кариотипов, неограниченные возможности скрещивания и плодовитость потомства, сходство групп крови и практически одинаковый уровень физического и умственного развития.

Человечество представлено тремя большими расами – экваториальной (австрало-негроидной, или черной), евразийской (европеоидной, или белой) и азиатско-амери-

2000 – 3000 лет до н. э., когда народы Европы пребывали в состоянии первобытного варварства, народы других рас уже создали высочайшие цивилизации в Азии и Африке (Месопотамия, Индия, Китай, Египет). Более поздние цивилизации – Карфагена, Греции, Ирана, Рима, Аксума (в Эфиопии) – также возникли задолго до расцвета культуры у северных европейцев. Путем этнографических и археологических исследований обнаружено высокое развитие культуры у многих народов Африки до европейского вторжения и проникновения ислама: многочисленные древние города иорубов и гауссов, каменные сооружения крепостного типа негров банту, художественная бронза Бенина, огромные погребальные холмы с внутренними помещениями в долине р. Нигер. Человечество, все его расы принадлежат к единой стадии развития. Речевая и мыслительная деятельность, обеспечивающая способность к бесконечному продолжению культурного роста, – наследие, полученное от общего предка всеми ныне живущими расами.

Реакционная сущность расизма и социал-дарвинизма. Расизм – антинаучное учение о расах, основа которого – утверждение о физической и психической неполноценности низших и превосходстве высших рас. Высшие расы – созидатели цивилизации, призванные к господству; низшие – не способны к созиданию и даже к усвоению высокой культуры и обречены на эксплуатацию. Расизм не признает единства происхождения рас, расценивает расовые отличия как видовые и даже родовые. Теория о делении рас на «высшие» и «низшие» служит для оправдания империалистических войн, колониальной политики и расовой дискриминации. В XIX в. колониальные захваты, завоевания азиатских и африканских народов шли под флагом расизма.

Расизм – официальная идеология фашизма, уничтожившего миллионы людей в лагерях смерти. Германские фашисты объявили высшей расой арийскую, а остальных, которых они собирались уничтожить, отнесли к неполноценным (славяне, евреи, цыгане, французы и т. д.). Сейчас в ЮАР, Зимбабве расизм используется для оправдания дискриминации коренного населения, сегрегации, апартеида, а во многих случаях и геноцида. Расистов можно встретить среди представителей любой расы; они стремятся доказать, что именно их раса (европеоидная, монголоидная, негроидная) стоит выше других. Расизм – это идеология и политика наиболее реакцион-

способность человека, но и может быть причиной возникновения различных заболеваний (интоксикация, аллергические, генетические болезни и др.). В настоящее время гигиенический аспект охраны окружающей среды приобретает все большее значение. В связи с этим разрабатываются меры и гигиенические нормативы, направленные на оздоровление окружающей среды. Ряд этих мер закреплен в законодательных актах.

Организм человека – это сложная целостная саморегулирующаяся и самовозобновляющаяся система, состоящая из огромного количества клеток. В процессе развития организма клетки и неклеточные структуры объединяются в ткани, органы, системы органов и целостный организм.

Ткани. Ткани – это системы клеток и неклеточных структур (межклеточное вещество), сходных по происхождению, строению и функциям. Различают четыре основные группы тканей: 1) эпителиальные (эпителии), 2) соединительные, 3) мышечные и 4) нервную.

Эпителиальные ткани покрывают организм снаружи и выстилают изнутри полые органы и стенки полостей тела. Они выполняют следующие функции: защитную, выделительную, секреторную и функцию обмена веществ между организмом и внешней средой. Эпителий защищает организм от проникновения извне микробов, пыли, ядовитых веществ и предохраняет его от потери воды. Клетки особого вида этих тканей – однослойного ресничного, или мерцательного, эпителия снабжены на свободной поверхности ресничками. Располагаясь в дыхательных путях человека, мерцательный эпителий препятствует проникновению в органы дыхания частиц пыли. Свойственная эпителиальным тканям секреторная функция связана со способностью клеток железистого эпителия вырабатывать и выделять особые вещества – секреты (слюна, пот, слезная жидкость и др.). Через эпителий проходят начальные и конечные этапы обмена веществ между организмом и внешней средой.

Все эпителиальные ткани состоят из клеток, плотно прилегающих друг к другу и образующих пласты. В зависимости от формы клеток различают плоский, кубический и цилиндрический эпителий. Если клетки расположены в один слой, эпителий называют однослойным, если в несколько слоев – то многослойным. В многослойном эпителии, образующем эпидермис кожи, клетки наружного слоя уплощены и содержат роговое вещество.

щего из аморфного вещества и волокон, близких по строению к коллагеновым.

Костная ткань также выполняет опорную функцию и играет важную роль в минеральном обмене. Клетки костной ткани находятся в промежутках между пластинками межклеточного вещества, вместе с которым они образуют остеоны – основные структуры пластинчатой костной ткани. В середине каждого остеона проходит кровеносный сосуд. Межклеточное вещество костной ткани состоит из основного аморфного вещества, образованного белком оссеином, в котором содержатся волокна, построенные из белка коллагена. Между волокнами располагаются кристаллы минеральных солей (преимущественно соли кальция), которые и придают костной ткани особую прочность.

Кровь – особый вид соединительной ткани, межклеточное вещество которой – плазма – имеет жидкую консистенцию. В плазме крови во взвешенном состоянии находятся кровяные клетки.

Мышечные ткани. Их основные свойства – *возбудимость* и *сократимость*. Сокращение мышечной ткани обусловливает двигательные процессы внутри организма, перемещение организма или его частей в пространстве. Во всех клетках или волокнах мышечной ткани содержатся сократимые нити – миофибриллы. Различают мышечную ткань гладкую и поперечнополосатую. Гладкая мышечная ткань состоит из веретеновидных клеток длиной до 0,1 мм, в цитоплазме которых имеются одно ядро и миофибриллы, тянущиеся от одного конца клетки к другому. Эта ткань участвует в образовании стенок трубкообразных внутренних органов и сосудов. Поперечнополосатая мышечная ткань построена из волокон длиной до 10 см, состоящих из цитоплазмы со многими удлиненными ядрами. В цитоплазме находятся миофибриллы с темными и светлыми участками, по-разному преломляющие свет, что при рассмотрении под микроскопом и придает волокну характерную поперечную исчерченность. Поперечнополосатая мышечная ткань находится в скелетных мышцах и некоторых внутренних органах (язык и др.). В отличие от гладкой мышечной ткани она обладает бóльшей быстротой и энергией сокращения.

Нервная ткань, из которой построены головной и спинной мозг, спинно-мозговые и черепные нервы, нервные узлы и нервные окончания, выполняет функцию

регуляции всех жизненных процессов в организме, обеспечивая согласованность работы различных органов и приспособление организма к меняющимся условиям внешней среды. Основные свойства этой ткани – *возбудимость* и *проводимость*. Возбудимость – это способность нервной ткани в ответ на раздражение приходить в состояние возбуждения, а проводимость – способность передавать возбуждение.

Главной структурной и функциональной единицей нервной ткани является нервная клетка – *нейрон*. По функции различают нейроны чувствительные, или центростремительные, вставочные и двигательные, или центробежные. Чувствительные, или центростремительные (афферентные), нейроны воспринимают раздражение и передают возникшее возбуждение (нервные импульсы) в головной или спинной мозг, где при помощи вставочных (ассоциативных) нейронов оно переводится с чувствительных нейронов на двигательные, или центробежные (эфферентные), передающие возбуждение к рабочему органу (к мышце, железе и др.).

Нейрон состоит из тела и отходящих от него отростков – дендритов и нейрита. Дендриты – это короткие древовидно ветвящиеся отростки, обеспечивающие восприятие раздражения и передачу возбуждения в тело нейрона, т. е. центростремительно. Нейрит – самый мощный и длинный (до 1 м) неветвящийся отросток, проводящий нервное возбуждение от тела нейрона, т. е. центробежно. Тела нейронов располагаются преимущественно в головном и спинном мозге, т. е. в центральной нервной системе, где из их скоплений образуется серое вещество. Скопления тел нейронов за пределами центральной нервной системы называются *нервными узлами*.

Нервные волокна – это отростки нервных клеток, окруженные оболочками. В головном и спинном мозге они составляют основную массу белого вещества. Нервные волокна, выходящие за пределы центральной нервной системы, при помощи соединительной ткани собираются в пучки – *нервы*, дающие многочисленные ответвления ко всем органам.

Чувствительные (центростремительные) нервы состоят из чувствительных нервных волокон, являющихся отростками чувствительных нейронов, а двигательные (центробежные) нервы – из двигательных нервных волокон, являющихся отростками двигательных нейронов.

Нервы, в состав которых входят как чувствительные, так и двигательные волокна, называются смешанными.

Нервные окончания – это окончания нервных волокон. Чувствительные нервные волокна заканчиваются в органах (например, в коже) чувствительными нервными окончаниями, или *рецепторами.* Рецепторы воспринимают раздражения, поступающие из внешней или внутренней среды организма, преобразуют их в нервное возбуждение, а затем передают его в центральную нервную систему. Двигательные нервные волокна заканчиваются в мышцах двигательными, в железах – секреторными нервными окончаниями, или *эффекторами.* Эффекторы передают возбуждение на рабочий орган (мышца, железа).

Понятие об органе и системе органов. Из совокупностей тканей образуются органы. *Орган* – это часть тела человека с присущей ему определенной формой, строением и функцией. В организме человека различают следующие органы: сердце, легкие, желудок, головной и спинной мозг и др. В состав органа входят разные ткани, из которых одна или две преобладают. Так, в сердце кроме сердечной мышечной ткани имеются различные виды соединительной ткани, элементы нервной ткани и др. Однако только преобладающая в сердце сердечная мышечная ткань определяет специфику строения и функции этого органа.

Однородные органы, сходные по общему строению, функции и развитию, объединяются в *системы органов.* Различают опорно-двигательную, кровеносную, дыхательную, пищеварительную, выделительную, нервную и другие системы органов.

Организм — единое целое. Регуляция деятельности организма. Организм человека – единая система. В процессе жизнедеятельности между отдельными его структурами (клетками, тканями, органами и системами органов) устанавливается тесная связь и взаимодействие. Взаимосвязаны и взаимоподчинены также все происходящие в них процессы, что проявляется в согласованном изменении деятельности различных систем органов. Поэтому на любой раздражитель, поступающий из внешней среды, организм человека реагирует как целостная система.

Нормальное существование организма как целого в постоянно меняющихся условиях внешней среды достигается благодаря двум механизмам регуляции функ-

ший – нервному и гуморальному (химическому). *Нервная регуляция* осуществляется нервной системой – головным и спинным мозгом – через нервы, которыми пронизаны все органы тела человека. В результате взаимодействия клеток через нервную систему обеспечивается быстрая реакция строго определенных клеток на раздражение.

Нервная регуляция носит *рефлекторный характер. Рефлексом* называется ответная реакция организма на раздражение, осуществляемая при участии нервной системы. Разные раздражения, постоянно воздействующие на организм, воспринимаются различными рецепторами. Имеются рецепторы, воспринимающие прикосновение, звуковые колебания, световые раздражения, изменения температуры и др. *Возбуждение*, возникающее в рецепторах при их раздражении, передается по чувствительным (центростремительным) нервным волокнам в центральную нервную систему, где поступает в соответствующий нервный центр, регулирующий деятельность строго определенного органа. *Нервный центр* – это совокупность вставочных (ассоциативных) нейронов, обеспечивающих переключение возбуждения с чувствительных нейронов на двигательные. Из центральной нервной системы по двигательным (центробежным) волокнам оно передается к различным органам, которые отвечают на это определенной деятельностью (сокращение мышц, секреция желез и т. д.). Путь, по которому проходит возбуждение при рефлексе, носит название *рефлекторной дуги* (рис. 82). Ее составляют: рецепторы, чувствительные (центростремительные) волокна, нервный центр, двигательные (центробежные) волокна и исполнительный орган. Обязательным условием осуществления рефлекса является целостность всех отделов рефлекторной дуги.

Наряду с возбуждением большое значение для рефлекторной реакции организма имеет торможение. *Торможение* – это нервный процесс, выражающийся в задержке возбуждения в ответ на раздражение или в ослаблении уже возникшего в коре головного мозга возбуждения. Возбуждение и торможение – взаимосвязанные процессы, обеспечивающие нормальную деятельность всех органов и организма в целом. Например, во время ходьбы или бега чередуются возбуждение и торможение в нервных центрах, обеспечивающих регуляцию мышц-сгибателей и мышц-разгибателей.

Гуморальная регуляция осуществляется через жидкости (кровь, лимфа и тканевая жидкость), составляющие

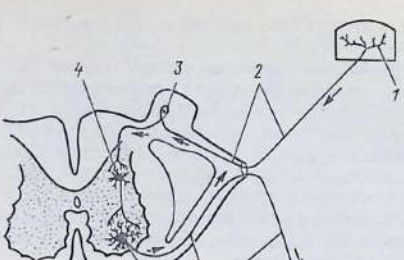


Рис. 82. Схема рефлекторной дуги:

1 – нервное окончание чувствительного нервного волокна в коже, *2* – чувствительное нервное волокно, *3* – чувствительный нейрон в спинно-мозговом узле, *4* – вставочный нейрон, *5* – двигательный нейрон, *6* – двигательное нервное волокно, *7* – нервное окончание в мышце

внутреннюю среду организма, различными химическими веществами, которые либо вырабатываются в самом организме, либо поступают в него из внешней среды. Таковы, например, биологически активные вещества – гормоны, выделяемые железами внутренней секреции, и витамины, поступающие в организм с пищей. Разносимые кровью по всему организму химические вещества воздействуют на различные функции, а также на обменные процессы в клетках и тканях.

Нервный и гуморальный механизмы регуляции функций взаимосвязаны. Нервная система оказывает регулирующее воздействие на все процессы организма, в том числе на гуморальные. В свою очередь многие гормоны и другие вещества влияют на нервную систему. В результате этого создается единый механизм нервно-гуморальной регуляции функций организма при ведущей роли нервной системы. Эта регуляция происходит автоматически (по принципу саморегуляции), что обеспечивает поддержание относительного постоянства внутренней среды организма. Саморегуляция осуществляется благодаря обратным связям между регулируемым процессом и регулирующей системой. Как саморегулирующаяся система организм человека успешно приспосабливается к меняющимся условиям внешней среды.

собой большие поверхности, к которым прикрепляются мышцы.

Соединение костей между собой может быть неподвижным, полуподвижным и подвижным. Примером неподвижного соединения костей служит сочленение костей черепа, полуподвижного – соединение позвонков в позвоночнике, подвижного – соединение костей скелета конечностей. Подвижные соединения костей обеспечивают суставы. В организме человека свыше 230 суставов. В сустав (рис. 84) входят концы сочленяющихся костей, покрытые суставными хрящами, и окружающая их суставная сумка, содержащая суставную жидкость. Кости, образующие сустав, соединены связками, которые удерживают кости в соприкосновении и ограничивают объем движений между ними. Суставная жидкость уменьшает трение суставных поверхностей и служит питательной средой для суставного хряща. Суставы обеспечивают кости большую подвижность, позволяя совершать движения в разных направлениях.

Хрящи, входящие в состав скелета, образованы хрящевой тканью. Они покрывают суставные поверхности костей, образуют прослойки между позвонками, передние концы ребер, полукольца трахеи и др.

Отделы скелета. В скелете человека (рис. 85) различают следующие отделы: скелет туловища, скелет верхних и нижних конечностей и скелет головы (череп). Скелет туловища состоит из позвоночного столба, или позвоночника, и скелета грудной клетки. *Позвоночный столб* – опора туловища. Он состоит из 33–34 позвонков, в том числе из 7 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 4–5 копчиковых. Крестцовые и копчиковые позвонки, срастаясь, образуют крестцовую и копчиковую кости. Отдельный позвонок состоит из тела, дуги, замыкающей позвоночное отверстие, и нескольких отростков. Позвоночные отверстия расположенных друг над другом позвонков составляют позвоночный канал, внутри которого находится спинной мозг. Тела позвонков соединены между собой хрящевыми межпозвоночными дисками.

Из соединения грудной кости, ребер и грудных позвонков образуется *скелет грудной клетки*. Все 12 пар ее ребер – это плоские дугообразно изогнутые кости, которые сочленены с телами грудных позвонков и их поперечными отростками. Из них 7 пар верхних ребер непосредственно соединены грудиной – плоской костью,

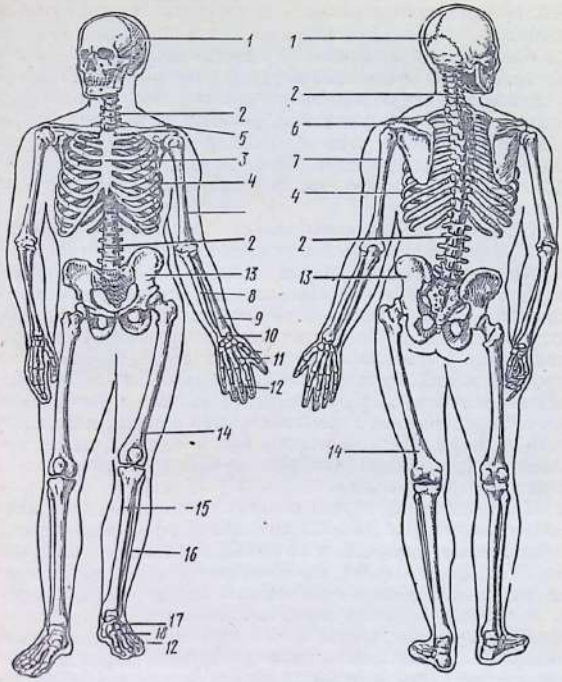


Рис. 85. Скелет человека (спереди и сзади):
1 – череп, *2* – позвоночник, *3* – грудина, *4* – грудная клетка, *5* – ключица, *6* – лопатка, *7* – плечевая кость, *8* – локтевая кость, *9* – лучевая кость, *10* – кости запястья, *11* – кости пясти, *12* – фаланги пальцев, *13* – тазовая кость, *14* – бедренная кость, *15* – большая берцовая кость, *16* – малая берцовая кость, *17* – кости предплюсны, *18* – кости плюсны

лежащей по средней линии груди. Ребра могут приподниматься и опускаться, что обеспечивает изменение объема грудной клетки.

Скелет верхних конечностей состоит из плечевого пояса и скелета свободных верхних конечностей (рук). В состав плечевого пояса входят две парные кости – лопатка и ключица. Лопатка – плоская кость треугольной фор-

мы, прилегающая к задней поверхности грудной клетки и сочленяющаяся с плечевой костью и ключицей. Ключица одним концом соединена с грудиной, другим – с лопаткой. Скелет свободной верхней конечности состоит из плеча, образованного плечевой костью, двух костей предплечья – локтевой и лучевой, и кисти, в которой различают 8 коротких костей запястья, 5 длинных костей пясти и кости, входящие в состав пяти пальцев (фаланги). Большой палец имеет две фаланги, все остальные – по три фаланги.

Скелет нижних конечностей состоит из тазового пояса и скелета свободных нижних конечностей (ног). Тазовый пояс образован парой массивных тазовых костей, которые, соединяясь с крестцом и копчиком, образуют таз. По бокам тазовых костей имеются круглые впадины, куда входят головки бедренных костей. Скелет свободной нижней конечности состоит из бедра (крупной бедренной кости), костей голени (большой и малой берцовых) и стопы, которая подразделяется на 7 коротких костей предплюсны, 5 длинных костей плюсны и фаланги пяти пальцев. Пальцы стопы, как и пальцы кисти, состоят из трех фаланг каждый, за исключением первого, имеющего две фаланги.

Скелет головы (череп) состоит из мозгового и лицевого отделов (рис. 86). Кости мозгового отдела черепа ограничивают полость, в которой расположен головной мозг. *Мозговой отдел черепа* образован рядом костей, прочно и неподвижно соединенных между собой. Спереди находится большая непарная лобная кость, сверху – парная теменная кость, по бокам – парная височная кость с отверстием для наружного слухового прохода. В задне-нижней части мозгового отдела черепа расположена затылочная кость с затылочным отверстием, через которое полость черепа соединяется с позвоночным каналом. В костях, образующих дно черепа, имеются мелкие отверстия для прохождения нервов и кровеносных сосудов.

Лицевой отдел черепа образует костный остов лица. В состав лицевого отдела входят 15 костей, в том числе парная верхняя челюсть, парная скуловая и носовая кости, непарная нижняя челюсть и др. Все они, за исключением нижней челюсти, неподвижно сочленены между собой. Нижняя челюсть подвижно соединена с височными костями. На обеих челюстях есть ячейки, в которых располагаются корни зубов.

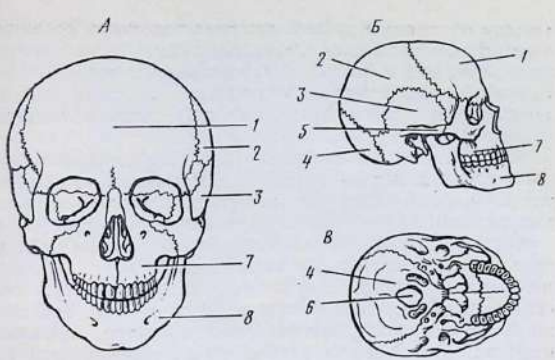


Рис. 86. Череп человека. *А* – спереди; *Б* – сбоку; *В* – снизу:
1 – лобная кость, *2* – теменные кости, *3* – височная кость, *4* – затылочная кость, *5* – скуловая кость, *6* – затылочное отверстие, *7* – верхняя челюсть, *8* – нижняя челюсть

Мышцы. Мышцы – активная часть опорно-двигательной системы, обеспечивающая все многообразие движений, совершаемых в организме человека. Благодаря мышцам тело сохраняет равновесие и перемещается в пространстве, осуществляются дыхательные движения грудной клетки и диафрагмы, глотание, голосообразование, движения глаз, работа внутренних органов, в том числе сердца.

Мышцы тела человека образованы поперечнополосатой и гладкой мышечной тканью. Из гладкой мышечной ткани состоят мышцы стенок многих внутренних органов (желудка, кишечника, мочевого пузыря и др.), кровеносных и лимфатических сосудов, протоков желез. Их сокращения не зависят от воли человека, т. е. происходят непроизвольно. Сердечная мышца хотя и сокращается непроизвольно, но состоит из поперечнополосатой мышечной ткани особого строения. Большинство мышц человеческого тела (скелетные мышцы, мышцы языка, гортани и др.) образованы поперечнополосатой мышечной тканью и сокращаются по воле человека, т. е. произвольно.

Скелетная мышца состоит из пучков мышечных волокон и находящихся между ними прослоек соединительной ткани, из которой формируется и окружающая

мышцу оболочка. Кроме мышечных волокон и соединительной ткани в состав скелетной мышцы входят кровеносные сосуды и нервы. Внутримышечная соединительная ткань переходит в сухожилие – плотный волокнистый тяж, обеспечивающий прикрепление мышцы к кости.

К каждой мышце подходят один или несколько нервов, проникающих в ее толщу и распадающихся на множество мелких отростков, которые достигают мышечных волокон. Посредством нервов осуществляется связь мышц с центральной нервной системой, которая регулирует любые двигательные акты (бег, ходьба и т. д.) и длительное напряжение мышц – тонус, поддерживающий определенное положение тела в пространстве. Деятельность мышц носит рефлекторный характер. Нервный импульс (возбуждение), идущий из нервного центра по нерву в мышцу, передается на ее волокна, заставляя их сокращаться. Сокращаясь, мышца с помощью сухожилия тянет за собой кость, которая выполняет роль рычага. Так совершаются различные движения.

Движения в суставах (например, сгибание и разгибание конечностей) совершаются в результате сокращения двух противоположно действующих мышц (мышц-антагонистов) – сгибателей и разгибателей. Сокращение мышц одной группы по времени совпадает с расслаблением мышц другой группы, что обусловлено последовательным переходом иннервирующих их нервных центров из состояния возбуждения в состояние торможения.

Группы мышц. В организме человека различают следующие основные группы мышц: мышцы туловища, головы, верхних и нижних конечностей (рис. 87). *Мышцы груди* обеспечивают движение верхних конечностей и грудной клетки (при дыхании). Такова большая грудная мышца, опускающая поднятую руку и поднимающая ребра с грудиной, что содействует вдоху. Наружные межреберные мышцы, поднимающие ребра, тем самым участвуют во вдохе, а внутренние межреберные мышцы, опускающие ребра, – в выдохе. Диафрагма – куполообразная мышца, отделяющая грудную полость от брюшной, также играет роль в акте дыхания. При сокращении она опускается, в результате чего объем грудной клетки увеличивается и происходит вдох. При расслаблении диафрагма поднимается, объем грудной клетки становится меньше и наступает выдох. *Мышцы живота* (наружная и внутренняя косые, поперечная и прямая) формируют

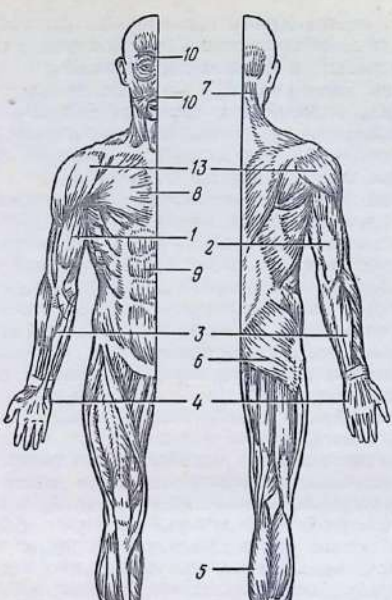


Рис. 87. Мышцы тела человека:
1 – двуглавая мышца, *2* – трехглавая мышца, *3* – мышцы предплечья, *4* – мышцы кисти, *5* – икроножная мышца, *6* – ягодичная мышца, *7* – мышцы затылка, *8* – большая грудная мышца, *9* – мышцы брюшного пресса, *10* – мимические мышцы, *13* – дельтовидная мышца

брюшной пресс, обеспечивающий сохранение нормального положения органов брюшной полости, производят сгибание туловища и участвуют в его поворотах. *Мышцы спины* совместно с мышцами нижних конечностей способствуют сохранению телом вертикального положения.

Лимфа – полупрозрачная жидкость желтовато-соломенного цвета, образующаяся из тканевой жидкости. Тканевая жидкость поступает в капилляры лимфатических сосудов, берущие начало в межклетниках, и, попадая по ним в лимфатические сосуды, становится лимфой. По составу лимфа напоминает плазму крови, но белков в ней меньше. Лимфатические сосуды, сливаясь друг с другом, образуют два больших лимфатических протока, которые впадают в крупные вены шеи. По ходу лимфатических сосудов располагаются лимфатические узлы, в которых задерживаются попавшие в лимфу микроорганизмы. Если в организме есть воспалительный процесс, лимфатические узлы в местах воспаления обычно увеличиваются в объеме.

Кровь – ярко-красная жидкость, беспрерывно циркулирующая в замкнутой системе кровеносных сосудов человека. В организме человека содержится около 5 л крови. Кровь выполняет следующие функции: 1) питательную – доставляет тканям и органам человека питательные вещества, воду, минеральные соли и витамины; 2) выделительную – удаляет через органы выделения продукты распада; 3) дыхательную – обеспечивает газообмен в легких и тканях; 4) регуляторную – осуществляет гуморальную регуляцию деятельности различных органов, разнося по организму гормоны и другие вещества, усиливающие или тормозящие работу органов; 5) защитную, так как в ней имеются клетки, способные к фагоцитозу, и особые белки крови – антитела, препятствующие размножению микроорганизмов или нейтрализующие их ядовитые выделения. Кроме того, кровь принимает участие в поддержании постоянной температуры тела.

Кровь состоит из плазмы (55% объема крови) – жидкого межклеточного вещества и взвешенных в ней форменных элементов (45% объема крови) – эритроцитов, лейкоцитов и кровяных пластинок (тромбоцитов).

Состав плазмы крови. Плазма крови человека – вязкая белковая жидкость желтого цвета. В ее состав входят вода (90–92%) и органические и неорганические вещества (8–10%). Из органических веществ в плазме больше всего белков (в среднем 7–8%) – альбуминов, глобулинов и фибриногена. Кроме того, в ней содержатся глюкоза, жир и жироподобные вещества, аминокислоты, мочевина, мочевая и молочная кислоты, ферменты, гормоны и другие вещества. На долю неорганических веществ

приходится 0,9–1,0% плазмы крови. Это в основном соли натрия, калия, кальция, магния и др. Концентрация различных солей в плазме крови относительно постоянна, так как в случае появления в крови избыточного количества какого-либо вещества нервно-гуморальные механизмы путем регуляции деятельности соответствующих систем органов увеличат его выделение из организма. Водный раствор солей, который по концентрации соответствует содержанию солей в плазме крови, называется физиологическим раствором. Он используется в медицине для восполнения недостающей в организме жидкости.

Растворенные в плазме крови белки, минеральные соли и другие вещества создают определенное осмотическое давление, играющее важную роль в обмене воды между тканями и кровью. Белки придают плазме вязкость, играют важную роль в свертывании крови. Так, белок фибриноген при определенных условиях и при воздействии некоторых факторов способен химически изменяться и превращаться из растворимой формы в нерастворимую – волокнистый белок фибрин. Это обеспечивает быструю свертываемость крови, вытекающей в случае ранения сосуда. Образующийся при этом сгусток, состоящий из волокон фибрина и клеток крови, закупоривает кровеносный сосуд, что препятствует кровопотере. Кровяная сыворотка – это плазма крови, не содержащая фибриногена.

Свертывание крови представляет собой сложный процесс; необходимые условия его осуществления – присутствие в плазме солей кальция и разрушение оболочек кровяных пластинок. Свертывание крови – важное защитное приспособление организма, предохраняющее его от потери крови. У людей, страдающих гемофилией, кровь не способна свертываться.

Кровяные клетки и их функции. *Красные кровяные клетки*, или *эритроциты*, – это безъядерные клетки двояковогнутой формы, диаметр которых составляет 7,5 мкм. В 1 мм^3 крови их насчитывается примерно 5 млн. Суммарная поверхность эритроцитов одного человека составляет 3800 м^2. Основная их функция – перенос кислорода от легких к тканям и диоксида углерода от тканей к органам дыхания. Окраска эритроцитов определяется содержащимся в них белком – гемоглобином. В среде, богатой кислородом, гемоглобин присоединяет его и превращается в оксигемоглобин. И наоборот, в среде, где

мало кислорода, оксигемоглобин легко отдает его и опять становится гемоглобином. Кровь, эритроциты которой содержат много кислорода, ярко-алая (артериальная), а кровь, отдавшая значительную часть его – темно-красная (венозная). Эритроциты образуются в красном костном мозге. Жизнеспособны они в течение 3–4 месяцев. Старые эритроциты разрушаются в селезенке.

С уменьшением общего количества крови, а также с уменьшением количества эритроцитов и понижением содержания в них гемоглобина связана группа заболеваний человека, называемых *малокровием*. Причинами малокровия могут быть кровопотери, недостаточное питание, некоторые инфекционные болезни и расстройство кроветворной деятельности красного костного мозга.

Белые кровяные клетки, или *лейкоциты*, – бесцветные клетки, имеющие ядро и способные к активному амебоидному движению. В 1 мм^3 крови человека содержится 6–8 тыс. лейкоцитов разных типов (лимфоциты, моноциты, базофилы, эозинофилы и нейтрофилы). Они образуются в красном костном мозге, лимфатических узлах и селезенке. Продолжительность их жизни – несколько дней. Со способностью лейкоцитов поглощать бактерии и отмершие клетки а также вырабатывать антитела тесно связано их участие в защитных и восстановительных процессах в организме. Проходя сквозь стенки кровеносных сосудов, лейкоциты могут выходить из кровеносного русла, перемещаться в промежутках между клетками тканей организма и скапливаться в пораженных участках тела. Здесь они при помощи ложноножек захватывают, а затем втягивают внутрь цитоплазмы и уничтожают различные микроорганизмы или отмершие клетки организма. Переваривая или разрушая их, лейкоциты гибнут. Работавший над выяснением роли лейкоцитов для жизни человека знаменитый русский биолог И. И. Мечников назвал такие лейкоциты фагоцитами («клетками-пожирателями»), а само явление поглощения и переваривания лейкоцитами микробов и иных чужеродных тел – *фагоцитозом*. Фагоцитоз – одна из защитных реакций организма.

Кровяные пластинки, или *тромбоциты*, – мелкие (2–5 мкм в диаметре) безъядерные тельца. В 1 мм^3 крови насчитывается 250–400 тыс. тромбоцитов, участвующих в процессах свертывания крови.

Иммунитет. Явление фагоцитоза, открытое И. И. Мечниковым, положило начало изучению защитных свойств

крови и явилось основополагающим моментом при разработке учения об иммунитете. Под иммунитетом принято понимать врожденную или приобретенную невосприимчивость организма к инфекционным агентам и чужеродным веществам. Защита организма от инфекции обеспечивается не только клетками-фагоцитами, но и особыми белковыми веществами – антителами, вырабатываемыми в ответ на появление в организме чужеродных белков. В плазме крови антитела способны склеивать или разрушать микроорганизмы. Антитела обладают строгой специфичностью: они действуют только на тот микроб или выработанный им яд, который послужил причиной их образования.

Естественный, или *врожденный, иммунитет* наследуется организмом от родителей. Он обусловлен наследственно закрепленными особенностями организма. Так, благодаря естественному иммунитету человек невосприимчив к чуме собак. *Искусственный*, или *приобретенный, иммунитет* вырабатывается у человека после перенесенного инфекционного заболевания. Он держится долго (иногда всю жизнь), предохраняя организм от повторного заболевания. Например, у людей, переболевших в детстве корью, эта болезнь больше не повторяется, что обусловлено присутствием в крови соответствующих антител.

Учение об иммунитете легло в основу широко применяемого в медицинской практике предупреждения наиболее распространенных заболеваний путем прививок, т. е. введения, как правило в детском возрасте, ослабленных или убитых возбудителей этих болезней или выделяемых ими ядовитых веществ – токсинов. Болезнь в этом случае протекает в легкой форме. В ответ на прививку организм вырабатывает антитела, и у него возникает *искусственный активный иммунитет*. Различают также *искусственный пассивный иммунитет*, который создается путем введения человеку сыворотки крови специально зараженных для этой цели животных (обычно лошадей). Такая сыворотка содержит готовые антитела против возбудителей этой болезни. Пассивно приобретенный иммунитет сохраняется очень недолго – обычно около месяца, но действует очень быстро, обеспечивая успешную борьбу с тяжелыми инфекционными заболеваниями (например, с дифтерией).

Впервые прививки были использованы английским врачом Дженнером. Еще в XVIII в. он разработал метод

предупреждения заболевания людей оспой путем введения в их организм жидкого содержимого пузырьков, образовавшихся на коже коров, больных оспой. Научное объяснение явления иммунитета впервые было дано французским ученым Луи Пастером (1822–1895).

Вакцинация детей против кори, коклюша, дифтерии, полиомиелита, столбняка, оспы, туберкулеза обеспечивает значительное сокращение числа заболеваний.

Переливание крови. Значительные потери крови опасны для жизни, так как вызывают нарушение постоянства внутренней среды организма, падение давления и уменьшение количества гемоглобина. Для спасения жизни человека, потерявшего много крови, в его организм вводят кровь, взятую у здорового человека. Переливание крови известно еще с давних времен. Однако ранее попытки переливания крови часто заканчивались смертью. Лишь в 1900 г. было установлено, что кровь одного человека не всегда совместима с кровью другого. Кровь всех людей была разделена на четыре группы. Перед переливанием крови определяют группу крови больного. В зависимости от результата для переливания берут кровь не любой группы, а только той, введение которой не опасно для здоровья человека. Переливание крови широко используется как важное лечебное мероприятие. В связи с этим большое распространение получило донорство.

Кровообращение. Кровообращение – это движение крови по сосудам, обеспечивающее обмен веществ между всеми тканями организма и внешней средой. Система органов кровообращения включает сердце и кровеносные сосуды. Циркуляция крови в организме человека по замкнутой сердечно-сосудистой системе обеспечивается ритмическими сокращениями сердца – ее центрального органа.

Сердце человека представляет собой полый мышечный орган, расположенный в грудной полости, при этом несколько смещенный в ее левую половину. Оно заключено в околосердечную сумку. Выделяемая сумкой жидкость увлажняет сердце и уменьшает трение при его работе. Сердце человека разделено вертикальной перегородкой на левую и правую половины, каждая из которых в свою очередь делится поперечной перегородкой с отверстием, снабженным клапаном, на *предсердие* и *желудочек* (рис. 88).

Расположенные в отверстиях между предсердиями и желудочками клапаны образованы створками, откры-

вающимися только в полость желудочков. В левой половине сердца клапан двустворчатый, в правой — трехстворчатый. От поверхности створок этих клапанов к внутренней стенке желудочков тянутся прочные сухожильные нити. При сокращении предсердий створки провисают внутрь желудочков, обеспечивая переход крови из предсердий в желудочки. При сокращении желудочков кровь давит на створки клапанов, они поднимаются и захлопываются. Натяжение сухожильных нитей предотвращает выворачивание створок в полость предсердий. Кровь выталкивается из желудочков в сосуды — аорту и легочную артерию. В местах выхода этих сосудов из желудочков находятся полулунные клапаны, имеющие вид кармашков, которые, прижимаясь к стенкам сосудов, пропускают кровь в сосуды. При расслаблении желудочков те же клапаны закрывают просветы сосудов, препятствуя обратному току крови. В итоге клапаны сердца обеспечивают односторонний ток крови: из предсердий в желудочки и из желудочков в артерии (аорту и легочную артерию).

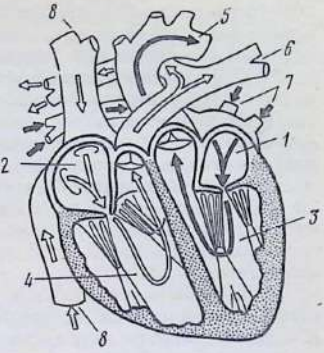


Рис. 88. Строение сердца человека: *1* — левое предсердие, *2* — правое предсердие, *3* — левый желудочек, *4* — правый желудочек, *5* — аорта, *6* — легочная артерия, *7* — легочные вены, *8* — полые вены

Венозная кровь, поступившая из органов и тканей в правое предсердие, перетекает в правый желудочек во время его расслабления, который, сокращаясь, выталкивает ее в легочную артерию. Артериальная кровь из легких вливается сначала в левое предсердие, затем перетекает в левый желудочек, сокращение которого направляет ее в аорту.

Работа сердца слагается из ритмично сменяемых друг друга сердечных циклов. В каждом цикле выделяют три фазы: сокращение предсердий (0,1 с), сокращение желудочков (0,3 с) и общее расслабление сердца (0,4 с). В состоянии относительного покоя сердце сокращается

70–75 раз в минуту, при физической нагрузке сердце нетренированного человека число сердечных сокращений в 1 мин удваивает или утраивает.

Толща стенок сердца образована в основном поперечнополосатой мышечной тканью, состоящей не из пучков, как в скелетных мышцах, а из сети соединенных между собой волокон. Снаружи мышечный слой покрыт соединительнотканной оболочкой, а изнутри выстлан эндотелием. Сердечная мышца отличается от скелетных мышц способностью ритмично сокращаться, отвечая на импульсы, возникающие в самом сердце, независимо от внешних раздражений. Это явление получило название *автоматии*.

Деятельность сердца, как и других внутренних органов, регулируется вегетативной нервной системой. К сердцу подходят две пары вегетативных нервов. Импульсы, поступающие по одной из них – парасимпатическим (блуждающим) нервам, ослабляют сердечную деятельность, а по другой паре – симпатическим нервам, наоборот, вызывают учащение и усиление сокращений сердца. Действие обеих пар нервов на сердце согласовано. На работу сердца влияют и некоторые вещества, вырабатываемые другими органами (в основном железами внутренней секреции) и приносимые кровью (гуморальная регуляция). Так, увеличение в крови концентрации адреналина, образующегося в надпочечниках, оказывает на сердце действие, аналогичное влиянию симпатической части вегетативной нервной системы.

Кровеносные сосуды подразделяют на артерии, капилляры и вены (рис. 89). *Артерии* – сосуды, по которым кровь течет от сердца, вытекая из него под большим давлением. Стенки их образованы тремя оболочками: наружной соединительнотканной, средней мы-

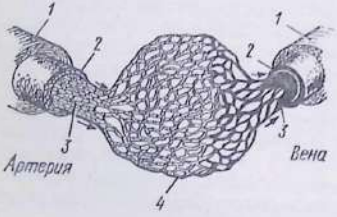


Рис. 89. Схема строения артерий, вен, и капилляров:
1 – наружная оболочка, *2* – средняя оболочка, *3* – внутренняя оболочка, *4* – граница перехода артериальных капилляров в венозные

шечной и внутренней эндотелиальной, состоящей из слоя плоских эпителиальных клеток. Толстая мышечная оболочка обусловливает большую плотность и упругость стенок артерий. По мере удаления от сердца артерии сильно ветвятся на более мелкие сосуды — *артериолы*, которые в свою очередь распадаются на тончайшие сосуды — *капилляры*. Стенки капилляров очень тонкие. Они лишены соединительнотканной и мышечной оболочек и образованы лишь слоем эндотелиальных клеток. Кровь в них движется очень медленно. Через тончайшие стенки капилляров происходит газообмен между кровью и тканями, в результате которого кровь отдает тканям бóльшую часть растворенного в ней кислорода и насыщается диоксидом углерода, превращаясь из артериальной в венозную. Одновременно с этим через стенки капилляров из крови в ткани переходят питательные вещества, которые в свою очередь отдают продукты обмена веществ в кровь. Из капилляров кровь собирается в *вены* — сосуды, по которым она возвращается в сердце. Имеющиеся в венах клапаны препятствуют движению крови в обратном направлении. Давление крови в венах невелико. Их стенки, как и стенки артерий, состоят из трех оболочек, но у вен они тоньше и мягче, что обусловлено слабым развитием в них мышечной оболочки.

В теле человека кровь движется по двум кругам кровообращения — большому и малому. *Большой круг кровообращения* начинается в левом желудочке, из которого артериальная кровь выбрасывается в самую крупную артерию — аорту. Аорта делает дугу и затем тянется вдоль позвоночника, разветвляясь на артерии, несущие кровь к органам. В органах артерии разделяются на еще более мелкие сосуды, которые образуют сети капилляров, пронизывающих ткани и доставляющих им кислород и питательные вещества. Венозная кровь по венам собирается в два крупных сосуда — полые вены, которые вливают ее в правое предсердие.

Малый круг кровообращения начинается в правом желудочке, откуда выходит легочная артерия, несущая венозную кровь к легким. В легких артерия ветвится, образуя капилляры, которые оплетают легочные пузырьки — альвеолы. Здесь происходит газообмен, и кровь, обогащенная кислородом (артериальная), по легочным венам возвращается в левое предсердие. Таким образом, по артериям малого круга кровообращения течет венозная кровь, а по венам — артериальная.

Движение крови по сосудам. Кровь движется по сосудам благодаря ритмичной работе сердца и разности кровяного давления в разных отделах кровеносной системы. Самое высокое давление крови в артериях, ближе всего расположенных к сердцу. Так, в аорте оно в среднем равно 100 мм рт. ст. По мере удаления от сердца давление крови в артериях вследствие ее вязкости и трения о стенки сосудов постепенно снижается, составляя в крупных артериях конечностей в среднем около 95 мм рт. ст. В мелких артериях и особенно в капиллярах кровяное давление резко падает, достигая 20—25 мм рт. ст. В полых венах давление крови наименьшее. Здесь оно может быть лишь на 10—15 мм рт. ст. выше атмосферного. Разность давлений в начале круга кровообращения и в конце обеспечивает перемещение крови от места большего давления к месту меньшего давления.

Кровяное давление обычно измеряют в плечевой артерии. У молодых здоровых людей артериальное давление постоянно и в начале сокращения желудочков (максимальное давление) равно 120 мм рт. ст., а во время их расслабления (минимальное давление) — 80 мм рт. ст. При заболевании гипертонией наблюдается стойкое повышение давления крови, а при гипотонии — понижение его.

Во время сокращения желудочков кровь порциями выбрасывается в аорту и легочную артерию, но по сосудам она движется уже непрерывной струей. Порция крови, с силой выбрасываемая из желудочков, растягивает стенки артерий, которые при расслаблении желудочков вновь возвращаются в прежнее положение, проталкивая при этом кровь вперед. Периодическое толчкообразное расширение стенок артерий, синхронное с сокращениями сердца, называется *пульсом*. Пульс легко определяется на ощупь. По характеру пульса можно судить о состоянии сердечной деятельности человека. У взрослого человека в состоянии покоя частота пульса равна 60—80 ударам в 1 мин.

Скорость кровотока в разных отделах кровеносной системы неодинакова и зависит в первую очередь от общей величины просвета сосудов. Чем меньше общий просвет сосудов, тем больше скорость движения крови, и наоборот. Таким образом, в аорте, просвет которой меньше, чем суммарный просвет капилляров, кровь движется с наибольшей скоростью — 0,5 м/с. В артериях скорость крови падает до 0,25 м/с, а в капиллярах — до

0,5 мм/с. В венах скорость кровотока вновь увеличивается до 0,2 м/с, так как их суммарный просвет меньше, чем суммарный просвет капилляров.

Движение крови по венам обеспечивается не только работой сердца. Ему способствует также присасывающее действие грудной клетки и сокращение прилегающих к венам скелетных мышц, которые сдавливают их стенки и проталкивают кровь по направлению к сердцу. Имеющиеся в венах карманообразные клапаны открываются только по течению крови, тем самым исключая возможность обратного кровотока.

Гигиена сердечно-сосудистой системы. Регулярные занятия физическим трудом, физкультурой и спортом, соответствующие возрасту и индивидуальным возможностям организма, тренируют и укрепляют сердце. Чем сильнее развита сердечная мышца, тем больше крови она сможет выбросить в кровеносную систему за единицу времени, что обеспечит лучшее снабжение всех тканей организма питательными веществами и кислородом и удаление из них продуктов распада. Во время физической нагрузки улучшается кровоснабжение самой сердечной мышцы, а следовательно, обеспечение ее питательными веществами и кислородом. Однако необходимо помнить, что перегрузка сердца непосильной работой ведет к его переутомлению и может вызвать сердечное заболевание. Курение и употребление алкоголя способствуют возникновению заболеваний сердца и кровеносных сосудов.

§ 4. ДЫХАНИЕ

Дыхание – совокупность физиологических процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода и выделение в наружную среду диоксида углерода (внешнее дыхание), а также использование кислорода клетками и тканями для окисления органических веществ с освобождением энергии, расходуемой ими в процессе жизнедеятельности (клеточное, или тканевое, дыхание).

Строение органов дыхания. Газообмен (обмен газов между кровью и атмосферным воздухом) происходит в органах дыхания человека – легких (рис. 90). В легкие воздух поступает по воздухоносным путям. Они начинаются двумя ноздрями, ведущими в носовую полость, разделенную перегородкой на две половины. Благодаря тонким, спирально согнутым выростам – носовым раковинам, вдающимся в носовую полость, образуется си-

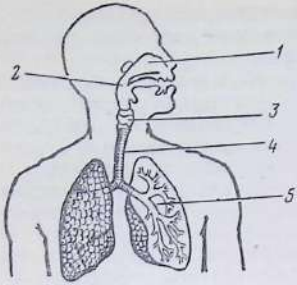


Рис. 90. Органы дыхания человека:
1 – носовая полость, *2* – носоглотка, *3* – гортань, *4* – трахея, *5* – легкое

стема извилистых ходов, увеличивающая ее внутреннюю поверхность. Проходящий по этим ходам вдыхаемый воздух согревается, увлажняется, освобождается от пыли и частично обезвреживается слизью и лейкоцитами. Направленным движением ресничек мерцательного эпителия, выстилающего слизистую оболочку дыхательных путей, слизь вместе с прилипшими к ней пылинками и микроорганизмами перемещается в сторону выхода из носовой полости. Согретый и очищенный воздух переходит в другую полость – носоглотку, а оттуда – в ротовую часть глотки и в гортань.

Гортань – полый орган, в стенках которого имеется несколько хрящей, из которых наиболее крупный – щитовидный хрящ – легко прощупывается спереди шеи. Хрящи подвижно соединены между собой. Сверху вход в гортань закрывается одним из хрящей – надгортанником, что препятствует попаданию пищи в дыхательные пути. Между хрящами гортани натянуты две голосовые связки, которые образуют голосовую щель. Степень натяжения голосовых связок изменяется от сокращения или расслабления прикрепленных к ним мышц, что влечет за собой суживание или расширение щели. Звук голоса возникает в результате вибрации голосовых связок при прохождении выдыхаемого воздуха через голосовую щель. В членораздельной речи человека большую роль играет также положение языка, губ, нижней челюсти и других частей ротовой и носовой полостей.

Гортань продолжается в *трахею*, или дыхательное горло, – трубку длиной 10–12 см, в стенках которой находятся упругие хрящевые полукольца, соединенные связками. Благодаря им просвет трахеи всегда открыт. В грудной полости трахея делится на *два бронха*, которые входят в левое и правое легкие. Строение бронхов сходно со строением трахеи, но диаметр их меньше.

Легкие располагаются в грудной полости. Это парные органы губчатого строения, объем которых зависит от наполнения их воздухом. Снаружи легкие покрыты тонкой оболочкой – легочной плеврой, которая переходит в пристеночную плевру, выстилающую внутреннюю поверхность грудной полости. В образующемся между ними пространстве – плевральной полости – находится жидкость, уменьшающая трение легких о стенки грудной полости при дыхании. В легких бронхи ветвятся, из стенок постепенно исчезают хрящи. В результате многократного ветвления бронхов образуются тончайшие трубочки – *бронхиолы*, на концах которых находятся мельчайшие легочные пузырьки – *альвеолы*, заполненные воздухом. Соединительнотканные стенки альвеол растяжимы. Они выстланы однослойным плоским эпителием и оплетены густой сетью капилляров. Через стенки альвеол и капилляров осуществляется газообмен. Суммарная поверхность всех альвеол взрослого человека составляет около 100 м^2.

Вентиляция легких. Обеспечивается ритмично сменяемыми вдохами и выдохами, которые происходят в результате изменения объема грудной полости. При вдохе межреберные мышцы сокращаются, приподнимая ребра, а одновременно сократившаяся диафрагма уплощается. Все это приводит к увеличению объема грудной полости. При глубоком вдохе сокращаются не только межреберные мышцы и диафрагма, но и мышцы груди и плечевого пояса, обеспечивая более высокий подъем ребер. Увеличение объема грудной полости вызывает в плевральной полости отрицательное давление, в результате чего ткань легких растягивается и легкие через воздухоносные пути засасывают воздух, заполняющий альвеолы. При выдохе межреберные мышцы и диафрагма расслабляются, ребра опускаются, а купол диафрагмы поднимается. В результате этого объем грудной полости уменьшается, легкие сжимаются и давление воздуха в них становится выше атмосферного, поэтому воздух выходит наружу.

Находясь в спокойном состоянии, человек вдыхает и выдыхает около 500 см^3 воздуха (*дыхательный объем*). При глубоком дыхании человек после спокойного вдоха может вдохнуть еще 1500 см^3 воздуха (*дополнительный объем*), а после спокойного выдоха выдохнуть еще 1500 см^3 воздуха (*резервный объем*). Дыхательный, дополнительный и резервный объемы воздуха в сумме со-

ставляют *жизненную емкость легких*. Это наибольшее количество воздуха, которое человек может выдохнуть после самого глубокого вдоха. Для взрослого здорового человека оно составляет примерно 3500 $см^3$.

Газообмен в легких и тканях. *Газообмен в легких* происходит вследствие диффузии газов через тонкие стенки альвеол и капилляров. Кислород из воздуха, заполнившего легкие, диффундирует в кровь, а диоксид углерода – из крови в воздух. Концентрация кислорода в воздухе больше, чем в венозной крови, движущейся по капиллярам альвеол легких, поэтому он поступает в кровь, где химически взаимодействует с гемоглобином эритроцитов, образуя непрочное соединение – оксигемоглобин. Медленно проходя по капиллярам легких, кровь из венозной становится артериальной, которая по легочным венам малого круга кровообращения поступает в левое предсердие. Отдача кровью диоксида углерода, вынесенного ею из тела, в альвеолы легких обусловлена его более высокой концентрацией в венозной крови по сравнению с легочным воздухом.

Газообмен в тканях также осуществляется путем диффузии. Через тонкие стенки капилляров кровь отдает клеткам тканей кислород, освободившийся в результате разрыва его связи с гемоглобином, и забирает от них диоксид углерода. Газообмен в тканях, как и в легких, обусловлен разностью концентрации кислорода и диоксида углерода в тканях и капиллярах. При этом кровь превращается из артериальной в венозную, которая по венам большого круга кровообращения собирается в правое предсердие. Свободный кислород расходуется клетками тканей на окисление органических соединений.

Регуляция дыхания. Дыхание регулируется дыхательным центром, расположенным в продолговатом мозге. Возникающие в дыхательном центре ритмические возбуждения по нервам проводятся к дыхательным мышцам, вызывая их согласованные сокращения и расслабления. Дыхательный центр обеспечивает ритмическое чередование вдоха и выдоха, а также регулирует глубину и частоту дыхательных движений. В нормальных условиях здоровый человек совершает примерно 16 дыхательных движений в минуту, во время сна – 12. Гуморальная регуляция дыхания заключается в том, что увеличение в крови диоксида углерода повышает возбудимость нервного центра, чем обеспечивается углубление и учащение дыхания.

Гигиена дыхания. Через органы дыхания в организм человека вместе с воздухом могут проникать болезнетворные микроорганизмы и пыль, значительная часть которых сразу же оседает на слизистой оболочке верхних дыхательных путей и удаляется из них при помощи ресничного эпителия, а микробы обезвреживаются слизью. Некоторые микроорганизмы все же поступают в дыхательные пути и даже в легкие и могут быть причиной инфекционных заболеваний (грипп, туберкулез, ангина и др.). Для предупреждения их важно поддерживать чистоту в жилище, а уборку помещения проводить влажным способом или пылесосом, так как сухое подметание вызывает подъем в воздух пыли и микробов. Помещения необходимо проветривать, потому что накапливающийся в воздухе закрытых помещений CO_2 вредно воздействует на человека. Содержание его в воздухе жилых и общественных помещений не должно превышать гигиенической нормы – 0,1%.

Большой урон органам дыхания наносит курение, вредное не только для самого курильщика, но и для окружающих. Курение может вызвать отравление организма и способствует возникновению различных заболеваний (бронхит, воспаление легких, туберкулез, астма). Установлено, что курильщики чаще, чем некурящие люди, заболевают раком легких.

Для сохранения здоровья необходимо соблюдать гигиенические правила защиты органов дыхания от пыли и микробов, отказаться от курения, систематически заниматься физическими упражнениями на свежем воздухе, совершать прогулки за город, в лес и т. д.

§ 5. ПИЩЕВАРЕНИЕ

Организм человека нуждается в регулярном поступлении из внешней среды пищи, содержащей питательные вещества – белки, жиры и углеводы. *Питательные вещества* – это жизненно необходимые составные части пищи, используемые организмом как пластический материал для построения живого вещества клеток и служащие источником энергии, необходимой для его жизнедеятельности. Кроме того, с пищей организм человека получает воду, минеральные соли и витамины, которые входят в состав его клеток и тканей и участвуют в различных жизненных процессах. Вода, минеральные соли и витамины поступают в кровь неизмененными. Белки,

ставляют *жизненную емкость легких*. Это наибольшее количество воздуха, которое человек может выдохнуть после самого глубокого вдоха. Для взрослого здорового человека оно составляет примерно 3500 $см^3$.

Газообмен в легких и тканях. *Газообмен в легких* происходит вследствие диффузии газов через тонкие стенки альвеол и капилляров. Кислород из воздуха, заполнившего легкие, диффундирует в кровь, а диоксид углерода – из крови в воздух. Концентрация кислорода в воздухе больше, чем в венозной крови, движущейся по капиллярам альвеол легких, поэтому он поступает в кровь, где химически взаимодействует с гемоглобином эритроцитов, образуя непрочное соединение – оксигемоглобин. Медленно проходя по капиллярам легких, кровь из венозной становится артериальной, которая по легочным венам малого круга кровообращения поступает в левое предсердие. Отдача кровью диоксида углерода, вынесенного ею из тела, в альвеолы легких обусловлена его более высокой концентрацией в венозной крови по сравнению с легочным воздухом.

Газообмен в тканях также осуществляется путем диффузии. Через тонкие стенки капилляров кровь отдает клеткам тканей кислород, освободившийся в результате разрыва его связи с гемоглобином, и забирает от них диоксид углерода. Газообмен в тканях, как и в легких, обусловлен разностью концентрации кислорода и диоксида углерода в тканях и капиллярах. При этом кровь превращается из артериальной в венозную, которая по венам большого круга кровообращения собирается в правое предсердие. Свободный кислород расходуется клетками тканей на окисление органических соединений.

Регуляция дыхания. Дыхание регулируется дыхательным центром, расположенным в продолговатом мозге. Возникающие в дыхательном центре ритмические возбуждения по нервам проводятся к дыхательным мышцам, вызывая их согласованные сокращения и расслабления. Дыхательный центр обеспечивает ритмическое чередование вдоха и выдоха, а также регулирует глубину и частоту дыхательных движений. В нормальных условиях здоровый человек совершает примерно 16 дыхательных движений в минуту, во время сна – 12. Гуморальная регуляция дыхания заключается в том, что увеличение в крови диоксида углерода повышает возбудимость нервного центра, чем обеспечивается углубление и учащение дыхания.

Гигиена дыхания. Через органы дыхания в организм человека вместе с воздухом могут проникать болезнетворные микроорганизмы и пыль, значительная часть которых сразу же оседает на слизистой оболочке верхних дыхательных путей и удаляется из них при помощи реснитчатого эпителия, а микробы обезвреживаются слизью. Некоторые микроорганизмы все же поступают в дыхательные пути и даже в легкие и могут быть причиной инфекционных заболеваний (грипп, туберкулез, ангина и др.). Для предупреждения их важно поддерживать чистоту в жилище, а уборку помещения проводить влажным способом или пылесосом, так как сухое подметание вызывает подъем в воздух пыли и микробов. Помещения необходимо проветривать, потому что накапливающийся в воздухе закрытых помещений CO_2 вредно воздействует на человека. Содержание его в воздухе жилых и общественных помещений не должно превышать гигиенической нормы – 0,1%.

Большой урон органам дыхания наносит курение, вредное не только для самого курильщика, но и для окружающих. Курение может вызвать отравление организма и способствует возникновению различных заболеваний (бронхит, воспаление легких, туберкулез, астма). Установлено, что курильщики чаще, чем некурящие люди, заболевают раком легких.

Для сохранения здоровья необходимо соблюдать гигиенические правила защиты органов дыхания от пыли и микробов, отказаться от курения, систематически заниматься физическими упражнениями на свежем воздухе, совершать прогулки за город, в лес и т. д.

§ 5. ПИЩЕВАРЕНИЕ

Организм человека нуждается в регулярном поступлении из внешней среды пищи, содержащей питательные вещества – белки, жиры и углеводы. *Питательные вещества* – это жизненно необходимые составные части пищи, используемые организмом как пластический материал для построения живого вещества клеток и служащие источником энергии, необходимой для его жизнедеятельности. Кроме того, с пищей организм человека получает воду, минеральные соли и витамины, которые входят в состав его клеток и тканей и участвуют в различных жизненных процессах. Вода, минеральные соли и витамины поступают в кровь неизмененными. Белки,

жиры и углеводы представляют собой сложные органические соединения, которые не могут всасываться и использоваться клетками организма непосредственно. Поэтому, попав в организм человека, они подвергаются сначала механическим, а затем химическим воздействиям.

Пищеварение – процесс, в результате которого в пищеварительной системе путем механической и химической обработки пищи питательные вещества переводятся в соединения, легко усваиваемые организмом.

В процессе механической обработки пища размельчается и перетирается, что облегчает ее перемешивание с пищеварительными соками и последующую химическую обработку. Химическая обработка обеспечивает расщепление сложных органических веществ на более простые.

Важную роль в химической обработке пищи играют *пищеварительные ферменты*, содержащиеся в пищеварительных соках. Примечательно, что небольшие количества ферментов воздействуют на большие количества питательных веществ и по окончании реакции остаются неизменными. Каждый фермент обладает специфич-

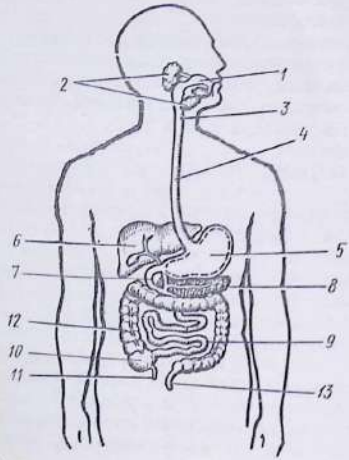


Рис. 91. Органы пищеварения человека:

1 – ротовая полость, *2* – слюнные железы, *3* – глотка, *4* – пищевод, *5* – желудок, *6* – печень, *7* – двенадцатиперстная кишка, *8* – поджелудочная железа, *9* – тонкий кишечник, *10* – слепая кишка, *11* – червеобразный отросток, *12* – толстый кишечник, *13* – прямая кишка

ностью действия, т. е. участвует в расщеплении определенного питательного вещества. В связи с этим различают три группы ферментов: расщепляющие белки, расщепляющие жиры и расщепляющие углеводы. Активность ферментов зависит от реакции среды. Так, ферменты желудочного сока активны только в кислой среде, а кишечного сока – в щелочной среде.

Система органов пищеварения состоит из пищеварительного канала и пищеварительных желез (печень, поджелудочная железа и др.). Пищеварительный канал человека имеет длину 8–10 м и подразделяется на следующие отделы: ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, тонкий и толстый кишечник (рис. 91).

Основные функции пищеварительной системы – секреторная, двигательная и всасывательная. Секреторная функция состоит в образовании и отделении (секреции) соков пищеварительными железами. Двигательная функция заключается в захватывании пищи, ее механическом измельчении и увлажнении в ротовой полости, продвижении вдоль пищеварительного канала благодаря волнообразным движениям его стенок, имеющих гладкие мышечные волокна (перистальтика), и удаление неиспользованных остатков (кала). Всасывательная функция обеспечивает переход продуктов расщепления питательных веществ пищи через стенку кишечника в кровь и лимфу.

Пищеварение в отделах пищеварительного тракта. *Ротовая полость* – начальный отдел пищеварительного тракта. Здесь пища подвергается первоначальной обработке – пережевыванию и размельчению при помощи зубов. Зубы сидят в ячейках (альвеолах) верхней и нижней челюсти. В каждом зубе различают коронку, выступающую над десной, шейку, погруженную в ткани десны, и корень (иногда два или три), располагающийся в альвеоле челюстной кости. Внутренняя полость зуба заполнена зубной мякотью – пульпой. Она обильно снабжена кровеносными сосудами и нервами, поступающими в полость зуба через отверстие на верхушке корня. Основная масса зуба состоит из дентина – костеподобной ткани. В области коронки дентин снаружи покрыт твердой и прочной эмалью, выполняющей защитную функцию. Зубы подвержены смене: с возрастом молочные зубы заменяются на постоянные.

У взрослого человека 32 зуба. В середине верхней и нижней челюсти находится по четыре плоских резца, за

которыми с каждой стороны обеих челюстей следует по одному заостренному клыку. За клыками расположены коренные зубы (по два малых и по три больших) с бугристыми жевательными поверхностями. Резцы и клыки используются для откусывания пищи, а коренные зубы – для размельчения и пережевывания. Язык участвует в перемешивании пищи и благодаря имеющимся на его поверхности рецепторам дает возможность ощущать вкус еды, проталкивает пищу при глотании. У человека язык – орган, обеспечивающий членораздельную речь.

Измельченная зубами пища смачивается слюной, выделяемой тремя парами крупных слюнных желез (околоушная, подчелюстная и подъязычная) и мелкими железками, расположенными в выстилающей эту полость оболочке. Слюна – прозрачная жидкость, состоящая из воды (98,5–99%), органических и неорганических веществ (1–1,5%). Из органических веществ в состав слюны входят тягучее слизистое вещество – белок *муцин* и два фермента – *птиалин* и *мальтаза*. Муцин обволакивает пищу, превращая ее в пищевой комок, который легко проглатывается. Под действием ферментов слюны в ротовой полости происходит химическая обработка пищи: птиалин расщепляет крахмал до промежуточного вещества – солодового сахара, который в присутствии мальтазы превращается в простой сахар – глюкозу.

Для изучения деятельности слюнных желез акад. И. И. Павлов впервые применил операцию наложения фистулы выводного протока слюнной железы (околоушной или подчелюстной). Опыты показали, что слюна выделяется рефлекторно под действием раздражения пищей рецепторов, находящихся на языке и в слизистой оболочке ротовой полости. Далее возбуждение по вкусовым чувствительным нервным волокнам (из язычного и языкоглоточного нервов) передается в центр слюноотделения, расположенный в продолговатом мозге, откуда по центробежным (секреторным) нервам проводится к слюнным железам, вызывая слюноотделение. В данном случае слюноотделение – безусловный рефлекс, передаваемый по наследству. Дальнейшими опытами было установлено, что существуют условные слюноотделительные рефлексы в ответ на вид пищи, ее запах и т. д.

Образовавшийся в ротовой полости комок пережеванной и смоченной слюной пищи с помощью языка проталкивается к глотке. Раздражение нервных рецепто-

ров, находящихся на корне языка, рефлекторно вызывает сокращение мышц, участвующих в акте глотания, и комок пищи поступает сначала в *глотку*, а затем в *пищевод*. При этом надгортанник опускается, закрывая вход в гортань, а мягкое нёбо поднимается, преграждая путь в носоглотку. Благодаря последовательным сокращениям мышц стенок пищевода пищевой комок продвигается в желудок.

Желудок – мешкообразно расширенная часть пищеварительного канала, лежащая в брюшной полости под диафрагмой. Стенки его трехслойны и представлены соединительнотканной, мышечной и слизистой оболочками. Во внутреннем слое – слизистой оболочке желудка – имеется много мелких желез, выделяющих *желудочный сок*. Он содержит ферменты *пепсин*, *липазу* и соляную кислоту. В присутствии соляной кислоты, которая создает кислую реакцию желудочного сока, активизируется фермент пепсин, расщепляющий белки до пептидов. Липаза расщепляет эмульгированные (в виде мельчайших капелек) жиры на жирные кислоты и глицерин.

Для изучения пищеварения в желудке И. И. Павловым был разработан метод наложения фистулы на желудок собаки в сочетании с перерезкой пищевода. У такой собаки во время еды пища не попадала в желудок, а вываливалась в отверстие пищевода («мнимое кормление»). Использование этого метода позволило установить, что желудочный сок, как и слюна, выделяется рефлекторно в результате раздражения пищей рецепторов языка и слизистой оболочки ротовой полости. Сокоотделение продолжается около двух часов после еды. Было обнаружено, что секреция желудочного сока может быть на вид и запах пищи. Такой желудочный сок, появляющийся условно-рефлекторно, И. И. Павлов назвал аппетитным. Опыты также показали, что при «мнимом кормлении» продолжительность сокоотделения меньше, чем при нормальном кормлении.

Тонкий кишечник подразделяется на три отдела: двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки. Стенка тонкого кишечника состоит из трех слоев: внутреннего – слизистого, среднего – мышечного и наружного – соединительнотканного. Слизистая оболочка тонкого кишечника складчатая. Она снабжена множеством простых трубчатых железок, выделяющих кишечный сок, и образует многочисленные (длиной до 1 мм) выросты – ворсинки, покрытые однослойным эпителием. Внутри

каждой ворсинки располагаются слепо заканчивающийся лимфатический сосуд и маленькая артерия, которая распадается на капилляры. Мышечная оболочка тонкого кишечника состоит из двух слоев гладких мышечных волокон: внутреннего – кольцевого и наружного – продольного. В результате согласованных сокращений кольцевых и продольных мышечных волокон происходят волнообразные, или перистальтические, движения тонкого кишечника, вызывающие продвижение его содержимого по направлению от желудка к толстому кишечнику.

Из желудка пища в виде кашицы поступает отдельными порциями в передний отдел тонкого кишечника – в двенадцатиперстную кишку. В нее открываются протоки печени и поджелудочной железы.

Печень – наиболее крупная железа человеческого тела. Она расположена в брюшной полости непосредственно под диафрагмой и принимает участие в различных процессах обмена веществ. Вырабатываемая печенью *желчь* накапливается сначала в желчном пузыре, из которого она по мере надобности по желчному протоку поступает в просвет двенадцатиперстной кишки. Желчь не содержит ферментов, поэтому непосредственно не участвует в расщеплении питательных веществ. Несмотря на это, роль желчи в пищеварении, особенно в перевариваниии жиров, очень велика. Желчь эмульгирует (дробит) жиры на мельчайшие капли и повышает растворимость жирных кислот, что облегчает переваривание и всасывание жиров пищи. Помимо участия в процессе пищеварения печень выполняет барьерную функцию в организме, обезвреживая ядовитые вещества, образующиеся в процессе обмена веществ или поступившие извне. Так, при расщеплении в печени аминокислот образуется ядовитое вещество аммиак, которое превращается здесь в мочевину. В клетках печени синтезируется и запасается *гликоген* (животный крахмал).

Поджелудочная железа располагается между желудком и двенадцатиперстной кишкой. Она имеет вытянутую форму и состоит из долек. Внутри железы проходит проток, открывающийся в двенадцатиперстную кишку. Железистые клетки в дольках вырабатывают *поджелудочный сок*, содержащий несколько ферментов. Под действием ферментов сока поджелудочной железы расщепляются все питательные вещества. Один из ферментов – *трипсин* – заканчивает начавшийся еще в желудке распад белков до аминокислот, другой – *липаза* – обес-

печивает расщепление жиров на глицерин и жирные кислоты, третий – *амилаза* – расщепляет сложные углеводы до дисахаридов. Ферменты поджелудочной железы сохраняют активность в щелочной среде при температуре тела человека.

Из двенадцатиперстной кишки пища поступает в следующий отдел тонкого кишечника – в тощую, а затем подвздошную кишку, где под влиянием кишечного сока заканчивается процесс расщепления всех питательных веществ пищи. Установлено, что расщепление питательных веществ пищи в тонком кишечнике происходит не только в ее полости (полостное пищеварение), но и на поверхности слизистой оболочки (пристеночное пищеварение).

Тощая и подвздошная кишки – основные места всасывания, т. е. проникновения продуктов расщепления питательных веществ из пищеварительного канала в кровь или лимфу. Опыты показали, что всасывание – сложный физиологический процесс, в котором активную роль играет эпителий слизистой оболочки. Слизистая оболочка тонкого кишечника образует множество круговых складок и выпячиваний – ворсинок, что значительно увеличивает ее всасывательную поверхность.

Через полупроницаемую мембрану ворсинок всасываются и попадают в кровь, текущую по капиллярам, аминокислоты, которые образуются в результате расщепления белков пищи, и глюкоза – продукт расщепления углеводов. Из продуктов расщепления жиров легко всасывается хорошо растворимый в воде глицерин. Жирные кислоты, получающиеся при расщеплении жиров, нерастворимы в воде и в таком виде ворсинками не всасываются. В тонком кишечнике жирные кислоты предварительно соединяются со щелочами, в результате чего синтезируются соли жирных кислот (мыла́), которые в присутствии желчных кислот хорошо растворяются и всасываются. В эпителиальных стенках ворсинок глицерин и мыла́ взаимодействуют, вследствие чего образуется специфичный для человека жир, который в виде мельчайших капелек поступает в лимфу.

Толстый кишечник отличается от тонкого большим диаметром. Его слизистая оболочка формирует складки полулунной формы (а не круговые, как в тонком кишечнике), ворсинки отсутствуют. Начальный отдел толстого кишечника – слепая кишка с небольшим червеобразным отростком – аппендиксом. В толстом кишечнике через его слизистую оболочку интенсивно всасывается вода

и образуются каловые массы, подлежащие удалению через прямую кишку – последний отдел толстого кишечника. Прямая кишка заканчивается анальным отверстием.

Гигиена питания. Соблюдение правильного режима питания – важное условие нормального пищеварения. Есть нужно понемногу, 3–4 раза в день, желательно в одно и то же время. Пища должна быть достаточно питательной и разнообразной и обязательно включать сырые фрукты и овощи. Необходимо, чтобы пища была хорошо приготовлена и вызывала аппетит. Использование в пище несвежих или плохо проваренных продуктов может вызвать отравление.

Через пищу человек заражается болезнетворными микроорганизмами, вызывающими инфекционные болезни – дизентерию, брюшной тиф, холеру, а также глистами. Поэтому перед едой необходимо мыть руки, есть только мытые овощи и фрукты, а мясо и рыбу – в хорошо проваренном и прожаренном виде, не пить сырую воду, уничтожать мух. Отрицательное воздействие на пищеварительную систему органов человека оказывают курение и злоупотребление алкоголем.

§ 6. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Обмен веществ и энергии – важнейшая функция живого организма и неотъемлемый признак жизни. Между организмом и внешней средой обмен веществами и энергией осуществляется постоянно. Он начинается с поступления в организм воды и пищевых продуктов и заканчивается удалением из него образовавшихся продуктов распада. В процессе обмена веществ организм получает вещества, необходимые для построения и обновления структурных элементов клеток и тканей, и энергию для обеспечения жизненных процессов.

В клетках организма непрерывно идут процессы химических превращений веществ: синтез свойственных организму белков, жиров и углеводов и параллельное расщепление сложных органических соединений с освобождением энергии и образованием конечных продуктов распада – воды, диоксида углерода, аммиака, мочевины и молочной кислоты.

Совокупность протекающих в живом организме реакций синтеза сложных молекул из более простых с накоплением энергии называется *ассимиляцией*. При расщеплении сложных органических веществ освобождается

энергия, заключенная в химических связях крупных органических молекул, которая запасается в форме богатых энергией фосфатных связей АТФ. Совокупность протекающих в живом организме ферментативных реакций расщепления сложных органических веществ (в том числе пищевых) называется *диссимиляцией*.

Ассимиляция и диссимиляция – две противоположные друг другу, но тесно связанные между собой стороны единого процесса – обмена веществ и энергии в живом организме. В самом деле, энергия, освободившаяся в клетках в процессе диссимиляции, используется на биосинтез, а синтезированные в ходе ассимиляции органические вещества расщепляются в процессе диссимиляции. Нарушение любой из этих сторон приводит к расстройству всего обмена веществ в организме.

Восполнение затрат организма, сохранение массы его тела и удовлетворение потребностей роста невозможно без постоянного поступления из внешней среды белков, жиров, углеводов, воды, минеральных солей и витаминов, количество и качество которых должно соответствовать состоянию организма и условиям его существования. Органические вещества – основной строительный материал и единственный источник энергии для организма. Однако большинство поступающих с пищей питательных веществ может быть усвоено им лишь после того, как они расщепятся в пищеварительном тракте под действием ферментов на более простые вещества.

Обмен белков. Белки пищи под действием ферментов желудочного, поджелудочного и кишечного соков расщепляются на различные аминокислоты, которые в тонком кишечнике всасываются в кровь, доставляющую их ко всем клеткам тела. В клетках из аминокислот образуются специфические для человека белки. Одновременно с этим часть белков, входящих в состав клеток и тканей, и аминокислоты, не использованные для синтеза белков, подвергаются распаду с освобождением 17,6 кДж энергии на 1 г вещества. Конечные продукты распада белков – вода, CO_2, аммиак, мочевая кислота и др. CO_2 удаляется из организма через легкие, вода – через почки, легкие и кожу. Аммиак – очень ядовитое вещество: током крови оно доставляется в печень, где превращается в мочевину, выводимую из организма через почки и кожу (с потом). Белки в организме не откладываются в запас. У взрослого человека общее количество белков постоянно, так как их синтезируется ровно столько, сколько под-

вергается распаду. Лишь у детей в связи с ростом организма синтез белков превышает их распад. Ежесуточное количество белка в пище, полностью обеспечивающее потребности организма в нормальных физиологических условиях, при легкой работе составляет в среднем 80–100 г, а при тяжелом физическом труде – 150–160 г. Недостаток в пище белков нельзя возместить за счет избытка других питательных веществ, так как свойственные организму человека белки синтезируются только из аминокислот, образовавшихся при расщеплении белков пищи. При недостатке в пище белков развивается белковое голодание, опасное для организма. При избыточном поступлении белков в организм они превращаются в жиры и гликоген.

Обмен углеводов. В пищеварительном тракте на углеводы пищи воздействуют ферменты слюны, поджелудочного и кишечного соков, в результате чего они расщепляются до глюкозы. Глюкоза всасывается в тонком кишечнике в кровь, доставляющую ее в органы, в том числе в печень. В печени избыток глюкозы откладывается в виде нерастворимого в воде животного крахмала – гликогена. Гликоген печени – запасной материал, который в случае необходимости снова превращается в растворимую глюкозу, поступающую в кровь. Углеводы – главный источник энергии в организме. При расщеплении 1 г углеводов освобождается 17,6 кДж энергии. Получающаяся при распаде и окислении углеводов энергия превращается в тепловую, механическую, химическую и др. Конечные продукты распада – вода и диоксид углерода. Суточное количество углеводов в пище человека должно составлять 400–500 г. При избыточном поступлении углеводов в организм они превращаются в жиры, откладываемые в запас. При недостатке в пище углеводов они могут образовываться из белков и жиров.

Обмен жиров. Жиры пищи под действием ферментов поджелудочного и кишечного соков (при участии желчи) расщепляются на составляющие их глицерин и жирные кислоты (последние подвергаются омылению). Из глицерина и жирных кислот в эпителиальных клетках ворсинок тонкого кишечника синтезируется жир, свойственный организму человека. Образовавшиеся капельки жира поступают в лимфу, вместе с которой попадают в кровь. Избыточное количество жиров откладывается в качестве резервного энергетического материала под кожей в соединительнотканной жировой клетчатке и между

внутренними органами. Находящиеся здесь жиры могут переходить в кровь, доставляющую их в ткани, где они служат источником энергии для клеток организма и резервом органических веществ при недостаточном питании. Жиры – питательные вещества, содержащие наибольшие запасы энергии. При расщеплении 1 г жира выделяется 38,9 кДж энергии. Конечные продукты распада жиров – вода и диоксид углерода. Суточная потребность в жирах в среднем составляет 100 г.

Обмен воды и минеральных солей. Кроме органических соединений человеку необходимы вода и минеральные соли, с помощью которых протекают важнейшие физико-химические процессы. Так, с концентрацией минеральных солей, растворенных в воде, тесно связана величина осмотического давления крови и тканевой жидкости; сохранение его на постоянном уровне – необходимое условие для нормальной жизнедеятельности. Вода составляет $^2/_3$ массы тела человека и входит в состав его клеток, межклеточной и тканевой жидкости, плазмы и лимфы. В клетках она химически связана с белками, жирами и углеводами. Вода, содержащаяся во внеклеточных или во внутриклеточных жидкостях, является растворителем неорганических и органических соединений. Она имеет большое значение для организма, так как все изменения веществ в клетках, обусловливающие жизненные процессы, происходят только в водных растворах. Ежесуточно организм человека теряет большое количество воды с мочой, потом и выдыхаемым воздухом (в виде пара). Восполняя эти потери, человек пьет воду или получает ее с пищей; некоторое количество воды образуется при расщеплении веществ пищи в органах пищеварения.

Обмен воды в организме тесно связан с обменом минеральных солей. Минеральные вещества поступают в организм с пищей, откладываются в виде солей и входят в состав сложных органических соединений, имеющих важное функциональное значение. При избыточном поступлении минеральных веществ возможно образование их запасов в различных органах. Общее количество минеральных веществ в теле человека составляет около 4,5% его массы. Среди них есть элементы, обусловливающие деятельность мышечной и нервной систем, процесс свертывания крови и т. д. В наибольших количествах в организме содержатся кальций и фосфор, необходимые для построения костной ткани, в мень-

ших количествах – железо, участвующее в окислительных процессах и транспорте кислорода кровью, йод, требующийся для синтеза гормона щитовидной железы, цинк – для образования гормона поджелудочной железы и др. Минеральные соли выводятся из организма с мочой, калом и потом. Суточная потребность человека в разных солях невелика и полностью обеспечивается за счет разнообразной пищи, добавлять в пищу нужно лишь поваренную соль.

Нормы питания. Расходуемые в процессе жизнедеятельности организма вещества и энергия восполняются за счет пищи. Затраты энергии зависят от пола и возраста, характера и количества выполняемой работы, состояния здоровья и других факторов. Для сохранения здоровья и работоспособности человека необходимо, чтобы количество потребляемой им ежедневно пищи содержало такой запас энергии, который мог бы компенсировать его энергетические затраты. На основе данных о затратах энергии в сутки людьми разных профессий для них составляют нормы питания. При этом необходимо знать, какой запас энергии содержится в питательных веществах и какова их энергетическая ценность.

Витамины. Наукой установлено, что для нормального обмена веществ и жизнедеятельности организму необходимы витамины (от лат. «вита» – жизнь) – органические вещества разнообразной природы, которые образуются в нем или поступают с пищей. Витамины являются компонентами ферментных систем и служат катализаторами различных обменных процессов. Только при достаточном количестве витаминов обмен веществ в организме человека протекает нормально. Биосинтез витаминов осуществляют преимущественно зеленые растения. Большинство витаминов человек получает с пищей. Их источниками служат пищевые продукты не только растительного, но и животного происхождения. Суточная потребность организма в витаминах очень мала и составляет, как правило, несколько миллиграммов. При длительном отсутствии в пище витаминов развиваются заболевания – *авитаминозы* (цинга и др.). Витамины способствуют укреплению здоровья человека, повышают его сопротивляемость различным заболеваниям.

В настоящее время описано несколько десятков витаминов, оказывающих специфическое воздействие на организм человека. Для удобства их называют буквами латинского алфавита: A, B, C, D, E, K, PP, H. Все витамины

делят на две группы: жирорастворимые (A, D, E, K) и водорастворимые (B, C).

Витамин А содержится в животных жирах: в рыбьем жире, сливочном и топленом масле, в желтках яиц, молоке, печени, почках, икре рыб. В растениях (морковь, шпинат, абрикосы, красный перец, крапива, люцерна) имеется провитамин А – оранжевые кристаллы каротина, которые в организме человека превращаются в витамин А. Этот витамин необходим для нормального зрения и для роста организма. Он играет важную роль в поддержании нормального состояния кожи и слизистых оболочек.

С недостатками витамина А связано нарушение сумеречного зрения – куриная слепота, т. е. неспособность видеть при ослабленном освещении.

Витамины группы В (B_1, B_2, B_6, B_{12} и др.) содержатся во многих продуктах растительного и животного происхождения (в зародышах и кожуре семян, в проростках ржи и пшеницы, в дрожжах, печени, яичном желтке и др.). Они оказывают влияние на обмен белков, жиров, углеводов, аминокислот и некоторых других веществ.

Недостаток этих витаминов служит причиной нарушений в нервной системе (болезнь бери-бери), в слизистых оболочках (изъязвления), в коже (сухость), в пищеварительной системе (понос) и др.

Витамин С, или аскорбиновая кислота, содержится в сырых овощах, плодах и ягодах. Особенно много его в шиповнике, черной смородине, помидорах, луке, капусте, лимонах, апельсинах и др.

При отсутствии витамина С в пище у человека развивается цинга.

Витамин D содержит печень рыб и морских млекопитающих, сливочное масло, икра, яичный желток и др. В растениях имеется провитамин D, который под действием облучения ультрафиолетовыми лучами превращается в витамин D. В организме человека этот витамин образуется при облучении кожи солнцем. Витамин D способствует задержанию солей кальция и фосфора в организме и отложению их в костной ткани.

У детей при недостатке витамина D в пище или в случае длительного отсутствия солнечного света развивается рахит. При рахите содержание солей в костях понижено, что приводит к их размягчению и искривлению.

В процессе жизнедеятельности в клетках организма человека в результате распада органических веществ образуются конечные продукты обмена веществ: диоксид углерода, вода, мочевина, мочевая кислота, соли и другие вещества, подлежащие незамедлительному удалению. Выносятся они из тканей кровью. При накоплении этих веществ в тканях возникает опасность отравления (интоксикации) и гибели человека.

Основную роль в выведении из организма продуктов распада играют специализированные органы выделения — *почки*. В составе появляющейся в почках мочи из организма выделяются различные продукты обмена веществ, а также чужеродные и ядовитые вещества, образующиеся в нем или поступающие из внешней среды. Почки участвуют в регуляции водно-солевого баланса и сохранении относительного постоянства уровня осмотического давления и кислотно-щелочного равновесия во всех тканях организма. Кроме почек выделительную функцию частично выполняет кожа: в составе пота через потовые железы выводятся вода, соли и мочевина.

Система органов выделения состоит из двух почек, отходящих от них тонких трубочек — мочеточников, мочевого пузыря — резервуара, где временно накапливается моча, и мочеиспускательного канала.

Строение почек. Почки — парные органы бобовидной формы, расположенные в брюшной полости по обеим сторонам позвоночника. Правая почка лежит обычно на 2—3 см ниже левой. Вогнутый край почки имеет борозду — *ворота почки*, через которые проходят мочеточник, нервы, кровеносные и лимфатические сосуды.

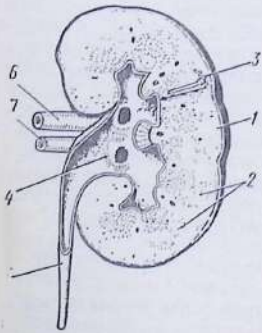


Рис. 92. Продольный разрез через почку человека:
1 — корковый слой, *2* — пирамиды мозгового слоя, *3* — почечные канальцы, *4* — почечная лоханка, *5* — мочеточник, *6* — почечная артерия, *7* — почечная вена

Почка покрыта оболочками. На продольном разрезе (рис. 92) хорошо различимы два слоя: наружный – *корковый* и внутренний – *мозговой*. Мозговой слой слагается из отдельных участков – пирамид, разделенных столбиками коркового вещества. Основаниями пирамиды обращены к корковому слою, а верхушками – к центру почки, где расположена *почечная лоханка*. Ее узкий конец продолжается в мочеточник, открывающийся в мочевой пузырь.

Вещество почки состоит из соединительнотканной основы, мочевых канальцев, кровеносных и лимфатических сосудов и нервов. Основную часть почечного вещества составляют мочевые канальцы, тесно связанные с мельчайшими кровеносными сосудами и образующие структурные и функциональные единицы почки – *нефроны*. В нефронах образуется моча. В состав каждого нефрона входит двухстенная *капсула Шумлянского*, имеющая вид чаши, которая охватывает клубочек капилляров кровеносных сосудов. Сосудистый клубочек вместе с охватывающей его капсулой составляет *почечное тельце*. Почечные тельца располагаются в корковом слое. Между стенками капсулы в виде узкой щели находится полость, переходящая в полость извитого мочевого канальца первого порядка. Выпрямляясь, каналец спускается в пирамиду мозгового слоя, где образует *петлю Генле*, и возвращается в корковый слой, переходя в извитой каналец второго порядка. В последующем каналец вновь выпрямляется и впадает в собирательную трубочку. В мозговом слое почки трубочки группируются и открываются протоками на почечных сосочках, образованных слившимися между собой верхушками пирамид. Каждая почка содержит около 1 млн. нефронов.

Образование мочи. В каждую почку входит мощная почечная артерия, которая ветвится, образуя приносящие сосуды. Эти сосуды распадаются на капилляры, формирующие сосудистые клубочки, входящие в состав почечных телец. Выходящие из клубочков выносящие артерии вновь распадаются на капилляры, оплетающие извитые канальцы первого и второго порядка. Далее капилляры собираются в вены, которые, сливаясь, образуют почечную вену, впадающую в нижнюю полую вену. Таким образом, в почке имеются две системы капилляров, что связано с функцией мочеобразования.

Процесс мочеобразования происходит в нефронах в две фазы. В силу различий между давлением крови в капиллярах сосудистого клубочка (около 70 мм рт. ст.)

и в полости капсулы (около 30 мм рт. ст.) из крови, протекающей по капиллярам клубочка, в полость капсулы фильтруются все составные части ее плазмы, кроме белков. Так образуется *первичная моча*. Помимо конечных продуктов диссимиляции она содержит аминокислоты, глюкозу и другие необходимые для организма вещества. В связи с большой величиной молекул белки крови не проходят через стенки капилляров и мембрану капсул и поэтому в первичной моче отсутствуют. За сутки образуется около 150—170 л первичной мочи. Из капсул первичная моча поступает в извитые канальцы нефрона. По мере ее продвижения происходит обратное всасывание в кровь воды и нужных для организма веществ. Вторичная моча (ее за сутки выделяется 1—1,5 л) из нефронов по собирательным трубочкам стекает в почечные лоханки, откуда по мочеточникам попадает сначала в мочевой пузырь, а затем по мочеиспускательному каналу выводится наружу. Вся кровь человека (5 л) за сутки фильтруется через почки более чем 300 раз. Это обеспечивает очистку крови от непрерывно поступающих в нее из клеток продуктов диссимиляции.

Злоупотребление острой пищей, содержащей слишком много пряностей, и особенно алкоголем вредно влияет на функцию почек. Некоторые яды, попавшие в организм при неосторожном обращении с ними, разрушают почечный эпителий.

§ 8. КОЖА

Кожа покрывает всю поверхность тела человека и выполняет различные функции: защитную, чувствительную, выделительную и терморегуляционную. Она представляет собой также депо крови: в подкожной сети кровеносных сосудов может временно скапливаться около 20% общей массы крови. Защитная роль кожи многообразна. Кожа предохраняет внутренние органы от механических повреждений, задерживает испарение воды из организма, препятствует проникновению в тело микроорганизмов и вредных веществ. С присутствием в коже различных рецепторов, воспринимающих раздражения внешней среды (механические, температурные и др.), связана ее роль как органа чувств человека. Велика роль кожи и в обеспечении постоянной температуры тела человека.

Кожа человека, как и всех позвоночных, имеет двухслойное строение (рис. 93): наружный слой – эпидермис, внутренний – собственно кожа, или дерма. Особенно сильно развит внутренний слой кожи, нижняя часть которого переходит в подкожную жировую клетчатку, где откладывается жир.

Эпидермис образован эпителиальной тканью. Наружный слой эпидермиса состоит из ороговевших мертвых клеток, постепенно слущивающихся в виде мелкой перхоти. Из клеток этого слоя формируется защитный слой кожи, почти непроницаемый для микроорганизмов, жидкостей и газов. Снашивание ороговевших клеток эпидермиса восполняется делением живых клеток его глубоких слоев. От пигмента, содержащегося в клетках эпидермиса, зависит цвет кожи человека.

Собственно кожа, или дерма, лежащая непосредственно под эпидермисом, состоит из волокнистой соединительной ткани, межклеточное вещество которой образо-

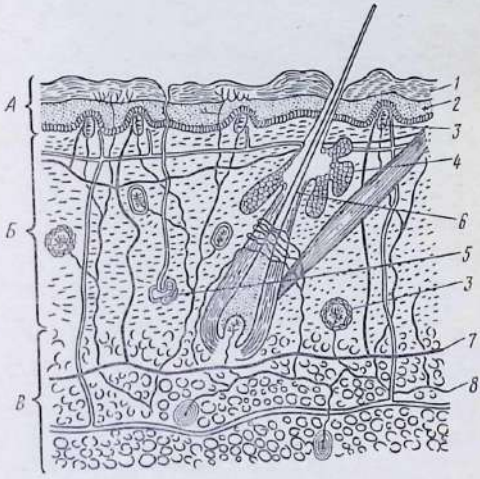


Рис. 93. Строение кожи человека. *А* – эпидермис; *Б* – дерма; *В* – подкожная жировая клетчатка:
1 – роговой слой эпидермиса, *2* – глубокий слой эпидермиса с живыми клетками, *3* – рецепторы кожи, *4* – сальные железы, *5* – потовые железы, *6* – корень волоса, *7* – кровеносный сосуд, *8* – нерв

вано эластическими волокнами. Эластичная кожа не мешает движениям человека. В дерме расположены рецепторы, сальные и потовые железы, кровеносные и лимфатические сосуды, волосяные сумки.

Сальные железы имеют гроздевидное строение. Их протоки обычно открываются в волосяные сумки. Выделяемый ими жирный секрет смазывает волосы и поверхность кожи, что смягчает их и препятствует проникновению в организм воды и различных вредных для него жидкостей. *Потовые железы* имеют вид тонких трубочек, свернутых на конце в клубочек. Выпрямленная часть этих трубочек – выводной проток – открывается отверстием на поверхности кожи или в волосяную сумку. Пот состоит в основном из воды и растворенных в ней мочевины и солей. Эти продукты поступают в потовые железы из крови по капиллярам, густо оплетающим клубочки желез. Основная функция потовых желез – охлаждение тела при перегреве путем испарения выделяемой ими воды. Потовые железы выполняют и выделительную функцию, удаляя вместе с водой продукты распада веществ тканей тела (мочевина и др.).

Волосы и *ногти* – роговые образования, производные наружного слоя кожи – эпидермиса. В волосе различают ствол и корень, сидящий в волосяной сумке, погруженной в кожу. Рост волоса обусловлен размножением живых клеток нижней расширенной части корня – волосяной луковицы. Ствол волоса образован мертвыми клетками. Окраска волос зависит от пигментов, присутствующих в их клетках. На концевых фалангах пальцев человека находятся роговые пластинки – ногти, постепенно отрастающие от своего основания.

Подкожная жировая клетчатка, образованная жировой соединительной тканью, выполняет термоизоляционную роль, предохраняя организм от переохлаждения, а также смягчает ушибы. Жир служит резервным питательным материалом.

Большое значение для поддержания постоянной температуры тела человека имеет способность кожи регулировать интенсивность теплоотдачи, что обусловлено имеющимся в ней множеством мелких кровеносных сосудов и капилляров. При повышении температуры внешней среды эти сосуды рефлекторно расширяются, увеличивая поступление крови в сосуды кожи, что обеспечивает большую теплоотдачу. Наоборот, понижение температуры внешней среды рефлекторно сужает кровеносные

сосуды, что приводит к уменьшению количества поступающей в кожу крови и снижению теплоотдачи. Однако при выполнении тяжелой физической работы, когда обмен веществ, а соответственно и образование тепла увеличиваются, а также при высокой температуре внешней среды, равной или превышающей температуру тела, одно только расширение кожных сосудов не может освободить организм от избытка тепла. В таких случаях особо важную роль в сохранении постоянства температуры тела играет испарение пота с поверхности кожи. Этим путем организм быстро отдает избыток тепла.

Потоотделение – рефлекторный процесс, регулируемый нервными центрами, расположенными в боковых рогах спинного мозга, продолговатом мозге, гипоталамусе и коре больших полушарий.

Важную роль в укреплении здоровья человека играет *закаливание* – повышение устойчивости организма к неблагоприятным воздействиям внешней среды. В основе закаливания лежит способность организма быстро изменять работу органов и систем с целью сохранения оптимальных для него условий существования в постоянно меняющейся внешней среде. Развить приспособительные изменения в организме можно лишь при обязательной повторности действия того или иного фактора (холода, тепла, повышенного или пониженного атмосферного давления и т. д.) и при постепенном повышении их дозировки с учетом индивидуальных особенностей организма. Основные средства закаливания организма – это вода, воздух и солнце. Закаливание повышает сопротивляемость организма простудным заболеваниям.

Гигиена кожи. Для сохранения здоровья человека необходимо, чтобы его кожа была постоянно чистой и неповрежденной: только такая кожа надежно защищает организм от проникновения возбудителей заразных болезней. На грязной коже чаще размножаются болезнетворные микробы. Загрязнение кожи отрицательно сказывается и на деятельности потовых и сальных желез, что способствует увеличению сухости кожи, появлению трещин, нарушению теплоотдачи.

§ 9. ЖЕЛЕЗЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Значительную роль в регуляции физиологических функций организма играет гормональная система.

Гормоны – биологически активные вещества, выра-

При избытке в крови гормонов щитовидной железы возбудимость нервной системы резко возрастает, усиливаются окислительные процессы. Несмотря на большое количество потребляемой пищи, человек худеет, температура его тела повышается, частота сердечных сокращений возрастает. Развивается *базедова болезнь*.

Выделение гормонов железами внутренней секреции регулируется центральной нервной системой как через подходящие к ним нервы, так и через гипофиз, т. е. нервно-гуморальным путем. С другой стороны, гормоны оказывают влияние на деятельность нервной системы. В случае нарушения взаимодействия этих двух систем возникают серьезные расстройства функций органов и всего организма.

§ 10. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система – совокупность различных структур нервной ткани, объединяющая деятельность всех органов и систем организма в его постоянном взаимодействии с внешней средой.

Нервная система условно подразделяется на центральную и периферическую. *Центральная нервная система* образована головным и спинным мозгом, *периферическая* – отходящими от них нервами и нервными узлами.

Спинной мозг (рис. 94) имеет вид белой трубки диаметром около 1 см, отходящей от продолговатого мозга и лежащей в позвоночном канале. Глубокие продольные полосы, располагающиеся по передней и задней поверхности спинного мозга, делят его на левую и правую половины. Полость внутри спинного мозга – центральный канал – заполнен спинно-мозговой жидкостью. Спинной мозг окружен прочными оболочками.

На поперечном разрезе спинного мозга видно, что его внутренняя часть, расположенная вокруг центрального канала и имеющая форму бабочки, образована *серым веществом*, содержащим тела вставочных и центробежных нейронов. Наружный слой спинного мозга представлен *белым веществом*, состоящим из отростков нейронов. Одни отростки тянутся вдоль спинного мозга и частично проходят в головной мозг, образуя проводящие пути, связывающие нервные центры спинного мозга между собой и с нервными центрами головного мозга. Другие отростки нейронов выходят за пределы спинного мозга, где

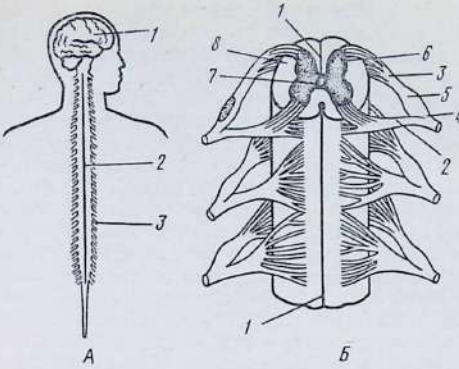


Рис. 94. Строение спинного мозга человека. *А* – общий вид; *Б* – детали строения спинного мозга:

А: 1 – головной мозг, *2* – спинной мозг, *3* – спинно-мозговые нервы; *Б: 1* – передняя и задняя борозды мозга, *2* – передние корешки спинно-мозговых нервов, *3* – их задние корешки, *4* – спинно-мозговой нерв, *5* – утолщения задних корешков, *6* – серое вещество мозга, *7* – спинно-мозговой канал, *8* – белое вещество мозга

формируют передние и задние корешки спинно-мозговых нервов. Передние корешки состоят из отростков двигательных, или центробежных, нейронов, а задние – из отростков чувствительных, или центростремительных, нейронов. В утолщениях, имеющихся на задних корешках, располагаются нервные узлы, серое вещество которых содержит тела чувствительных, или центростремительных, нейронов. Благодаря попарному соединению передних и задних корешков образуется 31 пара спинно-мозговых нервов смешанного типа (двигательных и чувствительных). Каждая пара иннервирует определенную группу мышц и ограниченный участок кожи.

Спинной мозг выполняет две функции – *рефлекторную* и *проводниковую*. В спинном мозге находятся нервные центры (двигательные центры скелетной мускулатуры, сосудодвигательные центры, центры потоотделения, мочеиспускания, дефекации и др.), которые непосредственно связаны с рецепторами и исполнительными органами. Это обусловливает проявление многих простых, не затрагивающих головного мозга рефлексов. Рефлекторный характер деятельности спинного мозга

можно рассмотреть на примере коленного рефлекса. Он вызывается легким ударом ребром ладони по сухожилию четырехглавой мышцы бедра ниже надколенника, при этом нога должна быть согнута в колене. Возникающее при раздражении рецепторов возбуждение передается по чувствительным нервным волокнам в серое вещество спинного мозга, где оно переходит с чувствительных нейронов на двигательные и по их отросткам достигает исполнительного органа – четырехглавой мышцы. Она сокращается, вызывая разгибание ноги в коленном суставе. В состав дуги большинства спинно-мозговых рефлексов входят один или несколько вставочных нейронов, обеспечивающих перенос возбуждения с чувствительного на двигательный нейрон. Спинно-мозговые рефлексы – это безусловные рефлексы. Они передаются по наследству и сохраняются в течение всей жизни человека.

Другая функция спинного мозга – проводниковая. По проводящим путям спинного мозга передаются различные возбуждения от рецепторов туловища, шеи, конечностей и внутренних органов человека в головной мозг. И, наоборот, импульсы, идущие от головного мозга, поступают по этим путям к двигательным нейронам спинного мозга, которые регулируют деятельность исполнительных органов. Деятельность спинного мозга контролируется головным мозгом, оказывающим регулирующее влияние на спинно-мозговые рефлексы.

Головной мозг. Головной мозг находится в мозговом отделе черепа, который защищает его от механических повреждений. Снаружи он покрыт мозговыми оболочками с многочисленными кровеносными сосудами. Масса головного мозга у взрослых людей составляет обычно 1400–1600 г. Относительная масса головного мозга (по отношению к массе тела) у человека значительно больше, чем у млекопитающих животных.

Головной мозг человека, как и всех позвоночных, развивается из переднего отдела первой трубки, который в процессе развития дифференцируется на три расширения: передний, средний и задний первичные мозговые пузыри. В дальнейшем передний и задний пузыри делятся каждый на два отдела, в результате чего образуются пять вторичных мозговых пузырей, дающих начало пяти отделам головного мозга: переднему мозгу (большие полушария) промежуточному, среднему, заднему (включает мозжечок и варолиев мост) и продолговатому мозгу (рис. 95). Все отделы головного мозга, исключая большие

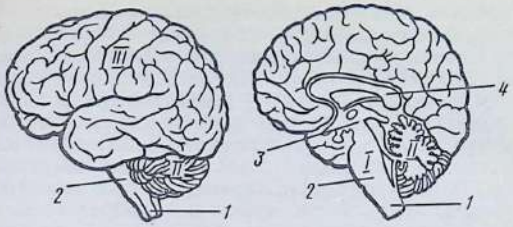


Рис. 95. Головной мозг человека (вид сбоку – слева, разрез мозга – справа). *I* – ствол мозга, *II* – мозжечок, *III* – большие полушария мозга:
1 – продолговатый мозг, *2* – варолиев мост, *3* – средний мозг, *4* – мозолистое тело

полушария, составляют *ствол мозга*. Внутри больших полушарий и в стволе мозга имеются сообщающиеся между собой полости – *желудочки*, заполненные мозговой жидкостью. Ствол мозга состоит из белого вещества, в котором имеются скопления серого вещества – ядра, являющиеся центрами различных рефлекторных актов. От этих скоплений серого вещества разных частей ствола отходят 10 из 12 пар (две первые отходят от больших полушарий) черепно-мозговых нервов: зрительный, слуховой, глазодвигательный, блуждающий и др. Находящиеся в белом веществе ствола головного мозга и больших полушарий проводящие пути связывают все части головного мозга друг с другом и со спинным мозгом, что обеспечивает функционирование центральной нервной системы как единого целого.

Продолговатый мозг – жизненно важный отдел центральной нервной системы, представляющий собой продолжение спинного мозга. В ядрах продолговатого мозга расположены центры дыхания и сердечной деятельности, сосудодвигательный центр, а также центры пищеварительных (слюноотделения, отделения желудочного и поджелудочного сока, глотания и др.) и защитных (кашель, рвота и др.) рефлексов. Повреждение продолговатого мозга может привести к мгновенной смерти в результате прекращения дыхания и остановки сердца.

Задний мозг включает *варолиев мост* и *мозжечок*. Варолиев мост в виде утолщения располагается выше продолговатого мозга. В его веществе лежат ядра V – VIII пары черепно-мозговых нервов (тройничный, от-

водящий, лицевой, слуховой). Мозжечок находится в затылочной части головного мозга, кзади от продолговатого мозга и варолиева моста. Его поверхность имеет многочисленные борозды. Наружный слой мозжечка образован серым веществом – корой, под которой располагается белое вещество, содержащее ядра. Отростки нейронов, выходящих из мозжечка, соединяют его со всеми отделами центральной нервной системы. Мозжечок регулирует и координирует сокращение мышц тела. При нарушении деятельности мозжечка понижается тонус мышц, исчезают точность и направленность движений. Деятельность мозжечка связана с безусловными рефлексами и контролируется корой больших полушарий.

Средний мозг расположен впереди варолиева моста. Находящиеся в нем ядра обеспечивают быструю ориентировку при внезапных световых и звуковых раздражениях, а также участвуют в регуляции тонуса мышц.

Промежуточный мозг располагается впереди среднего мозга. Он концентрирует все чувствительные пути, которые проводят импульсы от рецепторов тела к коре больших полушарий и таким образом участвует в возникновении ощущений. Его подбугорная область – гипоталамус – высший центр регуляции вегетативных функций: обмена веществ, температуры тела, кровяного давления и дыхания, постоянства внутренней среды организма (гомеостаза). Гипоталамус и важнейшая железа внутренней секреции – гипофиз – образуют единый морфофункциональный комплекс.

Большие полушария – наиболее развитый отдел головного мозга, составляющий 80% его массы. Они представлены двумя симметричными половинами (левой и правой), соединенными спайкой – *мозолистым телом*, состоящим из отростков нейронов. Большие полушария прикрывают собой все отделы головного мозга, кроме части продолговатого мозга и мозжечка. Их наружный слой (толщиной 1,5–4,5 мм) образован серым веществом и составляет *кору больших полушарий*, содержащую около 14 млрд. нейронов. Центральная часть больших полушарий состоит из белого вещества.

Поверхность коры складчатая благодаря многочисленным глубоким бороздам, разделяющим ее на сложную систему извилин. В результате этого более $^2/_3$ поверхности коры скрыто в бороздах. Складчатость коры значительно увеличивает ее площадь, которая составляет в среднем 2000–2500 см^2. В белом веществе больших

полушарий, состоящем из отростков нейронов, имеются скопления серого вещества – подкорковые ядра, обеспечивающие передачу возбуждений в кору и из нее. Глубокие борозды делят каждое полушарие на четыре доли: лобную, теменную, височную и затылочную. Особенно развита центральная борозда, отделяющая лобную долю от теменной, и боковая, расположенная между теменной и височными долями.

Кора больших полушарий – высший отдел головного мозга. Функции отдельных участков коры различны, с чем связано выделение в ней различных зон. Так, в коре затылочной доли расположена зона зрительных восприятий, в коре височной доли – слуховая зона, через которую проходят дуги рефлексов, связанных с различением звуков, воспринятых слуховым аппаратом. В участке коры, расположенном по обе стороны от центральной борозды, имеется кожно-мышечная зона, воспринимающая импульсы от рецепторов кожи и мышц и управляющая их деятельностью. Определенные участки коры больших полушарий контролируют речевую функцию и т. д.

В опытах на животных и при наблюдениях за людьми, страдающими расстройствами функции коры, было установлено, что деятельность каждого органа находится под контролем коры больших полушарий. Исследования показали также, что при любом спинно-мозговом рефлексе или рефлексе, связанном с деятельностью определенных частей головного мозга, возбуждение обязательно передается по проводящим путям в соответствующие участки коры. Таким образом, через кору больших полушарий головного мозга проходят все дуги условных рефлексов – временных связей, возникающих в процессе жизнедеятельности организма. Поэтому рефлекторные реакции организма очень точны. Посредством их организм приспосабливается к постоянно меняющимся условиям внешней среды.

Вегетативная нервная система. Вегетативная нервная система – часть нервной системы, регулирующая деятельность внутренних органов: пульсацию сердца, изменение диаметра кровеносных сосудов, секрецию различных желез, перистальтику кишечника и т. д. Ей также свойственна регуляция процессов обмена веществ.

Центры вегетативной нервной системы находятся в сером веществе среднего, продолговатого и спинного мозга. Возбуждение, передающееся по вегетативному

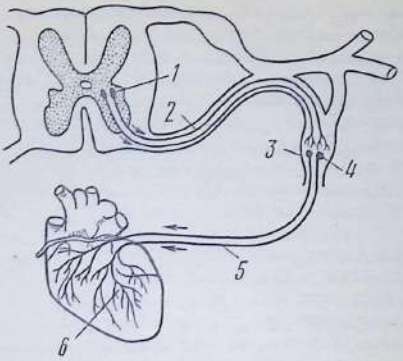


Рис. 96. Схема вегетативной нервной системы человека:

1 – тела первых нейронов, *2* – их нейриты, *3* – нервный узел, *4* – тела вторых нейронов, *5* – их нейриты, *6* – окончания их на органе (сердце)

нерву из нервного центра в рабочий орган, проходит по двум последовательно расположенным нейронам (рис. 96). Тела первых нейронов лежат в центральной нервной системе, а тела вторых – за ее пределами в нервном узле. По вегетативным нервам возбуждение проводится во много раз медленнее, чем по другим нервам. Деятельность вегетативной нервной системы не подчинена воле человека. Вегетативная нервная система состоит из двух частей: симпатической и парасимпатической.

Симпатическая часть вегетативной нервной системы начинается в спинном мозге, где находятся тела первых нейронов. Их отростки заканчиваются в нервных узлах двух цепочек, лежащих по обеим сторонам позвоночника. Внутри этих узлов расположены тела вторых нейронов, отростки которых идут к рабочим органам (гладкие мышцы внутренних органов, выводные протоки желез, стенки сосудов, кожа и др.).

Парасимпатическая часть вегетативной нервной системы начинается в продолговатом мозге и крестцовом отделе спинного мозга, где находятся тела первых нейронов. Отростки нейронов, лежащих в продолговатом мозге, направляются в составе блуждающего нерва (X пара

черепно-мозговых нервов) в парасимпатические узлы, где сосредоточены тела вторых нейронов, в отличие от симпатических узлов расположенные около органов или непосредственно в тканях иннервируемого органа. Они иннервируют сердце, легкие, пищевод, желудок, тонкий и большую часть толстого кишечника, печень, поджелудочную железу и др.

Все внутренние органы имеют двойную иннервацию: симпатическую и парасимпатическую. Эти две части вегетативной нервной системы обычно оказывают противоположное влияние на физиологические функции. Так, возбуждение симпатической части вегетативной нервной системы вызывает расширение зрачка, учащение сердцебиений, уменьшение теплоотдачи и т. д. Раздражение парасимпатической части вегетативной нервной системы, наоборот, обусловливает сужение зрачка, замедление сердцебиений, увеличение теплоотдачи и т. д. В живом организме согласованная деятельность обоих отделов вегетативной нервной системы обеспечивает тонкую регуляцию работы внутренних органов и приспособление ее к потребностям организма в меняющихся условиях среды.

§ 11. АНАЛИЗАТОРЫ. ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Жизнь человека неразрывно связана с внешней средой. Огромный поток информации об окружающем мире он получает благодаря воздействию различных раздражителей на чувствительные окончания – рецепторы, находящиеся как в специальных органах чувств (глаз, ухо), так и во всех других органах (кожа, мышцы, внутренние органы и др.). В ходе эволюции у человека возникли специализированные рецепторы, воспринимающие определенный вид раздражителей (световых, звуковых, температурных и др.). Возбуждение от рецепторов поступает в кору головного мозга. В соответствующих зонах коры завершается начавшееся в рецепторах различение раздражений и возникают зрительные, звуковые и другие ощущения. Так человек воспринимает существующие независимо от него предметы и явления внешнего мира, познает их.

Системы чувствительных нервных образований, воспринимающие и анализирующие внешние и внутренние раздражения, И. П. Павлов назвал *анализаторами*. В состав анализатора входят: воспринимающий раздражение

аппарат – рецептор – периферическая часть анализатора, чувствительные нервы, передающие возбуждение от рецептора в центральную нервную систему, – проводниковая часть анализатора и определенная зона коры больших полушарий головного мозга, где нервное возбуждение воспринимается и анализируется, – центральная часть анализатора. Так, в зрительном анализаторе различают: периферический отдел – глаз, в сетчатке которого воспринимаются световые раздражения, проводящий отдел – зрительный нерв, передающий возбуждение в головной мозг, центральный отдел – участок коры головного мозга, находящийся в затылочной доле полушария, где происходит высший анализ и синтез зрительных раздражений. Все части анализатора взаимосвязаны и действуют как единое целое, поэтому нарушение одной из его частей приводит к утрате способности различать те или иные раздражения.

Органы чувств, или *рецепторы*, – это периферические отделы анализаторов. Рецепторы делят на внутренние и наружные. Внутренние рецепторы, находящиеся внутри организма, сигнализируют о процессах, которые происходят во внутренних органах (сердце, желудок, кишечник, кровеносные сосуды и т. д.). Внешние рецепторы расположены на поверхности кожи и воспринимают раздражение из внешней среды. Таковы органы зрения, слуха, обоняния, вкуса, кожно-мышечного чувства и равновесия. Все шесть органов чувств обеспечивают человека многообразной информацией об окружающем объективном мире, которая отражается в его сознании в виде субъективных образов – ощущений, восприятий и представлений памяти. По показаниям органов чувств, поступающим в виде сигналов в головной мозг, человек ориентируется в окружающей обстановке и приспосабливается к ее изменениям.

Орган зрения. Наибольшее количество информации (до 90%) о внешнем мире человек получает с помощью органа зрения. Глаз, или глазное яблоко, представляет собой шаровидное тело, располагающееся в глазнице и соединенное с ее стенками глазодвигательными мышцами. Согласованное действие этих мышц обеспечивает одновременный поворот глаз в том или ином направлении. Глазное яблоко сверху и снизу защищено веками, по свободному краю которых растут ресницы. Расположенная у наружного угла глаза *слезная железа* выделяет слезу, которая облегчает движения век, смачивает по-

верхность глазного яблока и смывает с нее пылевые частицы. Стекающая по передней поверхности глаза слеза собирается в его внутреннем углу, откуда по слезному каналу попадает в носовую полость.

Стенки глазного яблока образованы тремя оболочками: наружной – фиброзной, средней – сосудистой и внутренней – сетчатой, или сетчаткой (рис. 97). *Фиброзная оболочка* в заднем, бо́льшем своем отделе образует плотную *белочную оболочку*, или *склеру*, которая придает глазному яблоку определенную форму, а в переднем отделе – прозрачную *роговицу*. Изнутри к белочной оболочке плотно прилегает тонкая и нежная *сосудистая оболочка* с густой сетью тончайших артериальных и венозных сосудов и кровеносных капилляров. Ее внутренняя поверхность покрыта клетками, содержащими черный пигмент и поглощающими лучи света. В передней части глаза позади роговицы сосудистая оболочка переходит в *радужную оболочку*, или *радужку*. От количества содержащегося в ней пигмента зависит цвет глаз. Между роговицей и радужной оболочкой имеется заполненное водянистой влагой пространство – *передняя камера глаза*. В центре радужки есть небольшое отверстие – *зрачок*, который, рефлекторно расширяясь или суживаясь, пропускает внутрь глаза бо́льшее или меньшее количество световых лучей. Позади радужки находится прозрачный и эластичный *хрусталик* – двояковыпуклая линза диаметром 10 мм. Кривизна хрусталика регулируется при помощи окружающей его ресничной мышцы. Между радужкой и хрусталиком расположена *задняя камера глаза*, заполненная водянистой влагой. Лежащее за хрусталиком *стекловидное тело* заполняет почти всю внутреннюю полость глазного яблока.

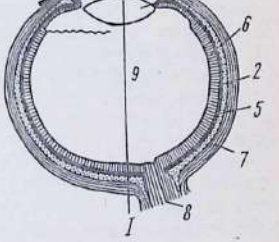


Рис. 97. Схема строения глаза человека:
1 – роговица, *2* – сосудистая оболочка, *3* – радужка, *4* – хрусталик, *5* – пигментная оболочка, *6* – сетчатка, *7* – белочная оболочка, *8* – зрительный нерв, *9* – стекловидное тело

Самая внутренняя из трех оболочек — *сетчатая*, или *сетчатка*, имеет очень сложное строение. В ней находятся световоспринимающие клетки — *палочки* и *колбочки*, выполняющие роль зрительных рецепторов. Палочки ответственны за восприятие света, а колбочки — за цветовосприятие. При раздражении световыми лучами в этих клетках возникает возбуждение, которое через зрительный нерв проводится в зрительные центры, расположенные в затылочной доле коры больших полушарий. Участок сетчатки, из которого выходит зрительный нерв, лишен палочек и колбочек и поэтому не способен к восприятию света. Его называют *слепым пятном*. Почти рядом с ним находится *желтое пятно*, образованное скоплением колбочек,— место наилучшего видения.

В состав оптической, или преломляющей, системы глаза входят: роговица, водянистая влага, хрусталик и стекловидное тело. У людей с нормальным зрением лучи света, проходящие через каждую из этих сред, преломляются и затем попадают на сетчатку, где образуют уменьшенное и перевернутое изображение видимых глазом предметов. Из всех этих прозрачных сред только хрусталик способен активно изменять свою кривизну, увеличивая ее при рассматривании близких предметов и уменьшая при взгляде на далекие объекты. С изменением формы хрусталика меняется угол проходящих через него лучей, что позволяет получать на сетчатке четкое изображение объектов, находящихся на разных расстояниях от глаза. Такая способность глаза к четкому видению разноудаленных предметов называется *аккомодацией*. Если при прохождении через прозрачные среды лучи преломляются слишком сильно, они фокусируются впереди сетчатки, в результате чего у человека возникает *близорукость*. У таких людей глазное яблоко либо удлинено, либо увеличена кривизна хрусталика. Слабое преломление этих сред приводит к фокусировке лучей позади сетчатки, что вызывает *дальнозоркость*. Она возникает из-за укороченности глазного яблока или уплощения хрусталика. Правильно подобранные очки позволяют исправить эти недостатки зрения.

Для предупреждения нарушений зрения необходимо соблюдать ряд гигиенических правил. Во время чтения, письма и другой работы с мелкими предметами расстояние от предмета до глаз должно составлять 30—35 см, так как при уменьшении этого расстояния хрусталик будет длительное время находиться в выпуклом состоянии,

что может привести к развитию близорукости. Рабочее место должно быть хорошо освещено. Свет на него должен падать слева. Нельзя читать лежа или в быстро движущемся транспорте. Неустойчивое положение книги в этих случаях вызывает постоянное изменение кривизны хрусталика, что приводит к ослаблению ресничной мышцы, а соответственно и к нарушению зрения. Следует помнить, что курение оказывает вредное влияние на зрение человека. Табачный дым раздражает глаза, отчего они начинают слезиться, веки краснеют. Содержащийся в табаке ядовитый никотин может вызвать тяжелое поражение зрительного нерва.

Орган слуха. Посредством этого органа человек воспринимает и анализирует огромное многообразие звуков окружающего мира и овладевает способностью говорить. У человека и млекопитающих животных орган слуха состоит из трех отделов: наружного, среднего и внутреннего уха (рис. 98).

Наружное ухо образовано ушной раковиной, улавливающей звуковые колебания, и наружным слуховым проходом, по которому звуковые волны достигают барабанной перепонки, вызывая ее колебательные движения. Среднее ухо располагается за барабанной перепонкой, внутри височной кости. Оно представлено барабанной полостью, соединенной с носоглоткой слухо-

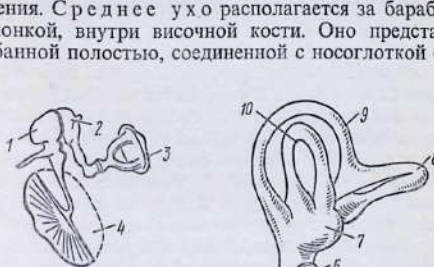


Рис. 98. Детали строения уха человека. *А* – слуховые косточки в среднем ухе; *Б* – общий вид внутреннего уха: *1* – молоточек, *2* – наковальня, *3* – стремечко, *4* – барабанная перепонка, *5* – улитка, *6* – круглый мешочек, *7* – овальный мешочек, *8–10* – полукружные каналы

вой, или евстахиевой, трубой, через которую уравновешивается давление воздуха в полости среднего уха с атмосферным давлением. В полости среднего уха находятся три слуховые косточки – *молоточек, наковальня* и *стремечко*, подвижно соединенные между собой суставами. Молоточек срастается своей рукояткой с барабанной перепонкой. Вибрация барабанной перепонки передается молоточку, затем наковальне и стремечку, которое своим основанием прикрывает овальное окно на внутренней стенке барабанной полости, отделяющей среднее ухо от внутреннего. В этой стенке имеется второе окно – круглое, затянутое тонкой перепонкой.

Внутреннее ухо представляет собой сложную систему полостей и каналов, называемую лабиринтом. В нем различают слуховую часть – улитку и орган равновесия. *Улитка* – тонкостенная костная трубка, закрученная в спираль. Ее полость разделена на три самостоятельных канала спиральным костным выступом и перепончатой перегородкой – *основной мембраной*. Все каналы заполнены жидкостью. Основная мембрана состоит из соединительной ткани, включающей примерно 24 тыс. тонких волокон. На этих волокнах основной мембраны располагается рецепторный аппарат слухового анализатора – *кортиев орган*, содержащий волосковые клетки – слуховые нервные рецепторы.

От толчков стремечка, упирающегося в овальное окно, начинает колебаться жидкость, заполняющая каналы, что вызывает вибрацию эластических волокон основной мембраны. При этом звуки высокого тона вызывают колебания коротких волоконец, расположенных у основания улитки, а звуки низкого тона – колебания длинных волоконец, находящихся у ее вершины. Эти колебания раздражают соответствующие волосковые клетки – слуховые рецепторы, в которых энергия звуковых колебаний преобразуется в нервные импульсы. По нервным волокнам слухового нерва импульсы поступают в слуховые центры головного мозга. Высший слуховой центр находится в височной доле коры больших полушарий. Здесь происходит окончательный анализ и синтез звуковых сигналов, начавшийся еще в кортиевом органе. Ухо человека способно воспринимать звуки частотой от 20 до 20 000 Гц.

Правилами гигиены слуха предусматривается содержание в чистоте ушных раковин и наружных слуховых проходов. При скоплении в ушах серы необходимо обра-

щаться к врачу. Нельзя пользоваться для очистки слухового прохода твердыми предметами. Вредное действие на орган слуха оказывают сильные, длительно действующие шумы.

Взаимосвязь между нервными центрами коры больших полушарий, обеспечивающая анализ и синтез восприятий органов зрения, слуха, равновесия, мышечного и кожного чувства, обоняния и вкуса, позволяет человеку правильно реагировать на любые изменения условий окружающей среды.

§ 12. ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Высшая нервная деятельность – это деятельность коры больших полушарий головного мозга и ближайших к ней подкорковых образований, обеспечивающая наиболее совершенное приспособление высокоорганизованных животных и человека к окружающей среде.

Теоретической предпосылкой учения о высшей нервной деятельности послужили работы русского физиолога И. М. Сеченова, в которых впервые была высказана мысль о связи сознания и мышления человека с рефлекторной деятельностью его головного мозга. Основоположником современного учения о высшей нервной деятельности по праву считается знаменитый физиолог И. П. Павлов, который своим открытием условных рефлексов развил и экспериментально доказал справедливость этого положения. И. П. Павлов установил, что рефлексы бывают безусловные и условные.

Безусловные рефлексы – это рефлексы врожденные и передающиеся по наследству. Наиболее сложные из них называют *инстинктами*. Безусловные рефлексы отличаются большим постоянством. К числу таких рефлексов относятся сосательный, глотательный, зрачковый и различные оборонительные рефлексы (кашель, чихание и др.). Они образуются в ответ на определенные раздражители. Так, рефлекс слюноотделения возникает при раздражении пищей вкусовых сосочков языка. Возникшее возбуждение передается по чувствительным нервам в продолговатый мозг, где находится центр слюноотделения, откуда оно по двигательным нервам проводится к слюнным железам, вызывая их секрецию. Нервные центры безусловных рефлексов лежат в разных отделах головного и спинного мозга. На основе безусловных

рефлексов осуществляются регуляция и согласование деятельности разных органов и их систем, поддерживается само существование организма. Эти рефлексы обеспечивают приспособление организма лишь к тем изменениям среды, с которыми постоянно сталкивались в процессе эволюции многие поколения данного вида. На базе безусловных рефлексов возникают условные рефлексы.

Условные рефлексы не являются врожденными, а образуются в процессе жизнедеятельности организма. Они строго индивидуальны и непостоянны, так как в зависимости от условий среды легко возникают и легко исчезают. Условные рефлексы образуются в результате сочетания безусловных рефлексов с условными раздражителями. Так, если раздражителем при безусловном рефлексе слюноотделения служит непосредственное соприкосновение пищи со вкусовыми сосочками языка, то условный рефлекс слюноотделения образуется на вид, запах пищи и на многие другие раздражители, действие которых ранее совпадало по времени с приемом пищи. Опыты И. П. Павлова показали, что на основе уже образовавшихся условных рефлексов могут возникать новые условные рефлексы. Рефлекторная дуга условного рефлекса замыкается в коре больших полушарий головного мозга и носит временный характер. В отличие от рефлекторной дуги безусловного рефлекса она значительно усложнена и включает рецепторы, воспринимающие условное раздражение, чувствительный нерв, передающий возбуждение в головной мозг, участок коры, который воспринимает раздражение, второй участок коры, связанный с центром безусловного рефлекса, двигательный нерв и рабочий орган.

В процессе жизнедеятельности организма различные условные рефлексы возникают путем установления новых временных связей между различными участками коры больших полушарий. Образование условных рефлексов позволяет вырабатывать целесообразные реакции организма на внешние раздражения, что имеет большое значение для его приспособления к постоянно меняющимся условиям окружающей среды. В случае отсутствия способности к образованию условных рефлексов (например, в результате удаления коры больших полушарий) животные не могут самостоятельно существовать, так как не способны добывать себе пищу, спасаться от врагов и т. д. На выработке условных рефлексов основа-

на также дрессировка животных, при которой тот или иной условный рефлекс образуется в результате сочетания с безусловным (дача лакомства и др.).

При изменении условий существования в организме образуются новые условные рефлексы, а выработанные ранее рефлексы затухают или исчезают благодаря процессу торможения. И. П. Павлов опытным путем установил, что существуют два вида торможения условных рефлексов – внешнее и внутреннее. *Внешнее торможение* у организма происходит в случае образования в коре больших полушарий очага возбуждения под действием сильного раздражения, не связанного с данным условным рефлексом. *Внутреннее торможение* условного рефлекса развивается в случае многократного неподкрепления условного раздражителя безусловным. Благодаря внутреннему торможению в центральной нервной системе обеспечивается угасание биологически нецелесообразных для животных реакций. Образование новых условных рефлексов и исчезновение старых позволяет организму менять свое поведение, всякий раз приспосабливая его к изменившимся условиям окружающей среды. Учение И. П. Павлова об условных рефлексах позволило объяснить ранее непонятную целесообразность поведения животных.

Особенно сложные формы поведения свойственны человеку. Так же, как у животных, они связаны с образованием условных рефлексов и их торможением. Однако если животные реагируют только на непосредственные раздражители внешней среды (свет, тепло, холод, запахи и т. д.), то раздражителем для большинства условных рефлексов человека служит слово, отражающее понятия о предметах и явлениях. На основе образования условных рефлексов, в которых раздражителем является слово, базируются обучение и воспитание человека, выработка у него трудовых навыков и привычек. Опираясь на речевую функцию, И. П. Павлов разработал учение о *первой* и *второй сигнальных системах*. Первой сигнальной системой он назвал деятельность коры головного мозга, которая связана с восприятием через рецепторы непосредственных раздражителей (сигналов) внешней среды. Эта система свойственна как человеку, так и животным. Вторая сигнальная система, связанная с функцией речи, со словом, слышимым или видимым, есть только у человека. Для человека слова – это сигналы сигналов первой системы. Слово, речь воспринимаются

только человеком и лежат в основе его способности к обобщению понятий и представлений, к *отвлеченному логическому мышлению*.

Головной мозг и его кора — материальная основа человеческого мышления. Благодаря мышлению человек открывает закономерные связи между явлениями природы, что позволяет ему рационально использовать ее ресурсы.

Учение И. П. Павлова о второй сигнальной системе составляет основу понимания сущности мышления, психической деятельности человека. Согласно учению И. П. Павлова в основе психической деятельности человека лежат физиологические процессы, происходящие в головном мозге.

Гигиена нервной системы. Деятельность организма человека в значительной степени определяется состоянием его нервной системы. Ее переутомление вызывает нарушение жизненно важных функций организма и может привести к потере работоспособности.

Чередование умственного труда с физическим, соблюдение режима дня и активный отдых предотвращают переутомление центральной нервной системы человека. Важным защитным приспособлением организма от переутомления нервной системы и истощения нервных клеток служит *сон*. Сон представляет собой нормальную физиологическую функцию организма. Продолжительность сна взрослого человека — 7—8 ч в сутки. Как показали опыты И. П. Павлова, торможение во время сна охватывает кору больших полушарий и некоторые другие отделы головного мозга, тем самым обеспечивая наиболее полный отдых центральной нервной системы. Глубина сна связана с силой тормозного процесса в коре. В некоторых случаях во время сна в коре могут оставаться отдельные очаги возбуждения. Так, мать крепко спит, не просыпаясь от громких звуков, но ее будят малейшие шорохи, вызываемые ребенком.

Алкоголь и никотин — ядовитые вещества, поражающие нервную систему. Под влиянием опьянения у человека исчезает координация движений, нарушаются мыслительные процессы. У алкоголиков постепенно расстраивается высшая нервная деятельность, слабеют умственные способности, исчезает человеческий облик. Курение нарушает снабжение мозга кровью, у курильщиков постепенно ухудшается память, начинают дрожать руки.

§ 13. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Человеку, как и другим живым организмам, свойственно половое размножение, обеспечивающее непрерывность смены поколений на протяжении всего периода существования человечества. При половом размножении наследуются признаки как материнского, так и отцовского организма. Начало новому организму дает зигота или оплодотворенное яйцо, образующееся в результате слияния половых клеток: женской – *яйцеклетки* и мужской – *сперматозоида*. Половые клетки формируются в половых железах. Яйцеклетки образуются в женских половых железах – яичниках, а сперматозоиды – в мужских половых железах – семенниках.

Яичники – парные органы, лежащие в брюшной полости. В эмбриональный период в них закладываются первичные половые клетки, число которых к моменту рождения девочки достигает 400 тыс. В последующем лишь часть этих клеток созревает и дает начало яйцеклеткам. Яйцеклетка человека – крупная округлая неподвижная клетка, имеющая непарный (гаплоидный) набор хромосом. Выход одной (редко больше) зрелой яйцеклетки из яичника в полость тела называемый *овуляцией* и происходит в среднем раз в 28 дней. Кроме того, яичники – железы внутренней секреции. Они выделяют в кровь гормоны, влияющие на формирование женских вторичных половых признаков – отсутствие волос на лице, развитые молочные железы, высокий голос и др.

Семенники – парные органы, располагающиеся в кожном мешке – мошонке. Они продуцируют огромное число сперматозоидов – мелких подвижных клеток, состоящих из головки, шейки и хвостика. В головке сперматозоида находится ядро с гаплоидным набором хромосом. Семенники, так же как и яичники, выполняют функцию желез внутренней секреции. Под действием выделяемых ими гормонов у мужчин формируются вторичные половые признаки – борода, усы, узкий таз, низкий голос и др.

Вышедшая из яичника зрелая яйцеклетка попадает затем в яйцевод. Здесь она оплодотворяется, т. е. сливается со сперматозоидом. Образовавшаяся диплоидная зигота сразу же начинает делиться, в результате чего возникает комочек, состоящий из мелких, внешне недифференцированных клеток. Такой зародыш спускается по яйцеводу в матку – толстостенный мешковидный орган, где внед-

ряется в ее богатую кровеносными сосудами слизистую оболочку. В результате продолжающегося деления клеток зародыша их число значительно увеличивается. Вскоре начинается процесс дифференцировки клеток, который приводит к образованию тканей, а затем и органов.

В процессе развития зародыша некоторые его клетки образуют вокруг него зародышевые оболочки, одна из которых своими выростами – ворсинками внедряется в стенку матки. Из этой оболочки возникает особый орган зародыша – плацента (послед), связывающая его в период внутриутробного развития с организмом матери. С телом зародыша плацента соединена пупочным канатиком, в котором проходят кровеносные сосуды. Через плаценту устанавливается тесный контакт между кровеносными системами зародыша и матери. Здесь через тонкие стенки капилляров детского и материнского организмов питательные вещества и кислород диффундируют из крови матери в кровь зародыша. Одновременно в кровь матери переходят продукты жизнедеятельности зародыша.

Продолжительность внутриутробного развития (беременности) у человека составляет девять месяцев. По окончании этого срока наступают роды. Благодаря сильным сокращениям мышечных стенок матки плод выталкивается наружу. Пупочный канатик перевязывают и перерезают. Лишение связи с материнским организмом приводит к быстрому увеличению CO_2 в крови новорожденного, что возбуждает дыхательный центр. Возбуждение проводится к дыхательным мышцам, сокращение которых обусловливает первый вдох. После этого новорожденный начинает самостоятельно питаться – сосать молоко матери. Материнское молоко содержит полный набор веществ, необходимых для жизни и развития ребенка. По мере его развития молочное питание заменяется разнообразной пищей.

Рост и развитие человеческого организма продолжается после рождения. Особенно быстро ребенок растет в *грудной период* (до 1 года). С 6–8-месячного возраста у него начинают прорезываться молочные зубы. В *период раннего детства* (от 1 до 4 лет) уменьшаются годичные приросты размеров тела, заканчивается прорезывание молочных зубов. В *дошкольный период* (от 4 до 6 лет) продолжаются процессы роста и формирования организма: движения ребенка становятся более согласованными, быстро развиваются речь и мышление. *Школьный период*

(от 6 до 17 лет) – ведущий период в закладывании основ физического, умственного и нравственного развития человека. У школьников в возрасте 12–16 лет (*подростковый период*) отмечается усиленный рост тела в длину, главным образом за счет длины нижних конечностей, происходит глубокая перестройка организма, связанная с половым созреванием. В этот период особое значение приобретают трудовое воспитание, физкультура и спорт. *Юношеский период* у юношей продолжается с 17 до 21 года, а у девочек – с 16 до 20 лет. В этот период в основном заканчиваются процессы роста и формирования организма, он достигает предельной величины, наступает половая зрелость. В *зрелом возрасте* (примерно с 21 до 55–60 лет) строение и функции человеческого организма относительно постоянны. В дальнейшем в органах и системах начинается закономерный процесс возрастных изменений, которые с течением времени становятся все более выраженными.

ЧАСТЬ IV

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМА И СРЕДЫ

ГЛАВА 24
ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

§ 1. ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИИ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Экология – наука о взаимодействии организмов со средой их обитания. Этот термин был предложен в 1866 г. немецким зоологом Эрнстом Геккелем (от греч. – «ойкос» – дом и «логос» – наука). Становление экологии стало возможным после победы дарвинизма, объяснившего возникновение приспособленности организмов к условиям жизни в процессе естественного отбора.

Объектами экологии являются организменный, популяционно-видовой, экосистемный и биосферный уровни организации жизни.

Изучение экологических закономерностей необходимо как для понимания природных процессов, так и для рационального использования естественных ресурсов и решения хозяйственных задач. Современная экология изучает механизмы преобразования популяций в связи с влиянием среды обитания, распределение растений и животных на земном шаре в зависимости от климата, формирование биоценозов под влиянием взаимоотношений организмов между собой и с окружающей средой. Таким образом, экология тесно связана с такими биологическими дисциплинами, как эволюционное учение, фито- и зоогеография, геоботаника (наука о растительных сообществах), систематика и морфология.

Прикладное значение экологии трудно переоценить. В ближайшее десятилетие предстоит решить такие жизненно важные экологические проблемы, как обеспечение потребностей в воде и пище в условиях возрастающей

численности населения Земли. «Повышение урожайности полей, сенокосов, пастбищ – это в первую очередь грандиозные экологические проблемы», – писал акад. В. Л. Комаров. Не зная экологических свойств растений и животных, не изучив, как в природе образуется комплекс растений и животных, дающих при данных климатических и почвенных условиях максимум органического вещества, иначе «максимальный урожай», человек не может создать такие условия, в которых они развивались бы наиболее успешно. Применяя разные агротехнические приемы – вспашку, осушение, орошение, внесение удобрений, агроном направленно изменяет среду обитания растений, стремясь создать такие экологические условия, в которых возделывание растений было бы наиболее эффективным.

Одна из важнейших задач экологии – разработка биологических мер борьбы с сорняками и вредителями (насекомые, грызуны). Цель биологической борьбы – не истребление нежелательного вида, а снижение его численности. Это может быть достигнуто, например, размножением насекомых-фитофагов для борьбы с сорняками (жука амброзиевого листоеда для борьбы с амброзией в Краснодарском крае; кактусовой огневки для борьбы с зарослями опунции в Австралии) или разведением хищных насекомых для снижения численности насекомых-вредителей (австралийской божьей коровки для борьбы с апельсиновым червецом, наездника бракониды для уничтожения личинок маслинной мухи). В СССР специально разводят, а затем выпускают на поля мелких перепончатокрылых – наездников трихограмм, личинки которых развиваются как паразиты в яйцах озимой совки – опасного вредителя полевых культур. В настоящее время биологическим методам борьбы уделяется особое внимание в связи со снижением эффективности инсектицидов и гербицидов и выявлением отрицательных сторон их применения (накопление в цепях питания, загрязнение природной среды, гибель полезных насекомых, птиц, рептилий; распространение на месте уничтоженных васильков сорных злаков: овсюга и свинороя и др.).

Экология представляет собой научную основу охраны окружающей среды; эта охрана базируется на понимании особенностей конкретных экосистем и всей биосферы.

Экологические факторы. Среда обитания – сложнейший комплекс условий, многообразно воздействующих на организм. *Элементы среды, прямо или косвенно влияю-*

щие на форму и функции организма, называются экологическими факторами. По происхождению и характеру воздействия различают факторы абиотические, биотические и антропогенные[1]. Абиотические факторы – факторы неорганической (неживой) природы; биотические – факторы, связанные с прямым или косвенным воздействием живых организмов; антропогенные – обусловленные деятельностью человека.

Воздействие экологического фактора зависит от его интенсивности. Для каждого организма (популяции, вида) существует оптимальное значение фактора; уменьшение или увеличение его интенсивности угнетает жизнедеятельность (рис. 99). Оптимальное значение фактора неодинаково для каждого из видов. Виды могут быть теплолюбивыми и холодовыносливыми (слон и белый медведь), влаголюбивыми или засуховыносливыми (ель и саксаул). Максимальное и минимальное значения фактора, при которых еще возможна жизнедеятельность, называют *пределами выносливости.* Одни виды выдерживают значительные отклонения от оптимального значения фактора, т. е. обладают широким диапазоном выносливости, другие – узким. Сосна растет и на сухих песках, и на болоте, где стоит вода, а кувшинка гибнет, как только стебель ее окажется вне воды.

Приспособленность к отдельным экологическим факторам относительно независима. Пределы выносливости по отношению к одному из факторов могут быть широкими, а по отношению к другому – узкими. Способность выносить вариации экологических факторов зависит от этапа онтогенеза (личинки краба не могут развиваться в пресной воде, тогда как взрослые особи могут заходить в реки далеко вверх по течению) и действия других факторов (засуха резко ограничивает рост и развитие растений даже на очень богатых почвах).

Из многих факторов, влияющих на тот или иной процесс, ограничивающим становится тот, интенсивность которого находится ниже или выше критического уровня. Такой фактор, напряженность которого приближается к пределу выносливости или превосходит его, получил название *лимитирующего* (ограничивающего) или *фактора-минимума.* Ограничительное действие лимитирующего фактора проявляется и при благоприятном уровне

[1] О роли антропогенного фактора см. § 3 гл. 23.

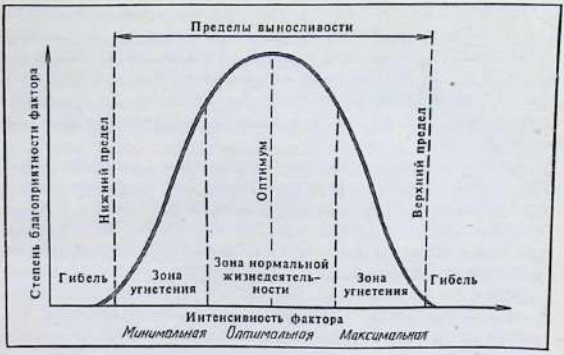


Рис. 99. Схема действия экологического фактора

остальных факторов среды. Например, при недостатке бора в почве рост растений прекращается, даже если другие элементы имеются в необходимом количестве. Ручьевая форель гибнет при содержании в воде кислорода менее 1,6 мг/л и т. д. Сочетание условий среды, обеспечивающее наиболее успешный рост, развитие и размножение каждого организма (популяции, вида и т. д. называют *биологическим оптимумом*. Изучение взаимодействия экологических факторов и выявление биологического оптимума имеет большое практическое значение. Обеспечивая оптимальные условия содержания скота и выращивания сельскохозяйственных культур, можно повысить их продуктивность.

Адаптивные (приспособительные) реакции организма на влияние среды вырабатываются в процессе естественного отбора и обеспечивают выживание видов.

§ 2. АБИОТИЧЕСКИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

К абиотическим факторам относятся элементы неживой природы – свет, температура, влажность и другие компоненты климата, рельеф, а также состав водной, воздушной и почвенной среды. Важнейшая особенность климатических факторов – изменчивость их во времени и в связи с географической зональностью.

Температура – одно из важнейших условий роста и развития организмов. Суммы температур в разных местах неодинаковы, и это в целом определяет распределение растений и животных на земном шаре: от арктических и антарктических пустынь на полюсах до тропических лесов с их огромным видовым разнообразием на экваторе.

Температурные пределы жизни очень широки: рост некоторых цианей, встречающихся на ледниках, продолжается до –34 °С, а отдельные виды бактерий и цианей успешно живут и размножаются в горячих источниках при температуре около 80 °С. Однако для большинства организмов оптимальные температурные пределы лежат в сравнительно узком диапазоне 15–30 °С. В жизни растений и животных температура играет важную роль прежде всего потому, что от нее зависят уровень и интенсивность биохимических и физиологических процессов (обмен веществ, фотосинтез), а вслед за ними – поведенческих реакций, процесса размножения. Каждый вид имеет свой экологический оптимум, чрезмерное отклонение от которого подавляет процессы жизнедеятельности.

Различают *организмы пойкилотермные* – с непостоянной температурой тела и *гомойотермные* – с постоянной.

У пойкилотермных организмов – растений, беспозвоночных, рыб, амфибий и земноводных – температура тела определяется температурой окружающей среды, и от нее непосредственно зависят процессы их жизнедеятельности. Например, у растений температура в значительной степени обусловливает прорастание семян, фотосинтез, дыхание, рост и другие процессы. Требования их к теплу различны. Некоторые тропические растения (шоколадное дерево, кофе, огурец и др.) страдают от холода при 2 или 5 °С, а лиственница, образующая леса около г. Верхоянска, выдерживает средние температуры января –50–70 °С. Многие злаки (в том числе озимые хлеба), анютины глазки, мокрица и другие растения, захваченные морозами в период вегетации, зимуют и весной продолжают нормальное развитие. Некоторые насекомые переносят понижения температуры до –20, –45 °С. *Холодостойкость* – способность выносить низкие отрицательные температуры – обусловлена свойствами цитоплазмы и у разных видов различается. Состояние зимнего покоя повышает холодостойкость растений и пойкилотермных животных. К этому состоянию организмы переходят постепенно и на определенной для

каждого вида стадии развития: однолетние цветковые – на стадии семян; насекомые – на стадии яйца (непарный шелкопряд), куколки (бабочка капустница) и взрослой особи (малярийный комар). У зимующих стадий снижается уровень обмена, ослабляется дыхание, уменьшается обводненность цитоплазмы, накапливаются запасные вещества и глицерин. Временное обратимое состояние организма, при котором жизненные процессы (обмен веществ и др.) настолько замедленны, что отсутствуют все видимые проявления жизни, называется *анабиозом*.

В жаркое время года действуют физиологические механизмы, защищающие пойкилотермные организмы от перегрева: у растений – транспирация через устьица, у животных – испарение воды через дыхательную систему и кожные покровы. Животным избежать перегрева помогает приспособительное поведение – активность в определенное время суток, уход в норы, выбор местообитаний с благоприятным микроклиматом.

Гомойотермные (теплокровные) животные – птицы и млекопитающие – способны поддерживать постоянную температуру тела практически независимо от окружающей среды. Такие ароморфозы, как четырехкамерное сердце и одна дуга аорты, перьевой или волосяной покровы, хорошо развитая высшая нервная деятельность, позволяют этим животным сохранять активность при очень резких перепадах температур и осваивать почти все местообитания. Регуляция температуры тела обеспечивается интенсивностью дыхания и потоотделения. Зимняя спячка млекопитающих в отличие от состояния покоя у пойкилотермных организмов – приспособление не столько к перенесению низких температур, сколько к зимней бескормице. Линька животных как адаптация направлена на поддержание оптимального теплового баланса в разные по температурным условиям сезоны.

Свет. Солнечная радиация обусловливает саму жизнь на Земле. Значение света определяется прежде всего его ролью в процессе фотосинтеза – создании растительной биомассы, от использования и трансформации которой зависит жизнь всех гетеротрофных организмов Земли. Экологически значимы интенсивность света, его спектральный состав, продолжительность воздействия, а также суточная и сезонная периодичность.

По требовательности к интенсивности света различают *световые*, *теневые* и *теневыносливые* растения. *Све-*

товые растения нормально развиваются только при полном освещении и плохо переносят даже незначительное затенение. Они широко распространены в сухих степях и пустынях, где растительный покров изрежен и растения не затеняют друг друга. В лесной зоне их мало: мать-и-мачеха, молодило и некоторые другие растения безлесных склонов. К световым растениям принадлежат и хлебные злаки. Поэтому густота посева для них строго определена агротехническими правилами. *Теневыносливые растения* лучше растут на полном свету, однако способны выносить и затенение. К ним принадлежат основные лесообразующие породы. По возрастанию теневыносливости они образуют следующий ряд: лиственница, береза, осина, сосна, дуб, ель, бук. Минимальная освещенность для лиственницы – $^1/_6$ полного дневного света, для бука – $^1/_{60}$. *Теневые растения* не переносят полного освещения и нормально развиваются только в условиях затенения при рассеянном свете. Это лесные папоротники, мхи, кислица. В строении растений четко выявляется формообразующее действие света. В условиях затенения удлиняются междоузлия побегов, слабо развивается столбчатая ассимилирующая ткань листа, меньше образуется хлорофилла, недоразвиваются механические ткани. Под действием света образуется листовая мозаика (вяз, плющ, виноград).

Спектральный состав света также небезразличен для организмов. Большинство животных его различает, т. е. обладает цветовым зрением. Развитие цветового зрения обеспечило появление приспособительной окраски, узнавание особей вида и другие адаптации. Для растений наиболее важна видимая часть спектра (длина волн 0,4–0,75 мкм). Она несет около 45% лучистой энергии, достигающей Земли. Хлорофилл особенно активно поглощает оранжево-красные (0,6–0,7 мкм) и сине-фиолетовые (0,4–0,5 мкм) лучи. Под водой, задерживающей часть красных лучей, фотосинтез идет с участием дополнительных пигментов (у бурых, красных водорослей). 1 м^2 зеленых листьев в процессе фотосинтеза создает около 1 г органического вещества в час. Растительность Земли использует для фотосинтеза 0,2–0,6, но не более 1% солнечной радиации.

Коротковолновая ультрафиолетовая радиация Солнца (длина волн менее 0,29 мкм) губительна для всего живого. Жизнь на Земле возможна лишь потому, что она задерживается озоновым слоем атмосферы на высоте

10–50 км. До поверхности Земли доходит лишь незначительная часть более длинных (более 0,3 мкм) ультрафиолетовых лучей (УФ). Они обладают высокой химической активностью (способствуют синтезу в организмах животных витамина D, образованию пигментов сетчатки глаза, кожи и др.). Насекомые используют УФ-лучи для ориентации на местности в облачную погоду.

Инфракрасные лучи несут около 45% лучистой энергии, достигающей Земли. Это тепловые лучи, которые повышают температуру природной среды и самих организмов.

Огромное влияние на рост, развитие, регуляцию активности живых организмов оказывает изменение длины дня в течение года. У животных оно воспринимается рецепторами (органы зрения и др.), возбуждение которых активирует ферменты, обеспечивающие физиологические и поведенческие реакции. Реакция организма на продолжительность дня, выражающаяся в изменении процессов роста и развития, получила название *фотопериодизма*.

Фотопериодизм – общее важное приспособление, регулирующее сезонные изменения у самых разных организмов. В процессе эволюции они выработали характерные годичные циклы с определенной последовательностью и длительностью периодов роста, размножения, подготовки к зиме, т. е. определенный биологический ритм. Совпадение периодов жизненного цикла с соответствующим временем года (*сезонный ритм*) носит приспособительный характер и имеет огромное значение для существования вида. Сезонные ритмы жизни обеспечивают использование растениями и животными наиболее благоприятных условий для роста и развития. Роль пускового механизма сезонного ритма – от весеннего пробуждения до зимнего покоя – играет фотопериодизм. Изменения длины дня связаны с годовым ходом температур и предшествуют их изменениям (длинные дни весной – теплу, короткие осенние – холоду). Длина дня – явление высокостабильное, с астрономической точностью предвещающее смену температур и других экологических условий. Это и обусловило возникновение и значение фотопериодических реакций.

У растений фотопериодизм служит тем механизмом, который регулирует физиологические процессы, приводящие к росту и цветению растений весной, сбрасыванию ими листвы и обезвоживанию клеток осенью. У растений нашей флоры удлинение дня ведет к образованию цвет-

ков. Это *длиннодневные растения*, их цветение наступает при продолжительности светлого периода суток 12 ч и более. К ним относятся и культурные растения: рожь, овес, большинство сортов пшеницы, ячмень, картофель, лен. Растения преимущественно тропического происхождения переходят к цветению, когда день становится коротким (менее 12 ч). Это *короткодневные растения*: соя, просо, кукуруза, конопля, георгины, зацветающие лишь в конце лета или осенью.

У животных фотопериодические реакции определяют размножение, линьку, поведенческие реакции, миграции, накопление жира и наступление периода покоя. Например, у птиц увеличение длины дня стимулирует развитие половых желез и гнездового инстинкта, а своевременная кладка яиц обеспечивает завершение развития птенцов до начала осенних перелетов. К этому времени заканчивается и смена оперения (линька). У млекопитающих развитие пышного меха и накопление жира в осенний период обеспечивает благополучную зимовку. Выяснение роли фотопериодизма позволяет человеку регулировать процессы роста и развития растений и животных. Эти данные используются для круглогодичного выращивания при искусственном освещении овощей и цветов, для повышения яйценоскости кур и т. д.

Реакция организмов на продолжительность дня и ночи показывает, что они способны ориентироваться во времени, т. е. обладают «биологическими часами». Эти реакции установлены у всех эукариот – одноклеточных и высокоорганизованных многоклеточных.

У животных и человека *суточная ритмичность* проявляется в ходе физиологических процессов: интенсивности обмена веществ, частоте дыхания, сердцебиения и деления клеток. Дневные (жаворонок, корова, курица) и ночные (летучая мышь, сова, филин) животные и птицы резко отличаются поведенческими реакциями. У человека выявлено более ста физиологических процессов, связанных с биологическими ритмами. Исследование биоритмов имеет большое значение для разработки мер, облегчающих приспособление человека к новым условиям при дальних перелетах, переселении в районы Крайнего Севера, Дальнего Востока и др.

Примером суточной ритмичности у растений является определенное время открывания и закрывания цветков: у портулака и хлопчатника они открываются рано утром, а у дремы и душистого табака – в сумерки.

Влажность. Вода необходима для жизни всех организмов. Ее содержание в теле растений колеблется от 40–50% в стволе дерева до 98% в клетках водорослей; у животных – от 35% у пустынной саранчи до 89% у новорожденной мыши. Все физиологические процессы протекают при участии воды. Увлажненность местообитания зависит от количества осадков, их распределения по временам года, влажности воздуха, запаса почвенной влаги и грунтовых вод. Влажность влияет на распространение растений и животных как в широком географическом масштабе – зональность (смена лесов степями, степей – пустынями), так и в пределах ограниченной территории.

Вода чаще других экологических факторов лимитирует рост и развитие растений. Неурожаи нередко связаны с засухой, когда на растения отрицательно влияет сухость воздуха, которая усиливается суховеями и жарой. К недостатку влаги растения особенно чувствительны в критические периоды роста и развития. Для хлебных злаков это период от выхода в трубку и до конца цветения.

Условия водоснабжения накладывают глубокий отпечаток на внешний облик и внутреннюю структуру организмов. *Ксерофиты* – растения, живущие в условиях недостаточного увлажнения (степи, полупустыни, пустыни). Их физиологической особенностью является способность выдерживать обезвоживание, что обусловлено химическими свойствами цитоплазмы, содержащей повышенное количество связанной воды. Внешний облик ксерофитов очень характерен: узкие жесткие листья с толстой кутикулой, восковым налетом или сильно опушенные, что делает их тусклыми, серыми. Листья могут быть и совсем редуцированы, тогда их функцию выполняет стебель (эфедра, саксаул). Такая структура позволяет снизить испарение, переносить жару, иссушающие ветры, сухие почвы. У таких полупустынных растений, как кактусы и молочаи, характер приспособлений иной. Эти сочные мясистые растения с сильно развитой водозапасающей тканью называются *суккулентами*. Суккуленты очень экономно расходуют воду, испарение у них замедленное. Число устьиц невелико, кожица с восковым налетом. Листья превращены в колючки или чешуйки. Функцию фотосинтеза выполняют зеленые сочные стебли.

У пустынных животных также выработался целый ряд приспособлений к недостатку влаги. Мелкие животные – грызуны, пресмыкающиеся, членистоногие – до-

биологической борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур.

Симбиоз — совместное существование, при котором каждый вид извлекает пользу из связи с другим. Примерами симбиоза у растений служат лишайники, микориза, клубеньковые бактерии и корни бобовых (см. гл. 15, § 2; гл. 16; гл. 17, § 3). Есть примеры симбиоза и среди животных. Так, в кишечнике термитов живут одноклеточные жгутиковые, расщепляющие древесину, которой питаются термиты. Общеизвестен симбиоз рака-отшельника и актинии.

Совместно живущие популяции организмов связаны между собой разными типами взаимоотношений, которые и выступают в качестве регуляторов численности, определяя плотность каждой популяции.

§ 4. РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО, БИОЦЕНОЗ, БИОГЕОЦЕНОЗ

На экологически однородных территориях формируются определенные совокупности растений. Входящие в их состав виды не просто совместно растут, но между ними существует взаимовлияние, осуществляемое как прямо (специфические выделения, затенение и т. д.), так и косвенно (конкуренция за пищу, влагу и свет). Эта общность видов складывается в результате борьбы за существование на основе экологических особенностей растений в конкретных условиях среды. В сходных экологических условиях эти сочетания растений повторяются. Так, на песчаных почвах обычно развиваются сосновые леса, на глинистых — еловые.

Растительным сообществом называется исторически сложившаяся устойчивая совокупность растений на однородном участке территории, характеризующаяся определенными взаимоотношениями растений как друг с другом, так и с условиями среды.

Растительное сообщество характеризуется определенным *видовым составом*. Роль видов в сообществе неравноценна. Встречающиеся в большом количестве и занимающие бóльшую площадь виды играют в сообществе ведущую роль и называются *доминантами*. Набор видов определяется в основном их экологическими особенностями и не зависит от их систематического положения. Разберем такой упрощенный пример. На каком-то участке на близком расстоянии друг от друга выросли 10 ду-

бов. Кроны их сомкнулись и создают затенение. Под их пологом могут поселиться только растения, выносящие затенение, например орешник, а еще ниже, под их пологом – теневыносливые травы. Так создается *ярусная структура* растительного сообщества: надземная (I ярус – дуб, II ярус – орешник, III ярус – травы) и не менее сложная подземная. Хотя сообщество развивается в определенных условиях среды, виды, входящие в его состав, экологически очень различны. Ведь одни растения создают для других (биотический фактор) экологические условия.

Растительное сообщество связано с обитающими в нем животными. Поедая плоды или нектар, они способствуют размножению и распространению растений. Травоядные животные влияют на состав травостоя. Чрезмерный выпас вызывает угнетение ценных в кормовом отношении растений, способствует разрастанию колючих, пахучих и груботравных видов. Животные утаптывают почву и удобряют ее, создавая тем самым новые экологические условия. Роющие животные (кроты, суслики, дождевые черви) перерывают почву, вынося на поверхность ее нижние горизонты, что также влияет на растения.

Биоценоз. Деревья и травы, образующие лес, и обитающие в нем животные – олени и кабаны, птицы, бесчисленные насекомые, а также разнообразные грибы, бактерии и водоросли, живущие в почве, – все объединены между собой круговоротом веществ и энергии, который осуществляется через пищевые и другие связи. *Растительное сообщество вместе с его обитателями образуют биоценоз.* Биоценозы имеют определенный видовой состав и характеризуются определенной биомассой – общим количеством живого органического вещества, выраженного в единицах массы. Биоценозы существуют в неразрывной связи с абиотической средой.

Биоценоз и его среда обитания (соответствующий участок земной поверхности с его атмосферой, почвой и водным режимом) *представляют собой биогеоценоз.* Границы биогеоценоза совпадают с границами растительного сообщества, являющегося его основой.

Биотические (авто- и гетеротрофные организмы) и абиотические (климат, почвы, водный режим) компоненты биогеоценоза связаны взаимодействием, осуществляющимся в процессе обмена веществ и энергии. Популяции организмов получают из среды необходимые для



Рис. 101. Упрощенная экологическая пирамида чисел

ленность, но затем устанавливается новый стабильный уровень.

Важнейший фактор, регулирующий численность, – наличие кормовых ресурсов (рис. 102). Популяция, хотя и обладает потенциальной возможностью неограниченного увеличения численности, обычно насчитывает столько особей, сколько их может прокормиться на занимаемой территории. Например: 1) годы, урожайные для хвойных, отличаются высокой численностью кедровок, белок и соболей, питающихся их семенами; 2) рост численности растительноядных насекомых при обилии пищи в дальнейшем ведет к нехватке корма, что вызывает ослабление насекомых и развитие у них вирусных, грибковых и других заболеваний. Вместе с массовым



Рис. 102. Простейший цикл саморегуляции численности популяций в биогеоценозе

развитием паразитов и хищников это приводит к снижению численности популяции насекомых.

Изучение причин динамики численности популяций биогеоценоза дает возможность предвидеть и предотвращать вспышки размножения насекомых-вредителей и правильно с ними бороться. Использование ядохимикатов для защиты растений зачастую экологически неоправданно, так как ведет к гибели не только насекомых-вредителей, но и их хищников, и паразитов. Одновременно возникают устойчивые к яду вредители (сейчас их насчитывается более 400), массовое размножение которых уже ничем не сдерживается.

§ 6. СМЕНЫ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Биогеоценозы формируются в процессе длительной эволюции, в результате приспособления организмов друг к другу, к среде обитания и преобразования этой природной среды. Ведущее значение в процессе смены биогеоценозов принадлежит растениям, хотя биогеоценоз живет и изменяется как единое целое.

Растения, поглощающие питательные вещества и влагу из почвы, изменяют ее химизм. После отмирания растения обогащают почву органическим веществом. Изменение почвы ведет к изменению растительности и, следовательно, животных – потребителей и редуцентов.

Эволюция биогеоценозов идет в сторону усложнения и увеличения устойчивости. Так, при формировании растительности на вновь обнажившейся песчаной отмели можно наблюдать, как одновидовые группировки ивы, кипрея, хвоща, где поселяются норные пауки, кузнечики, роющие осы, постепенно сменяются тополевником, а затем хвойным лесом. Происходит накопление гумуса, формирование почв. К первым поселенцам присоединяются муравьи, кобылки, жуки, появляются дождевые черви, формируется разнообразный животный мир. Таким образом, если на начальных этапах растения и животные полностью зависят только от условий внешней среды, то по мере развития биогеоценоза взаимоотношения между организмами все усложняются и их влияние на среду усиливается. Например, в лесу и освещенность, и температура, и скорость ветра, и влажность, и почвы иные, чем вне его. Под влиянием постепенного изменения среды и все большего приспособления организмов друг к другу состав и строение биогеоценоза изменяются,

тия *планктона* (микроскопических водорослей и беспозвоночных – основы большей части пищевых цепей). На дне растут прикрепленные водоросли, здесь же обитают и различные морские животные. Организмы, живущие на грунте и в грунте водоемов, образуют *бентос*.

§ 2. КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ И ПРЕВРАЩЕНИЯ ЭНЕРГИИ В БИОСФЕРЕ

На Земле ежегодно производится и разрушается 10^{12} т живого вещества из общего запаса 10^{13} т. Такой интенсивный круговорот веществ, создавший биосферу и определяющий ее устойчивость и целостность, связан с жизнедеятельностью всей биомассы планеты. В отличие от мертвой материи живое вещество способно к аккумулированию энергии, к размножению и обладает огромной скоростью реакций. Как писал В. И. Вернадский, на земле нет силы более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим последствиям, чем живые организмы, взятые в целом.

Жизнь на Земле невозможна без круговорота веществ. Аккумуляция и минерализация происходит в биогеоценозах. Основной круговорот углерода состоит в превращении CO_2 в живое вещество (фотосинтез, хемосинтез), из которого при разложении бактериями и дыхании вновь образуется CO_2. Неполное разложение живого вещества приводит к образованию гумуса (сложная смесь органических веществ, обеспечивающая плодородие почвы), торфа, угля, нефти.

Круговорот азота связан с превращением в нитраты молекулярного азота атмосферы за счет деятельности азотфиксирующих и нитрифицирующих бактерий и энергии грозовых разрядов. Нитраты усваиваются растениями. В составе их белков азот попадает к животным, а после отмирания растений и смерти животных – в почву. Здесь гнилостные бактерии разлагают органические остатки до аммиака, который затем окисляется хемосинтезирующими бактериями в азотную кислоту. Аналогично могут быть прослежены круговороты фосфора, серы и других биогенных элементов. Накопление химических элементов в живых организмах и освобождение их в результате разложения мертвых – характерная особенность биогенной миграции.

Источник энергии, от которого зависит жизнь на Земле, – Солнце. В процессе фотосинтеза солнечная энер-

гия трансформируется в химическую. В живом веществе Земли запасено $4{,}19 \cdot 10^{18}$ Дж энергии, при этом ежегодно создается и тратится $4{,}19 \cdot 10^{17}$ Дж. В конечном счете солнечная энергия обеспечивает все процессы круговорота веществ и частично консервируется в нефти, каменном угле, торфе. Так как биосфера получает энергию извне — от Солнца, ее называют открытой системой.

Все живое на Земле, включая человека, приспособлено к условиям биосферы и не может существовать вне ее.

§ 3. АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В БИОСФЕРЕ И ОХРАНА ПРИРОДЫ

Долгое время человек находился в непосредственной зависимости от окружающей природы. По мере становления человеческого общества влияние его на природу непрерывно возрастало, и в настоящее время оно представляет собой один из важнейших экологических факторов. Человек сознательно (искусственный отбор, интродукция) или бессознательно (уничтожение животных и растений, случайный перенос сорняков) изменяет флору и фауну; частично (осушение, орошение, вырубка лесов) или полностью (распашка, застройка, регулирование стока рек плотинами, открытые разработки полезных ископаемых) меняет среду обитания организмов. Коренным образом нарушая сложившиеся в природе взаимосвязи и среду, хозяйственная деятельность человека, овладевшего различными формами энергии, оказывает влияние на биосферу в целом.

Гигантский прогресс науки и техники, усиленная эксплуатация природных ресурсов и быстрый рост населения земного шара сделали проблему отношений между человеком и природой особенно актуальной. В эпоху научно-технической революции воздействие человека достигло силы и глобальности, сравнимых с природными. Загрязнение воздуха и воды, эрозия почвы, недостаточно экономное использование земель, запасов нефти, газа и угля, непоправимый ущерб, приносимый растительному и животному миру, стали реальным фактом.

Испытания атомных бомб и неправильное захоронение радиоактивных отходов приводят к повышенной радиоактивности воздуха, вод, почв. По цепям питания, в которых участвуют планктон, рыбы, рыбоядные звери и птицы, гнилостные бактерии, растения, животные, чело-

век, радиоактивность передается как в океане, так и на суше. Накопление радиоактивных веществ ведет к раковым и генетическим заболеваниям.

Увеличение концентрации CO_2 в атмосфере (за последние 100 лет на 10%) вызывает «парниковый эффект» – повышение температуры воздуха, что может привести к таянию полярных льдов, повышению уровня Мирового океана и затоплению прибрежных земель. Промышленные выбросы повышают концентрацию в атмосфере сернистого газа, что приводит к выпадению осадков с высокой концентрацией серной кислоты («кислотные дожди»), от которых гибнет растительность.

В результате эрозии при неправильной агротехнике уменьшается плодородный слой почв, 1 см которого природа создает за 100 и более лет. Растет площадь пустынь, стремительно уничтожаются леса (за последние 30 лет на земном шаре вырублена почти половина их!). Становится реальностью нехватка пресной воды в ряде стран. Нарушаются сложившиеся экологические связи. Несут невосполнимые потери фауна и флора. Загрязнение атмосферы, природных вод, истощение недр, потеря почвенного плодородия, обеднение генетического фонда делают нашу планету менее пригодной для жизни, ставят человечество на грань экологической катастрофы.

Для преодоления экологического кризиса необходима оценка окружающей среды, человека и общества как единой системы. Эти положения были развиты с материалистических позиций в 30-40-х годах нашего столетия В. И. Вернадским в учении о ноосфере (сфере разума). Ноосфера – новое эволюционное состояние биосферы, при котором разумная деятельность человека становится главным, определяющим фактором ее развития. Превращение биосферы в ноосферу – естественный этап развития нашей планеты и необходимое условие для развития цивилизации.

Сегодня решение экологической проблемы – актуальная задача человечества. Для сохранения биосферы и ее звеньев необходимы усилия всех стран. С 1971 г. ЮНЕСКО (организация ООН) осуществляет международную программу «Человек и биосфера». В 1973 г. решением Генеральной Ассамблеи ООН принята межправительственная программа по наиболее острым проблемам окружающей среды (ЮНЕП).

Правовая охрана природы нашей страны осущест-

вляется в соответствии с Конституцией СССР, а также на основе специальных законов и постановлений по охране и рациональному использованию природных ресурсов. Земельные угодья используются в первую очередь как сельскохозяйственные. Меры по охране природы направлены на борьбу с эрозией почв путем применения почвозащитных систем земледелия, включающих специальные агротехнические приемы (например, пахоту без оборота пласта), защитное лесоразведение, научно обоснованное применение удобрений, орошения и осушения. Главное направление современного развития промышленности – создание безотходных технологий, обеспечивающих сохранение и улучшение среды обитания человека. Безотходная технология включает комплексное использование сырья и замкнутый цикл производства, исключающий сброс сточных вод и выброс вредных веществ в атмосферу.

В СССР создана и расширяется сеть заповедников и заказников, принимаются меры по спасению редких и особо ценных животных, растений (они занесены в Красную книгу), памятников природы. Первый заповедник был создан в начале 1919 г. в дельте Волги, а декрет о его организации был подписан В. И. Лениным. В настоящее время в СССР имеется более 150 заповедников (их общая площадь составляет около 1 % площади СССР) и 10 национальных парков.

В Конституции СССР записано: «Граждане СССР обязаны беречь природу, охранять ее богатства». Выполнение этой обязанности требует от нас четкого экологического сознания. Экологическая грамотность, сознание ответственности за природу перед обществом не позволят сливать отходы в реку, загрязняя ее, осушать болота, не учитывая обмеления рек; вырубать лес по берегам реки или вести браконьерский лов рыбы. Каждый человек должен понимать, что грамотное, бережное отношение к природе – его долг.

На XXVII съезде КПСС сделан новый крупный вклад в стратегию социалистического природопользования. Один из разделов Основных направлений экономического и социального развития СССР на 1986–1990 годы и на период до 2000 года так и назван: «Охрана окружающей среды, рациональное использование природных ресурсов». В нем дан долговременный общегосударственный план улучшения охраны природы и более рационального использования ее богатств.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вы закончили изучение курса биологии и убедились, что круг освещенных вопросов очень широк. Они изложены с разной степенью подробности. Значительное внимание уделено общебиологическим закономерностям, которые играют решающую роль в формировании материалистического мировоззрения и оказывают непосредственное влияние на развитие производительных сил общества, в том числе на сельское хозяйство. Исторически сложившаяся взаимосвязь биологической науки и сельскохозяйственного производства непрерывно усложняется с развитием практических потребностей общества и самой науки. Имея несомненные достижения во всех областях знания о живой природе, биология вместе с тем еще не полностью удовлетворяет запросы сельского хозяйства. Так, например, в ближайшем будущем нам необходимо иметь высокопродуктивные сорта растений, породы животных и штаммы микроорганизмов, отвечающие требованиям современных интенсивных технологий, эффективные биологические методы борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур, разработанные и проверенные практикой приемы сохранения и увеличения плодородия почв. Важнейшая задача современной биологии состоит также в том, чтобы обеспечить сохранность окружающей нас среды. Специалист сельского хозяйства любого профиля должен всегда учитывать это в своей деятельности.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Авитаминоз 402
Австралопитеки 351
Авторегуляция 148, 149
Азотистые основания 24
Аккомодация 298, 308, 313, 324, 422
Аллель 69, 71
Аминокислоты 21, 45
Амитоз 53
Анабиоз 437
Антеридий 173
Антитела 378, 380, 381
Ареал географический 129
Ароморфоз 135, 437
Артерии 384–386
Архегоний 173
Ассимиляция 41, 398
Атавизмы 115, 348
АТФ 25, 43–45, 51, 52, 399
Бактерии 151–158
– азотфиксирующие 156
– клубеньковые 156
– нитрифицирующие 154, 155
– паразитные 154
– сапрофитные 155, 156
– фитотрофные 154
– хемотрофные 15, 154
Белки 12, 20–22, 394–400
– биосинтез 45–48, 399
Беспозвоночные 243, 294, 328
Бесчерепные 293
Биогеоценоз 445, 446, 449–451
Биология 4–6, 9, 10
Биомасса 437, 445, 446, 453
Биосфера 452–456
Биотехнология 7
Биоценоз 445
Бластула 66
Борьба за существование 112, 122, 354, 442
Ботаника 4

Брожение 43, 154, 155
Вакуоли 27, 41, 244–248
Вены 384–387
Вид 109, 112, 128–130, 133
Видообразование 112, 128, 131–133
Вирусы 149–151
Витамины 391, 402, 403
Водоросли 141, 165–169
Гаметогенез 61–63
Гаметофит 173, 174, 177, 182
Гаметы 61
Гаструла 67
Гемоглобин 379, 380, 382, 390
Гены 46, 69, 80, 81
– аллельные 69
– доминантные 73
– мутантные 91
– рецессивные 73
Генетика 5, 69
– основные понятия 69, 70
– популяций 95
Генетическая (наследственная) информация 31, 79
Генная инженерия 7, 107
Генотип 70, 82, 131
Генофонд 129, 242
Гермафродиты 256, 257, 271
Гетерозис 99, 100
Гибрид 71, 72
Гибридизация 72, 73
Гипофиз 410, 411, 416
Гифы 159
Гнездо 155
Голосеменные 145, 180–184
Гомеостаз 416
Гормоны 367, 409–412, 429
Горох 228
Грибы 158–164
Грызуны 146, 335, 340, 345
Двудольные 225–235
Дегенерация общая 135, 136
Дивергенция 128
Диморфизм половой 262, 275, 281, 288, 324
Динозавры 145, 316
Диссимиляция 398
Дифференцировка 59
ДНК 23, 24, 45, 46
– синтез 11, 25, 54, 150
Дриопитеки 351
Дробление 66
Дрожжи 163
Дыхание 43, 154, 387–390
Жабры 275, 277, 296, 297, 308
Жгутиковые 245, 247, 249
Железы внутренней секреции 409–412
Жизнь (определение) 10–12
– возникновение 12–15, 140
Жиры 23, 395–401
Забота о потомстве 325, 356
Закон биогенетический 116
– гомологических рядов 93
– зародышевого сходства 116, 348
Закон Моргана 79
Законы Менделя 72–78
Зародышевые листки 67, 250, 255
– оболочки 314, 430
Зародышевый мешок 221
Земноводные 144, 296, 304–310
Зигота 61, 429
Злаковые (Мятликовые) 236, 237
Змеи 315
Зоология 4, 241
Идиоадаптация 135
Изменчивость 12
– генотипическая 90–92, 118, 119
– фенотипическая 88–90, 118
Изоляция географическая 125, 130, 132, 133, 358
– репродуктивная 125, 129, 130
Иммунитет 380, 381
Инфузории 245, 247–249
Инцистирование 245
Камбий 187, 206, 207
Кариотип 357
Картофель 231
Кислоты нуклеиновые 23–25
– органические 40
Китообразные 146, 331, 341, 342
Кишечнополостные 141, 243, 250, 254, 255
Клетка 17–41
– прокариотическая 35, 151
– эукариотическая 35
Клетки половые 61, 254, 429
Клеточная мембрана 26, 27
– стенка 40, 41
Клеточная теория 5, 18, 19, 111
Клеточное деление 53–59
Клеточный центр 31, 55
Клещи 279, 281–284
Коацерватные капли 14, 15
Код генетический 46
Кольчатые черви 243, 266–269, 274, 275
Комплементарность 24, 25, 54
Комплекс Гольджи 30, 31
Конъюгация 248
– хромосом 58
Корень 193–200
Корневая система 193
Корневище 211
Кровь 377–382
Крокодилы 315, 316
Кроманьонцы 355
Кроссинговер 58, 81
Кроты 399
Круги кровообращения 298, 304, 307, 308, 335, 385
Круглые черви 243, 261–264
Ксилема (древесина) 189, 206, 207
Кутикула 187, 261, 264, 274, 275, 289
Ламинария 169
Ластоногие 146, 341
Легкие 275, 281, 307, 313, 321, 322, 335, 387–390
Ленточные черви 256, 258–261

Лизосомы 30
Лимфа 377, 378
Лист 200–205
Лишайники 169–172
Луб 189
Луковица 213
Макроэволюция 133, 134
Малощетинковые 267–269
Мейоз 56–58
Мальпигиевы сосуды 275, 281, 286
Мембранный принцип строения клетки 26–30
Метаморфоз 68, 304, 308
Метанефридии 267, 275, 278, 294
Миграция животных 299, 326
Микориза 161, 199
Микроэволюция 131
Микроэлементы 19
Мимикрия 126
Митоз 55, 56, 244, 247
Митотический цикл клетки 53–59
Митохондрии 29, 30, 42–45
Млекопитающие 145, 146, 296, 330–346
Многощетинковые 267, 269, 275
Моллюски 141, 142, 243, 270–272
Мутации 7, 90–93, 131
Мхи 174–176
Насекомые 146, 276, 284–292
– бабочки 284, 287–289
– жуки 284, 285, 287, 290, 291
– наездники 290, 291, 443
Наследственность 12, 69, 86
Неандертальцы 355
Непарнокопытные 343, 344
Нефрон 405
Нуклеотид 24, 45
Обезьяны 146, 344, 345, 349
Обмен веществ 11, 14, 41, 42, 398–402
– пластический 41, 45–48
– энергетический 42–45
Однодольные 235–240
Озоновый экран 16, 438
Оплодотворение 61, 63, 429
– внутреннее 256, 262, 278, 281, 288, 310, 314, 324
– наружное 251, 267, 294, 299, 308
Опыление 180, 219, 220
Организмы автотрофные 15, 49, 154, 241, 247
– гетеротрофные 15, 49, 154, 158, 159, 241, 244, 247, 249
– прокариотные 141, 147
– эукариотные 141, 147, 249
Органоиды 26–38, 243
Органы 365
– аналогичные 114
– гомологичные 114
Отбор естественный 112, 123, 124, 351–356, 451
– искусственный 119–121
– половой 124, 451
Папоротники 143, 144, 177
Паразитизм 264, 265, 442, 443
Паразиты 149, 154, 163, 164, 247, 249, 256–258, 261–265, 274, 443
Парадоди 266–268
Парнокопытные 342, 343
Партеногенез 249
Паукообразные 276, 279–282
Питекантроп 354
Пищевые цепи 446, 447, 454, 455
Пиявки 267–269
Пластиды 36–38
Плауны 143, 144, 179
Плоды 222–224
Плоские черви 243, 254–256, 260
Побег 208–213
Позвоночные 293–296, 302, 304, 309, 310, 316, 330, 338
Покрытосеменные 225–240
Популяция 130–133, 443, 447–450
Породы домашних животных 330, 343, 344, 458
Почки животных 271, 295, 299, 308, 314, 324
– растений 208, 209
Почкование 163
Пресмыкающиеся 145, 296, 310–316
Признак доминантный 73
– рецессивный 73
Приматы 344, 349
– эволюция 349–357
Пробка 187
Прогресс биологический 134, 243
Простейшие 142, 243–249
Протонефридии 255, 261
Псилофиты 142, 177
Птицы 145, 146, 296, 316–330
Пшеница 237, 238
Пыльца 182, 219–221
Развитие индивидуальное (онтогенез) 64, 68, 116, 249, 250
– историческое (филогенез) 116
– постэмбриональное 65, 67, 68
– эмбриональное 64–67, 348
Раздражимость 243, 244
Размножение 60
– бесполое 60
– вегетативное 60, 213–216
– половое 61–64
Ракообразные 276–279
Растения высшие 172, 173
– насекомоопыляемые 219
– насекомоядные 443
– низшие 165
– цветковые (см. Покрытосеменные)
Растительные сообщества 444, 445
Регенерация 213, 252, 257, 267
Регресс биологический 134
Ресничные черви 256
Рефлекс 366, 425–428
Рибосома 28, 29, 47
Ритмы сезонные 439, 440
– суточные 440
РНК 25, 46–48

Рожь 238
Рудименты 115, 348
Рыбы 142, 143, 145, 296–304
– двоякодышащие 143, 301, 302
– кистеперые 143, 301, 302
– костные 300, 301
– хрящевые 300
Сапрофиты 154, 160, 182
Саркодовые 245
Селекция 7
– методы 97, 98
Семя 180, 182, 183, 190, 191
Семядоля 190
Семязачаток 180, 182, 221
Сеть эндоплазматическая 28
Симбиоз 170, 199, 444
Симметрия тела 250
Скелет внутренний 293
– наружный 274, 276
Скрещивание анализирующее 79
– дигибридное 76, 77
– моногибридное 71–76
Сорт(а) культурных растений 7, 97, 148, 458
Сосальщики 256–258, 261
Сосна 181
Соцветия 218, 219
Сперматогенез 62, 63
Сперматозоид 61, 251, 252, 299, 429
Спермий 61
Спорообразование 61, 153, 159, 221
Спорофит 173, 174, 177
Стебель 205–208
Стегоцефалы 143, 316
Сумчатые 339
Таксис 244
Теория эволюции Дарвина 111–113
– – Ламарка 110
Тканевая жидкость 377
Ткани растений 172, 185–190
– человека 361–365
Транскрипция 46
Трансляция 48
Трахеи животных 275, 281
– человека 388
Тычинка 217, 221
Углеводы 22, 23, 393, 397–400
Устьица 187, 202, 203
Фагоцитоз 380
Факторы экологические 433–444, 447
– – абиотические 434–442
– – антропогенные 455
– – биотические 434, 442–444
– – лимитирующие 434
Ферменты 39, 42, 392, 394, 395
Фотопериодизм 439, 440
Фотосинтез 16, 36, 49–53, 154, 241, 247, 437, 438, 446
Хвойные 181
Хвощи 143, 144, 178
Хемосинтез 15, 154
Хищничество 443
Хищные 146, 340–341
Хлорелла 169
Хлоропласты 36, 37, 247
Хлорофилл 37, 50, 438
Хорда 293, 294, 301
Хордовые 141, 142, 243, 292–295
Хроматофоры 165
Хромосомы 33, 34
– гомологичные 33
– половые 83, 84
Цветок 216–218
Центры происхождения культурных растений 98
Цепи питания (см. пищевые цепи)
Цианеи 158
Цитоплазма 26, 27
Человек 347–431
– анатомия 360
– гигиена 360
– происхождение 347, 349–357
– расы 357, 358
– систематическое положение 344, 348, 349
– физиология 360
Черепахи 315, 316
Чечевички 188
Чешуйчатые 314
Членистоногие 141, 142, 243, 274–276, 279–282
Эволюция 134
– биологическая 5, 15, 16, 108
– химическая 13, 14
Эволюционное учение 108–114
Экологическая система 446, 447, 450, 451
Экология 4, 7, 432–433
Эмбриология 5, 116
Эндоплазматическая сеть 28
Эндосперм 190, 222
Эра архейская 140, 141
– кайнозойская 146
– мезозойская 145, 146
– палеозойская 142–145
– протерозойская 141
Ядро 31–35, 54, 243–248
Яйцекладущие 338, 339
Яйцеклетка 61–63, 221, 324, 337, 429
Ящерицы 314, 315

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3
Введение 4

Часть I. Общая биология

Глава 1. Жизнь и ее возникновение на Земле 10
§ 1. Определение понятия жизнь 10
§ 2. Возникновение жизни на Земле 12

Раздел I. Учение о клетке 17

Глава 2. Изучение клетки. Клеточная теория 17
Глава 3. Химический состав клетки 19
Глава 4. Клеточные структуры и их функции 26
Глава 5. Обмен веществ и энергии в клетке 41

Раздел II. Размножение и индивидуальное развитие организмов 53

Глава 6. Деление клетки 53
Глава 7. Размножение и индивидуальное развитие 60
§ 1. Формы размножения организма 60
§ 2. Индивидуальное развитие многоклеточных организмов 64

Раздел III. Основы генетики и селекции 69

Глава 8. Основные закономерности наследственности 69
§ 1. Генетика – наука о наследственности и изменчивости 69
§ 2. Гибридологический метод изучения наследственности 71
§ 3. Дигибридное скрещивание и его цитологический механизм 76
§ 4. Хромосомная теория наследственности 79
Глава 9. Основные закономерности изменчивости 88
§ 1. Модификационная изменчивость 88
§ 2. Мутационная изменчивость 90
§ 3. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости 93
§ 4. Генетика и теория эволюции 95
Глава 10. Селекция растений, животных и микроорганизмов 97
§ 1. Задачи и методы селекции 97
§ 2. Селекция растений 98
§ 3. Селекция животных 103
§ 4. Селекция микроорганизмов 106

Раздел IV. Эволюционное учение 108

Глава 11. Развитие эволюционных представлений. Доказательства эволюции 108
§ 1. История эволюционного учения 108
§ 2. Возникновение дарвинизма 111
§ 3. Доказательства эволюции органического мира . . . 114
Глава 12. Видообразование и вид 117
§ 1. Факторы эволюционного процесса 117
§ 2. Механизмы видообразования 125
§ 3. Критерии и структура вида 128
§ 4. Направления и пути эволюции 134

Глава 13. Развитие органического мира 136
§ 1. История развития органического мира 136
§ 2. Система органического мира 147

Часть II. Многообразие органического мира

Раздел V. Доклеточные и предъядерные организмы 149

Глава 14. Доклеточные организмы. Царство Вирусы 149
Глава 15. Царство Предъядерные 151
§ 1. Общая характеристика 151
§ 2. Отдел Бактерии 151
§ 3. Отдел Цианеи (Синезеленые) 158

Раздел VI. Ядерные организмы. Грибы. Растения 158
Глава 16. Царство Грибы 158
Глава 17. Низшие растения 165
§ 1. Общая характеристика 165
§ 2. Группа отделов Водоросли 165
§ 3. Отдел Лишайники 169
Глава 18. Высшие растения (Архегониальные) 172
§ 1. Общая характеристика 172
§ 2. Отдел Моховидные 174
§ 3. Группа отделов Папоротникообразные 177
§ 4. Отдел Голосеменные 180
Глава 19. Высшие растения (Покрытосеменные, или Цветковые) 184
§ 1. Общая характеристика 184
§ 2. Ткани 185
§ 3. Семя 190
§ 4. Вегетативные органы 193
§ 5. Цветок и плод 216
§ 6. Классификация отдела Покрытосеменные 224

Раздел VII. Ядерные организмы. Животные 241

Глава 20. Подцарство Одноклеточные. Тип Простейшие . . . 243
Глава 21. Подцарство Многоклеточные 249
§ 1. Тип Кишечнополостные 250
§ 2. Тип Плоские черви 254
§ 3. Тип Круглые черви 261
§ 4. Тип Кольчатые черви 266
§ 5. Тип Моллюски 270
§ 6. Тип Членистоногие 274
§ 7. Тип Хордовые 292

Часть III. Человек

Глава 22. Происхождение и эволюция человека 347
§ 1. Доказательства родства человека и животных . . . 347
§ 2. Эволюция человека 349
§ 3. Человеческие расы 357
Глава 23. Человек и его здоровье 360
§ 1. Введение. Общий обзор строения и функций организма человека 360
§ 2. Опорно-двигательная система 368
§ 3. Кровь и кровообращение 377
§ 4. Дыхание 387
§ 5. Пищеварение 391

§ 6. Обмен веществ 398
§ 7. Выделение 404
§ 8. Кожа 406
§ 9. Железы внутренней секреции 409
§ 10. Нервная система 412
§ 11. Анализаторы. Органы чувств 419
§ 12. Высшая нервная деятельность 425
§ 13. Размножение и развитие 429

Часть IV. Взаимоотношения организма и среды

Глава 24. Основы экологии 432
§ 1. Предмет экология. Экологические факторы среды 432
§ 2. Абиотические экологические факторы 435
§ 3. Биотические факторы. Взаимоотношения между организмами 442
§ 4. Растительное сообщество, биоценоз, биогеоценоз . . 444
§ 5. Экосистема. Поток энергии и цепи питания. Численность популяции 446
§ 6. Смены биогеоценозов 449
§ 7. Агроценозы 450
Глава 25. Биосфера и человек 452
§ 1. Биосфера как экологическая система 452
§ 2. Круговорот веществ и превращения энергии в биосфере 454
§ 3. Антропогенные изменения в биосфере и охрана природы 455

Заключение 458
Предметный указатель 458

Учебное издание

БИОЛОГИЯ

Нина Петровна Соколова, Ивелена Ивановна Андреева, Людмила Николаевна Катонова, Лара Самуиловна Родман

Заведующий редакцией А. Г. Гаврилов. Редактор Н. А. Соколова. Младшие редакторы И. М. Павлова, Е. И. Попова. Художественный редактор Т. А. Коленкова. Художник Э. А. Марков. Технический редактор Н. А. Битюкова. Корректор С. К. Завьялова

ИБ № 6664

Изд. № Е-519. Сдано в набор 24.03.87. Подп. в печать 28.07.87. Формат 84 × 108$^{1}/_{32}$. Бум. тип. № 2. Гарнитура таймс. Печать высокая. Объем 24,36 усл. печ. л. 24,36 усл. кр.-отт. 25,43 уч.-изд. л. Тираж 150 000 экз. Заказ № 908. Цена 1 руб.

Издательство «Высшая школа». 101430, Москва, ГСП-4, Неглинная ул., д. 29/14.

Ордена Октябрьской Революции, ордена Трудового Красного Знамени Ленинградское производственно-техническое объединение «Печатный Двор» имени А. М. Горького Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 197136, Ленинград, П-136, Чкаловский пр., 15.