Э. В. СЕМЕНОВ, С. Г. МАМОНТОВ, В. Л. КОГАН

БИОЛОГИЯ

ПОСОБИЕ ДЛЯ ПОСТУПАЮЩИХ В ВУЗЫ

Под редакцией С. Г. Мамонтова

Москва «Высшая школа» 1984

ББК 28.0
С30
УДК 574/578

Рецензенты:

кафедра дарвинизма Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (зав. кафедрой проф. *А. С. Северцов*); Московский областной институт усовершенствования учителей (зав. кабинетом биологии *Ю. А. Макеева*); проф., д-р биол. наук *И. М. Яровая* (Московский медицинский стоматологический институт им. Н. А. Семашко)

Рекомендовано к изданию Министерством высшего и среднего специального образования СССР

Семенов Э. В., Мамонтов С. Г., Коган В. Л.

С30 Биология: Пособие для поступающих в вузы / Под ред. С. Г. Мамонтова. — М.: Высш. шк., 1984. — 352 с., ил.

70 к.

Пособие, состоящее из четырех разделов (общая биология, ботаника, зоология, анатомия и физиология человека), написано с учетом новой программы для поступающих в вузы, вышедшей в 1983 г. В краткой и ясной форме дано целостное представление о биологии как науке, о взаимосвязях отдельных ее дисциплин. Весь описательный материал дан в эволюционном аспекте. Особое внимание уделено наиболее трудным для понимания вопросам.

С $\frac{4306021000-165}{001(01)-84}$ 107—84

ББК 28.0
57.02

© ИЗДАТЕЛЬСТВО «ВЫСШАЯ ШКОЛА», 1984

ПРЕДИСЛОВИЕ

Одной из важнейших задач, стоящих перед советской высшей школой, является подготовка высококвалифицированных кадров для биологических, сельскохозяйственных и медицинских наук, а также для сельского хозяйства и здравоохранения. С каждым годом растет число выпускников средних школ и техникумов, решивших связать свое будущее с профессиями биолога, агронома, врача и т. д.

Значение биологии как науки в настоящее время исключительно велико. Глубокое знание развития живой природы играет большую роль в формировании материалистического мировоззрения. Биология оказывает определяющее влияние на прогресс таких жизненно важных областей человеческой деятельности, как сельскохозяйственное производство и медицина. Успех работы по охране окружающей среды, профилактике многих заболеваний человека, по расширению масштабов рыбоводства и звероводства, вовлечению в хозяйственный оборот новых территорий неразрывно связан с углублением наших знаний о законах природы.

В связи с большими задачами, которые поставлены перед нашей страной XXVI съездом КПСС, разработкой и осуществлением Продовольственной программы СССР, решениями июньского (1983 г.) Пленума ЦК КПСС, повышение уровня биологического образования молодого поколения приобретает особое значение.

В настоящее время к поступающим в вузы медико-биологического и сельскохозяйственного профиля предъявляются высокие требования. Помочь им систематизировать знания по биологии – наша задача. Пособие предназначено для абитуриентов, готовящихся к экзаменам в высшие учебные заведения, и для слушателей подготовительных отделений вузов. Его могут использовать и выпускники техникумов.

Экзамен по биологии в настоящее время представляет для абитуриентов большую трудность, поскольку охватывает материал с 5 по 10 классы средней школы. При этом, естественно, уровень изложения неодинаков для школьников разных возрастных групп.

При написании данного пособия авторы преследовали две главные цели. Во-первых, в пределах ограниченного объема изложить основные сведения по всем разделам биологии,

анатомии и физиологии человека. Во-вторых, связать конкретный материал одной общей идеей – эволюционной обусловленностью строения и функций живых организмов. Авторы попытались дать целостное представление о биологии как науке, уделив особое внимание связям особенностей строения и физиологии животных и растений с их экологией, а также взаимосвязям отдельных разделов биологии. Это обусловило как последовательность, так и содержание излагаемого материала. В пособии изложение начинается с общей биологии, затем следуют ботаника, зоология, анатомия и физиология человека. Такой порядок представляется нам педагогически оправданным, поскольку учащиеся приступают к изучению конкретного материала после знакомства с общебиологическими закономерностями и рассматривают особенности строения групп животных и растений как результат предшествовавшей эволюции.

При подготовке пособия к изданию авторы использовали следующие учебники и учебные пособия: М. Е. Лобашов «Генетика» (1969); Б. П. Токин «Общая эмбриология» (1970); А. В. Яблоков, А. Г, Юсуфов «Эволюционное учение» (1981); Г. Шлегель «Общая микробиология» (1972); Ф. К. Тихомиров «Ботаника» (1978); В. Г. Хржановский «Курс общей ботаники» (1982); В. Ф. Натали «Зоология беспозвоночных» (1975); В. А. Догель «Зоология беспозвоночных» (1981); Ю. Одум «Основы экологии» (1975); Р. Риклефс «Основы общей экологии» (1979), Н. М. Чернова, А. М. Былова «Экология» (1981); Т. К. Горышина «Экология растений» (1979), а также многотомные издания «Жизнь растений» и «Жизнь животных» и др.

Раздел «Общая биология» написан С. Г. Мамонтовым, «Организм и среда» – С. Г. Мамонтовым и В. Л. Коганом, «Химический состав клетки», «Ботаника», «Зоология», «Анатомия и физиология человека» – Э. В. Семеновым, раздел «Растительные сообщества» – В. Л. Коганом и С. Г. Мамонтовым. Раздел «Основные систематические группы растений» разработан Э. В. Семеновым совместно с В. Л. Коганом.

Авторы выражают глубокую благодарность докт. биол. наук В. А. Голиченкову, канд. биол. наук Д. В. Попову, проф. В. Н. Ярыгину, проф. И. М. Яровой за ценные советы и пожелания, использованные при подготовке учебного пособия.

Авторы

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ЖИВОГО

Живая природа представлена чрезвычайным многообразием форм. В большинстве случаев живые и неживые тела легко различаются. Отличительные свойства живых организмов следующие.

Живые организмы обладают способностью к *обмену веществ* с окружающей средой. Вследствие целого ряда сложных химических превращений вещества из окружающей среды становятся подобными веществам живого организма, из них строится его тело. Этот процесс называется *ассимиляцией*. Другая сторона обмена веществ – процессы *диссимиляции*, в результате которых сложные органические соединения распадаются на простые, утрачивается их сходство с веществами клетки и выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Обмен веществ обеспечивает постоянство химического состава и строения всех частей организма и, как следствие, их функционирование.

Другое важное свойство живого – способность к *самовоспроизведению* (репродукция), которое осуществляется на всех уровнях организации живой материи – от макромолекул до целого организма. Благодаря свойству репродукции крупные молекулы, органеллы клетки, сами клетки и организмы сходны по строению со своими предшественниками.

В основе самовоспроизведения лежат реакции матричного синтеза, т. е. образование новых молекул на основе информации, заложенной в последовательности нуклеотидов дезоксирибонуклеиновой кислоты – ДНК. Стабильность структуры молекул ДНК обеспечивает *наследственность* – передачу из поколения в поколение характерных для данного вида организмов признаков. Но если бы репродукция матриц – молекул ДНК – всегда происходила с абсолютной точностью, то при размножении организмов была бы только преемственность прежде существовавших признаков, и приспособление видов к изменяющимся условиям среды оказалось бы невозможным. Следовательно, *изменчивость* биологических матриц обеспечивает появление новых признаков, новых свойств. Изменчивость служит материалом для естественного отбора, который создает новые формы жизни, новые виды организмов.

Независимо от способа размножения все дочерние особи, образующиеся из одной зиготы или гаметы, от одной споры или почки, получают по наследству только генетическую информацию, т. е. возможность реализации тех или иных признаков. Индивидуальные свойства организмов появляются постепенно в процессе *развития,* сопровождающегося *ростом.* В процессе развития возникает специфическая структурная организация индивида, а увеличение его массы обусловлено репродукцией макромолекул, клеток и других элементарных структур.

Любой организм неразрывно связан с окружающей средой: он извлекает из нее питательные вещества, подвергается воздействию различных неблагоприятных факторов, вступает во взаимодействие с другими организмами и т. д. В процессе эволюции у живых организмов закрепилось свойство избирательно реагировать на факторы окружающей среды. Избирательная реакция на внешние воздействия называется *раздражимостью* и является неотъемлемым свойством всех живых систем.

Жизнь на Земле проявляется в виде дискретных форм. Любой вид организмов состоит из отдельных особей. Тело высокоорганизованной особи составляют пространственно отграниченные органы, в свою очередь состоящие из отдельных клеток. Энергетический аппарат клетки представлен отдельными митохондриями, аппарат синтеза белков – рибосомами и т. д. вплоть до макромолекул, каждая из которых может выполнять свою функцию, лишь будучи пространственно изолированной от других. Дискретность строения организма – основа его структурной упорядоченности. Она создает возможность постоянного самообновления его путем замены износившихся структурных элементов (например, молекул ферментов, органоидов клетки, целых клеток). Дискретность же вида предопределяет его эволюцию путем гибели или устранения от размножения неприспособленных особей и сохранения индивидов с полезными для выживания признаками.

Таким образом, *дискретность* характерна для всех живых систем.

Организм как целостная система может существовать лишь при условии постоянства своей структурной организации и химического состава своей внутренней среды. Это постоянство обеспечивается *авторегуляцией* (или саморегуляцией) всех химических и функциональных процессов, протекающих в клетках и тканях организма. В основе авторегуляции лежат изменения концентрации каких-либо веществ или состояния какой-либо системы. Например, понижение концентрации аденозинтрифос-

форной кислоты (АТФ) в клетке служит сигналом, запускающим процесс ее синтеза; повышение содержания глюкозы в крови приводит к усилению выработки инсулина; уменьшение числа клеток в ткани вызывает усиленное митотическое деление оставшихся клеток.

На основе колебаний биохимических процессов возникли биологические ритмы – периодические изменения интенсивности физиологических функций. *Ритмичность* физиологических процессов – также фундаментальное свойство живого, необходимая предпосылка приспособления организма к меняющимся условиям окружающей среды.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Сходство жизненных свойств у организмов, находящихся на разном уровне сложности строения, обусловлено сходством в принципах их биохимической организации. Все организмы состоят из нескольких типов макромолекул: 1) нуклеиновых кислот (ДНК – хранение информации, РНК – перенос информации); 2) белков (катализаторы или структурные компоненты); 3) полисахаридов и липидов (источники энергии и структурные компоненты). Еще важнее то, что почти у всех изученных форм живых организмов идентичны – до деталей – последовательности биохимических превращений: редупликация и транскрипция нуклеиновых кислот, биосинтез белков, жирных кислот, расщепление глюкозы и др. Таким образом, вопрос о происхождении жизни сводится к выяснению того, как возникла современная универсальная система биохимических процессов.

В настоящее время наиболее широкое признание получила гипотеза о происхождении жизни на Земле, сформулированная советским ученым акад. А. И. Опариным и английским ученым Дж. Холдейном. Эта гипотеза исходит из предположения о постепенном возникновении жизни на Земле из неорганических веществ путем длительной абиогенной (небиологической) молекулярной эволюции. На первых этапах своего формирования Земля имела очень высокую температуру. По мере ее остывания тяжелые элементы перемещались по направлению к центру планеты, а более легкие (азот, водород, углерод, кислород) оставались на поверхности. Металлы и другие способные к окислению элементы соединялись с кислородом и в атмосфере Земли свободного кислорода не было. Свободный водород и его соединения (H_2O, CH_4, NH_3, HCN), находившиеся в атмосфере, придавали восстановительный характер

среде, что служило очень важной предпосылкой возникновения органических молекул небиологическим путем.

Соединения, являющиеся восстановителями, легко вступают в разнообразные химические реакции, отдавая водород, и при этом сами окисляются.

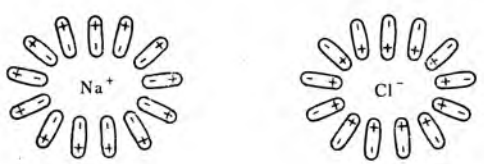
При дальнейшем охлаждении Земли водяной пар конденсировался, на поверхность Земли обрушивались дожди, образуя на ней большие водные пространства. В воде были растворены аммиак, диоксид углерода, синильная кислота, метан. Кроме того, в воду постоянно попадали более сложные органические соединения, образовавшиеся в атмосфере под действием ультрафиолетовых лучей Солнца и грозовых разрядов.

Некоторые из этих реакций ученые смогли воспроизвести в лабораторных условиях. При пропускании электрического разряда через смесь CO, N_2, H_2 образуется синильная кислота HCN. В водной среде при определенных условиях из синильной кислоты, аммиака и некоторых других соединений могут возникать аминокислоты. Органические кислоты (уксусная, муравьиная, молочная и др.) получаются при действии электрического разряда на смесь CH_4, NH_3, H_2, H_2O. Небиологическим путем могут быть синтезированы сахара, азотистые основания. В присутствии неорганических фосфорных соединений образуется аденозинмонофосфат (АМФ), а также аденозиндифосфат (АДФ) и аденозинтрифосфат (АТФ). Следует отметить, что для синтеза простых соединений требуются более жесткие условия, чем для возникновения сложных. Например, синтез аминокислот происходит при температуре около 1000 °С, а конденсация их в полипептиды – при температуре 160 °С.

Таким образом, условиями для абиогенного возникновения органических соединений были: восстановительный характер атмосферы Земли, высокая температура, грозовые разряды и мощное ультрафиолетовое излучение Солнца, которое тогда еще не задерживалось озоновым экраном.

Итак, первичный океан, по-видимому, содержал в растворенном виде различные органические соединения.

Отдельные ионы и молекулы в водном растворе всегда окружены водной оболочкой. Например, при диссоциации NaCl ионы Na^+ и Cl^- окружены слоем молекул воды.



Органические молекулы также окружены водной оболочкой, толщина которой зависит от величины заряда молекулы, концентрации солей в растворе, температуры и пр. При определенных условиях водная оболочка приобретает четкие границы и отделяется от окружающего раствора (рис. 1). Молекулы, окруженные водной оболочкой, могут объединяться, образуя многомолекулярные комплексы – коацерваты.

Коацерватные капли наряду с другими молекулами содержали полипептиды и полинуклеотиды. Коацерваты обладали способностью избирательно поглощать из окружающей среды различные вещества, в том числе аминокислоты. В коацерватах могли происходить простейшие реакции синтеза и распада веществ. В ходе эволюции у пептидов выработалась каталитическая активность.

Доказательством этого служат наблюдения за простыми пептидами. Образовавшиеся в лабораторных условиях из смеси аминокислот, они в ряде случаев заметно ускоряют превращения органических соединений. В свою очередь полинуклеотидные цепочки способны связывать мононуклеотиды по принципу комплементарности и, следовательно, служить матрицей для неферментативного синтеза комплементарных полинуклеотидов.

Продукты распада выделялись в окружающую среду. Таким образом, первым шагом небиологической эволюции было образование коацерватов, способных к простейшим реакциям обмена с окружающей средой.

Следующий важный шаг эволюции – объединение способности полинуклеотидов к самовоспроизведению со способностью полипептидов к каталитической активности, так как редупликация нуклеиновых кислот не могла быть полностью реализована без каталитической функции белков. Стабильность «удачных» комбинаций аминокислот – полипептидов – обеспечивается только сохранением информации о них в нуклеиновых кислотах. В ходе предбиологического отбора наибольшие шансы на сохранение имели те коацерваты, у которых способность к обмену веществ сочеталась с возможностью к самовоспроизведению. Дальнейшее усложнение обмена веществ могло происходить только в условиях пространственно-временного разобщения начальных и конечных продуктов реакций и изоляций реагирующих компонентов от внешней среды.

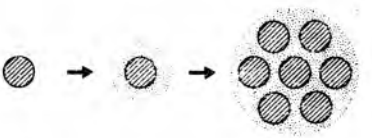


Рис. 1. Образование водной оболочки вокруг крупных молекул

Вокруг коацерватов, богатых органическими соединениями, могли возникнуть двойные слои липидов. Образование наружной мембраны, отделяющей содержимое коацерватов от окружающей среды и обладающей свойством избирательной проницаемости, предопределило направление дальнейшей химической эволюции по пути развития все более совершенных саморегулирующихся систем вплоть до возникновения первых примитивных клеток.

Изложенные здесь данные и результаты многих других исследований неопровержимо свидетельствуют, во-первых, о возможности синтеза сложных органических соединений абиогенным путем, во-вторых, о принципиальной возможности возникновения жизни путем химической эволюции благодаря условиям, сложившимся на Земле в ранний период ее существования.

Появление первых клеточных организмов положило начало биологической эволюции. Первые живые организмы обладали способностью к воспроизведению и другими основными признаками живого, существовали в восстановительной среде и имели анаэробный тип обмена.

Следующий важный этап органической эволюции — приобретение примитивными живыми организмами способности использовать энергию света для синтеза органических веществ. Первоначально свет выполнял только каталитическую функцию. Так, анаэробные серные пурпурные бактерии на свету окисляют сероводород до сульфатов; кислород при этом не выделяется. Однако важно то, что пигментный комплекс у этих бактерий поразительно сходен с пигментами зеленых растений. Наличие пигментов, активируемых солнечным светом, и приобретение способности использовать воду как источник водорода для автотрофной ассимиляции CO_2, неизбежно сопровождалось выделением свободного O_2 и явилось предпосылкой возникновения фотосинтеза. По геологическим данным, уже 2,7 млрд. лет назад в атмосфере в небольшом количестве имелся свободный кислород. Первыми фотосинтезирующими организмами были синезеленые водоросли. В процессе параллельного развития могли произойти бактерии, осуществляющие аэробное дыхание. Переход от первичной восстановительной среды к среде, содержащей кислород, представляет собой важнейшее событие как в эволюции живых существ, так и в преобразовании минералов. Около 2,1 млрд. лет назад уже существовали все фотосинтезирующие прокариоты (см. с. 26), известные в настоящее время. Таким образом, на границе архейской и протерозойской эр в развитии жизни на Земле произошел крупнейший ароморфоз (см. с. 106) — возникновение

фотосинтеза. С этого момента жизнь на Земле зависит от фотосинтеза и от кислорода, образуемого растениями. Накопление кислорода в атмосфере сделало возможным появление животных и через окисление металлов и минералов повлияло также на неживую природу.

УЧЕНИЕ О КЛЕТКЕ

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КЛЕТКИ

В клетках обнаружено около 60 элементов периодической системы Менделеева, встречающихся и в неживой природе. Это одно из доказательств общности живой и неживой природы. Однако соотношение химических элементов в живых организмах иное, чем в неживой природе. В земной коре наиболее распространены кислород, кремний, алюминий и натрий (около 90%), в живых организмах – водород, кислород, углерод и азот, которые составляют около 98% массы клеток. Такое различие обусловлено особенностями химических свойств водорода, кислорода, углерода и азота, вследствие чего они оказались наиболее подходящими для образования молекул, выполняющих биологические функции. Эти четыре элемента способны образовывать очень прочные ковалентные связи посредством спаривания электронов, принадлежащих двум атомам. Если два атома связаны двумя парами электронов, образуется двойная связь. Углерод, азот и кислород образуют и одинарные, и двойные связи, благодаря чему они дают самые разнообразные химические соединения. Очень важна способность атомов углерода взаимодействовать друг с другом путем образования ковалентных углерод-углеродных связей. Каждый углеродный атом может установить ковалентные связи с четырьмя атомами углерода. Ковалентно связанные атомы углерода могут формировать каркасы бесчисленного множества различных органических молекул. Поскольку атомы углерода легко образуют ковалентные связи с кислородом, водородом, азотом, а также с серой, органические молекулы достигают исключительной сложности и разнообразия строения.

Кроме четырех основных элементов в клетке в заметных количествах (десятые и сотые доли процента) содержатся железо, калий, натрий, кальций, магний, хлор, фосфор и сера. Все остальные элементы (цинк, медь, иод, фтор, кобальт, марганец и др.) находятся в клетке в очень малых количествах и поэтому называются микроэлементами.

Химические элементы входят в состав неорганических и органических соединений. К неорганическим соединениям отно-

сятся вода, минеральные соли, диоксид углерода, кислоты и основания. Органические соединения – это белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, жиры (липиды) и липоиды. Кроме кислорода, водорода, углерода и азота в их состав могут входить другие элементы. Некоторые белки содержат серу. Составной частью нуклеиновых кислот является фосфор. Молекула гемоглобина включает железо, магний участвует в построении молекулы хлорофилла. Микроэлементы, несмотря на крайне низкое содержание в живых организмах, играют важную роль в процессах жизнедеятельности. Иод входит в состав гормона щитовидной железы – тироксина, кобальт – в состав витамина B_{12}. Гормон островковой части поджелудочной железы – инсулин – содержит цинк. У некоторых рыб место железа в молекулах пигментов, переносящих кислород, занимает медь.

Неорганические вещества клетки

Вода – самое распространенное соединение в живых организмах. Содержание ее в разных клетках колеблется в довольно широких пределах: от 10% в эмали зубов до 98% в теле медузы, но в среднем она составляет около 80% массы тела. Исключительно важная роль воды в обеспечении процессов жизнедеятельности обусловлена ее физико-химическими свойствами. Полярность молекул и способность образовывать водородные связи делают воду хорошим растворителем для огромного количества веществ. Большинство химических реакций, протекающих в клетке, может происходить только в водном растворе. Вода участвует и во многих химических превращениях.

Общее число водородных связей между молекулами воды изменяется в зависимости от температуры. При температуре таяния льда разрушается примерно 15% водородных связей, при температуре 40 °С – половина. При переходе в газообразное состояние разрушаются все водородные связи. Этим объясняется высокая удельная теплоемкость воды. При изменении температуры внешней среды вода поглощает или выделяет теплоту вследствие разрыва или новообразования водородных связей. Таким путем колебания температуры внутри клетки оказываются меньшими, чем в окружающей среде. Высокая теплота испарения лежит в основе эффективного механизма теплоотдачи у растений и животных.

Вода как растворитель принимает участие в явлениях осмоса, играющего важную роль в жизнедеятельности клетки и организма. *Осмосом* называется проникновение молекул растворителя через полупроницаемую мембрану в раствор какого-

либо вещества. Полупроницаемыми называются мембраны, которые пропускают молекулы растворителя, но не пропускают молекулы (или ионы) растворенного вещества. Следовательно, осмос – это односторонняя диффузия молекул воды в направлении раствора.

Клеточная мембрана пропускает очень небольшое число строго определенных веществ и непроницаема для большинства веществ, находящихся в цитоплазме. Вода проникает в клетку путем осмоса, участвуя таким образом в поддержании водно-солевого равновесия. Давление, с которым вода проникает через мембрану, называется *осмотическим*. Величина осмотического давления возрастает с увеличением концентрации раствора. Два раствора с одинаковым осмотическим давлением независимо от состава растворенных веществ называются изотоническими или изоосмотическими. Осмотическое давление жидкостей организма человека равно давлению 0,86%-го раствора хлорида натрия. Более концентрированные растворы называются гипертоническими, менее концентрированные – гипотоническими.

Направление диффузии воды – в клетку или из клетки – обусловлено величиной осмотического давления окружающего клетку раствора. Так, если какие-либо клетки, например эритроциты, поместить в гипотонический раствор, вода будет поступать в клетки, и давление ее на наружную клеточную мембрану будет возрастать до тех пор, пока клеточная оболочка не лопнет. На явлениях осмоса основаны движение воды по проводящей системе растений и напряжение стенок растительных клеток – *тургор*. Вода, поглощаемая растением, содержит мало растворенных веществ. Проникая в клетки через мембраны и создавая в них повышенное давление, вода придает упругость (тургор) листьям, лепесткам цветков, стеблям трав. У одноклеточных организмов, обитающих в пресной воде, для удаления постоянно поступающей в клетку воды существует специальный органоид – сократительная вакуоль. У морских простейших сократительная вакуоль отсутствует вследствие изотоничности цитоплазмы и окружающей среды.

Минеральные соли. Большая часть неорганических веществ клетки находится в виде солей либо в диссоциированном, либо в твердом состоянии. Концентрация катионов и анионов в клетке и в окружающей ее среде неодинакова. В клетке содержится довольно много калия и очень мало натрия. Во внеклеточной среде, например в плазме крови, в морской воде, наоборот, много натрия и мало калия. Раздражимость клетки зависит от соотношения концентраций ионов Na^+, K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}. В тканях многоклеточных животных кальций вхо-

дит в состав межклеточного вещества, обеспечивающего сцепленность клеток и упорядоченное их расположение. От концентрации солей в большой мере зависят осмотическое давление в клетке и ее буферные свойства. Буферностью называется способность клетки поддерживать слабощелочную реакцию ее содержимого на постоянном уровне. Буферность внутри клетки обеспечивается главным образом анионами $H_2PO_4^-$ и HPO_4^{2-}. Во внеклеточных жидкостях и в крови роль буфера играют H_2CO_3 и HCO_3^-. Анионы слабых кислот и слабые кислоты связывают ионы водорода и гидроксид-ионы (OH^-), благодаря чему реакция внутри клетки и внеклеточных жидкостей практически не меняется. Нерастворимые минеральные соли (например, фосфорнокислый кальций) обеспечивают прочность костной ткани позвоночных и раковин моллюсков.

Органические вещества клетки

Белки. Среди органических веществ клетки белки стоят на первом месте как по количеству (10–12% от общей массы клетки), так и по значению. Белки представляют собой высокомолекулярные полимеры (с молекулярной массой от 6000 до 1 млн. и выше), мономерами которых являются аминокислоты. Живыми организмами используется 20 аминокислот, хотя их существует значительно больше. В состав любой аминокислоты входят аминогруппа ($-NH_2$), обладающая основными свойствами, и карбоксильная группа (—COOH), имеющая кислотные свойства. Две аминокислоты соединяются в одну молекулу путем установления связи HN—CO с выделением молекулы воды. Связь между аминогруппой одной аминокислоты и карбоксилом другой называется *пептидной*. Белки представляют собой полипептиды, содержащие десятки и сотни аминокислот. Молекулы различных белков отличаются друг от друга молекулярной массой, числом, составом аминокислот и последовательностью расположения их в полипептидной цепи. Понятно, поэтому, что белки отличаются огромным разнообразием, их количество у всех видов живых организмов оценивается числом $10^{10} - 10^{12}$.

Цепь аминокислотных звеньев, соединенных ковалентно пептидными связями в определенной последовательности, называется *первичной структурой* белка. В клетках белки имеют вид спирально закрученных волокон или шариков (глобул). Это объясняется тем, что в природном белке полипептидная цепочка уложена строго определенным образом в зависимости от химического строения входящих в ее состав аминокислот.

Вначале полипептидная цепь сворачивается в спираль. Между атомами соседних витков возникает притяжение и образуются водородные связи, в частности, между NH- и CO-группами, расположенными на соседних витках. Цепочка аминокислот, закрученная в виде спирали, образует *вторичную структуру* белка. В результате дальнейшей укладки спирали возникает специфичная для каждого белка конфигурация, называемая *третичной структурой*. Третичная структура обусловлена действием сил сцепления между гидрофобными радикалами, имеющимися у некоторых аминокислот, и ковалентными связями между SH-группами аминокислоты цистеина (S – S-связи). Количество аминокислот с гидрофобными радикалами и цистеина, а также порядок их расположения в полипептидной цепочке специфичны для каждого белка. Следовательно, особенности третичной структуры белка определяются его первичной структурой. Биологическую активность белок проявляет только в виде третичной структуры. Поэтому замена даже одной аминокислоты в полипептидной цепочке может привести к изменению конфигурации белка и к снижению или утрате его биологической активности.

В некоторых случаях белковые молекулы объединяются друг с другом и могут выполнять свою функцию только в виде комплекса. Так, гемоглобин – это комплекс из четырех молекул и только в такой форме способен присоединять и транспортировать кислород. Подобные агрегаты представляют собой *четвертичную структуру* белка.

По своему составу белки делятся на два основных класса – простые и сложные. Простые белки состоят только из аминокислот. Сложные белки имеют в своем составе помимо аминокислот нуклеиновые кислоты (нуклеопротеиды), липиды (липопротеиды), углеводы (гликопротеиды), металлы (металлопротеиды), фосфор (фосфопротеиды).

Функции белков в клетке чрезвычайно многообразны. Одна из важнейших – *строительная* функция: белки участвуют в образовании всех клеточных мембран и органоидов клетки, а также внеклеточных структур. Исключительно важное значение имеет *ферментативная (каталитическая)* роль белков. Ферменты ускоряют химические реакции, протекающие в клетке, в десятки и сотни миллионов раз. *Двигательная* функция обеспечивается специальными сократительными белками. Эти белки участвуют во всех видах движений, к которым способны клетки и организмы: мерцание ресничек и биение жгутиков у простейших, сокращение мышц у животных, движение листьев у растений и др. *Транспортная* функция белков заключается в присоединении химических элементов (например,

гемоглобин присоединяет кислород) или биологически активных веществ (гормонов) и переносе их к тканям и органам тела. *Защитная* функция выражается в форме выработки особых белков, называемых антителами, в ответ на проникновение в организм чужеродных белков или клеток. Антитела связывают и обезвреживают чужеродные вещества. Белки играют немаловажную роль как *источники энергии.* При полном расщеплении 1 г белков выделяется 17,6 кДж (~4,2 ккал).

Углеводы. Углеводы, или сахариды, – органические вещества с общей формулой $(CH_2O)_n$. У большинства углеводов число атомов водорода вдвое больше числа атомов кислорода, как в молекулах воды. Поэтому эти вещества и были названы углеводами.

В животной клетке углеводы находятся в количествах, не превышающих 1 – 2, иногда 5% (в печени, в мышцах). Наиболее богаты углеводами растительные клетки, где их содержание достигает в некоторых случаях 90% от массы сухого вещества (семена, клубни картофеля и т. д.).

Углеводы бывают простые и сложные. Простые углеводы называются моносахаридами. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле моносахариды называются триозами, тетрозами, пентозами или гексозами. Из шестиуглеродных моносахаридов – гексоз – наиболее важное значение имеют глюкоза, фруктоза и галактоза. Глюкоза содержится в крови (0,1 – 0,12%). Пентозы рибоза и дезоксирибоза входят в состав нуклеиновых кислот и АТФ. Если в одной молекуле объединяются два моносахарида, такое соединение называется дисахаридом. Пищевой сахар, получаемый из тростника или сахарной свеклы, состоит из одной молекулы глюкозы и одной молекулы фруктозы, молочный сахар – из глюкозы и галактозы.

Сложные углеводы, образованные многими моносахаридами, называются полисахаридами. Мономером таких полисахаридов, как крахмал, гликоген, целлюлоза, является глюкоза.

Углеводы выполняют две основные функции: *строительную* и *энергетическую.* Целлюлоза образует стенки растительных клеток. Сложный полисахарид хитин служит главным структурным компонентом наружного скелета членистоногих. Строительную функцию хитин выполняет и у грибов. Углеводы играют роль основного источника энергии в клетке. В процессе окисления 1 г углеводов освобождается 17,6 кДж (~4,2 ккал). Крахмал у растений и гликоген у животных откладываются в клетках и служат энергетическим резервом.

Жиры и липоиды. Жиры представляют собой соединения высокомолекулярных жирных кислот и трехатомного спирта

глицерина. Жиры не растворяются в воде – они гидрофобны. В клетках всегда есть и другие сложные гидрофобные жироподобные вещества, называемые липоидами.

Одна из основных функций жиров – *энергетическая*. В ходе расщепления 1 г жиров до CO_2 и H_2O освобождается большое количество энергии – 38,9 кДж ($\sim$ 9,3 ккал). Содержание жира в клетке колеблется в пределах 5 – 15 % от массы сухого вещества. В клетках жировой ткани количество жира возрастает до 90 %. Накапливаясь в клетках жировой ткани животных, в семенах и плодах растений, жир служит запасным источником энергии.

Жиры и липоиды выполняют и *строительную* функцию: они входят в состав клеточных мембран. Благодаря плохой теплопроводности жир способен к защитной функции. У некоторых животных (тюлени, киты) он откладывается в подкожной жировой ткани, образуя слой толщиной до 1 м. Образование некоторых липоидов предшествует синтезу ряда гормонов. Следовательно, этим веществам присуща и функция *регуляции* обменных процессов.

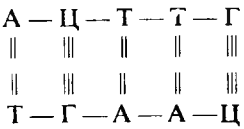
Нуклеиновые кислоты. Значение нуклеиновых кислот в клетке очень велико. Особенности их химического строения обеспечивают возможность хранения, переноса и передачи по наследству дочерним клеткам информации о структуре белковых молекул, которые синтезируются в каждой ткани на определенном этапе индивидуального развития. Поскольку большинство свойств и признаков клеток обусловлено белками, то понятно, что стабильность нуклеиновых кислот – важнейшее условие нормальной жизнедеятельности клеток и целых организмов. Любые изменения строения нуклеиновых кислот влекут за собой изменения структуры клеток или активности физиологических процессов в них, влияя таким образом на жизнеспособность. Изучение структуры нуклеиновых кислот имеет исключительно важное значение для понимания наследования признаков у организмов и закономерностей функционирования как отдельных клеток, так и клеточных систем – тканей и органов.

Существуют два типа нуклеиновых кислот – ДНК и РНК.

ДНК – полимер, состоящий из двух полинуклеотидных спиралей, закрученных так, что образуется двойная спираль. Мономеры молекулы ДНК представляют собой нуклеотиды, состоящие из азотистого основания (аденина, тимина, гуанина или цитозина), углевода (дезоксирибозы) и остатка фосфорной кислоты. Азотистые основания в молекуле ДНК соединены между собой неодинаковым количеством водородных связей и располагаются попарно: аденин (А) всегда против ти-

У-2286/1
Библиотека ТГПИ им. Низами

мина (Т), гуанин (Г) против цитозина (Ц). Схематически расположение нуклеотидов в молекуле ДНК можно изобразить так:



Из схемы видно, что нуклеотиды соединяются друг с другом не случайно, а избирательно. Способность к избирательному взаимодействию аденина с тимином и гуанина с цитозином называется комплементарностью. Комплементарное взаимодействие определенных нуклеотидов объясняется особенностями пространственного расположения атомов в их молекулах, которые позволяют им сближаться и образовывать водородные связи. В полинуклеотидной цепочке соседние нуклеотиды связаны между собой через сахар (дезоксирибозу) и остаток фосфорной кислоты.

РНК так же, как и ДНК, представляет собой полимер, мономерами которого являются нуклеотиды. Азотистые основания трех нуклеотидов те же самые, что входят в состав ДНК (аденин, гуанин, цитозин); четвертое – урацил – присутствует в молекуле РНК вместо тимина. Нуклеотиды РНК отличаются от нуклеотидов ДНК и по строению входящего в их состав углевода (рибоза вместо дезоксирибозы). В цепочке РНК нуклеотиды соединяются путем образования ковалентных связей между рибозой одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого.

По структуре различают двухцепочечные и одноцепочечные РНК. Двухцепочечные РНК являются хранителями генетической информации у ряда вирусов, т. е. выполняют у них функции хромосом. Одноцепочечные РНК осуществляют перенос информации о структуре белков от хромосомы к месту их синтеза и участвуют в синтезе белков.

Существует несколько видов одноцепочечных РНК. Их названия обусловлены выполняемой функцией или местом нахождения в клетке. Бо́льшую часть РНК цитоплазмы (до 80 – 90 %) составляет *рибосомальная* РНК (рРНК), содержащаяся в рибосомах. Молекулы рРНК относительно невелики и состоят в среднем из 10 нуклеотидов. Другой вид РНК – *информационные* (иРНК), переносящие к рибосомам информацию о последовательности аминокислот в белках, которые должны синтезироваться. Размер этих РНК зависит от длины участка ДНК, на котором они были синтезированы. *Транспортные*

РНК (тРНК) выполняют несколько функций. Они доставляют аминокислоты к месту синтеза белка, «узнают» (по принципу комплементарности) триплет иРНК, соответствующий переносимой аминокислоте, осуществляют точную ориентацию аминокислоты на рибосоме.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ

Все живые организмы способны к обмену веществ с окружающей средой. В клетках непрерывно идут процессы биологического синтеза, или биосинтеза. С помощью катализаторов химических реакций – ферментов – из простых низкомолекулярных веществ образуются сложные высокомолекулярные соединения: из аминокислот синтезируются белки, из моносахаридов – сложные углеводы, из азотистых оснований – нуклеиновые кислоты. Разнообразные жиры и масла возникают путем химических превращений сравнительно простых веществ, источником которых служит остаток уксусной кислоты – ацетат. При этом биосинтетические реакции отличаются видовой и индивидуальной специфичностью. Клетки наружных покровов членистоногих синтезируют хитин – сложный полисахарид, у наземных позвоночных – рептилий, птиц, млекопитающих – роговое вещество, основой которого является белок кератин. В конечном счете структура синтезируемых крупных органических молекул определяется последовательностью нуклеотидов в ДНК, т. е. генотипом. Синтезированные вещества используются в процессе роста для построения клеток и их органоидов и для замены израсходованных или разрушенных молекул. Все реакции биосинтеза идут с поглощением энергии.

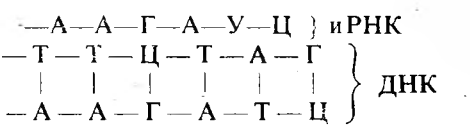
Пластический обмен. Совокупность реакций биологического синтеза называется *пластическим обменом* или *ассимиляцией*. Название этого вида обмена отражает его сущность: из простых веществ, поступающих в клетку извне, образуются вещества, подобные веществам клетки.

Рассмотрим одну из важнейших форм пластического обмена – биосинтез белков. Как уже отмечалось, все многообразие их свойств определяется в конечном счете первичной структурой, т. е. последовательностью аминокислот. Огромное количество отобранных эволюцией уникальных сочетаний аминокислот воспроизводится путем синтеза нуклеиновых кислот с такой последовательностью азотистых оснований, которая соответствует последовательности аминокислот в белках. Каждой аминокислоте в полипептидной цепочке соответствует комбинация из трех нуклеотидов *(триплет)*. Так, аминокислоте цистеину соответствует триплет АЦА, валину – ЦАА, лизину – ГТТ и т. д.

Таким образом, определенные сочетания нуклеотидов и последовательность их расположения в молекуле ДНК являются кодом, несущим информацию о структуре белка.

Код включает все возможные сочетания трех (из четырех) азотистых оснований. Таких сочетаний может быть $4^3 = 64$, в то время как кодируется только 20 аминокислот. В результате некоторые аминокислоты кодируются несколькими триплетами. Эта *избыточность* кода имеет большое значение для повышения надежности передачи генетической информации. Например, аминокислоте аргинину могут соответствовать триплеты ГЦА, ГЦГ, ГЦТ, ГЦЦ и др. Понятно, что случайная замена третьего нуклеотида в этих триплетах никак не отразится на структуре синтезируемого белка. В длинной молекуле ДНК, состоящей из миллионов нуклеотидных пар, записана информация о последовательности аминокислот в сотнях различных белков. Каким образом участок молекулы ДНК, несущий информацию о структуре какого-либо белка, отграничивается от других участков? Существуют триплеты, функцией которых является инициация синтеза полинуклеотидной цепочки, или триплеты, которые прекращают синтез, т. е. служат «знаками препинания». Одно из основных свойств кода – его *специфичность*. Нет случаев, когда один и тот же триплет соответствовал бы более чем одной аминокислоте. Код *универсален* для всех живых организмов и никогда *не перекрывается*, т. е. кодовые триплеты транслируются всегда целиком. При считывании информации с молекулы ДНК невозможно использование азотистого основания одного триплета в комбинации с основаниями другого триплета.

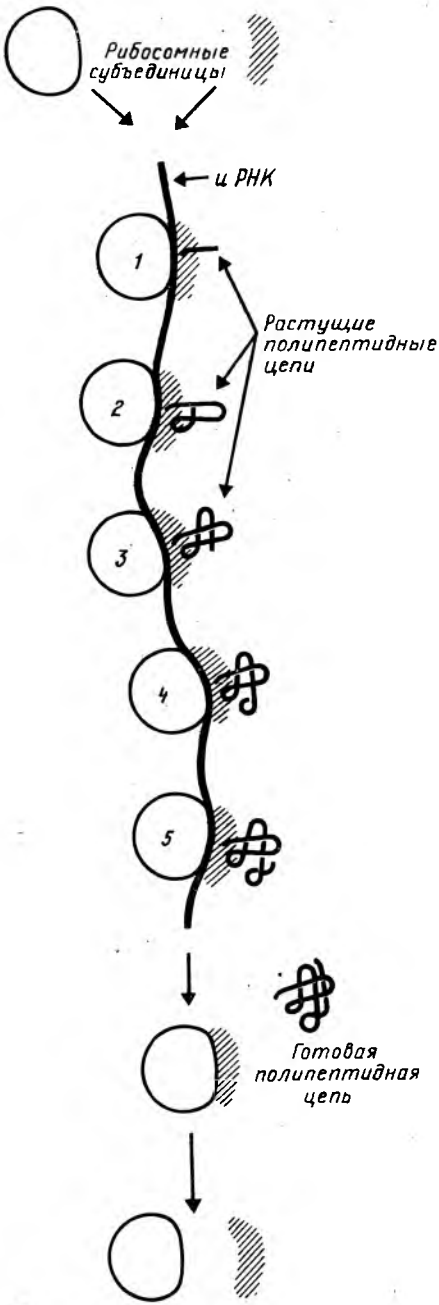
Для осуществления синтеза белка информация о последовательности аминокислот в его первичной структуре должна быть доставлена к рибосомам. Этот процесс включает два этапа – транскрипцию и трансляцию. Транскрипция (буквально – переписывание) информации происходит путем синтеза на одной из цепей молекулы ДНК одноцепочечной молекулы РНК, последовательность нуклеотидов которой точно соответствует последовательности нуклеотидов матрицы. Существуют специальные механизмы «узнавания» начальной точки синтеза, выбора цепи ДНК, с которой происходит считывание информации, а также завершения процесса. Образовавшаяся РНК – информационная (иРНК):



Следующий этап биосинтеза белка – перевод последовательности нуклеотидов в молекуле иРНК в последовательность аминокислот (трансляция). У прокариот, не имеющих оформленного ядра, рибосомы могут связываться с вновь синтезированной молекулой иРНК сразу после ее отделения от ДНК или даже до полного завершения ее синтеза. У эукариот иРНК сначала должна быть доставлена через ядерную мембрану в цитоплазму. Перенос осуществляется специальными белками, которые образуют комплекс с молекулой РНК. Кроме транспорта иРНК к рибосомам эти белки защищают иРНК от повреждающего действия цитоплазматических ферментов. В цитоплазме на один из концов иРНК (а именно на тот, с которого начинался синтез молекулы в ядре) вступает рибосома и начинает синтез полипептида. Рибосома перемещается по молекуле иРНК не плавно, а прерывисто, триплет за триплетом.

Одна рибосома способна синтезировать полную полипептидную цепь и не нуждается в присутствии других рибосом. Однако в зависимости от длины молекулы иРНК к ней может присоединяться от 3–4 до 100 рибосом. Такие комплексы рибосом называются полирибосомами. Образование групп рибосом повышает эффективность использования иРНК, поскольку на ней может одновременно синтезироваться несколько полипептидных цепей. По мере перемещения рибосомы по молекуле иРНК к полипептидной цепочке одна за другой пристраиваются аминокислоты, соответствующие триплетам иРНК. Точное соответствие аминокислоты коду триплета иРНК обеспечивается тРНК. Для каждой аминокислоты существует своя тРНК, один из триплетов которой комплементарен строго определенному триплету иРНК. Точно так же каждой аминокислоте соответствует свой фермент, присоединяющий ее к тРНК. После завершения синтеза полипептидная цепочка отделяется от матрицы – молекулы иРНК, сворачивается в спираль (рис. 2), а затем приобретает третичную структуру, свойственную данному белку. Молекула иРНК может использоваться для синтеза полипептидов многократно, так же, как и рибосома.

Описание транскрипции и трансляции дано здесь в очень упрощенном виде. Следует помнить, что биосинтез белков – процесс чрезвычайно сложный, связанный с участием многих ферментов и затратой большого количества энергии, значительно превышающей количество энергии образующихся пептидных связей. Поразительная сложность системы биосинтеза и ее энергоемкость обеспечивают высокую точность и упорядоченность синтеза полипептидов.



Процессом, противоположным синтезу белков, является *диссимиляция* – совокупность реакций расщепления. При расщеплении высокомолекулярных соединений выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Поэтому диссимиляцию называют еще *энергетическим обменом клетки.*

Химическая энергия питательных веществ заключена в различных ковалентных связях между атомами в молекуле. Например, при разрыве такой химической связи, как пептидная, освобождается около 12 кДж на 1 моль. В глюкозе количество потенциальной энергии, заключенной в связях между атомами С, Н и О, составляет 2800 кДж на 1 моль (т. е. на 180 г глюкозы). При расщеплении глюкозы энергия выделяется поэтапно при участии ряда ферментов согласно итоговому уравнению:

Рис. 2. Образование полирибосомы и синтез полипептида. Рибосомы функционируют независимо одна от другой. Каждая рибосома, перемещаясь вдоль молекулы иРНК, образует полипептидную цепь. По окончании трансляции рибосомы распадаются на субъединицы:
1–5 – рибосомы

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6H_2O + 6CO_2 + 2800 \text{ кДж}$$

Часть энергии, освобождаемой из питательных веществ, рассеивается в форме теплоты, а часть аккумулируется в богатых энергией фосфатных связях АТФ. Именно АТФ обеспечивает энергией все виды клеточных функций: биосинтез, механическую работу (деление клетки, сокращение мышц), активный перенос веществ через мембраны, поддержание мембранного потенциала в процессе проведения нервного импульса, выделение различных секретов, лучеиспускание при биолюминесценции.

Молекула АТФ состоит из азотистого основания аденина, сахара рибозы и трех остатков фосфорной кислоты. Аденин, рибоза и первый фосфат образуют аденозинмонофосфат (АМФ). Если к первому фосфату присоединяется второй, получается аденозиндифосфат (АДФ). Молекула с тремя остатками фосфорной кислоты (АТФ) наиболее энергоемка. Отщепление концевого фосфата АТФ сопровождается выделением 40 кДж вместо 12 кДж, выделяемых при разрыве обычных химических связей. Благодаря богатым энергией связям в молекулах АТФ клетка может накапливать большое количество энергии в очень маленьком пространстве и расходовать ее по мере надобности. Синтез АТФ осуществляется в митохондриях. Отсюда молекулы АТФ поступают в разные участки клетки, обеспечивая энергией процессы жизнедеятельности.

Этапы энергетического обмена. Энергетический обмен обычно делят на три этапа. Первый этап – подготовительный. На этом этапе молекулы ди- и полисахаридов, жиров, белков распадаются на мелкие молекулы – глюкозу, глицерин и жирные кислоты, аминокислоты, крупные молекулы нуклеиновых кислот – на азотистые основания – нуклеотиды. На этом этапе выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде тепловой энергии.

Второй этап – бескислородный, или неполный. Он называется также анаэробным дыханием или брожением. Термин «брожение» обычно применяют по отношению к процессам, протекающим в клетках микроорганизмов или растений. Образующиеся на этом этапе вещества при участии ферментов вступают на путь дальнейшего расщепления. В мышцах, например, в результате анаэробного дыхания молекула глюкозы распадается на две молекулы молочной кислоты (гликолиз). В реакциях расщепления глюкозы участвуют фосфорная кислота и АДФ. В суммарном виде гликолиз выглядит так:

$$C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4 + 2АДФ \rightarrow 2C_3H_6O_3 + 2АТФ + 2H_2O$$

У дрожжевых грибов молекула глюкозы без участия кислорода

превращается в этиловый спирт и диоксид углерода (спиртовое брожение):

$$C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4 + 2АДФ \rightarrow$$
$$\rightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2 + 2АТФ + 2H_2O$$

У других микроорганизмов гликолиз может завершаться образованием ацетона, уксусной кислоты и т. д. Во всех случаях распад одной молекулы глюкозы сопровождается образованием двух молекул АТФ. В ходе бескислородного расщепления глюкозы в виде химической связи в молекуле АТФ сохраняется 40% энергии, а остальная рассеивается в виде теплоты.

Третий этап энергетического обмена – стадия аэробного дыхания, или кислородного расщепления. Реакции этой стадии энергетического обмена также катализируются ферментами. При доступе кислорода к клетке образовавшиеся во время предыдущего этапа вещества окисляются до конечных продуктов – H_2O и CO_2. Кислородное дыхание сопровождается выделением большого количества энергии и аккумуляцией ее в молекулах АТФ. Суммарное уравнение аэробного дыхания выглядит так:

$$2C_3H_6O_3 + 6O_2 + 36H_3PO_4 + 36АДФ \rightarrow$$
$$\rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 36АТФ + 36H_2O$$

Таким образом, при окислении двух молекул молочной кислоты образуются 36 молекул АТФ. Следовательно, основную роль в обеспечении клетки энергией играет аэробное дыхание.

Автотрофное и гетеротрофное питание. Живые организмы для своей жизнедеятельности нуждаются в источниках энергии. По способу получения энергии все организмы делятся на две группы – *автотрофные* и *гетеротрофные*.

Автотрофы – это организмы, использующие для построения своего тела неорганические соединения. К ним относятся некоторые бактерии и все зеленые растения. В зависимости от того, какой источник энергии используется автотрофными организмами для синтеза органических соединений, их делят на две группы: *фототрофы* и *хемотрофы*. Для фототрофов источником энергии служит свет, а хемотрофы используют энергию, освобождающуюся при окислительно-восстановительных реакциях.

Зеленые растения являются фототрофами. При помощи содержащегося в хлоропластах хлорофилла они осуществляют фотосинтез – преобразование световой энергии в энергию химических связей. Происходит это следующим образом. Фото-

синтез состоит из двух фаз – световой и темновой. В световой фазе кванты света – фотоны – взаимодействуют с молекулами хлорофилла, в результате чего эти молекулы переходят на очень короткое время в более богатое энергией, «возбужденное», состояние. Затем избыточная энергия части возбужденных молекул переходит в теплоту или испускается в виде света. Другая ее часть передается ионам водорода, всегда имеющимся в водном растворе вследствие диссоциации воды. Образовавшиеся атомы водорода непрочно соединяются с органическими молекулами – переносчиками водорода. Ионы гидроксила OH^- отдают свои электроны другим молекулам и превращаются в свободные радикалы OH. Радикалы OH взаимодействуют друг с другом, в результате чего образуется вода и молекулярный кислород:

$$4OH \rightarrow O_2 + 2H_2O$$

Таким образом, источником молекулярного кислорода, образующегося в процессе фотосинтеза и выделяющегося в атмосферу, является *фотолиз* – разложение воды под влиянием света. Кроме фотолиза воды энергия света используется в световой фазе для синтеза АТФ и АДФ и фосфата без участия кислорода. Это очень эффективный процесс: в хлоропластах образуется в 30 раз больше АТФ, чем в митохондриях тех же растений с участием кислорода. Таким образом накапливается энергия, необходимая для процессов, происходящих в темновой фазе фотосинтеза. В комплексе химических реакций темновой фазы ключевое место занимает связывание CO_2. В этих реакциях участвуют молекулы АТФ, синтезированные во время световой фазы, и атомы водорода, образовавшиеся в процессе фотолиза воды и связанные с молекулами-переносчиками:

$$6CO_2 + 24H \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6H_2O$$

Так энергия солнечного света преобразуется в энергию химических связей сложных органических соединений.

Некоторые бактерии, лишенные хлорофилла, способны к синтезу органических соединений, при этом они используют энергию химических реакций неорганических веществ. Преобразование энергии химических реакций в химическую энергию синтезируемых органических соединений называется *хемосинтезом*. К группе автотрофов-хемосинтетиков (хемотрофов) относятся нитрифицирующие бактерии. Некоторые из них используют энергию окисления аммиака в азотистую кислоту, другие – энергию окисления азотистой кислоты в азотную. Известны хемосинтетики, извлекающие энергию из окисления двух-

валентного железа в трехвалентное или из окисления сероводорода до серной кислоты. Фиксируя атмосферный азот, переводя нерастворимые минералы в форму, пригодную для усвоения растениями, хемосинтезирующие бактерии играют важную роль в круговороте веществ в природе.

Организмы, не способные сами синтезировать органические соединения из неорганических, нуждаются в доставке их из окружающей среды. Такие организмы называются гетеротрофными. К ним относятся большинство бактерий, грибы и все животные.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Клетка представляет собой элементарную целостную систему. Все известные науке организмы имеют клеточное строение. Исключение составляют вирусы, которые являются паразитами на генетическом уровне. Неклеточные организмы, ведущие свободный образ жизни, неизвестны.

Изучение тонкого строения клеток разных типов позволило разделить их на две большие группы – *прокариоты* и *эукариоты*. Основной отличительный признак прокариот – отсутствие ядра, окруженного мембраной. У них нет также митохондрий и хлоропластов, а органоиды движения устроены проще, чем у эукариот. Эукариоты имеют настоящее ядро, содержащее набор хромосом, который после удвоения в процессе митоза передается двум дочерним клеткам. Эукариотические клетки очень разнообразны по строению и обладают значительно большими эволюционными возможностями, чем прокариоты. Поскольку именно более просто устроенные прокариоты позволяют составить представление о первых организмах, возникших на заре эволюции, начнем рассмотрение принципов клеточной организации на примере сохранившихся до наших дней прокариот – бактерий.

Прокариотическая клетка

Бактерии – это наиболее примитивные, сохранившиеся до наших дней живые свидетели раннего периода развития жизни на Земле.

Генетический аппарат бактерий представлен хромосомой, состоящей из двухспиральной молекулы ДНК, имеющей кольцевидную форму и погруженной в цитоплазму. ДНК у бактерий не образует комплексов с белками и поэтому все гены, входящие в состав хромосомы, «работают», т. е. с них непрерывно считывается информация. Бактериальная клетка окружена мембраной, отделяющей цитоплазму от клеточной стенки,

образованной из сложного, высокополимерного вещества. Цитоплазма пронизана мембранами, образующими эндоплазматическую сеть, в ней находятся рибосомы, осуществляющие синтез белков. Бактериальные клетки содержат от 5000 до 50 000 рибосом.

У многих бактерий внутри клетки откладываются запасные вещества: полисахариды, жиры, полифосфаты. Резервные вещества, включаясь в обмен веществ, могут продлевать жизнь клетки в отсутствие внешних источников энергии.

Как правило, бактерии размножаются делением надвое. После удлинения клетки постепенно образуется поперечная перегородка (она закладывается в направлении снаружи внутрь), а затем дочерние клетки расходятся или остаются связанными в характерные группы – цепочки, пакеты и т. д. Для бактерий характерно спорообразование. Оно начинается с отшнуровывания части цитоплазмы от материнской клетки. Отшнуровавшаяся часть содержит один геном и окружена цитоплазматической мембраной. Затем вокруг споры вырастает клеточная стенка, нередко многослойная.

У бактерий наблюдается также половой процесс в форме обмена генетической информацией между двумя клетками. Половой процесс повышает наследственную изменчивость микроорганизмов.

Эукариотическая клетка

Клетки бактерий и других прокариот устроены сравнительно просто и несут ряд примитивных черт, унаследованных от первых живых организмов на Земле. Эукариотические клетки – от простейших до клеток высших растений и млекопитающих – отличаются и сложностью, и разнообразием структуры. Типичной клетки не существует, но из тысяч типов клеток можно выделить общие черты (рис. 3).

Каждая клетка состоит из двух важнейших, неразрывно связанных между собой частей – цитоплазмы и ядра.

В *цитоплазме* находится целый ряд оформленных структур, имеющих закономерные особенности строения и поведения в разные периоды жизнедеятельности клетки. Каждая из этих структур несет определенную функцию. Отсюда возникло сопоставление их с органами целого организма. По аналогии они получили название «органоиды» или «органеллы». Есть органоиды, свойственные всем клеткам, – митохондрии, клеточный центр, аппарат Гольджи, рибосомы, эндоплазматическая сеть, лизосомы; и есть органоиды, свойственные только опре-

деленным типам клеток, – миофибриллы, реснички и ряд других. Органоиды – жизненно важные составные части клетки, постоянно присутствующие в ней.

В цитоплазме откладываются различные вещества – включения. Включениями называют непостоянные структуры в цитоплазме (а иногда и в ядрах). К ним относятся продукты обмена веществ (пигменты, белковые гранулы в секреторных клетках) или запасные питательные вещества (гликоген, капли жира).

Начнем рассмотрение структурной организации эукариотической клетки с плазматической (или цитоплазматической) мембраны. Плазматическая мембрана есть у всех клеток и отграничивает содержимое цитоплазмы от внешней среды. На фотографиях, полученных с помощью электронного микроскопа, отчетливо видно трехслойное строение наружной мембраны. Толщина ее примерно 7,5 нм. Наружный и внутренний слои мембраны состоят из белковых молекул, между ними находятся два слоя липидов (рис. 4). Наружная клеточная мембрана образует подвижную поверхность клетки, которая может иметь выросты и впячивания, совершает волнообразные колебательные движения, в ней постоянно перемещаются макромолекулы. Клеточная поверхность неоднородна, структура ее в разных участках неодинакова, неодинаковы и физиологические свойства этих участков. В наружной клеточной мембране локализованы некоторые ферменты, поэтому действие факторов внешней среды на клетку опосредуется ее плазматической мембраной. Поверхность клетки обладает высокой прочностью и эластичностью, легко и быстро восстанавливается после небольших повреждений.

В плазматической мембране имеются многочисленные мельчайшие отверстия – поры, через которые внутрь клетки могут проникать ионы и мелкие молекулы. Кроме того, ионы и мелкие молекулы могут проникать в клетку непосредственно через мембрану. Поступление ионов и молекул в клетку представляет собой активный транспорт веществ, требующий затраты энергии. Транспорт веществ носит избирательный характер. Клеточная мембрана легко проницаема для одних веществ и непроницаема для других. Так, концентрация ионов калия в клетке всегда выше, чем в окружающей среде, а натрия всегда больше в межклеточной жидкости, чем в клетке. Избирательная проницаемость клеточной мембраны носит название полупроницаемости. Помимо указанных двух способов, химические соединения и твердые частицы могут проникать в клетку путем пиноцитоза и фагоцитоза благодаря способности мембраны

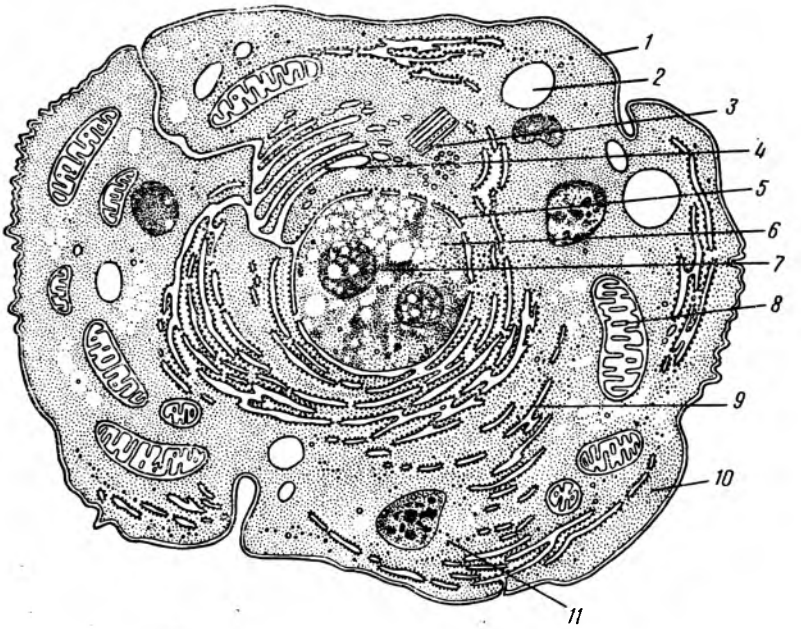


Рис. 3. Схема строения животной клетки:

1 – цитоплазматическая мембрана, *2* – вакуоль, *3* – центросома, *4* – комплекс Гольджи, *5* – ядерная мембрана, *6* – ядро, *7* – ядрышко, *8* – митохондрия, *9* – эндоплазматическая сеть, *10* – цитоплазма, *11* – рибосомы

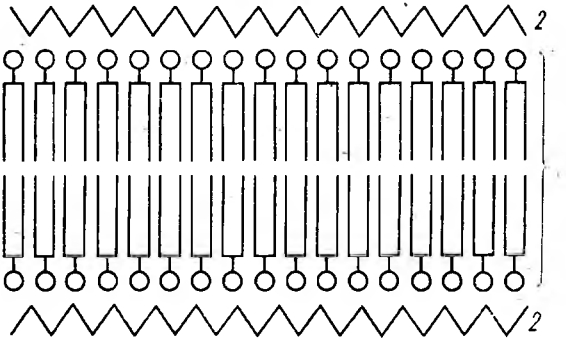


Рис. 4. Схематическое изображение клеточной мембраны:

1 – бимолекулярный слой липидов, *2* – монослой белка

клеток образовывать выпячивания. Края этих выпячиваний смыкаются, захватывая жидкость, окружающую клетку (пиноцитоз), или твердые частицы (фагоцитоз).

Пиноцитоз – один из основных механизмов проникновения в клетку высокомолекулярных соединений. Образующиеся пиноцитозные вакуоли имеют размеры от 0,01 до 1–2 мкм. Затем вакуоль погружается в цитоплазму и отшнуровывается. При этом стенка пиноцитозной вакуоли полностью сохраняет структуру породившей ее плазматической мембраны. Дальнейшая судьба пиноцитозной вакуоли показана на рис. 5. Из рисунка видно, что пиноцитоз и фагоцитоз – принципиально сходные процессы. Существует функциональная связь между вакуолями, доставляющими в клетку различные вещества, и лизосомами, ферменты которых расщепляют эти вещества. Таким образом, весь цикл состоит из четырех последовательных фаз: поступление веществ путем пино- или фагоцитоза, их расщепление под действием ферментов, выделяемых лизосомами, перенос продуктов расщепления в цитоплазму (вследствие изменения проницаемости мембраны вакуолей) и, наконец, выведение наружу ненужных клетке продуктов обмена. Сами вакуоли уплотняются и превращаются в мелкие цитоплазматические гранулы.

Плазматическая мембрана выполняет еще одну функцию – она обеспечивает связь между клетками в тканях многокле-

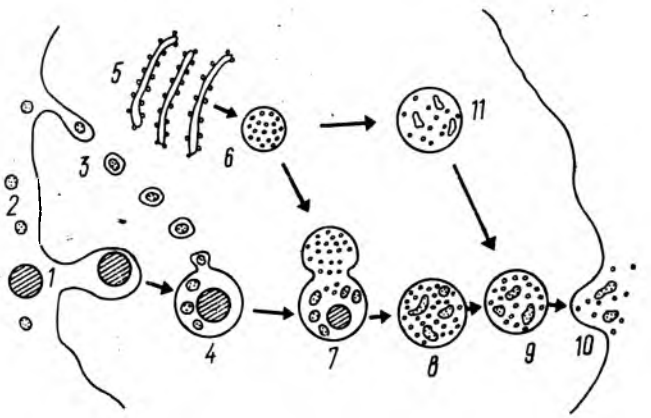


Рис. 5. Участие лизосом в процессах пиноцитоза:

1 и *2* – крупные и мелкие частицы в среде, окружающей клетку, *3* и *4* – захват частиц путем пиноцитоза, *5* и *6* – возникновение лизосом, *7* – изливание ферментов лизосом в пиноцитозные вакуоли, *8* и *9* – расщепление содержимого вакуолей, *10* – выделение продуктов расщепления, *11* – участок цитоплазмы, подвергшийся такому же расщеплению

точных организмов как за счет образования многочисленных складок и выростов, так и за счет выделения плотного цементирующего вещества, заполняющего межклеточное пространство.

Наружная плазматическая мембрана продолжается в мембраны *эндоплазматической сети*. Эндоплазматическая сеть – это разветвленная сеть каналов и полостей в цитоплазме клетки, образованная мембранами. Особенно много каналов эндоплáзматической сети в клетках с интенсивным обменом веществ. На мембранах этих каналов находятся многочисленные ферменты, обеспечивающие жизнедеятельность клетки. В среднем объем эндоплазматической сети составляет от 30 до 50% общего объема клетки. Различают два вида мембран эндоплазматической сети – гладкие и шероховатые. На мембранах гладкой эндоплазматической сети находятся ферментные системы, участвующие в жировом и углеводном обмене. Мембраны гладкой разновидности сети преобладают в клетках сальных желез, клетках печени (синтез гликогена), в клетках, богатых запасными питательными веществами (семена растений).

Основная функция шероховатой эндоплазматической сети – синтез белков, который осуществляется в рибосомах, прикрепленных к мембранам. Особенно много шероховатых мембран в клетках желез и нервных клетках. По каналам сети перемещаются вещества, в том числе синтезированные на мембранах. Мембраны эндоплазматической сети выполняют еще одну функцию – пространственного разделения ферментных систем, что необходимо для их последовательного вступления в биохимические реакции.

Таким образом, эндоплазматическая сеть – общая внутриклеточная циркуляционная система, по каналам которой транспортируются вещества внутри клетки и из клетки в клетку.

Функцию синтеза белков осуществляют *рибосомы*. Они представляют собой сферические частицы диаметром 15–35 нм, состоящие из двух субъединиц неравных размеров и содержащие примерно равное количество белков и РНК. Рибосомальная РНК (рРНК) синтезируется в ядре на молекуле ДНК одной из хромосом. Там же формируются рибосомы, которые затем покидают ядро. Рибосомы в цитоплазме располагаются свободно или прикрепляются к наружной поверхности мембран эндоплазматической сети. В зависимости от типа синтезируемого белка рибосомы могут объединяться в комплексы – полирибосомы. В таком комплексе рибосомы связаны между собой длинной цепочкой молекулы информационной

РНК (иРНК – см. рис. 2). Рибосомы имеются во всех типах клеток.

Основным структурным элементом *комплекса Гольджи* является гладкая мембрана, которая образует пакеты уплощенных цистерн или крупные вакуоли, или мелкие пузырьки (рис. 6). Он особенно развит в клетках, вырабатывающих белковый секрет, а также в нейронах, овоцитах. Цистерны комплекса соединены с каналами эндоплазматической сети. Синтезированные на мембранах эндоплазматической сети белки, полисахариды, жиры транспортируются к комплексу, конденсируются внутри его структур и «упаковываются» в виде секрета, готового к выведению, либо используются в самой клетке в процессе ее жизнедеятельности.

Митохондрии присутствуют практически во всех типах клеток одноклеточных и многоклеточных организмов. Всеобщее распространение митохондрий в животном и растительном мире указывает на важную роль, которую они играют в клетке.

Митохондрии имеют форму сферических, овальных и цилиндрических телец, могут быть нитевидной формы. Размеры митохондрий составляют от 0,2 до 1 мкм в диаметре и до 5–7 мкм в длину. Длина нитевидных форм достигает 15–20 мкм. Количество митохондрий в клетках различных тканей неодинаково. В клетке печени крысы их около 2500, а в мужской половой клетке некоторых моллюсков – 20–22. Количество митохондрий зависит от функции клетки. Их больше там, где интенсивны синтетические процессы (печень) или велики затраты энергии. Так, митохондрий больше в грудной мышце хорошо летающих птиц, чем в грудной мышце нелетающих.

Митохондрии тесно связаны с мембранами эндоплазматической сети, каналы которой часто открываются прямо в митохондрии. При повышении нагрузки на орган и усилении синтетических процессов, требующих затраты энергии, контакты между эндоплазматической сетью и митохондриями

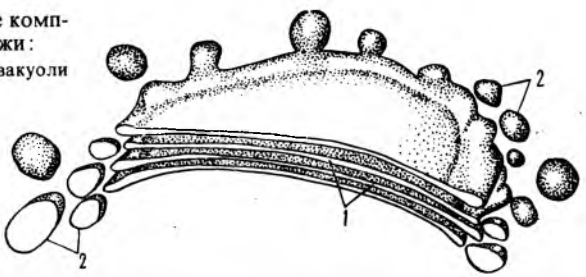


Рис. 6. Строение комплекса Гольджи:
1 – полости, *2* – вакуоли

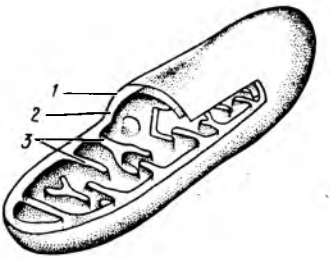


Рис. 7. Строение митохондрии:
1 – наружная мембрана, *2* – внутренняя мембрана, *3* – перегородки (кристы)

становятся особенно многочисленными. Число митохондрий может быстро увеличиваться путем деления. Способность митохондрий к размножению обусловлена присутствием в них молекулы ДНК, напоминающей кольцевую хромосому бактерий. В электронном микроскопе видно, что стенка митохондрий состоит из двух мембран – наружной и внутренней (рис. 7). Наружная мембрана гладкая, а от внутренней внутрь органоида отходят перегородки – гребни, или кристы. На мембранах крист находятся многочисленные ферменты, участвующие в энергетическом обмене. Количество крист зависит от функции клеток. В митохондриях мышц крист очень много, они занимают всю внутреннюю полость органоида. В эмбриональных клетках кристы единичны. Основная функция митохондрий – синтез универсального источника энергии – АТФ. При распаде АТФ выделяется большое количество энергии, которая используется клетками при синтезе различных веществ, при выработке тепла, необходимого для поддержания температуры тела, при движении и других физиологических процессах.

Лизосомы – это небольшие овальные тельца диаметром около 0,4 мкм, окруженные одной трехслойной мембраной. В лизосомах находится около 30 ферментов, способных расщеплять белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие вещества. Расщепление веществ с помощью ферментов называется лизисом, поэтому и органоид назван лизосомой. Полагают, что лизосомы образуются из структур комплекса Гольджи (см. рис. 6) либо непосредственно из эндоплазматической сети. Лизосомы приближаются к пиноцитозным или фагоцитозным вакуолям и изливают в их полость свое содержимое. Таким образом, одна из основных функций лизосом – участие во внутриклеточном переваривании пищевых веществ. Кроме того, лизосомы могут разрушать структуры самой клетки при ее отмирании в ходе эмбрионального развития, когда происходит замена зародышевых тканей на постоянные, и в ряде других случаев. По-видимому, переваривание структур, образованных самой клеткой, играет важную роль в нормальном обмене веществ клеток. Однако остается неизвестным, каким образом лизосомы «распознают» внутриклеточный материал, подлежащий разрушению.

Клеточный центр состоит из двух очень маленьких телец цилиндрической формы, расположенных под прямым углом друг к другу. Эти тельца называют центриолями. Стенка центриоли состоит из 9 пар микротрубочек. Центриоли содержат ДНК и относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Центриоли играют важную роль в клеточном делении: от них начинается рост микротрубочек, образующих веретено деления.

Ядро – важнейшая составная часть клетки. Оно содержит молекулы ДНК, т. е. гены, и соответственно этому выполняет две главные функции: 1) хранения и воспроизведения генетической информации и 2) регуляции процессов обмена веществ, протекающих в клетке. Клетка, утратившая ядро, не может дальше существовать. Ядро также неспособно к самостоятельному существованию, поэтому можно сказать, что ядро и цитоплазма образуют взаимозависимую систему.

Большинство клеток имеет одно ядро. Нередко можно наблюдать 2 – 3 ядра в одной клетке, например в клетках печени. Известны и многоядерные клетки, причем число ядер может достигать нескольких десятков. Форма ядер зависит большей частью от формы клетки, она может быть и совершенно неправильной. Ядра бывают шаровидные, многолопастные. Впячивания и выросты ядерной оболочки значительно увеличивают

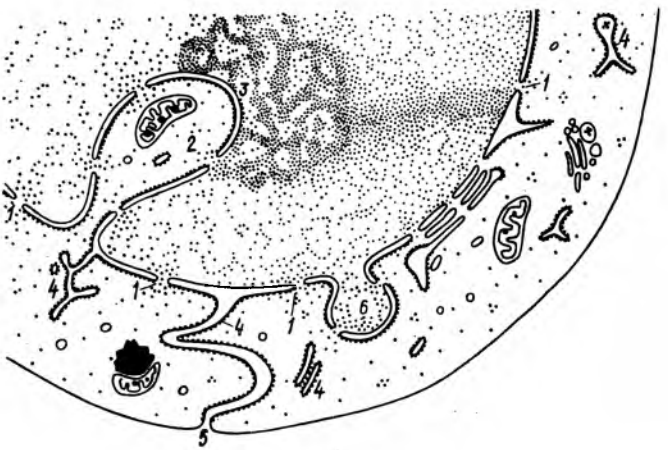


Рис. 8. Схематическое изображение возможных путей обмена веществами между ядром и цитоплазмой. Показаны: перемещение веществ через поры ядерной оболочки (*1*), впячивание цитоплазмы в глубь ядра (*2*), контакт ядерной оболочки с ядрышком (*3*), продолжение ядерной мембраны в каналы эндоплазматической сети (*4*), часть из которых может открываться во внеклеточную среду (*5*), выпячивание ядра в цитоплазму (*6*)

поверхность ядра и тем самым усиливают связь ядерных и цитоплазматических структур и веществ (рис. 8).

Ядро окружено оболочкой, которая состоит из двух мембран, имеющих обычное трехслойное строение. Наружная ядерная мембрана покрыта рибосомами, внутренняя мембрана гладкая. Электронно-микроскопические исследования показали, что ядерная оболочка – часть мембранной системы клетки. Выросты наружной ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети, образуя единую систему сообщающихся каналов. Поскольку цитоплазматические каналы могут открываться в межклеточные пространства, возможна прямая связь ядра с внеклеточной средой. Однако главную роль в жизнедеятельности ядра играет обмен веществ между ядром и цитоплазмой, который осуществляется двумя основными путями. Во-первых, ядерная оболочка пронизана многочисленными порами (рис. 8). Через эти отверстия происходит обмен молекулами между ядром и цитоплазмой. Во-вторых, вещества из ядра в цитоплазму и из цитоплазмы в ядро попадают путем отшнуровывания выростов и выпячиваний ядерной оболочки. Кроме того, мелкие молекулы могут диффундировать через ядерную оболочку. Несмотря на активный обмен веществ между ядром и цитоплазмой, ядерная оболочка отграничивает ядерное содержимое от цитоплазмы и делает возможным существование особой внутриядерной среды, отличной от окружающей цитоплазмы.

Содержимое ядра включает ядерный сок, или кариоплазму, хроматин и ядрышко. В живой клетке ядерный сок выглядит однородной массой, заполняющей промежутки между структурами ядра. В состав ядерного сока входят различные белки, в том числе большинство ферментов ядра. В ядерном соке находятся также свободные нуклеотиды, аминокислоты, а также продукты деятельности ядрышка и хроматина, перемещающиеся из ядра в цитоплазму.

Хроматином называют глыбки, гранулы и сетевидные структуры ядра, интенсивно окрашивающиеся некоторыми красителями и отличные по форме от ядрышка. Хроматин содержит ДНК и белки и представляет собой спирализованные и уплотненные участки хромосом. Спирализованные участки хромосом инертны в генетическом отношении. Передачу генетической информации осуществляют деспирализованные участки хромосом, которые в силу своей малой толщины не видны в световой микроскоп. В делящихся клетках все хромосомы сильно спирализуются, укорачиваются и приобретают компактные размеры и форму.

Строение хромосом хорошо видно на стадии метафазы

митоза. Изучение хромосом позволило установить следующие факты:

1. Во всех соматических клетках любого растительного или животного организма число хромосом одинаково.

2. В половых клетках содержится всегда вдвое меньше хромосом, чем в соматических клетках данного вида организма.

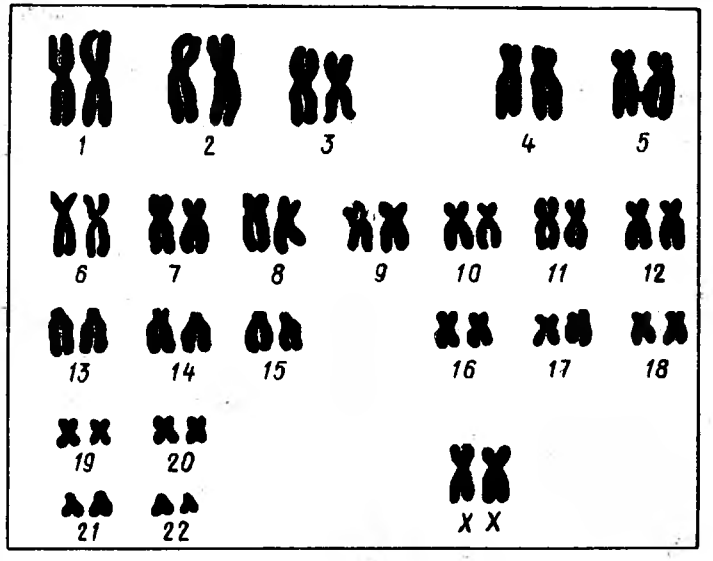
3. У всех организмов, относящихся к одному виду, число хромосом в клетках одинаково.

Ниже приведены диплоидные числа хромосом в ядрах клеток некоторых видов растений и животных.

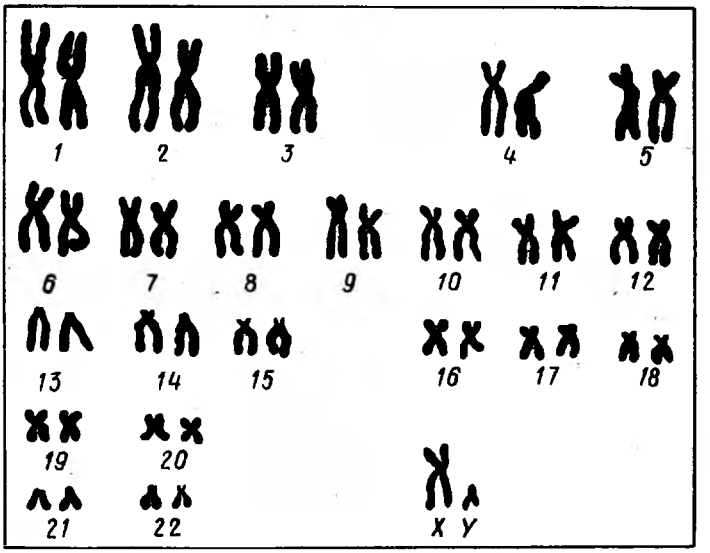
Малярийный плазмодий	– 2	Вошь головная	– 12	Ясень	– 46
Лошадиная аскарида	– 2	Шпинат	– 12	Шимпанзе	– 48
Плодовая мушка дрозофила	– 8	Муха домашняя	– 12	Таракан	– 48
		Окунь	– 28	Перец	– 48
		Сазан	– 104	Овца	– 54
		Человек	– 46	Собака	– 78
				Голубь	– 80

Как видно, число хромосом не зависит от высоты организации и не всегда указывает на филогенетическое родство: одно и то же число может встречаться у очень далеких друг от друга систематических групп и сильно отличаться у близких по происхождению видов организмов. Число хромосом не является, таким образом, видоспецифическим признаком. Однако характеристика хромосомного набора в целом видоспецифична, т. е. свойственна только одному какому-то виду растений или животных. *Совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки называется кариотипом.* Число хромосом в кариотипе всегда четное. Это объясняется тем, что в соматических клетках находятся две одинаковые по форме и размерам хромосомы – одна происходит от отцовского организма, вторая – от материнского (рис. 9). Хромосомы, одинаковые по форме и размерам и несущие одинаковые гены, называются *гомологичными.* Хромосомный набор соматической клетки, в котором каждая хромосома имеет себе пару, носит название двойного или диплоидного набора и обозначается $2n$. Количество ДНК, соответствующее диплоидному набору хромосом, обозначают как $2c$. В половые клетки из каждой пары гомологичных хромосом попадает только одна, поэтому хромосомный набор гамет называется одинарным или гаплоидным.

В определении формы хромосом большое значение имеет положение так называемой первичной перетяжки или центромеры – области, к которой во время митоза прикрепляются нити ахроматинового веретена. Центромера делит хромосому на два плеча. Расположение центромеры определяет три основных типа хромосом: 1) равноплечие, с плечами равной или



А



Б

Рис. 9. Хромосомный набор женщины (*А*) и мужчины (*Б*). Цифрами обозначены номера хромосом по принятой классификации:

X – *X*-хромосома, *Y* – *Y*-хромосома

почти равной длины; 2) неравноплечие, имеющие плечи неравной длины; 3) палочковидные – с одним длинным и вторым очень коротким, иногда с трудом обнаруживаемым плечом.

Следует обратить внимание на то, что изображения хромосом на рис. 9 и 10 не совпадают. Например, равноплечая хромосома на рис. 10 на первый взгляд существенно отличается от равноплечей хромосомы из кариотипа человека на рис. 9 (1). Это обусловлено тем, что на рис. 9 представлена фотография хромосом человека из метафазной пластинки. Такие хромосомы удвоены, состоят из двух хроматид. Разойдясь в анафазе митоза, хроматиды становятся самостоятельными хромосомами. На рис. 10 изображены именно анафазные одинарные хромосомы.

После завершения деления клетки хромосомы деспирализуются и в ядрах дочерних клеток снова становится видимой только тонкая сеточка и глыбки хроматина.

В состав хромосомы кроме ДНК входят основные и кислые белки. Их функция – блокирование той части генетической информации, которая постоянно или временно не используется клеткой.

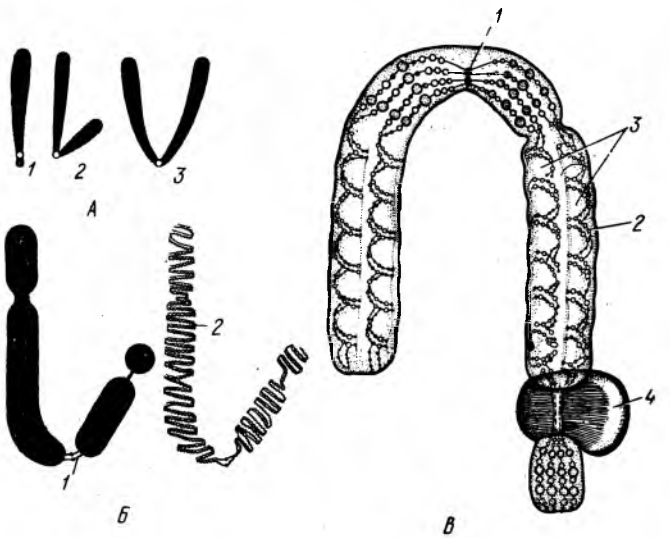


Рис. 10. Строение хромосом. *А* – типы хромосом:
1 – палочковидная, *2* – неравноплечая, *3* – равноплечая; *Б*, *В* – тонкое строение хромосом:
1 – центромера, *2* – спирально закрученная нить ДНК, *3* – хроматида, *4* – ядрышко

Третья характерная структура для ядра клетки – ядрышко. Оно представляет собой плотное округлое тельце, располагающееся в ядерном соке. В ядрах разных клеток и в ядре одной и той же клетки в зависимости от ее функционального состояния число ядрышек колеблется от 1 до 5–7 и более. Ядрышки есть только в неделящихся ядрах, во время митоза они исчезают, а после завершения деления образуются вновь. Ядрышко не является самостоятельным органоидом клетки. Оно лишено мембраны и образуется вокруг участка хромосомы, в котором закодирована структура рРНК. Этот участок носит название ядрышкового организатора; на нем синтезируется рРНК. Кроме накопления рРНК в ядрышке формируются рибосомы; которые затем перемещаются в цитоплазму.

Таким образом, ядрышко – это скопление рРНК и рибосом на разных этапах формирования.

Отличия растительной клетки от животной

В растительной клетке есть все органоиды, свойственные и животной клетке: ядро, эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи. Вместе с тем она имеет существенные особенности строения (рис. 11).

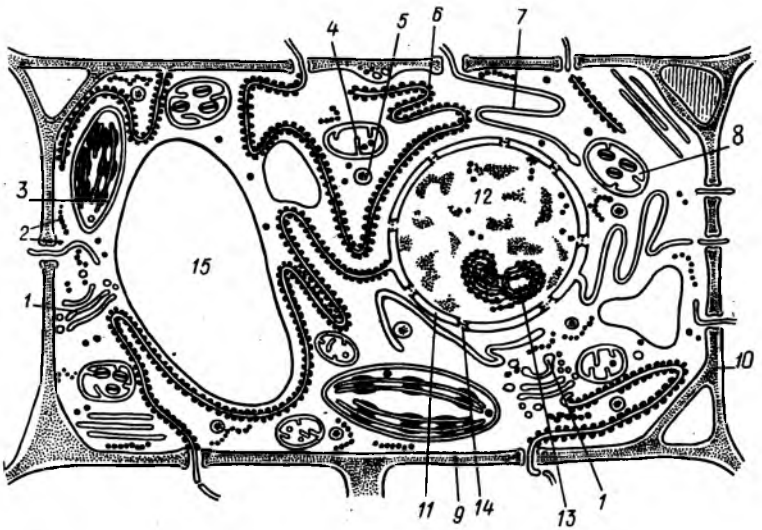


Рис. 11. Схема строения растительной клетки:

1 – комплекс Гольджи, *2* – свободно расположенные рибосомы, *3* – хлоропласты, *4* – митохондрии, *5* – лизосомы, *6* – шероховатая эндоплазматическая сеть, *7* – гладкая эндоплазматическая сеть, *8* – пластиды, *9* – плазматическая мембрана, *10* – клеточная стенка, *11* – ядерная оболочка, *12* – ядро, *13* – ядрышко, *14* – поры в ядерной оболочке, *15* – вакуоль

Растительная клетка отличается от животной следующими признаками:

1) прочной клеточной стенкой значительной толщины;

2) особыми органоидами – пластидами, в которых происходит первичный синтез органических веществ из минеральных за счет энергии света;

3) развитой сетью вакуолей, в значительной мере обусловливающих осмотические свойства клеток.

Растительная клетка, как и животная, окружена цитоплазматической мембраной, но кроме нее ограничена толстой клеточной стенкой, состоящей из целлюлозы, которой нет у животных. Клеточная стенка имеет поры, через которые каналы эндоплазматической сети сообщаются друг с другом.

Преобладание синтетических процессов над процессами освобождения энергии – одна из наиболее характерных особенностей обмена веществ растительных организмов. Первичный синтез углеводов из неорганических веществ осуществляется в пластидах. Различают три вида пластид: 1) лейкопласты – бесцветные пластиды, в которых происходит синтез крахмала из моносахаридов и дисахаридов (есть лейкопласты, запасающие белки или жиры); 2) хлоропласты, включающие пигмент хлорофилл, где осуществляется фотосинтез; 3) хромопласты, содержащие различные пигменты, обусловливающие яркую окраску цветков и плодов.

Пластиды могут переходить друг в друга. Они содержат ДНК и РНК и размножаются делением надвое.

Вакуоли развиваются из цистерн эндоплазматической сети, содержат в растворенном виде белки, углеводы, низкомолекулярные продукты синтеза, витамины, различные соли и окружены мембраной. Осмотическое давление, создаваемое растворенными в вакуолярном соке веществами, приводит к тому, что в клетку поступает вода и создается тургор – напряжение клеточной стенки. Тургор и толстые упругие оболочки клеток обусловливают прочность растений к статическим и динамическим нагрузкам.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ

В многоклеточном организме клетки специализированы, т. е. имеют строго определенные строение и функции. В соответствии со специализацией клетки имеют разную продолжительность жизни. Например, нервные и мышечные клетки после завершения эмбрионального периода развития перестают делиться и функционируют на протяжении всей жизни организма. Другие клетки – костного мозга, эпидермиса, эпителия тонкого

кишечника – в процессе своей специфической функции быстро погибают, и поэтому в этих тканях происходит непрерывное клеточное размножение.

Совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов в период подготовки клетки к делению, а также на протяжении самого митоза называется *митотическим циклом* (рис. 12.). Из рисунка видно, что после завершения митоза клетка может вступить в период подготовки к синтезу ДНК, обозначаемый символом G_1. В течение этого периода в клетке усиленно синтезируются РНК и белки, повышается активность ферментов, участвующих в биосинтезе ДНК. После завершения фазы G_1 клетка приступает к синтезу ДНК, или ее редупликации – удвоению. В бактериальной хромосоме в одной точке, в хромосомах эукариот одновременно во многих точках две спирали старой молекулы ДНК расходятся и каждая становится матрицей для синтеза новых цепей ДНК (рис. 13). Каждая из двух дочерних молекул обязательно включает одну старую спираль и одну новую. В процессе синтеза ДНК принимает участие целая группа ферментов, одним из которых является ДНК-полимераза. Редупликация молекул ДНК происходит с удивительной точностью: новая молекула абсолютно идентична старой. В этом заключается глубокий биологический смысл, потому что нарушения структуры ДНК, приводящие к искажению генетического кода, сделали бы невозможным сохранение и передачу по наследству генетической информации,

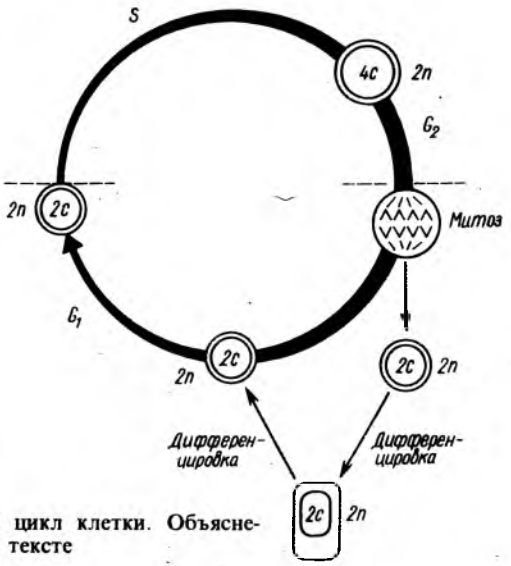


Рис. 12. Митотический цикл клетки. Объяснения в тексте

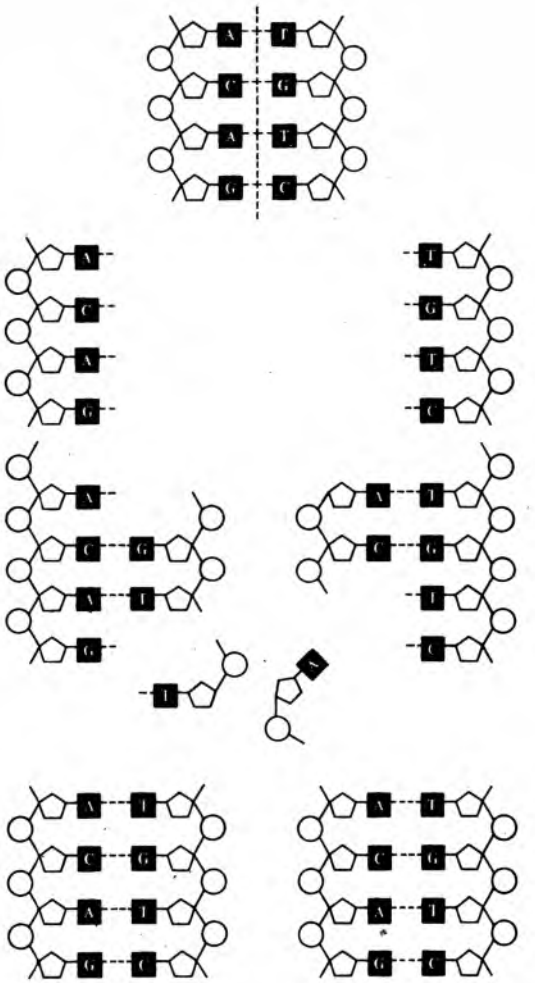


Рис. 13. Редупликация молекул ДНК. А – аденин, Т – тимин, С – цитозин, G – гуанин

обеспечивающей развитие полезных для организма признаков. И все же под воздействием химических и физических факторов (ультрафиолетовое и ионизирующее излучения, повышенная температура) правильность структуры вновь синтезированной молекулы ДНК может нарушаться. Для ликвидации этих нарушений существует специальный фермент, который «узнает» участок молекулы ДНК, несходный с матрицей, и выщепляет его, после чего недостающий участок достраивается. Таким об-

разом, консерватизм наследственности обеспечивают матричный синтез ДНК и система восстановления поврежденных участков молекулы.

Продолжительность синтеза ДНК в разных клетках неодинакова – от нескольких минут у бактерий до 6–12 ч в клетках млекопитающих. После завершения синтеза ДНК – фазы *S* митотического цикла – клетка, как правило, не сразу начинает делиться. Период от окончания синтеза ДНК и до начала митоза называется фазой G_2. В этот период завершается подготовка клетки к митозу. Для осуществления митотического деления клетки необходимы и другие подготовительные процессы, в том числе удвоение центриолей, синтез белков, из которых строится ахроматиновое веретено, завершение роста клетки. При вступлении клетки в митоз меняется ее функциональная активность: например, прекращается амебоидное движение у простейших и у лейкоцитов высших животных; поглощение жидкости и деятельность сократительных вакуолей у амеб; часто исчезают специфические структуры клетки, например реснички эпителиальных клеток.

Митоз (рис. 14) состоит из четырех фаз – профазы, метафазы, анафазы, телофазы. В профазе увеличивается объем ядра, хромосомы становятся видимыми вследствие спирализации, по две центриоли расходятся к полюсам клетки. Вследствие спирализации хромосом становится невозможным считывание генетической информации с ДНК и прекращается синтез РНК. Между полюсами протягиваются нити ахроматинового веретена – формируется аппарат, обеспечивающий расхождение хромосом к полюсам клетки. В конце профазы ядерная оболочка распадается на отдельные фрагменты, края которых смыкаются. Образуются мелкие пузырьки, сходные с эндоплазматической сетью. На протяжении профазы продолжается спирализация хромосом, которые становятся толстыми и короткими. После распада ядерной оболочки хромосомы свободно и беспорядочно лежат в цитоплазме.

В метафазе спирализация хромосом становится максимальной, и укороченные хромосомы устремляются к экватору клетки, располагаясь на равном расстоянии от полюсов. Центромерные участки хромосом находятся строго в одной плоскости, а сестринские центромеры и хроматиды обращены к противоположным полюсам. Митотическое веретено уже полностью сформировано и состоит из нитей, соединяющих полюса с центромерами хромосом. В метафазе отчетливо видно двойное строение хромосом, соединенных только в области центромеры.

В анафазе центромеры разъединяются, и с этого момента хроматиды становятся самостоятельными хромосомами. Нити

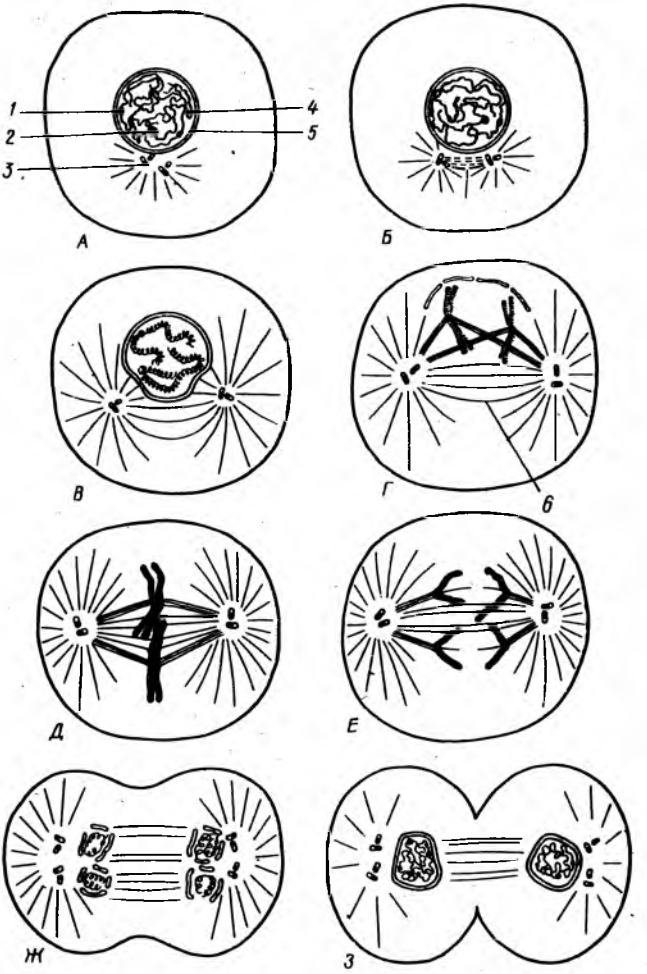


Рис. 14. Схема митоза. *А*, *Б*, – интерфаза, *В*, *Г*, – профаза: хромосомы, удвоенные в результате предшествующего синтеза ДНК, спирализуются и уплотняются, ядерная оболочка и ядрышко распадаются, центриоли расходятся и образуют полюсы, формируется веретено; *Д* – метафаза: хромосомы располагаются по экватору клетки; *Е* – анафаза: хроматиды разъединяются и сестринские хромосомы расходятся к полюсам; *Ж*, *З* – телофаза: хромосомы деспирализуются, становятся невидимыми, образуются ядерные оболочки и ядрышки сестринских клеток:

1 – центромера, *2* – ядрышко, *3* – центриоль, *4* – хромосома, *5* – ядерная оболочка, *6* – веретено

веретена, прикрепленные к центромерам, тянут хромосомы к полюсам клетки, а плечи хромосом при этом пассивно следуют за центромерой. Таким образом, в анафазе хроматиды удвоенных еще в интерфазе хромосом точно расходятся к полюсам клетки. В этот момент в клетке находятся два диплоидных набора хромосом.

Завершается митоз телофазой. Хромосомы, собравшиеся у полюсов, деспирализуются и становятся плохо видимыми. Из мембранных структур цитоплазмы образуется ядерная оболочка. В клетках животных цитоплазма делится путем перетяжки тела клетки на две меньших размеров, каждая из которых содержит один диплоидный набор хромосом. В клетках растений цитоплазматическая мембрана возникает в середине клетки и распространяется к периферии, разделяя клетку пополам. После образования поперечной цитоплазматической мембраны у растительных клеток появляется целлюлозная стенка.

В жизненном цикле клетки митоз – относительно короткая стадия, продолжающаяся обычно от 0,5 до 3 ч. Начиная с первого митотического деления зиготы, все дочерние клетки, образовавшиеся в результате митоза, содержат одинаковый набор хромосом и одни и те же гены. Следовательно, *митоз – это способ деления клеток, заключающийся в точном распределении генетического материала между дочерними клетками.* В результате митоза обе дочерние клетки получают диплоидный набор хромосом.

Биологическое значение митоза огромно. Постоянство строения и правильность функционирования органов и тканей многоклеточного организма было бы невозможным без сохранения идентичного набора генетического материала в бесчисленных клеточных поколениях. Митоз обеспечивает такие важные явления жизнедеятельности, как эмбриональное развитие, рост, восстановление органов и тканей после повреждения, поддержание структурной целостности тканей при постоянной утрате клеток в процессе их функционирования (замещение погибших эритроцитов, слущившихся клеток кожи, эпителия кишечника и пр.).

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ СТРОЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ

Клеточная теория строения организмов сформулирована в 1838 г. немецким ученым Т. Шванном. Обобщив имевшиеся в то время данные о строении животных и растений, Шванн пришел к заключению, что клетка представляет собой элементарную единицу строения и развития всех живых организмов. Клеточная теория сыграла огромную роль в развитии

биологии. Исчезла казавшаяся непроходимой пропасть между царством растений и царством животных. Провозглашая единство живого мира, клеточная теория послужила одной из предпосылок возникновения теории эволюции Дарвина. В дальнейшем в развитие клеточной теории был сделан существенный вклад многими учеными.

В настоящее время основные положения клеточной теории формулируются следующим образом: 1) клетка является структурно-функциональной единицей, а также единицей развития всех живых организмов; 2) клеткам присуще мембранное строение; 3) ядро – главная составная часть клетки; 4) клетки размножаются только делением; 5) клеточное строение организмов – свидетельство того, что растения и животные имеют единое происхождение.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Одним из свойств живого является дискретность, т. е. на любом уровне организации живая материя представлена элементарными структурными единицами. Для клетки – это органоид, и ее целостность обусловливается постоянным воспроизведением новых органоидов вместо износившихся. Каждый организм состоит из клеток. Развитие и существование организма обеспечивается размножением клеток. Животный мир и мир растений состоят из отдельных единиц – видов. Каждая особь данного вида смертна, и существование вида поддерживается размножением организмов. Таким образом, дискретность жизни предполагает ее воспроизводство, т. е. процесс размножения. Другими словами, размножение можно определить как свойство организмов оставлять потомство.

Известны две основные формы размножения: половое и бесполое.

Половым размножением называется смена поколений и развитие организмов на основе слияния специализированных – половых – клеток и образования зиготы. При бесполом размножении новая особь появляется из неспециализированных клеток тела – соматических, не половых. В природе существуют разные варианты двух основных форм размножения.

Бесполое размножение. Некоторые простейшие делятся *митозом*. У споровых растений (водоросли, грибы, мхи, плауны, папоротники) широко распространено размножение путем *спорообразования*. Каждая спора в благоприятных условиях дает одну особь. Часто споры покрыты плотной оболочкой, защищающей клетки от неблагоприятных внешних воздействий.

Спорообразование встречается и у простейших (тип споровиков).

Почкование заключается в том, что на материнской клетке первоначально образуется небольшой бугорок, содержащий ядро. Почка растет, достигает размеров материнской и затем отделяется от нее (дрожжевые грибы, некоторые инфузории). У многоклеточных животных (пресноводная гидра) почка состоит из группы клеток двух слоев стенки тела – эктодермы и энтодермы. Почка удлиняется и на переднем конце образуется ротовое отверстие с окружающими его щупальцами. Почкование завершается образованием маленькой гидры, которая может отделиться от материнского организма и начать самостоятельное существование.

У растений бесполое размножение может происходить частями вегетативного тела – черенками, усами, клубнями, листьями и т. д. Такое размножение называется *вегетативным*.

При любых формах бесполого размножения все потомки имеют генотип, идентичный материнскому. Бесполое размножение приводит к увеличению численности особей данного вида, но не сопровождается повышением генетического разнообразия внутри вида. Новые признаки, которые могут оказаться полезными при изменении условий среды, появляются только в результате мутаций.

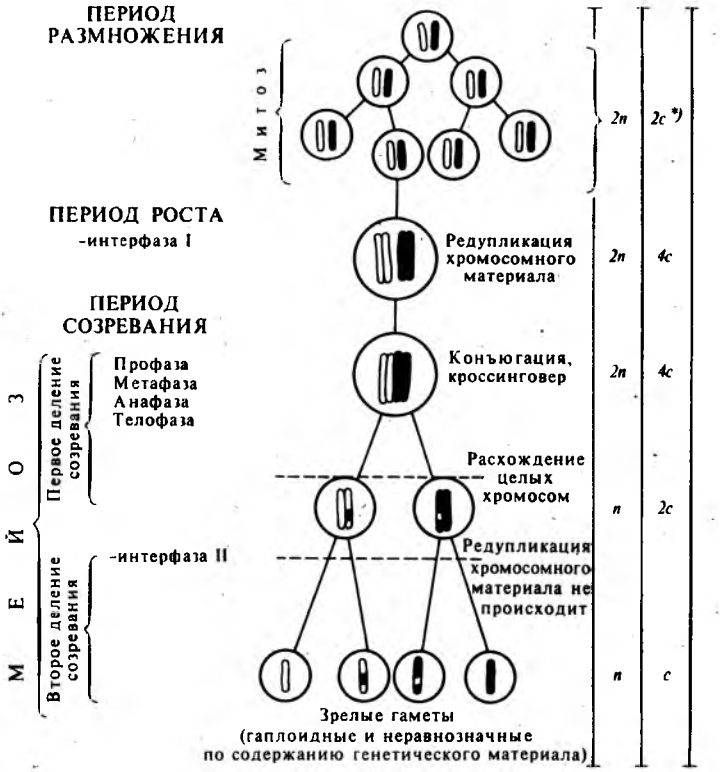
Половое размножение. Появление полового процесса дало колоссальные генетические преимущества по сравнению с бесполым размножением. При половом процессе происходит комбинация генов, принадлежавших до этого обоим родителям. Поскольку в норме рекомбинация каждой пары генов происходит в каждом поколении, то приспособительные комбинации генов возникают гораздо чаще за счет рекомбинаций, чем за счет относительно редких мутаций. Разнообразие генотипов особей, составляющих вид, обеспечивает возможность более успешного и быстрого приспособления вида к меняющимся условиям обитания, освоения новых экологических ниш и т. д.

Половое размножение в отличие от бесполого всегда происходит путем слияния двух специализированных половых клеток – яйцеклеток и сперматозоидов, образующихся в половых железах. Основное направление эволюции полового размножения – *сингамия*, т. е. оплодотворение, при котором обязательно слияние двух половых клеток, происходящих от разных особей. Такой тип полового размножения наилучшим образом обеспечивает генетическое разнообразие потомства. Сперматозоиды обычно подвижны и имеют небольшие размеры. Их функция – доставка хромосомного набора в яйцеклетку.

Яйцеклетки, как правило, неподвижны и имеют значительно большие размеры, чем сперматозоиды.

Развитие половых клеток (гаметогенез). Сперматозоиды развиваются в семенниках, яйцеклетки – в яичниках. Зрелые половые клетки несут одинарный (гаплоидный) набор хромосом. Число хромосом в гаплоидном наборе всегда в два раза меньше, чем в соматических (диплоидных) клетках. Число хромосом принято обозначать буквой *n*, количество ДНК в хромосомном наборе – буквой *c*. Следовательно, в соматических клетках хромосомный набор обозначают 2*n*2*c*, в половых клетках – 1*n*1*c*.

В развитии половых клеток выделяют ряд стадий (рис. 15). На первой стадии *сперматогенеза* – стадии размножения – первичные половые клетки делятся митозом. Затем некоторые из них после удвоения хромосом (2*n*4*c*) вступают в стадию



*) *n*-число хромосом
c-количество хромосомного материала

Рис. 15. Схема образования половых клеток. Объяснения в тексте

организмов. При оплодотворении – слиянии половых клеток – в зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом.

В результате сперматогенеза и овогенеза образуются половые клетки, равноценные с генетической точки зрения и содержащие гаплоидный набор хромосом. Но они неравноценны с точки зрения вклада в обеспечение развития будущего организма. Функция сперматозоида – внесение генетической информации в яйцеклетку и активация ее к развитию. По своему строению сперматозоид специализирован для выполнения этой функции. В яйцеклетке же заложены все основные факторы, позволяющие организму развиваться, т. е. она специализирована для выполнения функции развития. Размеры яйца увеличиваются в основном за счет накопления желтка (желток – вся совокупность питательных веществ клетки – белков, жиров, углеводов), количество которого зависит от длительности эмбрионального периода развития. Если вскоре после начала развития образуется личинка, способная питаться самостоятельно, желтка в яйце мало. Так, у ланцетника через 4–5 дней после образования зиготы из яйцевых оболочек выходит маленькая личинка. Напротив, у птиц с крупным яйцом и большим количеством желтка развитие продолжается три недели и из яйцевых оболочек выходит в основном сформированный организм. Еще более продолжительный эмбриональный период у млекопитающих, но в этом случае зародыш питается за счет материнского организма и поэтому желтка в яйцеклетке мало.

Но увеличение размеров яйцеклетки обусловлено не только желтком. Объем цитоплазмы также увеличивается по сравнению с цитоплазмой соматических клеток. В ней накапливается большое количество нуклеотидов, рибонуклеиновых кислот, белков. Резко возрастает объем ядра. В периоде роста в овоците образуется более тысячи ядрышек, содержащих в себе рРНК.

У некоторых животных (черви, пчелы, осы, муравьи, тли, низшие ракообразные, индейка) яйцеклетка может развиваться без оплодотворения. Такое развитие называется *партеногенезом* или девственным развитием. При партеногенезе образуются особи только одного пола – мужского или женского. У пчел, у индеек из неоплодотворенных яиц развиваются самцы.

В результате партеногенетического развития соматические клетки потомства могут иметь либо гаплоидный набор хромосом (пчелы, осы), либо диплоидный (тли, ракообразные). В последнем случае в процессе мейоза первое направительное тельце втягивается обратно и соединяется с ядром яйца или не выделяется второе направительное тельце.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ (ОНТОГЕНЕЗ)

При половом размножении животных и растений преемственность поколений обеспечивается только через половые клетки. Половые клетки несут в себе всю наследственную информацию, определяющую ход развития будущего организма. Поэтому онтогенез можно определить как процесс реализации генетической информации, полученной от родителей. Индивидуальное развитие начинается с момента слияния сперматозоида и яйцеклетки и образования зиготы и заканчивается смертью организма.

Онтогенез делится на два периода: 1) эмбриональный – с момента образования зиготы до рождения или же выхода из яйцевых оболочек; 2) постэмбриональный – от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма. .

Эмбриональный период развития

Эмбриональное развитие состоит из следующих основных этапов: 1) дробления, в результате которого образуется многоклеточный зародыш; 2) гаструляции, в процессе которой возникают первые эмбриональные ткани – эктодерма и энтодерма, а зародыш становится двухслойным; 3) первичного органогенеза – образования комплекса осевых органов зародыша – нервной трубки, хорды, кишечной трубки.

Разберем каждый из этапов эмбрионального развития животных подробнее на примере представителей типа хордовых – ланцетника, лягушки и курицы.

Яйцеклетка у всех животных обладает полярностью. Два ее противоположных полюса называют анимальным и вегетативным. Полярность яйца часто проявляется в расположении цитоплазматических включений. Во многих яйцах желток расположен неравномерно, его количество возрастает от анимального полюса к вегетативному. Тип дробления оплодотворенной яйцеклетки зависит от количества желтка и характера его распределения в цитоплазме яйца. Различают полное дробление, когда дробится вся яйцеклетка, и неполное, когда дробится только часть ее. Это обусловлено тем, что желток препятствует образованию перетяжки при делении тела клетки. Полное дробление в свою очередь бывает равномерным, если образующиеся в результате деления клетки примерно одинаковы по величине, и неравномерным, если они отличаются по своим размерам.

В яйцеклетке ланцетника желтка мало, и он равномерно распределен в цитоплазме, поэтому дробление оплодотворен-

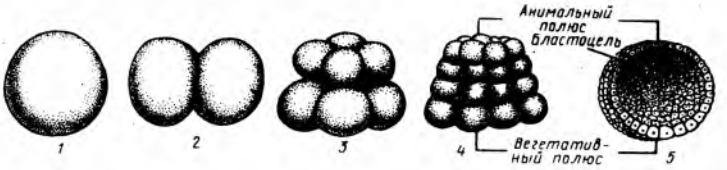


Рис. 16. Дробление и образование бластулы у ланцетника:
1 – зигота, *2–4* – стадии дробления, *5* – бластула в разрезе

ной яйцеклетки полное и равномерное (рис. 16). Первая борозда проходит в меридиональной плоскости по направлению от анимального полюса к вегетативному, разделяя зиготу на две клетки равной величины. Образующиеся в результате дробления зиготы клетки называются бластомерами («бластос» – зародыш, «мерос» – часть). Вторая борозда также проходит в меридиональной плоскости, но перпендикулярно к первой. Получаются 4 клетки. Третья борозда дробления – широтная, она проходит несколько выше экватора и сразу разделяет 4 бластомера на 8 клеток. Далее правильно чередуются меридиональные и широтные борозды. По мере увеличения числа клеток деление их становится асинхронным. Бластомеры все дальше расходятся от центра зародыша, образуя полость. В конце концов зародыш принимает форму пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток, тесно прилегающих друг к другу. Внутренняя полость зародыша, первоначально сообщающаяся с внешней средой через промежутки между бластомерами, в результате их плотного смыкания становится совершенно изолированной. Эта полость носит название первичной полости тела, а сам зародыш в конце периода дробления – бластулы. Общий объем бластомеров, появившихся в результате дробления, не превышает объема зиготы. Таким образом, митотическое деление зиготы и бластомеров не сопровождается ростом образовавшихся дочерних клеток до размеров материнской и размеры бластомеров в результате последовательных делений прогрессивно уменьшаются. Эта особенность митотического деления бластомеров наблюдается при развитии оплодотворенных яйцеклеток всех типов.

В яйцеклетке лягушки желтка больше, чем у ланцетника, и он сосредоточен в основном у вегетативного полюса. Это отражается на характере дробления. Дробление яйцеклетки лягушки полное, но неравномерное. Первые две меридиональные борозды делят яйцо на 4 одинаковых бластомера. Третья борозда широтная, она сильно смещена в сторону анимального полюса, где желтка меньше. Вследствие этого размеры образовавшихся бластомеров на восьмиклеточной стадии развития зародыша резко различаются (рис. 17).

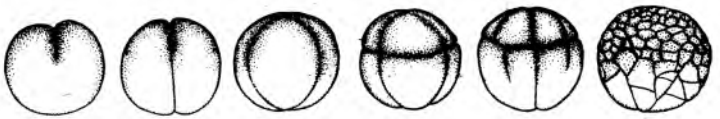


Рис. 17. Дробление яйца лягушки

В результате продолжающегося дробления клетки, меньше перегруженные желтком, делятся чаще и имеют меньшие размеры, чем клетки вегетативного полюса, содержащие основную массу желтка. Дробление у амфибий завершается образованием бластулы, по ряду признаков отличающейся от бластулы ланцетника. Стенка бластулы амфибий образована несколькими рядами клеток. Бластоцель невелик и смещен к анимальному полюсу, клетки которого содержат мало желтка.

Иначе протекает дробление яйцеклеток птиц и рептилий, сильно перегруженных желтком. Свободная от желтка цитоплазма составляет около 1 % их объема. Желток препятствует дроблению и потому дробится только узкая полоска цитоплазмы на анимальном полюсе яйца – происходит неполное дискоидальное дробление.

У млекопитающих в цитоплазме яйцеклетки желтка почти нет и дробление полное, однако образующиеся бластомеры неодинаковы по размерам.

Независимо от особенностей дробления оплодотворенных яйцеклеток у разных животных, обусловленных различиями в количестве и характере распределения желтка в цитоплазме, этому периоду эмбрионального развития свойственны следующие общие черты:

1. В результате дробления образуется многоклеточный зародыш – бластула и накапливается клеточный материал для дальнейшего развития.

2. Все клетки в бластуле имеют диплоидный набор хромосом, одинаковы по строению и отличаются друг от друга главным образом по количеству желтка, т. е. клетки бластулы не дифференцированы.

3. Характерная особенность дробления – очень короткий митотический цикл по сравнению с его продолжительностью у взрослых животных.

4. В период дробления интенсивно синтезируются ДНК и белки и отсутствует синтез РНК. Генетическая информация, содержащаяся в ядрах бластомеров, не используется.

5. Во время дробления цитоплазма не перемещается.

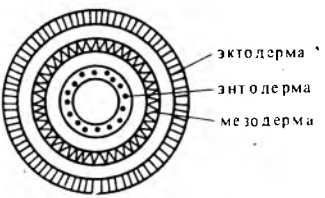
Следующий этап эмбрионального развития – гаструляция, или образование двухслойного зародыша. Процесс гаструляции осуществляется разными способами и зависит от строения

бластулы, т. е. в конечном счете от количества желтка в яйцеклетке.

Для гаструляции характерны перемещение клеточных масс и дифференцировка клеток.

Деление клеток или слабо выражено, или отсутствует. Во время гаструляции зародыш не растет.

У ланцетника двухслойный зародыш образуется путем впячивания стенки бластулы в полость бластоцеля. Возникают два зародышевых листка: наружный – эктодерма и внутренний – энтодерма. У амфибий объем полости тела зародыша невелик и впячивание наблюдается лишь в малой степени, поэтому мелкие клетки анимального полюса наползают на массивный вегетативный полюс, обрастают его, и он оказывается внутри зародыша. Так из клеток вегетативного полюса бластулы лягушки образуется внутренний зародышевый листок – энтодерма. У рептилий и птиц гаструляция происходит иначе – зародышевый диск как бы расщепляется на два клеточных пласта: верхний – эктодерму и нижний – энтодерму. Затем образуется третий зародышевый листок – мезодерма. Клетки каждого листка отличаются особенностями строения. Схематически строение тела животных можно изобразить следующим образом: эктодерма всегда находится снаружи, энтодерма – всегда внутри, мезодерма – всегда между эктодермой и энтодермой:



Таким образом, зародышевые листки – это отдельные пласты клеток, занимающие определенное положение в зародыше и дающие начало соответствующим органам. Зародышевые листки образуются в результате дифференциации сходных между собой сравнительно однородных клеток бластулы.

Дифференцирование – это процесс появления и нарастания морфологических и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша. С морфологической точки зрения дифференцирование проявляется в образовании нескольких сотен типов клеток специфического строения. С биохимической точки зрения специализация клеток заключается в синтезе специфических белков, свойственных только данному типу клеток. В эпидермисе синтезируется кератин, в эритроцитах – гемоглобин, в островковой ткани поджелудочной железы –

инсулин и т. д. Биохимическая специализация клеток обеспечивается дифференциальной активностью генов, т. е. в разных зачатках начинают функционировать разные группы генов. Генетическая информация реализуется посредством синтеза иРНК на стадии гаструлы, который резко возрастает в период закладки осевого комплекса органов.

При дальнейшей дифференцировке клеток, входящих в состав зародышевых листков, из эктодермы образуются нервная система, органы чувств, эпителий кожи, эмаль зубов; из энтодермы – эпителий средней кишки, пищеварительные железы, эпителий жабр и легких; из мезодермы – мышечная, соединительная, хрящевая и костная ткань, почки, половые железы, кровеносная система.

У разных видов животных одни и те же зародышевые листки дают одни и те же органы и ткани. Это значит, что зародышевые листки гомологичны. Гомология зародышевых листков подавляющего большинства животных – одно из доказательств единства животного мира.

После завершения гаструляции у зародыша образуется комплекс осевых органов: нервная трубка, хорда, кишечная трубка. У ланцетника формирование осевых органов происходит следующим образом (рис. 18). Эктодерма, находящаяся на спинной стороне зародыша, прогибается по средней линии, превращаясь в желобок, а эктодерма, расположенная справа и слева от желобка, начинает нарастать на его края. Желобок – зачаток нервной системы – погружается под эктодерму, и края его смыкаются. Образуется нервная трубка. Вся остальная эктодерма является зачатком кожного эпителия.

Спинная часть энтодермы, располагающаяся непосредственно под нервным зачатком, обособляется от остальной энто-

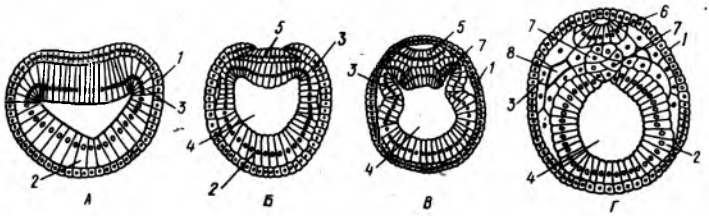


Рис. 18. Гаструляция и образование комплекса осевых органов у ланцетника (поперечный разрез).
А, *Б*, *В*, – стадии гаструлы; *Г* – формирование зачатков осевых органов – нервной трубки, хорды, кишечной трубки:
1 – эктодерма, *2* – энтодерма, *3* – зачаток мезодермы, *4* – полость кишки, *5* – нервная пластинка, *6* – нервная трубка, *7* – хорда, *8* – полость тела

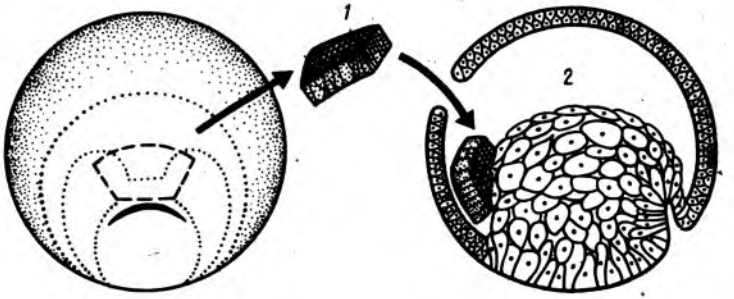


Рис. 19. Схема пересадки частей зародыша на стадии ранней гаструлы:

1 – зачаток хордомезодермы, *2* – полость бластулы

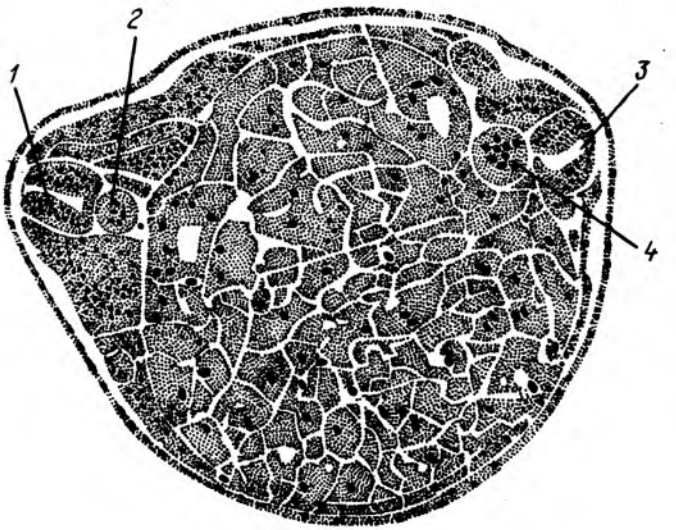


Рис. 20. Первичный (слева) и индуцированный (справа) зародыш тритона:

1 – первичная нервная трубка, *2* – хорда, *3* – индуцированная нервная трубка, *4* – хорда

дермы и сворачивается в плотный тяж – хорду. Из оставшейся части энтодермы развиваются мезодерма и эпителий кишечника. Дальнейшая дифференцировка клеток зародыша приводит к возникновению многочисленных производных зародышевых листков – органов и тканей.

Процесс дифференциации клеток в значительной степени обусловлен влиянием друг на друга частей развивающегося зародыша. Взаимодействие частей зародыша в процессе эмбрионального развития удобно изучать на амфибиях. Наблюдения за развитием оплодотворенной яйцеклетки лягушки позволили проследить путь развития клеток, входящих в состав того или иного участка зародыша. Оказалось, что строго определенные клетки, занимающие соответствующее место в бластуле, дают начало строго определенным зачаткам органов. Удалось определить группы клеток, дающие начало нервной трубке, хорде, мезодерме, кожному эпителию. С началом гаструляции начинается перемещение клеток. Если в этот момент (на стадии ранней гаструлы) вырезать (рис. 19) часть зачатка хордомезодермы и пересадить под кожную эктодерму другого зародыша, направление дифференцировки кожной эктодермы изменится. В месте контакта зачатка хордомезодермы с эктодермой образуется нервная трубка (рис. 20). Следовательно, в процессе развития один зачаток влияет на другой, определяя путь его развития. Такое влияние называется эмбриональной индукцией. Насколько важную роль играет эмбриональная индукция в развитии, показывает следующий опыт. Если на стадии ранней гаструлы полностью удалить зачаток хорды, то нервная трубка совсем не развивается. Эктодерма на спинной стороне зародыша, из которой в норме образуется нервная трубка, дифференцируется в кожный эпителий. Явление индукции наблюдается и при возникновении других органов. Например, контакт выпячивания нервной трубки – глазного пузыря – с эктодермой приводит к развитию хрусталика глаза. В свою очередь хрусталик индуцирует превращение эктодермы в роговицу.

Постэмбриональный период развития

В момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек заканчивается эмбриональный и начинается постэмбриональный период развития. Развитие может быть прямым или сопровождается превращением (метаморфозом). При прямом развитии из яйцевых оболочек или из тела матери выходит организм небольших размеров, но в нем заложены все основные органы, свойственные взрослому животному (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие). Постэмбриональное развитие сводится в основном к росту и половому созреванию.

При развитии с метаморфозом из яйца выходит личинка, обычно устроенная проще взрослого животного, со специальными личиночными органами, отсутствующими во взрослом состоянии. Личинка питается, растет, и со временем личиночные органы заменяются органами, свойственными взрослым животным. Следовательно, при метаморфозе разрушаются личиночные органы и возникают органы, свойственные взрослым животным.

Разберем несколько примеров непрямого постэмбрионального развития. У асцидий (тип хордовые, подтип личиночнохордовые) образуется личинка, обладающая всеми основными признаками хордовых животных: хордой, нервной трубкой, жаберными щелями в глотке. Личинка свободно плавает, затем прикрепляется к какой-либо твердой поверхности на дне моря и совершает метаморфоз: хвост исчезает, хорда, мышцы, нервная трубка распадаются на отдельные клетки, большая часть которых фагоцитируется. От нервной системы личинки остается лишь группа клеток, дающая начало нервному узлу. Строение тела взрослой асцидии, ведущей прикрепленный образ жизни, нисколько не напоминает обычные черты организации хордовых животных. Только знание особенностей онтогенеза позволяет определить систематическое положение асцидий. Строение личинки указывает на происхождение их от хордовых животных, которые вели свободный образ жизни. В процессе метаморфоза асцидии переходят к сидячему образу жизни, в связи с чем упрощается их организация.

Личиночной формой амфибий является головастик, характерные черты строения которого — наличие жаберных щелей, боковой линии, двухкамерного сердца, одного круга кровообращения. В процессе метаморфоза, происходящего под влиянием гормона щитовидной железы, рассасывается хвост, появляются конечности, исчезает боковая линия, развиваются легкие и второй круг кровообращения, перестраивается череп. Обращает внимание сходство ряда черт строения головастиков с организацией рыб (боковая линия, строение сердца и кровеносной системы, жаберные щели).

Примером метаморфоза может служить также развитие насекомых. Гусеницы бабочек или личинки стрекоз резко отличаются по строению, образу жизни и среде обитания от взрослых животных.

Таким образом, метаморфоз связан с переменой образа жизни или среды обитания. Значение метаморфоза заключается в том, что личинки могут самостоятельно питаться и растут, накапливая клеточный материал для формирования постоянных органов, свойственных взрослым животным. Кроме того, сво-

бодноживущие личинки прикрепленных или паразитических животных играют важную роль в расселении вида, в расширении их ареала. Смена образа жизни или среды обитания в ряде случаев указывает на события, имевшие место в филогенезе (у асцидий, амфибий).

Изучение эмбрионального и постэмбрионального развития животных позволило найти общие черты в этих процессах и сформулировать закон зародышевого сходства (К. Бэр) и биогенетический закон (Ф. Мюллер и Э. Геккель), имеющие огромное значение для понимания эволюции.

Сходство зародышей и эмбриональная дивергенция признаков

Все многоклеточные организмы развиваются из оплодотворенного яйца. Процессы развития зародышей у животных, относящихся к одному типу, во многом сходны. У всех хордовых животных в эмбриональном периоде закладывается осевой скелет – хорда, возникает нервная трубка, в переднем отделе глотки образуются жаберные щели. План строения хордовых животных также одинаков. На ранних стадиях развития зародыши позвоночных чрезвычайно сходны (рис. 21). Эти факты подтверждают справедливость сформулированного К. Бэром закона зародышевого сходства: «Эмбрионы обнаруживают уже начиная с самых ранних стадий известное общее сходство в пределах типа». Сходство зародышей служит свидетельством общности их происхождения. В дальнейшем в строении зародышей проявляются признаки класса, рода, вида и, наконец, признаки, характерные для данной особи. Расхождение признаков зародышей в процессе развития называется эмбриональной дивергенцией и объясняется историей данного вида, отражает эволюцию той или иной систематической группы животных.

Большое сходство зародышей на ранних стадиях развития и появление различий на более поздних стадиях имеют свое объяснение. Изучение эмбриональной изменчивости показывает, что изменчивы все стадии развития. Мутационный процесс затрагивает и гены, обусловливающие особенности строения и обмена веществ у самых молодых эмбрионов. Но структуры, возникающие у ранних эмбрионов (древние признаки, свойственные далеким предкам), играют весьма важную роль в процессах дальнейшего развития. Как указывалось, зачаток хорды индуцирует образование нервной трубки, и его утрата приводит к прекращению развития. Примеры взаимодействия частей зародыша в развитии и функциональной важности структур, образующихся на ранних стадиях, многочисленны. Поэтому

изменения на ранних стадиях обычно приводят к недоразвитию и гибели. Напротив, изменения на поздних стадиях могут быть благоприятными для организма и потому подхватываются естественным отбором.

Появление в эмбриональном периоде развития современных животных признаков, свойственных далеким предкам, отражает эволюционные преобразования в строении органов.

В своем развитии организм проходит одноклеточную стадию (стадия зиготы), что может рассматриваться как повторение филогенетической стадии первобытной амебы. У всех позвоночных, включая высших их представителей, закладывается хорда, которая далее замещается позвоночником, а у их предков,

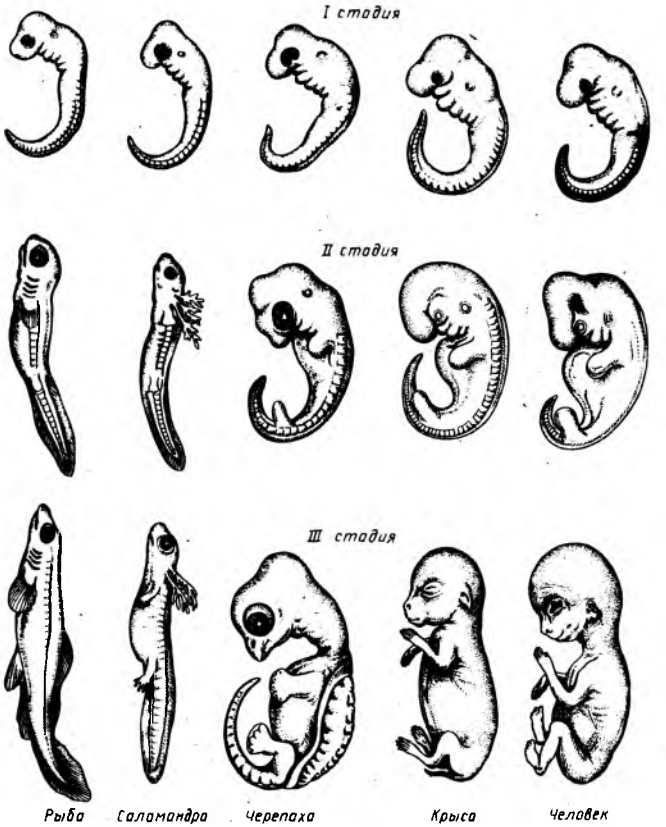


Рис. 21. Зародышевое сходство у позвоночных животных. Эмбрионы всех позвоночных животных на ранних стадиях развития более сходны друг с другом, чем на более поздних стадиях

если судить по ланцетнику, хорда оставалась всю жизнь. В ходе эмбрионального развития птиц и млекопитающих, включая человека, появляются жаберные щели в глотке и соответствующие им перегородки. Факт закладки частей жаберного аппарата у зародышей наземных позвоночных объясняется их происхождением от рыбообразных предков, дышавших жабрами. Строение сердца человеческого зародыша в этот период напоминает строение этого органа у рыб: оно с одним предсердием и одним желудочком. У беззубых китов в эмбриональный период появляются зубы. Зубы эти не прорезываются, они разрушаются и рассасываются.

Приведенные здесь и многие другие примеры указывают на глубокую связь между индивидуальным развитием организмов и их историческим развитием. Эта связь нашла свое выражение в биогенетическом законе, сформулированном Ф. Мюллером и Э. Геккелем в XIX в.: онтогенез (индивидуальное развитие) каждой особи есть краткое и быстрое повторение филогенеза (исторического развития) вида, к которому эта особь относится.

Современные представления о биогенетическом законе

Биогенетический закон сыграл выдающуюся роль в развитии эволюционных идей. Трудами многих ученых он подвергся дальнейшей разработке. Особенно велик вклад в углубление представлений об эволюционной роли эмбриональных преобразований нашего отечественного ученого А. Н. Северцова. Им было установлено, что в индивидуальном развитии повторяются признаки не взрослых предков, а их зародышей. Например, у зародышей птиц и млекопитающих закладываются жаберные щели. Их строение сходно со строением жаберных щелей зародышей рыб, а не жабр взрослых рыб.

Филогенез рассматривается теперь не как смена последовательного ряда взрослых форм, а как исторический ряд отобранных естественным отбором онтогенезов. Борьба за существование на разных стадиях развития может иметь различный характер. Однако отбор действует не изолированно – только на ту или иную стадию – скажем, на половозрелую особь, которая побеждает в борьбе за существование и оставляет потомство или не выдерживает конкуренции и устраняется от размножения. Подвергаются отбору всегда целые онтогенезы и только такие, которые, несмотря на воздействие неблагоприятных факторов среды, выживают на всех стадиях развития, оставляя жизнеспособное потомство. В ряде случаев изменения,

отличающие строение взрослых организмов от строения предков, появляются в эмбриональном периоде. Иногда эти изменения накладываются на уже законченный в общем процесс формирования органа и приводят к удлинению развития данного органа. Так развивается перо птицы – путем преобразования почти сформированного зачатка роговой чешуи рептилий.

В некоторых случаях изменения возникают на средних стадиях в развитии органов. Наконец, изменения могут затронуть сам зачаток органа, и развитие пойдет по пути, отличному от пути развития данного зачатка у предков. Так, в процессе формирования волос млекопитающих полностью выпадает стадия образования чешуй, как это было у их предков – рыб и рептилий. Выпадают присущие предкам стадии при закладке позвонков у змей, зубов у млекопитающих и т. д. В случае отклонений от стадий развития предков или изменения самих зачатков биогенетический закон не соблюдается, повторения признаков предков не происходит.

Если новые признаки наследственные, т. е. явились результатом мутаций соответствующих генов и имеют приспособительное значение для взрослых организмов, то они сохраняются отбором.

Таким образом, основу филогенеза составляют изменения, происходящие в онтогенезе отдельных особей.

ГЕНЕТИКА

Генетика изучает два фундаментальных свойства живых организмов – наследственность и изменчивость.

Обычно *наследственность* определяется как свойство родителей передавать свои признаки и особенности развития следующему поколению. Каждый вид животных или растений сохраняет в ряду поколений характерные для него черты.

Обеспечение преемственности свойств – лишь одна из сторон наследственности; вторая сторона – это обеспечение точной передачи специфичного для каждого организма типа развития, становления в ходе онтогенеза определенных признаков и свойств, определенного типа обмена веществ. Клетки, через которые осуществляется преемственность поколений, – половые при половом размножении и соматические при бесполом – несут в себе только задатки, возможности развития признаков и свойств. Эти задатки получили название генов. *Ген* – это участок молекулы ДНК (или участок хромосомы), определяющий возможность развития отдельного элементарного признака.

Из этого определения следует, что при наличии в организме

какого-либо гена признак, обусловленный этим геном, может и не появиться. Возможность развития признаков в значительной степени зависит от условий внешней среды. Следовательно, генетика изучает и условия проявления действия генов. У всех организмов данного вида каждый ген располагается в одном и том же месте (или локусе) строго определенной хромосомы. В гаплоидном наборе хромосом имеется только один ген, определяющий развитие данного признака. В диплоидном наборе хромосом (в соматических клетках) две гомологичные хромосомы и соответственно два гена определяют развитие одного какого-то признака. Гены, расположенные в одних и тех же локусах гомологичных хромосом и определяющие развитие одного какого-то признака, называются *аллельными*. Для генов приняты буквенные обозначения. Если два аллельных гена полностью тождественны по структуре, т. е. имеют одинаковую последовательность нуклеотидов, их можно обозначить АА. Но в результате мутации может произойти замена одного или нескольких нуклеотидов. Признак, обусловленный этим геном, тоже несколько изменится. Мутантный ген, определяющий развитие измененного признака, обозначается как а.

Мутация, вызывающая изменение структуры гена, т. е. появление варианта исходного гена, приводит и к появлению варианта признака. Ген может мутировать неоднократно, в результате чего возникает серия аллельных генов. Появление нескольких вариантов одного признака вследствие неоднократного мутирования одного гена называется *множественным аллелизмом* (или множественным аллеломорфизмом).

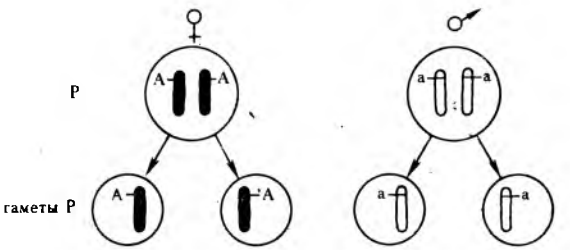
Совокупность всех генов одного организма называется *генотипом*. Однако генотип – не механическая сумма генов. Возможность проявления гена и форма его проявления зависят от условий среды. В понятие среды входят не только условия, в которых живет данный организм, не только условия, окружающие клетку, но и другие гены. Гены взаимодействуют друг с другом и, оказавшись в одном генотипе, могут сильно влиять на проявление действия соседних генов. Для каждого отдельно взятого гена существует, таким образом, генотипическая среда. Поэтому известный советский генетик М. Е. Лобашев определил генотип как систему взаимодействующих генов.

В пределах одного вида организмы несходны между собой. Эта изменчивость хорошо прослеживается в пределах вида *Homo sapiens*, каждый представитель которого обладает собственными индивидуальными особенностями. Подобная индивидуальная изменчивость существует и у организмов любого вида животных и растений. Таким образом, *изменчивость* – это свойство, как бы противоположное наследственности.

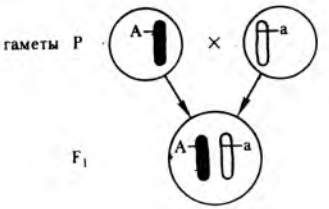
в виде признака проявляется доминантный наследственный фактор, рецессивный же подавляется. Связь между поколениями при половом размножении осуществляется через половые клетки – гаметы. Следовательно, необходимо допустить, что каждая гамета несет только один фактор из пары. Тогда при оплодотворении слияние двух гамет, каждая из которых несет рецессивный наследственный фактор, будет приводить к образованию организма с рецессивным признаком, проявляющимся фенотипически. Слияние же гамет, несущих по доминантному фактору, или же двух гамет, одна из которых содержит доминантный, а другая рецессивный фактор, будет приводить к развитию организма с доминантным признаком. Таким образом, появление во втором поколении рецессивного признака одного из родителей может быть только при соблюдении двух условий: 1) если у гибридов наследственные факторы сохраняются в неизменном виде; 2) если половые клетки содержат только один наследственный фактор из аллельной пары.

Расщепление потомства при скрещивании гетерозиготных особей Мендель объяснил тем, что гаметы генетически чисты, т. е. несут только один ген из аллельной пары. Гипотезу (теперь ее называют законом) чистоты гамет можно сформулировать следующим образом: при образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один ген из аллельной пары.

Почему и как это происходит? Известно, что в каждой клетке организма имеется совершенно одинаковый диплоидный набор хромосом. Две гомологичные хромосомы содержат два одинаковых гена. Генетически «чистые» гаметы образуются следующим образом:

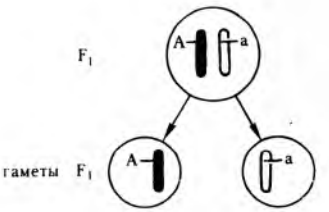


При слиянии мужских и женских гамет получается гибрид с диплоидным набором хромосом:



Как видно из схемы, половину хромосом зигота получает от отцовского организма, половину – от материнского.

В процессе образования гамет у гибрида гомологичные хромосомы во время 1-го мейотического деления также попадают в разные клетки:



По данной аллельной паре образуются два сорта гамет. При оплодотворении гаметы, несущие одинаковые или разные аллели, случайно встречаются друг с другом. В силу статистической вероятности при достаточно большом количестве гамет в потомстве 25 % генотипов будут гомозиготными доминантными, 50 % – гетерозиготными, 25 % – гомозиготными рецессивными, т. е. устанавливается отношение: 1AA : 2Aa : 1aa.

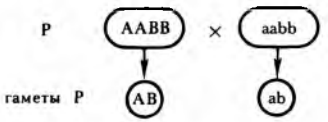
Соответственно по фенотипу потомство второго поколения при моногибридном скрещивании распределяется в отношении 3 : 1 ($^3/_4$ особей с доминантным признаком, $^1/_4$ особей с рецессивным).

Таким образом, при моногибридном скрещивании цитологическая основа расщепления потомства – расхождение гомологичных хромосом и образование гаплоидных половых клеток в мейозе.

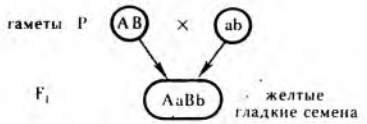
Закон независимого комбинирования, или третий закон Менделя. Изучение Менделем наследования одной пары аллелей дало возможность установить ряд важных генетических закономерностей: явление доминирования, неизменность рецессивных аллелей у гибридов, расщепление потомства гибри-

дов в отношении 3 : 1, а также предположить, что гаметы генетически чисты, т. е. содержат только один ген из аллельной пары. Однако организмы различаются по многим генам. Установить закономерности наследования двух и более пар альтернативных признаков можно путем дигибридного или полигибридного скрещивания.

Для дигибридного скрещивания Мендель взял гомозиготные растения гороха, отличающиеся по двум генам – окраски семян (желтые, зеленые) и формы семян (гладкие, морщинистые). Доминантные признаки – желтая окраска (А) и гладкая форма (В) семян. Каждое растение образует один сорт гамет по изучаемым аллелям:



При слиянии гамет все потомство будет единообразным:



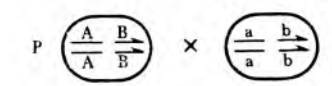
При образовании гамет у гибрида из каждой пары аллельных генов в гамету попадает только один, при этом вследствие случайности расхождения отцовских и материнских хромосом в I делении мейоза ген А может попасть в одну гамету с геном В или с геном в. Точно так же ген а может оказаться в одной гамете с геном В или с геном в. Поэтому у гибрида образуются 4 типа гамет: АВ, Ав, аВ, ав. Во время оплодотворения каждая из четырех типов гамет одного организма случайно встречается с любой из гамет другого организма. Все возможные сочетания мужских и женских гамет можно легко установить с помощью решетки Пеннета, в которой по горизонтали выписываются гаметы одного родителя, по вертикали – гаметы другого родителя. В квадратики вносятся генотипы зигот, образующиеся при слиянии гамет:

Гаметы ♀ \ ♂	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB желтый гладкий	AABb желтый гладкий	AaBB желтый гладкий	AaBb желтый гладкий
Ab	AABb желтый гладкий	AAbb желтый морщинистый	AaBb желтый гладкий	Aabb желтый морщинистый
aB	AaBB желтый гладкий	AaBb желтый гладкий	aaBB зеленый гладкий	aaBb зеленый гладкий
ab	AaBb желтый гладкий	Aabb желтый морщинистый	aaBb зеленый гладкий	aabb зеленый морщинистый

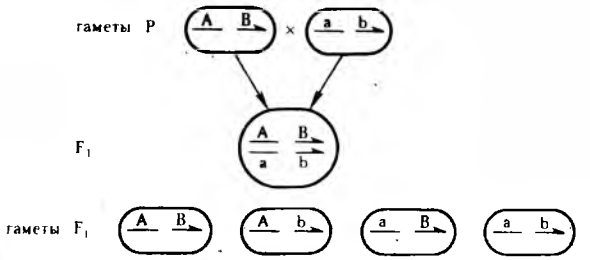
Легко подсчитать, что по фенотипу потомство делится на 4 группы: 9 желтых гладких; 3 желтых морщинистых; 3 зеленых гладких; 1 желтая морщинистая. Если учитывать результаты расщепления по каждой паре признаков в отдельности, то получится, что отношение числа желтых семян к числу зеленых и отношение гладких семян к морщинистым для каждой пары равно 3 : 1. Таким образом, при дигибридном скрещивании каждая пара признаков при расщеплении в потомстве ведет себя так же, как при моногибридном скрещивании, т. е. независимо от другой пары признаков.

При оплодотворении гаметы соединяются по правилам случайных сочетаний, но с равной вероятностью для каждой. В образующихся зиготах возникают различные комбинации генов.

Независимое распределение генов в потомстве и возникновение различных комбинаций этих генов при дигибридном скрещивании возможно лишь в том случае, если пары аллельных генов расположены в разных парах гомологичных хромосом:



Теперь можно сформулировать третий закон Менделя: при скрещивании двух гомозиготных особей, отличающихся



друг от друга по двум и более парам альтернативных признаков гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях.

Законы Менделя служат основой для анализа расщепления в более сложных случаях – при различиях особей по трем, четырем и более парам признаков.

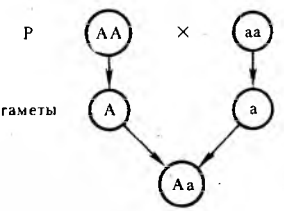
Если родительские формы различаются по одной паре признаков, во втором поколении наблюдается расщепление в отношении 3 : 1, для дигибридного скрещивания это будет $(3:1)^2$, для тригибридного – $(3:1)^3$ и т. д. Можно рассчитать также число типов гамет, образующихся у гибридов:

У моногибрида $\frac{A}{a}$ образуются два типа гамет, или 2^1

У дигибрида $\frac{A}{a}\ \frac{B}{в}$ – четыре типа гамет, или 2^2

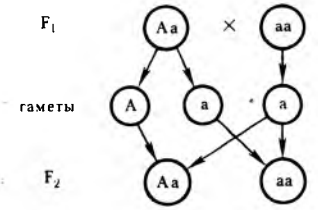
У тригибрида $\frac{A}{a}\ \frac{B}{в}\ \frac{C}{c}$ – восемь типов гамет, или 2^3

Анализирующее скрещивание. Разработанный Менделем гибридологический метод изучения наследственности позволяет установить, гомозиготен или гетерозиготен организм, имеющий доминантный фенотип по исследуемому гену (или исследуемым генам). Для этого скрещивают особь с неизвестным генотипом и организм, гомозиготный по рецессивной аллели:

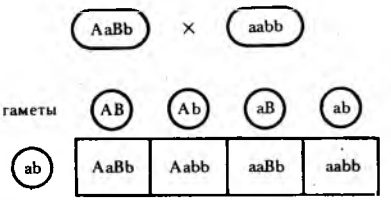


В случае гомозиготности доминантной особи потомство от такого скрещивания будет единообразным, расщепления не произойдет.

Иная картина получится, если доминантная форма гетерозиготна:



Расщепление произойдет в отношении 1 : 1 по фенотипу. Такое расщепление – прямое доказательство образования у одного из родителей двух типов гамет, т. е. его гетерозиготности. При гетерозиготности организма анализирующее скрещивание по двум генам выглядит так:



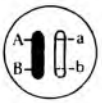
В потомстве образуются 4 группы фенотипов в отношении 1 : 1 : 1 : 1.

Сцепленное наследование генов

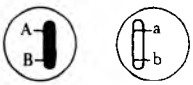
Мендель изучил наследование только семи пар признаков у душистого горошка. Его законы подтвердились на самых разных видах организмов, т. е. было признано, что эти законы носят всеобщий характер. Однако позже было замечено, что у душистого горошка два признака – форма пыльцы и окраска цветков – не дают независимого распределения в потомстве. Потомки оставались похожими на родителей. Постепенно таких исключений из третьего закона Менделя накапливалось все больше. Стало ясно, что принцип независимого распределения в потомстве и свободного комбиниро-

вания распространяется не на все гены. Действительно, у любого организма признаков очень много, а число хромосом невелико. В каждой хромосоме должно локализоваться много генов. Каковы же закономерности наследования генов, локализованных в одной хромосоме? Вопрос этот был изучен выдающимся американским генетиком Т. Морганом.

Предположим, что два гена – А и В находятся в одной хромосоме и организм, взятый для скрещивания, гетерозиготен по этим генам:

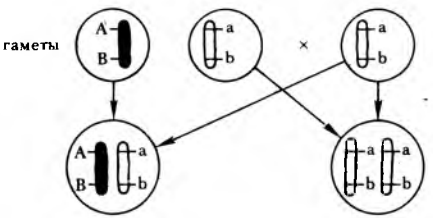


В анафазе 1-го мейотического деления гомологичные хромосомы расходятся к разным полюсам и образуются два типа гамет



вместо четырех, как должно быть при дигибридном скрещивании в соответствии с третьим законом Менделя.

При скрещивании с организмом, рецессивным по обоим генам аавв, получается расщепление 1 : 1



вместо ожидаемого при дигибридном анализирующем скрещивании 1 : 1 : 1 : 1. Такое отклонение от независимого распределения означает, что гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно.

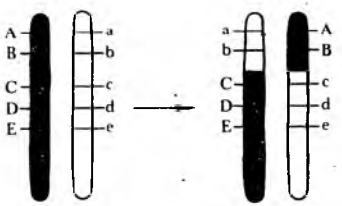
Явление совместного наследования генов, локализованных в одной хромосоме, называется сцепленным наследованием, а локализация генов в одной хромосоме – сцеплением генов. Сцепленное наследование генов, локализованных в одной хромосоме, установил Морган.

Таким образом, третий закон Менделя применим лишь к наследованию аллельных пар, находящихся в негомологичных хромосомах.

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. Число групп сцепления у данного вида организмов соответствует числу хромосом в гаплоидном наборе. Так, у человека 46 хромосом в диплоидном наборе – 23 группы сцепления, у дрозофилы 8 хромосом – 4 группы сцепления, у гороха 14 хромосом – 7 групп сцепления.

Однако при анализе наследования сцепленных генов было обнаружено, что в определенном проценте случаев сцепление может нарушаться.

Вспомним, что в профазе 1-го мейотического деления гомологичные хромосомы конъюгируют. В этот момент может произойти обмен участками гомологичных хромосом:



Предположим, что в одной из гомологичных хромосом локализуются пять известных нам доминантных генов, в другой – пять их рецессивных аллелей. Если проследить распределение в потомстве двух генов – А и В, то в результате расхождения гомологичных хромосом в анафазе 1-го мейотического деления дигетерозиготный организм в случае сцепления генов А и В должен давать 2 типа гамет: АВ и ав. Но если в результате кроссинговера в некоторых клетках происходит обмен участками хромосом между генами А и В, то появляются гаметы Ав и аВ и в потомстве образуются 4 группы фенотипов, как при свободном комбинировании генов. Отличие заключается в том, что числовое отношение фенотипов не соответствует отношению 1 : 1 : 1 : 1, установленному для дигибридного анализирующего скрещивания.

Таким образом, сцепление генов может быть полным и неполным. Причина нарушения сцепления – кроссинговер – перекрест хромосом в профазе 1-го мейотического деления.

Чем дальше друг от друга расположены гены в хромосоме, тем выше вероятность перекреста между ними и тем больше процент гамет с перекомбинированными генами. В генетике принято определять расстояние между генами в процентах гамет, при образовании которых в результате кроссинговера произошла перекомбинация генов в гомологичных хромосомах. Кроссинговер – важный источник комбинативной генетической изменчивости.

Взаимодействие генов

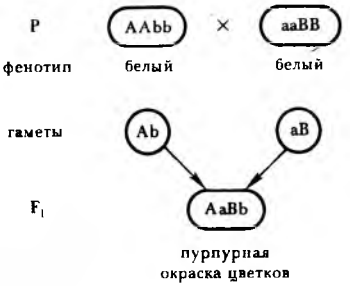
В рассмотренных примерах гены ведут себя как отдельные единицы – наследуются независимо друг от друга и каждый из них определяет развитие одного какого-то признака независимого от других. Поэтому может сложиться впечатление, что генотип – механическая совокупность генов, а фенотип – мозаика отдельных признаков. На самом деле это не так. Если и отдельная клетка, и организм представляют собой целостные системы, где все биохимические и физиологические процессы строго согласованы и взаимосвязаны, то прежде всего потому, что генотип интегрирован, т. е. является системой взаимодействующих генов.

Взаимодействие аллельных генов. Аллельные гены вступают в отношения типа доминантности – рецессивности. Это означает, что в генотипе существуют гены, реализующиеся в виде признака, – доминантные, и гены, которые не смогут проявиться в фенотипе, – рецессивные. В сериях множественных аллелей эти отношения приобретают достаточно сложный характер. Один и тот же ген может выступать как доминантный по отношению к одному аллелю и как рецессивный по отношению к другому. Например, ген гималайской окраски у кроликов доминантен по отношению к гену белой окраски и рецессивен по отношению к гену сплошной окраски «шиншилла».

Взаимодействие неаллельных генов. Известно много примеров, когда гены влияют на характер проявления определенного неаллельного гена или на саму возможность проявления этого гена.

У душистого горошка есть ген (А), обусловливающий синтез бесцветного предшественника пигмента – пропигмента. Ген В определяет синтез фермента, под действием которого из пропигмента образуется пигмент. Цветки душистого горошка с генотипом ааВВ и ААвв имеют белый цвет: в первом случае есть фермент, но нет пропигмента, во втором – есть пропигмент, но нет фермента, переводящего пропигмент в пигмент.

При скрещивании двух растений душистого горошка с белыми цветками получится пурпурная окраска цветков:



Таким образом, образование такого, казалось бы, элементарного признака, как окраска цветков, зависит от взаимодействия по крайней мере двух неаллельных генов, конечные продукты деятельности которых (белок, фермент) взаимно дополняют друг друга.

С другой формой взаимодействия генов ознакомимся на примере развития окраски плодов тыквы. У тыквы ген А определяет желтый цвет плодов, его рецессивный аллель (а) — зеленый цвет. Однако окрашенными плоды тыквы будут только в том случае, если в генотипе растений отсутствует доминантный ген из другой аллельной пары — ген В. Ген В подавляет окрашивание плодов тыквы, а его рецессивный аллель — в — не мешает окраске развиваться. Следовательно, при генотипе ААВВ плоды будут белыми, при генотипе ААвв — желтыми, при аавв — зелеными.

Такие формы взаимодействия неаллельных генов, как взаимодополняемость их действия или подавление одним геном неаллельного ему гена, касаются качественных признаков. Однако многие свойства организмов — масса и рост животных, яйценоскость кур, жирность молока и его количество у скота, содержание витаминов в растениях и т. п. — не являются альтернативными. Такие признаки называют количественными. Они определяются неаллельными генами, действующими на один и тот же признак или свойство. Чем больше в генотипе доминантных генов, от которых зависит какой-либо количественный признак, тем ярче этот признак проявляется. У пшеницы красный цвет зерен обусловлен действием трех генов: A_1, A_2, A_3. При генотипе $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ окраска зерен наиболее интенсивная, при генотипе $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$ пшеница имеет белый цвет. В зависи-

в воздушной среде. Но у всех стрелолистов в воде развиваются длинные тонкие листья, а у всех лютиков – изрезанные, так же как под действием ультрафиолетовых лучей у всех людей, если они не альбиносы, появляется загар – накопление в коже гранул пигмента меланина. Таким образом, на действие определенного фактора внешней среды вид реагирует специфическим образом, и реакция (в форме изменения признака) оказывается сходной у всех особей данного вида. Это обстоятельство позволило Ч. Дарвину назвать ненаследственную изменчивость *групповой* или *определенной.*

Вместе с тем изменчивость признака под влиянием условий внешней среды не беспредельна. Степень варьирования признака или, другими словами, пределы модификационной изменчивости, называется *нормой реакции.* Широта нормы реакции обусловлена генотипом и зависит от важности признака в жизни организма (в конечном счете от естественного отбора). Узкая норма реакции свойственна таким признакам, как размеры сердца или головного мозга. В то же время количество жира в организме изменяется в широких пределах. Мало изменчиво строение цветка у растений, опыляемых насекомыми, но очень изменчивы размеры их листьев.

Таким образом, модификационная изменчивость характеризуется следующими основными свойствами: 1) ненаследуемостью; 2) групповым характером изменений; 3) соответствием изменений действию определенного фактора среды; 4) обусловленностью пределов изменчивости генотипом (это означает, что хотя направленность изменений одинакова, степень изменения у разных организмов различна).

СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

В процессе становления человека как вида ему пришлось не только защищаться от диких зверей, устраивать убежища и т. п., но и обеспечивать себя пищей. Поиск съедобных растений и охота – не очень надежные источники пищи, и голод был постоянным спутником первобытных людей. Естественный отбор на интеллект и развитие общественных отношений в первобытном стаде создали возможность организации искусственной среды обитания для человека, уменьшающей его зависимость от природных условий. Одним из крупнейших достижений человека на заре его развития явилось создание постоянного, регулируемого в соответствии с потребностями источника продуктов питания путем одомашнивания диких животных и возделывания растений.

Возникновение пород животных и сортов растений стало возможно вследствие существования комбинативной наследственной изменчивости у диких видов как результата полового размножения и искусственного отбора. Животные и растения, выведенные человеком, имеют общие черты, резко отличающие их от диких видов. У культурных форм сильно развиты отдельные признаки, бесполезные или вредные для самих организмов, но необходимые для человека. Например, способность некоторых пород кур давать 300 яиц в год и более лишена биологического смысла, поскольку такое количество яиц курица не может насиживать. Это относится и к декоративным качествам цветов, голубей, некоторых пород собак.

Культурные растения имеют размеры и продуктивность выше, чем у родственных диких видов. Вместе с тем они лишены средств защиты от поедания: горьких или ядовитых веществ, шипов, колючек. Для более полного удовлетворения пищевых и технических потребностей создаются все новые сорта растений и породы животных с заранее заданными свойствами. Разработка теории и методов создания и совершенствования пород животных и сортов растений лежит в основе особой науки – селекции. Селекционеры исследуют специфические закономерности эволюции домашних животных и возделываемых растений, происходящей под направляющим влиянием человека. Как указывал выдающийся советский генетик и селекционер акад. Н. И. Вавилов, в основе селекции лежит изучение сортового, видового, родового потенциала, генетического разнообразия и роли среды в проявлении наследственных признаков, закономерностей наследования при гибридизации близких и отдаленных видов, разработка форм искусственного отбора по отношению к конкретным объектам селекции: самоопылителям, перекрестноопылителям и т. д.

ЦЕНТРЫ МНОГООБРАЗИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ. ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ Н. И. ВАВИЛОВА

Успех селекционной работы в основном зависит от генетического разнообразия исходной группы растений и животных. Между тем генофонд существующих пород животных или сортов растений, естественно, очень ограничен по сравнению с генофондом исходного дикого вида. Поэтому поиски полезных признаков среди диких предков очень важны для

выведения новых сортов растений и пород животных. С целью изучения многообразия и географического распространения культурных растений Н. И. Вавилов организовал многочисленные экспедиции как на территории СССР, так и во многих зарубежных странах. В результате этих экспедиций был собран огромный семенной материал, который был использован для селекционной работы. Н. И. Вавилов выделил семь центров происхождения культурных растений: 1) южноазиатский (рис, сахарный тростник, цитрусовые); 2) восточноазиатский – китайский (соя, просо, гречиха); 3) юго-западноазиатский (пшеница, рожь, бобовые, виноград, плодовые культуры); 4) средиземноморский (маслины, капуста, другие овощные и кормовые культуры); 5) абиссинский (твердые пшеницы, ячмень, кофейное дерево); 6) центральноамериканский (кукуруза, длинноволокнистый хлопок, какао, фасоль и др.); 7) южноамериканский (картофель, хинное дерево).

Изучение наследственной изменчивости культурных растений и их предков позволило Н. И. Вавилову сформулировать закон гомологических рядов наследственной изменчивости: «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости». На примере семейства злаковых Н. И. Вавилов показал, что сходные мутации обнаруживаются у целого ряда видов этого семейства. Так, черная окраска семян встречается у ржи, пшеницы, ячменя, кукурузы и ряда других, за исключением овса, проса и пырея. Удлиненная форма зерна – у всех изученных видов. У животных также встречаются сходные мутации: альбинизм и отсутствие шерсти у млекопитающих, альбинизм и отсутствие перьев у птиц, короткопалость у крупного рогатого скота, овец, собак, птиц. Причина появления сходных мутаций – общность происхождения генотипов. В процессе дивергенции различия между видами устанавливаются только в отношении генов, обусловливающих успех в борьбе за существование в данных конкретных условиях. Многие гены видов, имеющих общее происхождение, остаются гомологичными и при мутировании дают сходные признаки.

Таким образом, обнаружение спонтанных или индуцированных мутаций у одного вида дает основания для поисков сходных мутаций у родственных видов растений или животных. Закон гомологических рядов наследственной из-

менчивости с успехом используется в селекционной практике.

МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ

Основная задача селекции – создание высокопродуктивных пород животных и сортов растений, наилучшим образом удовлетворяющих пищевые и технические потребности человека.

Породой и сортом называют популяцию организмов, искусственно созданную человеком, которая характеризуется определенным генофондом, наследственно закрепленными морфологическими и физиологическими признаками, определенным уровнем и характером продуктивности. Каждой породе или сорту свойственна определенная норма реакции. Так, куры породы белый леггорн отличаются высокой яйценоскостью. Улучшение условий их содержания и кормления сопровождается повышением яйценоскости, а масса практически не меняется. Фенотип (и в том числе продуктивность) наиболее полно проявляется лишь при определенных условиях, поэтому для каждого района с теми или иными климатическими условиями, агротехническими приемами и т. д. необходимо иметь свои сорта и породы.

Основные методы селекции – отбор и гибридизация. В растениеводстве нередко применяют *массовый* отбор. При таком отборе в посеве отбирают только те растения, которые обладают желательными качествами. При повторном посеве снова отбирают растения с определенными признаками. Сорт, получаемый этим способом, не является генетически однородным, и отбор время от времени повторяют. *Индивидуальный* отбор сводится к выращиванию семей от отдельной особи. Индивидуальный отбор приводит к выделению чистой линии – группы генетически однородных (гомозиготных) особей.

Однако методом отбора нельзя получить ничего нового, он позволяет выделить только генотипы, уже имеющиеся в популяции. Кроме того, сочетание разных признаков у чистых линий часто оказывается неблагоприятным. Поэтому для обогащения генофонда создаваемого сорта растений или породы животных и получения оптимальных комбинаций признаков применяют *гибридизацию* с последующим отбором. Например, один сорт пшеницы может иметь прочный стебель и быть устойчивым к полеганию, но в то же время легко поражаться ржавчиной. Другой сорт, обладая тонкой и слабой соломиной, отличается устойчивостью к ржавчине. При скрещивании этих двух сортов в потомстве обнаружи-

ваются различные комбинации, в том числе у части растений сочетаются признаки устойчивости к полеганию и к ржавчине. Такие гибриды отбирают и используют для посева. В животноводстве получить массовый материал для отбора трудно, поэтому здесь широко используют индивидуальный отбор с тщательным учетом хозяйственно полезных признаков и гибридизацию. У сельскохозяйственных животных проводят или близкородственное скрещивание с целью перевода большинства генов породы в гомозиготное состояние, или неродственное скрещивание между породами. Неродственное скрещивание при последующем строгом отборе поддерживает или улучшает свойства в ряде поколений гибридов.

При скрещивании разных пород животных или сортов растений, а также при межвидовых скрещиваниях в первом поколении гибридов наблюдается повышенная жизнеспособность и особенно мощное развитие. Это явление получило название *гетерозиса* и объясняется переходом многих генов в гетерозиготное состояние и взаимодействием благоприятных доминантных генов. При последующих скрещиваниях гибридов между собой гетерозис затухает, по-видимому, вследствие выщепления гомозигот.

Естественные мутации, сопровождающиеся появлением полезных для человека признаков, очень редки. На их поиски приходится затрачивать много сил и времени. Частота мутаций резко повышается при искусственном мутагенезе – воздействии некоторых химических веществ, ультрафиолетового и рентгеновского излучений. Эти воздействия нарушают строение молекул ДНК. Наряду с вредными мутациями гораздо чаще обнаруживаются и полезные, которые отбираются и используются в селекционной работе. Таким путем удалось вывести штаммы микроорганизмов и грибов, активно синтезирующих необходимые человеку продукты – витамины, антибиотики. В растениеводстве часто получают и полиплоидные растения, которые отличаются более крупными размерами, высокой урожайностью и более активным синтезом органических веществ. Полиплоидные сорта клевера, сахарной свеклы, турнепса, ржи, гречихи, масличных растений широко распространены.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Процесс эволюции длится многие сотни миллионов лет, результатом чего явилось поразительное многообразие форм живого. Под эволюцией понимают необратимое развитие

живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, прогрессивным усложнением строения форм живого. Механизмы эволюции обеспечивают соответствие развивающейся живой системы условиям ее существования – высокую приспособленность жизненных форм к внешней среде. В основе приспособленности лежат процессы самовоспроизведения макромолекул и живых организмов и дискретность всего живого на Земле. Предметом эволюционного учения служат общие закономерности и движущие силы исторического развития живой природы.

До середины XIX в. эволюционные идеи оставались в области догадок и недоказанных гипотез. С появлением учения Ч. Дарвина были вскрыты механизмы эволюционного процесса. Трудами анатомов, эмбриологов и ученых других специальностей теория Дарвина получила дальнейшее развитие и представляет собой фундамент биологии.

ДОДАРВИНОВСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И РАЗВИТИИ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

В античную эпоху некоторые мыслители высказывали идею о том, что все живые существа, в том числе и человек, возникли из неодушевленной материи. Эти взгляды были чисто умозрительными догадками. С установлением господства христианской церкви в Европе распространяется точка зрения, основанная на библейских текстах: все живое было создано богом и остается неизменным. Однако во второй половине XVIII в. вместе с ростом научных знаний появляются сомнения в неизменности живой природы. Первая эволюционная теория была создана Ж.-Б. Ламарком в начале XIX в. Ламарк правильно отметил прогрессивное усложнение живых организмов в процессе исторического развития. Он высказывал представления о связи эволюции живых организмов с изменениями условий окружающей среды. Но Ламарк не смог вскрыть механизмы эволюции. Он считал, что виды изменяются в результате внутреннего стремления организмов к совершенствованию. По его мнению, приспособление к условиям окружающей среды достигается животными в результате упражнения органов и приобретенные таким образом изменения передаются по наследству. Эти положения эволюционной теории Ламарка ошибочны, они не выявили подлинных механизмов изменяемости видов.

Движущие силы эволюции вскрыл Ч. Дарвин, разработав теорию естественного отбора.

ся пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению. Для виноградной улитки радиус активности составляет несколько десятков метров, для северного оленя – более ста километров, для ондатры – несколько сот метров. Вследствие ограниченности радиусов активности лесные полевки, обитающие в одном лесу, имеют немного шансов встретиться в период размножения с лесными полевками, населяющими соседний лес. Травяные лягушки, мечущие икру в одном озере, изолированы от лягушек другого озера, расположенного в нескольких километрах от первого. В обоих случаях изоляция неполная, поскольку отдельные полевки и лягушки могут мигрировать из одного местообитания в другое. Особи любого вида распределены внутри видового ареала неравномерно. Участки территории с относительно высокой плотностью населения чередуются с участками, где численность вида низкая или вид совсем отсутствует. Поэтому вид рассматривается как совокупность отдельных групп организмов – популяций.

Популяция – это совокупность особей данного вида, занимающих определенный участок территории внутри ареала вида, свободно скрещивающихся между собой и частично или полностью изолированных от других популяций.

Реально вид существует в виде популяций. Популяция является элементарной единицей эволюции.

Микроэволюция. Видообразование как результат микроэволюции. Эволюционная роль мутаций

Постоянно действующий источник наследственной изменчивости – мутационный процесс.

Гены мутируют с определенной частотой. Подсчеты показывают, что в среднем одна гамета из 100 тыс. – 1 млн. гамет несет вновь возникшую мутацию в определенном локусе. Поскольку одновременно мутируют многие гены, в среднем 10 – 15 % гамет несут те или иные мутантные аллели. Природные популяции насыщены самыми разнообразными мутациями. Благодаря комбинативной изменчивости мутации могут широко распространяться в популяциях. Однако многие мутации встречаются редко и в течение неопределенно долгого времени число носителей таких мутаций в популяции сохраняется на низком уровне. Это не удивительно, так как генотипы особей природных популяций – результат длительного отбора лучших комбинаций генов. Поэтому большинство мутаций – отклонений от нормы – оказывается вредным. В гомозиготном состоянии такие мутации,

как правило, снижают жизнеспособность особей, но, поскольку подавляющее большинство вновь возникающих мутаций рецессивно, в гетерозиготном состоянии вредный эффект снимается. Больше того, в гетерозиготном состоянии многие мутации повышают жизнеспособность особей. Диплоидность организмов, размножающихся половым путем, позволяет сохранять мутации, которые являются материалом для дальнейшей эволюции. Мутации, вредные в одних условиях, могут повышать жизнеспособность в других условиях среды. Например, мутантные особи бескрылых насекомых или с плохо развитыми крыльями имеют преимущество на океанических островах и горных перевалах, где дуют сильные ветры. Следует также иметь в виду, что в природе мутации встречаются в комбинациях друг с другом. Некоторые комбинации вследствие взаимодействия генов могут быть положительными для особи, повышая ее жизнеспособность. Генотип – целостная система, и физиологически нейтральных мутаций нет. Любой признак имеет значение в борьбе за существование. Долгое время физиологически нейтральными, не влияющими на жизнеспособность, считались гены, определяющие у человека группы крови. Генетическими исследованиями установлено, что у людей, имеющих группу крови В, повышена устойчивость к возбудителю оспы.

При оценке вреда или пользы мутации необходимо помнить, что естественный отбор всегда действует в пользу популяции и безразличен к судьбе отдельной особи. Особенно ярко эта закономерность проявляется в случаях высокой насыщенности популяций летальными мутациями, в гомозиготном состоянии приводящими организм к гибели.

У человека известен мутантный ген, определяющий дефект в строении молекулы гемоглобина, вследствие чего эритроцит приобретает форму серпа, при этом снижается его способность переносить кислород. Гомозиготы по этому гену погибают в раннем возрасте из-за кислородной недостаточности. Казалось бы, такой ген должен исчезнуть из популяции. Однако в странах Средиземноморья и некоторых тропических странах 10–20 % населения оказываются гетерозиготными по этому гену. Дело в том, что в этих районах распространена малярия, являющаяся одной из основных причин смертности. В эритроцитах же гетерозигот малярийный плазмодий не размножается, в результате чего люди оказываются устойчивыми к малярии. В данном случае давление естественного отбора направлено в сторону преимущественного выживания гетерозигот и поддержания высокой частоты летального гена.

Таким образом, мутационный процесс – источник *резерва наследственной изменчивости* популяций. Поддерживая высокую степень генетического разнообразия популяций, он создает основу для действия естественного отбора.

Генетические процессы в популяциях

В разных популяциях одного вида частота мутантных генов неодинакова. Практически нет двух популяций с совершенно одинаковой частотой встречаемости мутантных признаков. Эти различия могут быть обусловлены тем, что популяции обитают в неодинаковых условиях внешней среды. Направленное изменение частоты генов в популяциях обусловлено действием естественного отбора. Но и близко расположенные, соседние популяции могут отличаться друг от друга столь же значительно, как и далеко расположенные. Это объясняется тем, что в популяциях ряд процессов приводит к ненаправленному, случайному изменению частоты генов или, другими словами, их генетической структуры.

Например, при миграциях животных или растений на новом месте обитания поселяется незначительная часть исходной популяции. Генофонд вновь образованной популяции неизбежно меньше генофонда родительской популяции и частота генов в ней будет значительно отличаться от частоты генов в исходной популяции. Гены, до того редко встречающиеся, вследствие полового размножения быстро распространяются среди членов новой популяции. В то же время широко распространенные гены могут отсутствовать, если их не было в генотипе основателей новой популяции.

Другой пример. Природные катастрофы, лесные или степные пожары, наводнения и т. п. вызывают массовую неизбирательную гибель живых организмов, особенно малоподвижных форм (растения, моллюски, рептилии, земноводные и др.). Особи, избежавшие гибели, остаются в живых благодаря чистой случайности. В популяции, пережившей катастрофическое снижение численности, частоты аллелей будут иными, чем в исходной популяции. Вслед за спадом численности начинается массовое размножение, начало которому дает оставшаяся немногочисленная группа. Генетический состав этой группы определит генетическую структуру всей популяции в период ее расцвета. При этом некоторые мутации могут совсем исчезнуть, а концентрация других может случайно резко повыситься. Колебания численности популяций часто связаны со сменой биоценозов. Усиленное размножение объектов охоты хищников на основе увеличения

кормовых ресурсов приводит, в свою очередь, к усиленному размножению хищников. Увеличение же численности хищников вызывает массовое уничтожение их жертв. Недостаток кормовых ресурсов приводит к сокращению численности хищников. Эти колебания численности («волны численности») изменяют частоту генов в популяциях, в чем и состоит их эволюционное значение.

К изменениям частоты генов в популяциях приводит также ограничение обмена генами между ними вследствие пространственной (географической) изоляции. Реки служат преградой для сухопутных видов, горы и возвышенности изолируют равнинные популяции. Каждая из изолированных популяций обладает специфическими особенностями. Важное следствие изоляции – близкородственное скрещивание (инбридинг). Благодаря инбридингу рецессивные аллели распространяются в популяции и проявляются в гомозиготном состоянии, что снижает жизнеспособность организма. В человеческих популяциях изоляты с высокой степенью инбридинга встречаются в горных районах, на островах. Сохранила еще значение изоляция отдельных групп населения по кастовым, религиозным, расовым и другим причинам.

Эволюционное значение различных форм изоляций состоит в том, что она закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями, а также в том, что разделенные части популяции или вида подвергаются неодинаковому давлению отбора.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ЕГО ФОРМЫ

Мутационный процесс, колебания численности популяций, изоляция создают генетическую неоднородность внутри вида. Но их действие ненаправленно. Эволюция же – процесс направленный, связанный с выработкой приспособлений, с прогрессивным усложнением строения и функций животных и растений. Существует лишь один направленный эволюционный фактор – естественный отбор.

Под действие отбора могут попасть либо отдельные особи, либо целые группы. В любом случае отбор сохраняет наиболее приспособленные к данной среде организмы и действует в пределах популяций. Таким образом, именно популяция – поле действия отбора. В результате отбора часто накапливаются признаки и свойства, невыгодные для отдельной особи, но полезные для популяции и целого вида. Известно несколько форм естественного отбора, имеющих разный эволюционный результат.

Стабилизирующий отбор. В постоянных условиях среды естественный отбор направлен против особей, признаки которых отклоняются от средней нормы в ту или другую сторону. Так, у насекомоопыляемых растений размеры и форма цветков очень устойчивы. Шмель не способен проникнуть в слишком узкий венчик цветка, хоботок бабочки не может коснуться слишком коротких тычинок у растений с длинным венчиком. Цветки, не вполне соответствующие строению насекомых-опылителей, не образуют семян, и гены, обусловившие отклонение от нормы, устраняются из генофонда популяции. Стабилизирующая форма естественного отбора предохраняет сложившийся генотип от разрушающего влияния мутационного процесса.

Движущий отбор – это отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака или свойства. Такой отбор приводит к появлению новой нормы вместо старой, переставшей соответствовать новым условиям. Движущая форма отбора действует при изменении условий внешней среды. Изменение признака может происходить как в сторону его усиления, так и в сторону ослабления. Как приобретение нового признака, так и утрата какого-либо признака – результаты действия движущей формы отбора. Редукция органов, потерявших свое функциональное значение, происходит именно таким путем. Примерами являются некоторые бескрылые птицы и насекомые, растения-паразиты без корней и листьев, ленточные черви без пищеварительной системы. Движущий отбор приводит к появлению нового вида.

Приспособленность организмов к условиям внешней среды как результат действия естественного отбора

Виды растений и животных удивительно приспособлены к условиям среды, в которых они обитают. Известно огромное количество самых разнообразных особенностей строения, обеспечивающих высокий уровень приспособленности вида к среде. В понятие «приспособленность вида» входят не только внешние признаки, но и соответствие строения внутренних органов выполняемым ими функциям. Сложность и совершенство обмена веществ также зависят от условий среды обитания. Выше было показано действие естественного отбора в природных популяциях. Отбор в популяциях приводит к формированию приспособлений. Рассмотрим некоторые примеры приспособленности организмов к внешней среде. Благодаря покровительственной окраске организм становится трудно различимым и, следовательно, защищенным от хищников. Яйца птиц, откла-

дываемые на песок или на землю, имеют серый и бурый цвет с пятнышками, сходный с цветом окружающей почвы. В тех случаях, когда яйца недоступны для хищников, они обычно лишены окраски. Гусеницы бабочек часто зеленые, под цвет листьев, или темные, под цвет коры или земли. Донные рыбы обычно окрашены под цвет песчаного дна (скаты и камбалы). При этом камбалы обладают еще способностью менять окраску в зависимости от цвета окружающего фона. Способность менять окраску путем перераспределения пигмента в покровах тела известна и у наземных животных (хамелеоны). Животные пустынь имеют, как правило, желто-бурую или песочно-желтую окраску. Однотонная покровительственная окраска свойственна как насекомым (саранча) и мелким ящерицам, так и крупным копытным (антилопы) и хищникам (лев).

Вариант покровительственной окраски – расчленяющая окраска в виде чередования на теле светлых и темных полос и пятен. Зебры и тигр плохо видны уже на расстоянии 50–70 м из-за совпадения полос на теле с чередованием света и тени в окружающей местности. Расчленяющая окраска нарушает представления о контурах тела.

Приспособительное значение имеет также сходство формы тела с окружающей средой. Известны жуки, напоминающие лишайники; цикады, сходные с шипами тех кустарников, среди которых они живут. Насекомые-палочники похожи на небольшую бурую или зеленую веточку. Защиту животных от врагов в ряде случаев обеспечивает предостерегающая окраска. Яркая окраска обычно характерна для ядовитых животных и предупреждает хищников о несъедобности объекта их нападения.

Эффективность предостерегающей окраски явилась причиной очень интересного явления – подражания (мимикрии). Мимикрией называется сходство беззащитного и съедобного вида с одним или несколькими неродственными видами, хорошо защищенными и обладающими предостерегающей окраской. Явление мимикрии распространено у бабочек и у других насекомых. Многие насекомые имитируют жалящих насекомых. Известны жуки, мухи, бабочки, копирующие ос, пчел, шмелей. Мимикрия встречается и у позвоночных животных – змей. Во всех случаях сходство является чисто внешним и направлено на формирование определенного зрительного впечатления у потенциальных врагов. Для видов-подражателей важно, чтобы их численность была невелика по сравнению с моделью, которой они подражают, иначе у врагов не будет выработан устойчивый отрицательный рефлекс на предостерегающую окраску. Низкая численность мимикрирующих видов поддерживается высокой концентрацией летальных генов в генофонде.

Защитное действие покровительственной окраски или формы тела повышается при сочетании ее с соответствующим поведением. Отбор уничтожает особей, поведение которых демаскирует их, делает заметными.

Кроме защитной окраски у животных и растений наблюдаются и другие средства пассивной защиты. У растений нередко образуются иглы и колючки, защищающие их от поедания травоядными животными. Такую же роль играют ядовитые вещества, обжигающие волоски (крапива). Кристаллы щавелевокислого кальция, образующиеся в клетках некоторых растений, защищают их от поедания гусеницами, улитками и даже грызунами.

Образования в виде твердого хитинового покрова у членистоногих (жуки, крабы), раковин у моллюсков, чешуи у крокодилов, панциря у броненосцев и черепах хорошо защищают их от многих врагов. Этому же служат иглы ежа и дикобраза. Все эти приспособления могли появиться лишь в результате естественного отбора, т. е. преимущественного выживания лучше защищенных особей.

Путем естественного отбора возникают и совершенствуются приспособления, облегчающие поиск пищи или партнера для размножения. Поразительно чувствительны органы химического чувства насекомых. Самцов непарного шелкопряда привлекает запах ароматической железы самки с расстояния 3 км. У некоторых бабочек чувствительность рецепторов вкуса в 1 000 раз превосходит чувствительность рецепторов человеческого языка. Ночные хищники, например совы, превосходно видят в темноте. У некоторых змей хорошо развита способность к термолокации. Они различают на расстоянии объекты, если разница их температур составляет всего 0,2 °С.

Таким образом, строение живых организмов очень тонко приспособлено к условиям существования. Любой видовой признак или свойство носит приспособительный характер, целесообразен в данной среде, в данных жизненных условиях. Все особенности строения и поведения кошки целесообразны для хищника, подстерегающего добычу в засаде: мягкие подушечки на пальцах и втягивающиеся когти, делающие походку бесшумной, огромный зрачок и высокая чувствительность сетчатки, позволяющие видеть в темноте, тонкий слух и подвижные ушные раковины, дающие возможность точно определять местонахождение жертвы, способность длительное время выжидать появления добычи и совершать молниеносный прыжок, острые зубы, удерживающие и разрывающие жертву. Точно так же организация насекомоядных растений приспособлена к ловле и перевариванию насекомых (росянка, венерина мухоловка).

Приспособления не появляются в готовом виде, а представляют результат отбора случайных наследственных изменений, повышающих жизнеспособность организмов в конкретных условиях среды.

Относительность приспособленности организмов

Ни один из приспособительных признаков не обеспечивает абсолютной безопасности для их обладателей. Благодаря мимикрии большинство птиц не трогает ос и пчел, однако есть среди них виды, которые едят и ос, и пчел, и их подражателей. Еж и птица-секретарь без вреда поедают ядовитых змей. Панцирь наземных черепах надежно защищает их от врагов, но хищные птицы поднимают их в воздух и разбивают о землю.

Любые приспособления целесообразны только в обычной для вида обстановке. При изменении условий среды они оказываются бесполезными или вредными для организма. Постоянный рост резцов грызунов – очень важная особенность, но лишь при питании твердой пищей. Если крысу держать на мягкой пище, резцы, не изнашиваясь, вырастают до таких размеров, что питание становится невозможным.

Таким образом, любая структура и любая функция являются приспособлением к внешней среде. Эволюционные изменения – образование новых популяций и видов, возникновение или исчезновение органов, усложнение организации – обусловлены развитием приспособлений (адаптаций). Целесообразность живой природы – результат исторического развития видов в определенных условиях, поэтому она всегда относительна и имеет временный характер.

В некоторых случаях при освоении новой среды обитания у животных оказываются развитыми те органы или структуры, которые необходимы в этой новой среде. Такие явления носят название *преадаптаций*. Пример преадаптации – выход позвоночных на сушу в девоне. Для этого необходимы были две предпосылки: наличие конечностей, позволяющих перемещаться по твердой почве в условиях резко возросшей силы тяжести, и органов воздушного дыхания – легких. Этими особенностями строения обладали кистеперые рыбы, что позволило им дать начало наземным позвоночным. Для кистеперых рыб конечности служили для ползания по дну водоемов. Заглатывание воздуха и использование кислорода с помощью выпячиваний стенки кишки – примитивных легких – давало возможность компенсировать дефицит кислорода в водоемах того времени. Понятно, что в дальнейшем вся организация рыб претерпела глубокие изменения в процессе приспособления к жизни на суше.

Явление преадаптации лишний раз подчеркивает приспособительный характер эволюции, основанной на отборе полезных наследственных изменений и прогрессивных преобразований существующих структур в процессе освоения новых условий среды.

Биологические последствия приобретения приспособлений. Биологический прогресс

Приобретение популяциями и видами разнообразных приспособлений не только способствует выживанию их в какой-то определенной среде. Новые признаки и свойства могут способствовать освоению популяцией новых мест обитания, новых источников питания и т. д. В этом случае возникает новая экологическая ниша, где конкуренция с родственными организмами резко ослаблена или отсутствует. Это приводит к вспышке размножения и широкому расселению вида, что, в свою очередь, способствует формированию многочисленных популяций, каждая из которых оказывается в несколько различных условиях и подвергается неодинаково направленному действию отбора. Генетическое разнообразие популяций служит основой для образования новых, иногда многочисленных близкородственных видов. Показатель хорошей приспособленности группы организмов – ее высокая численность, широкий ареал и большое количество подчиненных систематических групп. Систематическая группа (вид, род, семейство и т. д.) находится в состоянии *процветания*, или *биологического прогресса*, если в нее входит значительное число дочерних форм. Например, внутри отряда всегда есть семейства, очень многочисленные по числу входящих в них родов. Внутри семейства отдельные роды отличаются по числу входящих в них видов.

Таким образом, биологический прогресс является результатом успеха в борьбе за существование.

Отсутствие необходимого уровня приспособленности приводит к *биологическому регрессу* – уменьшению численности, сокращению ареала, снижению числа систематических групп более низкого ранга. Биологический регресс чреват опасностью вымирания. Вследствие усиленного отстрела резко сократилась численность и сузился ареал распространения соболя. На грани вымирания находится уссурийский тигр. Не выдерживая изменений в биоценозах, вызываемых деятельностью человека, исчезают многие виды птиц. В то же время соловей стал весьма обычным в городских парках, а ласточки строят гнезда и выводят потомство на зданиях аэропортов.

Пути достижения биологического прогресса (главные направления эволюции)

Ч. Дарвин подчеркивал, что естественный отбор не обязательно ведет к повышению организации. Адаптации, благоприятные для выживания популяции, могут быть направлены на специализацию (приобретение приспособлений или освоение новых мест обитания или новых источников питания), в результате которой группа организмов устраняется от конкуренции. Приобретение специальных приспособлений к ограниченным условиям среды не меняет уровня организации, но способствует процветанию вида. В некоторых случаях оказывается выгодным переход к сидячему образу жизни и пассивному питанию, а также переход к паразитизму. Такие адаптации, как правило, ведут к упрощению организации, утрате органов активной жизни.

В соответствии с этим выделяют три главных направления эволюции, каждое из которых ведет к биологическому прогрессу: 1) ароморфоз (морфофизиологический прогресс), 2) идиоадаптацию, 3) общую дегенерацию.

Ароморфоз означает усложнение организации, поднятие ее на более высокий уровень. Изменения в строении животных в результате ароморфоза не являются приспособлением к каким-либо специальным условиям среды, они носят общий характер и дают возможность расширить использование условий внешней среды (новые источники пищи, новые места обитания).

Морфофизиологический прогресс достигается усилением, дифференцировкой и усложнением функций органов животных и соответствующими изменениями в строении этих органов.

Ароморфозы обеспечивают переход от пассивного питания к активному (появление челюстей у позвоночных), повышают подвижность животных (появление скелета как места прикрепления мышц и замена пластов гладкой мускулатуры у червей на пучки поперечнополосатой у членистоногих), дыхательную функцию (возникновение жабр и легких), снабжение тканей кислородом (появление сердца у рыб и разделение артериального и венозного кровотока у птиц и млекопитающих). Все эти изменения, не будучи частными приспособлениями к конкретным условиям среды, повышают интенсивность жизнедеятельности животных, уменьшают их зависимость от условий существования. Общая черта ароморфозов заключается в том, что они сохраняются при дальнейшей эволюции и приводят к возникновению новых крупных систематических групп — классов, типов, некоторых отрядов (у млекопитающих). В основе ароморфозов лежит какое-нибудь частное приспособление, кото-

рое в данных условиях среды сразу дает крупное преимущество для организма, ставит его в благоприятные условия размножения, увеличивая численность. В этих благоприятных условиях затем перестраивается вся его организация.

Идиоадаптация – приспособление к специальным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровня организации. Поскольку каждый вид организмов обитает в определенных условиях, у него вырабатываются приспособления именно к этим условиям. К идиоадаптациям относятся покровительственная окраска животных, колючки растений, плоская форма тела скатов и камбалы. Многочисленные преобразования пятипалой конечности млекопитающих, дающие возможность выполнять плавательную, лазающую, роющую, хватательную и летательную функции, также представляют собой идиоадаптации. После возникновения ароморфозов и особенно при выходе группы животных в новую среду обитания начинается приспособление отдельных популяций к условиям существования именно путем приобретения идиоадаптаций. Так, класс птиц в процессе расселения по суше дал громадное разнообразие форм. Рассматривая строение колибри, воробьев, канареек, орлов, чаек, страусов, попугаев, пеликанов, пингвинов и т. д., можно прийти к выводу, что все различия между ними сводятся к частным приспособлениям, хотя основные черты строения у всех птиц одинаковы.

Крайняя степень приспособления к очень ограниченным условиям существования носит название *специализации*. Переход к питанию только одним видом пищи, обитание в очень однородной и постоянной среде (например, в пещерах) приводят к тому, что вне этих условий организмы жить не могут. Таковы колибри, питающиеся только нектаром тропических цветков, муравьеды, специализация которых также обусловлена ограниченным родом пищи.

Специализация подавляет эволюционные возможности группы и при быстром изменении условий среды приводит к вымиранию.

Биологическое процветание достигается и упрощением организации. *Общая дегенерация* как путь биологического прогресса наблюдается у многих форм организмов. Виды, перешедшие к паразитизму, утрачивают органы активной жизни. У растений-паразитов атрофируются корни, листья. У ленточных червей (свиной, бычий цепень) редуцируются органы чувств, пищеварительная система. Взамен у них развиваются различные присоски, прицепки и особенно половая система. В результате упрощение организации ведет к увеличению численности вида и биологическому процветанию.

РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Биологическая эволюция на Земле длится более 3 млрд. лет. С момента возникновения первых примитивных клеточных организмов благодаря естественному отбору создано бесчисленное множество форм живых организмов. Приспособленность групп организмов достигается разными путями, но магистральный путь – прогрессивное усложнение организации, создание все более высоких форм жизни. Рассмотрим основные этапы эволюции.

Историю Земли принято делить на промежутки времени, границами которых являются геологические изменения – горообразовательные процессы, поднятия и опускания суши, изменения очертаний материков, глобальные изменения климата и т. д. В табл. 2 приведена геохронологическая шкала с указанием групп животных и растений, существовавших в различные геологические эпохи.

Таблица 2. Геохронологическая шкала

Эры		Периоды и их длительность, млн. лет	Животный и растительный мир
название и длительность, млн. лет	возраст, млн. лет		
Кайнозойская (новой жизни) 60 – 70	60 – 70	Антропоген 1,5 – 2 Верхнетретичный (неоген) 25 Нижнетретичный (палеоген) 41	Появление и развитие человека. Животный и растительный мир принял современный облик Господство млекопитающих, птиц. Появление лемуров и долгопятов – низкоорганизованных приматов, позднее парапитеков, дриопитеков. Расцвет насекомых. Продолжается вымирание крупных пресмыкающихся. Исчезают многие группы головоногих моллюсков. Господство покрытосеменных растений. Сокращение флоры голосеменных растений
Мезозойская (средней жизни) 173	240 ± 10	Меловой 70	Появление высших млекопитающих и настоящих птиц, хотя еще распространены зубастые птицы Преобладают костистые рыбы. Резко сокращается численность папоротников и голосеменных. Появле-

Продолжение табл. 2

Эры		Периоды и их длительность, млн. лет	Животный и растительный мир
название и длительность, млн. лет	возраст, млн. лет		
			ние и распространение покрытосеменных
		Юрский 58	Господство пресмыкающихся. Появление археоптерикса. Расцвет головоногих моллюсков. Господство голосеменных
		Триасовый 45	Начало расцвета пресмыкающихся. Появление первых млекопитающих, настоящих костистых рыб. Исчезновение семенных папоротников
Палеозойская (древней жизни) 330	570	Пермский 45	Быстрое развитие пресмыкающихся. Возникновение звероподобных пресмыкающихся. Вымирание трилобитов. Исчезновение лесов каменноугольного периода. Появление и развитие голосеменных
		Каменноугольный (карбон) 55 – 75	Расцвет земноводных. Возникновение первых пресмыкающихся. Появление скорпионов, пауков, летающих форм насекомых. Сокращение численности трилобитов. Развитие высших споровых и семенных папоротников. Преобладание древних плаунов и хвощей. Развитие грибов
		Девонский 50 – 70	Расцвет щитковых. Появление кистеперых рыб и стегоцефалов. Возникновение грибов. Развитие, а затем вымирание псилофитов. Распространение на суше высших споровых
		Силурийский 30	Пышное развитие кораллов, трилобитов. Появление бесчелюстных позвоночных – щитковых. Широкое распространение водорослей. В конце периода – выход растений на сушу (псилофиты)

Продолжение табл. 2

Эры		Периоды и их длительность, млн. лет	Животный и растительный мир
название и длительность, млн. лет	возраст, млн. лет		
		Ордовикский 60 Кембрийский 70	Расцвет морских беспозвоночных, трилобитов. Широкое распространение водорослей
Протерозойская (ранней жизни) 2000	2600 ± 100		Представлены все типы беспозвоночных. Появление первичных хордовых – подтипа бесчерепных
Архейская (самая древняя) 900	3500		Следы жизни незначительны. Обнаружены остатки бактерий и одноклеточных водорослей

В *архейской эре* возникли первые живые организмы. Они были гетеротрофами, использовавшими в качестве пищи органические соединения «первичного бульона». Важнейший этап эволюции жизни на Земле связан с возникновением фотосинтеза, что обусловило разделение органического мира на растительный и животный. Первыми фотосинтезирующими организмами были синезеленые водоросли – цианеи. Цианеи и появившиеся затем зеленые водоросли выделяли в атмосферу из океана свободный кислород. Это способствовало возникновению бактерий, способных жить в аэробной среде. По-видимому, в это же время – на границе архейской и протерозойской эр – произошло еще два крупных эволюционных события, появились половой процесс и многоклеточность. Чтобы яснее представить значение двух последних ароморфозов, остановимся на них подробнее. Гаплоидные организмы (микробы, синезеленые водоросли) имеют один набор хромосом. Каждая новая мутация сразу же проявляется в фенотипе. Если мутация полезна, она сохраняется отбором, если вредна, устраняется отбором. Гаплоидные организмы непрерывно приспосабливаются к среде, но принципиально новых признаков и свойств у них не возникает. Половой процесс резко повышает возможности приспособления к условиям среды вследствие создания бесчисленных комбинаций в хромосомах. Диплоидность, возникшая одновременно с оформленным ядром, позволяет сохранять мутации в гетерозиготном состоянии и использовать их как резерв наследственной изменчивости для дальнейших эволюционных преобразований. Кроме того, многие мутации в гетерозиготном состоянии часто повышают жизнеспособность особей и,

следовательно, увеличивают их шансы в борьбе за существование. Возникновение диплоидности и генетического разнообразия одноклеточных эукариот, с одной строны, обусловило разнообразие строения клеток и их объединение в колонии, с другой — возможность «разделения труда» между клетками колонии, т. е. образование многоклеточных организмов. Возможности эволюции одноклеточных организмов ограничены. Размеры отдельных клеток не могут увеличиваться больше определенного предела вследствие уменьшения отношения поверхности клетки к ее объему. В связи с этим снижается поступление кислорода в клетку, интенсивность дыхания становится ниже оптимальной. Имеет значение и то обстоятельство, что органоиды клетки, выполняющие строго специфические функции, не могут играть роль «кирпичиков» для построения сложных многофункциональных структур. Такими «кирпичиками» являются клетки.

Разделение функций клеток у первых колониальных многоклеточных организмов привело к образованию первичных тканей — эктодермы и энтодермы, дифференцированных по структуре в зависимости от выполняемой функции. Дальнейшая дифференцировка тканей создала разнообразие, необходимое для расширения структурных и функциональных возможностей организма в целом, в результате чего создавались все более сложные и специализированные (морфологически и функционально) системы органов. Совершенствование взаимодействия между клетками — сначала контактного, а затем опосредованного с помощью нервной и эндокринной систем обеспечило существование многоклеточного организма как единого целого со сложным и тонким взаимодействием его частей и реагированием на окружающую среду.

В основе современных представлений о происхождении многоклеточных организмов лежит гипотеза русского ученого И. И. Мечникова — гипотеза «фагоцителлы». По-видимому, предками многоклеточных были гетеротрофные и колониальные жгутиковые. Первичный способ их питания — фагоцитоз. Клетки, захватившие добычу, перемещались внутрь колонии. Затем из них образовался внутренний слой — энтодерма, выполнявший пищеварительную функцию. Вначале такая колония с едва наметившейся дифференцировкой клеток была шаровидной, свободно плавала в воде. После выделения в колонии половых и соматических клеток, а среди последних — движущих (эктодерма) и питающих (энтодерма) колония превратилась в примитивный, но целостный многоклеточный организм. Дальнейшая судьба первых многоклеточных была различной. Некоторые перешли к сидячему образу жизни и превратились в организмы типа губок. Другие стали ползать, перемещаться

по субстрату с помощью ресничек. От них произошли плоские черви. Третьи сохранили плавающий образ жизни, приобрели рот и дали начало кишечнополостным (рис. 22).

В *протерозойской эре* в морях уже обитало много различных водорослей, в том числе прикрепленные ко дну формы. Суша была безжизненной, но по берегам водоемов начались

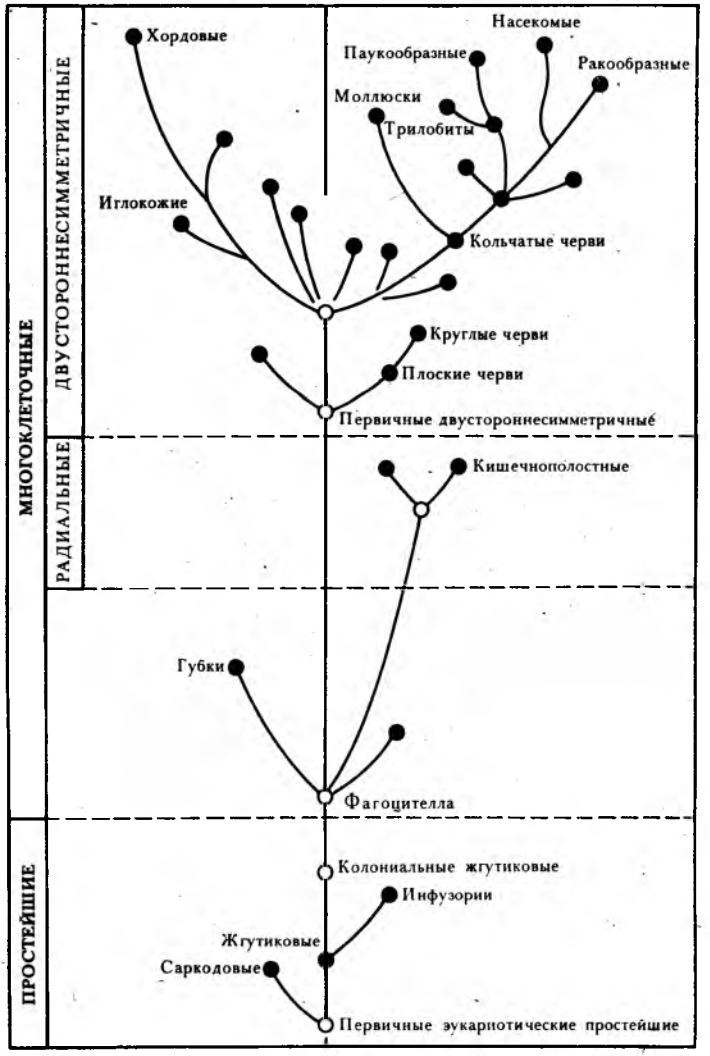


Рис. 22. Схема основных этапов эволюции эукариотических организмов

почвообразовательные процессы в результате деятельности бактерий и микроскопических водорослей. Начальные звенья эволюции животных не сохранились. В протерозойских отложениях находят представителей вполне сформировавшихся типов животных: губок, кишечнополостных, членистоногих.

В начале *палеозойской эры* растения населяют в основном моря, но в ордовике – силуре появляются первые наземные растения – псилофиты. Это были небольшие растения, занимающие промежуточное положение между водорослями и наземными сосудистыми растениями. Псилофиты имели уже проводящую (сосудистую) систему, первые слабодифференцированные ткани, могли укрепляться в почве, хотя корни еще (как и другие вегетативные органы) отсутствовали. Дальнейшая эволюция растений на суше была направлена на дифференцировку тела на вегетативные органы и ткани, совершенствование сосудистой системы (обеспечивающей быстрое поднятие воды на большую высоту). Уже в засушливом девоне широко распространяются хвощи, плауны, папоротникообразные. Еще бо́льшего развития достигает наземная растительность в каменноугольном периоде (карбоне), характеризующемся влажным и теплым климатом на протяжении всего года. Появляются голосеменные растения, произошедшие от семенных папоротников. Переход к семенному размножению дал много преимуществ: зародыш в семенах защищен от неблагоприятных условий оболочками и обеспечен пищей, имеет диплоидное число хромосом. У части голосеменных (хвойных) процесс полового размножения уже не связан с водой. Опыление у голосеменных осуществляется ветром, а семена имеют приспособления для распространения животными. Эти и другие преимущества способствовали широкому распространению семенных растений. Крупные споровые растения вымирают в пермском периоде в связи со значительным иссушением климата.

Животный мир в палеозойской эре развивался чрезвычайно бурно и был представлен большим количеством разнообразных форм. Пышного расцвета достигает жизнь в морях. В кембрийском периоде уже существуют все основные типы животных, кроме хордовых. Губки, кораллы, иглокожие, разнообразные моллюски, громадные хищные ракоскорпионы – вот неполный перечень обитателей кембрийских морей.

В ордовике продолжается совершенствование и специализация основных типов. Впервые обнаруживаются остатки животных, имевших внутренний осевой скелет, – бесчелюстных позвоночных, отдаленными потомками которых являются современные миноги и миксины. Рот этих разнообразных организмов представлял собой простое отверстие, ведущее в пище-

варительный тракт. Передний отдел пищеварительной трубки был пронизан жаберными щелями, между которыми располагались опорные хрящевые жаберные дуги. Бесчелюстные питались организмами, обитавшими в илистом дне рек и озер, и детритом (органическими остатками), засасывая пищу ртом. У части бесчелюстных возникло расчленение жаберных дуг, что позволило изменять просвет глотки с помощью жаберной мускулатуры и, следовательно, удерживать попавшую в пищеварительную трубку подвижную добычу. Отбор благоприятствовал дальнейшему совершенствованию аппарата захвата живой добычи, гораздо более питательной по сравнению с илистым детритом. Третья пара жаберных дуг превратилась в челюсти, усаженные зубами. Жаберная мускулатура преобразовалась в челюстную и подъязычную. Так на основе существовавших структур – скелетных жаберных дуг, служивших опорой органов дыхания, возник ротовой аппарат хватательного типа. Новообразовавшиеся челюсти оказались органом очень стойким и сохранились в последующей эволюции позвоночных.

Появление хватательного ротового аппарата – крупный ароморфоз – вызвало перестройку всей организации позвоночных. Возможность выбирать пищу способствовала улучшению ориентации в пространстве путем совершенствования органов чувств. Первые челюстноротые не имели плавников и передвигались в воде путем змееподобных движений. Это неэффективный способ передвижения при необходимости поймать движущуюся добычу. Поэтому каждая кожная складка имела значение для улучшения передвижения в воде. Вначале возникает непрерывная кожная складка, идущая по средней линии вдоль спины, огибающая задний конец тела и продолжающаяся на брюшной стороне до заднепроходного отверстия. В филогенезе определенные участки этой складки развиваются дальше и дают начало плавникам, свойственным современным рыбам, промежуточные части отстают в развитии и редуцируются. Функция спинного и анального плавников – киль и рули, служащие для направления движения в горизонтальной плоскости. Хвостовой плавник – орган движения. Парные плавники также возникают в виде боковых кожных складок. Боковая складка служила рулем глубины, причем наибольшее значение имели передняя и задняя ее части. Они превратились в парные грудные и брюшные плавники, средняя часть складки редуцировалась.

Возникновение парных плавников – конечностей – следующий крупный ароморфоз в эволюции позвоночных. С увеличением размеров складок потребовался скелет для их укрепления. Скелет возник в виде ряда хрящевых (затем костных) лучей. Очень важно, что хрящевые лучи оказываются связан-

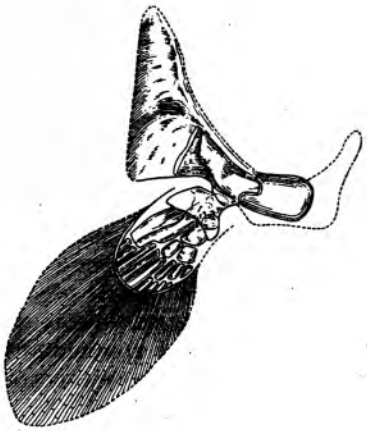


Рис. 23. Плечевой пояс и плавник ископаемой кистеперой рыбы

ными между собой хрящевой пластинкой, тянущейся вдоль основания плавников. Эта пластинка дала начало поясу конечностей (рис. 23).

Итак, челюстноротые позвоночные приобрели хватательный ротовой аппарат и конечности. В своей эволюции они разделились на хрящевых и костных рыб.

В силурийском периоде на сушу вместе с псилофитами вышли первые дышащие воздухом животные – членистоногие. В водоемах продолжалось бурное развитие низших позвоночных. Предполагается, что позвоночные возникли в мелких пресноводных водоемах и лишь затем переселились в моря.

В девоне позвоночные представлены тремя группами: двоякодышащими, лучеперыми и кистеперыми рыбами. Кистеперые рыбы были типично водными животными, но могли дышать атмосферным воздухом с помощью примитивных легких, представлявших собой выпячивания стенки кишки. Чтобы понять дальнейшую эволюцию рыб, необходимо вспомнить климатические условия в девонском периоде. Большая часть суши представляла собой безжизненную пустыню. По берегам пресноводных водоемов в густых зарослях растений обитали кольчатые черви, членистоногие, в конце девона появились насекомые (кормовая база для будущих наземных позвоночных). Климат сухой, с резкими колебаниями температуры в течение суток и по сезонам. Уровень воды в реках и водоемах часто менялся. Многие водоемы полностью высыхали, зимой промерзали. Водная растительность гибла при пересыхании водоемов, накапливались и затем гнили растительные остатки. Все это создавало очень неблагоприятную среду для рыб. В этих условиях их могло спасти только дыхание атмосферным воздухом. Таким образом, возникновение легких можно рассматривать как идиоадаптацию к недостатку кислорода в воде. При пересыхании водоемов у животных были два пути для спасения: зарывание в ил или миграция в поисках воды. По первому пути пошли двоякодышащие рыбы, строение которых почти не изменилось со времени девона и которые обитают сейчас в мелких

пересыхающих водоемах Африки. Эти рыбы переживают засушливое время года, зарываясь в ил и дыша атмосферным воздухом. Лучеперые рыбы имели плавники, поддерживавшиеся отдельными костными лучами. Они широко распространились и сейчас представляют собой самый большой по числу видов класс позвоночных. Приспособиться к жизни на суше смогли только кистеперые рыбы. Их плавники представляли собой лопасти, состоящие из отдельных костей с прикрепленными к ним мышцами. С помощью плавников кистеперые рыбы — крупные животные длиной от 1,5 до нескольких метров — могли ползать по дну. Таким образом, кистеперые рыбы имели две основные предпосылки для перехода в наземную среду обитания: мускулистые конечности и легкие. В конце девона кистеперые рыбы дали начало первым земноводным – стегоцефалам (рис. 24).

Для приспособления к жизни на суше потребовалась коренная перестройка всей организации животных. Конечность из цельной упругой пластинки преобразуется в систему рычагов, разделенных суставами. Наибольшая нагрузка падает на пояс задних конечностей, который становится значительно более мощным. Конечности удлиняются, особенно задние. Позвоночник утрачивает свою упругость, между позвонками развиваются суставы. Появляются слезные железы, подвижные веки, мышцы, втягивающие глаза внутрь орбиты; все это защищает роговицу глаза от высыхания. Боковые сегменты мышц дифференцируются на большое число отдельных мышц, прикрепляющихся к разным частям скелета. Движение по суше связано с необходимостью увеличения подвижности головы, вследствие чего у наземных позвоночных разрывается связь черепа с костями плечевого пояса. Большая подвижность конечностей сопровождается обособлением мышц плечевого пояса от боковых мышц тела и сильным развитием брюшных мышц.

На протяжении каменноугольного периода стегоцефалы жили, питались и размножались в воде. Они выползали на сушу, но не совершали сколько-нибудь значительных миграций. Стегоцефалы разделились (дивергировали) на большое число форм – от крупных рыбоядных хищников до мелких, питавшихся беспозвоночными.

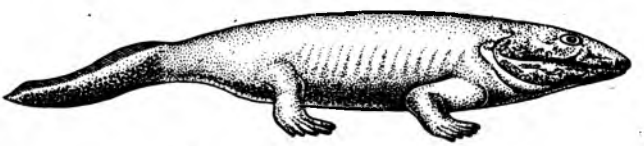


Рис. 24. Первое примитивное девонское земноводное

В пермском периоде происходило поднятие суши, а также иссушение и похолодание климата. Амфибии вымирают как из-за ухудшения климатических условий, так и вследствие истребления подвижными хищными рептилиями. Среди стегоцефалов, обитавших в карбоне, выделилась группа, имевшая хорошо развитые конечности, подвижную систему двух первых позвонков. Представители группы размножались в воде, но уходили по суше дальше амфибий, питались наземными животными, а затем и растениями. Эта группа получила название котилозавров. От них в дальнейшем произошли рептилии и млекопитающие.

Рептилии приобрели свойства, позволившие им окончательно порвать связь с водой. Внутреннее оплодотворение и накопление желтка в яйцеклетке сделали возможным размножение на суше. Ороговение кожи и более сложное строение почки способствовали резкому уменьшению потерь воды организмом и широкому расселению. Грудная клетка обеспечила более эффективный тип дыхания – всасывающий. Отсутствие конкуренции вызвало широкое распространение рептилий на суше и возвращение части их в водную среду.

В следующую – *мезозойскую – эру* на Земле происходят горообразовательные процессы. Появляются Урал, Тянь-Шань, Алтай, идет дальнейшее иссушение климата и сокращение площади морей и океанов. В триасе вымирают гигантские папоротники, древовидные хвощи, плауны. Достигают расцвета голосеменные растения. В юрском периоде вымирают семенные папоротники и появляются первые покрытосеменные растения, постепенно распространившиеся на все материки. Это было обусловлено рядом преимуществ: покрытосеменные имеют сильно развитую проводящую систему, цветок привлекает насекомых-опылителей, что обеспечивает надежность перекрестного опыления, зародыш снабжается запасами пищи (благодаря двойному оплодотворению развивается триплоидный эндосперм) и защищен оболочками и т. д. В животном мире достигают расцвета насекомые и рептилии. Рептилии занимают господствующее положение и представлены большим числом форм (рис. 25).

В юрском периоде появляются летающие ящеры и завоевывают воздушную среду. В меловом периоде специализация рептилий продолжается, они достигают громадных размеров. Некоторые из них (динозавры) весили до 50 т. Начинается параллельная эволюция цветковых растений и насекомых-опылителей. В конце мелового периода вновь происходят горообразовательные процессы. Возникают Альпы, Анды, Гималаи. Наступает похолодание, сокращается ареал околоводной растительности. Вымирают растительноядные, за ними хищные дино-

завры. Крупные рептилии сохраняются лишь в тропическом поясе (крокодилы). Вследствие вымирания хищных рептилий наиболее приспособленными оказываются теплокровные животные – птицы и млекопитающие. В морях вымирают многие формы беспозвоночных и морские ящеры.

Птицы произошли от вполне сформированных рептилий – архозавров. Возникновение птиц сопровождалось появлением крупных ароморфозов в их строении: они утратили одну

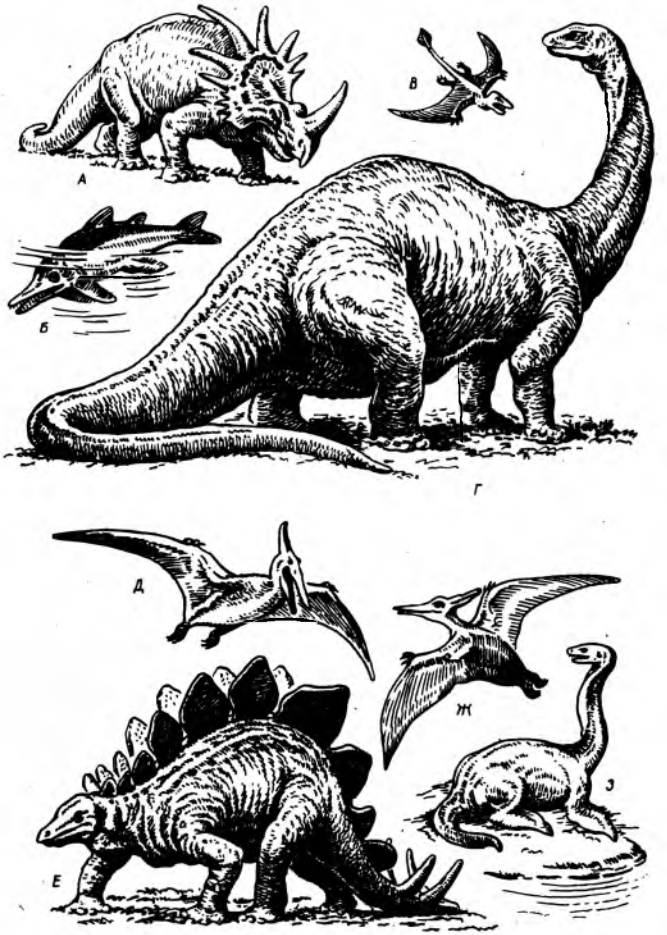


Рис. 25. Пресмыкающиеся мезозойской эры. *А* – рогатый динозавр; *Б* – ихтиозавр; *В* – летающий хвостатый ящер; *Г* – бронтозавр; *Д*, *Ж* – летающие бесхвостые ящеры; *Е* – стегозавр; *З* – плезиозавр

из двух дуг аорты и приобрели полную перегородку между правым и левым желудочками сердца. Полное разделение артериального и венозного кровотока послужило основой теплокровности птиц. В остальных чертах своей организации птицы сходны с пресмыкающимися и их называют иногда «пернатыми рептилиями». Все особенности строения птиц – перьевой покров, преобразование передних конечностей в крылья, роговой клюв, воздушные мешки и двойное дыхание, укорочение задней кишки – являются приспособлениями к полету, т. е. идиоадаптациями.

Возникновение млекопитающих связано с рядом крупных ароморфозов, появившихся у представителей одного из подклассов пресмыкающихся. К ароморфозам, определившим формирование млекопитающих как класса, относятся: образование волосяного покрова и четырехкамерного сердца, полное разделение артериального и венозного кровотока, внутриутробное развитие потомства и вскармливание детенышей молоком. Вынашивание зародышей в теле матери и забота о потомстве резко повысили выживаемость млекопитающих. К ароморфозам следует отнести и развитие коры головного мозга, обусловившее преобладание условных рефлексов над безусловными и возможность приспособления к непостоянным условиям среды путем изменения поведения. Млекопитающие возникли в триасе, но не могли конкурировать с хищными динозаврами и на протяжении 100 млн. лет занимали подчиненное положение.

В начале *кайнозойской эры* завершаются горообразовательные процессы, начавшиеся в конце мезозоя. Обособляются Средиземное, Черное, Каспийское и Аральское моря. Устанавливается теплый равномерный климат. На севере преобладали хвойные, на юге – растительность теплого и умеренного климата. Вся Европа была покрыта лесами, состоящими из дуба, березы, сосны, каштана и др. В тропиках росли фикусы, лавровые, гвоздичные, эвкалипты и др. В четвертичном периоде кайнозойской эры (2 – 3 млн. лет назад) наступило оледенение значительной части Земли. Теплолюбивая растительность отступает на юг или вымирает, появляется холодоустойчивая травяная и кустарниковая растительность, на больших территориях леса сменяются степью, полупустыней и пустыней. Формируются современные растительные сообщества.

Развитие животного мира в кайнозойскую эру характеризуется дальнейшей дифференциацией насекомых, интенсивным видообразованием у птиц и чрезвычайно быстрым прогрессивным развитием млекопитающих.

Млекопитающие представлены тремя подклассами: однопроходными (утконос и ехидна), сумчатыми и плацентарными.

Однопроходные возникли независимо от других млекопитающих еще в юрском периоде от звероподобных рептилий. Сумчатые и плацентарные млекопитающие произошли от общего предка в меловом периоде и сосуществовали до наступления кайнозойской эры, когда наступил «взрыв» в эволюции плацентарных, в результате чего плацентарные млекопитающие вытеснили сумчатых с большинства континентов.

Наиболее примитивными были насекомоядные млекопитающие, от которых произошли первые хищные и приматы. Древние хищные дали начало копытным. К концу неогена и палеогена встречаются уже все современные семейства млекопитающих. Одна из групп обезьян, австралопитеки, дала начало ветви, ведущей к роду человек.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

На основе известных фактов можно сделать некоторые обобщения о закономерных изменениях строения живых организмов в процессе эволюции, иначе говоря, морфологических закономерностях эволюционного процесса. При всем разнообразии частных особенностей строения и приспособления организмов к внешней среде эти особенности определяются конкретными условиями среды обитания. К числу основных морфологических закономерностей эволюции относятся дивергенция и конвергенция.

Дивергенция. Появление новых форм всегда связано с приспособлением к местным географическим и экологическим условиям существования. Так, класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, для которых характерен определенный род пищи, особенности местообитания, т. е. условия существования (насекомоядные, рукокрылые, хищные, копытные, китообразные, грызуны и т. д.). Каждый из этих отрядов, в свою очередь, разделился на подотряды и семейства, которым также свойственны не только специфические морфологические признаки, но и экологические особенности (формы бегающие, скачущие, лазающие, роющие, плавающие). Внутри любого семейства роды и виды отличаются по образу жизни, объекту питания и т. п. Как указывал Дарвин, в основе всего эволюционного процесса лежит процесс расхождения признаков – дивергенция. Дивергировать могут не только виды, но и роды, семейства, отряды. Дивергенция любого масштаба есть результат действия естественного отбора в форме группового отбора (сохраняются или устраняются виды, роды, семейства и т. д.). Групповой отбор также основан на индивидуальном отборе внутри популяций. При этом своеобразие

морфологических особенностей организмов, приобретаемых в процессе дивергенции, имеет некоторую единую основу в виде генофонда родственных форм. Конечности лазающих, скачущих, плавающих, роющих млекопитающих отличаются друг от друга, но все они имеют единый план строения и представляют собой пятипалую конечность, характерную для класса млекопитающих в целом. Поэтому органы, соответствующие друг другу по строению и имеющие общее происхождение, независимо от выполняемых ими функций называются *гомологичными*. Примеры гомологичных органов у растений – усики гороха, иглы барбариса, колючки кактуса (видоизмененные листья). Корневища ландыша, клубни картофеля, донце репчатого лука (подземные побеги) также гомологичны.

Конвергенция. В более или менее одинаковых условиях существования животные, относящиеся к разным систематическим группам, могут приобретать сходное строение. Такое сходство возникает при одинаковой функции и ограничивается лишь органами, непосредственно соприкасающимися с одними и теми же факторами среды.

У позвоночных животных конвергентное подобие обнаруживают ласты морских рептилий и млекопитающих (у ихтиозавров, плезиозавров и ластоногих). Сходный образ жизни сумчатых и плацентарных млекопитающих привел их независимо друг от друга к формированию приспособлений путем конвергенции (например, европейский крот и сумчатый крот, сумчатый летун и белка-летяга, сумчатый волк и обыкновенный волк). Однако исторически сложившаяся организация в целом никогда не конвергирует. Схождение признаков затрагивает в основном лишь те органы, которые непосредственно связаны с подобными условиями среды. Конвергентное сходство строения органов наблюдается у групп животных, далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении. У организмов, обитающих в воздухе, имеются крылья для полета. Но крылья птицы и летучей мыши – измененные конечности, а крылья бабочки – вырост стенки тела.

Органы, выполняющие сходные функции, но имеющие принципиально различное строение и происхождение, называются *аналогичными*. Аналогичны жабры рака и рыбы, роющие конечности крота и медведки.

Яркие примеры конвергентного сходства строения органов в одинаковых условиях среды дает приспособление неродственных групп животных – членистоногих и позвоночных – к жизни на суше. Так, органы ориентировки в пространстве и органы захвата пищи у насекомых и у позвоночных сосредоточены на переднем конце тела. При освоении суши у членистоногих

и позвоночных развились приспособления к сохранению воды в теле – плотные покровы с водонепроницаемым наружным слоем. Экономия расхода влаги у этих двух групп также достигается сходными путями. Для большинства водных животных характерно выведение продуктов азотного обмена в виде аммиака с большим количеством воды. У наземных животных азот выводится в виде мочевины и мочевой кислоты, что позволяет максимально сокращать расход воды. Таким образом, в процессе эволюции физиологические функции у неродственных организмов, обитающих в одинаковых условиях среды, осуществляются сходными путями с помощью негомологичных структур.

Одно из общих правил эволюции – правило ее необратимости. Так, если на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии не могут вновь дать начало амфибиям. Вернувшиеся в воду наземные позвоночные (среди рептилий – ихтиозавры, среди млекопитающих – киты) не стали рыбами. Для любой группы организмов история развития не проходит бесследно, и приспособление к среде, в которой когда-то обитали предки, осуществляется уже на иной генетической основе.

Характеризуя основные черты эволюции живых организмов на Земле, можно отметить следующие закономерности: для растений – переход от гаплоидности к диплоидности, независимость процесса полового размножения от наличия капельно-жидкой влаги, возникновение двойного оплодотворения, разделение тела на корень, стебель и лист, развитие сети проводящей системы, специализация тканей, опыление с помощью насекомых, усиление защиты зародыша от неблагоприятных условий; для животных – возникновение многоклеточности и дифференциация органов и тканей, появление твердого скелета, развитие центральной нервной системы и общественного поведения в ряде групп.

Накопление ряда крупных ароморфозов в процессе биологической эволюции привело к качественному скачку – социальной форме движения материи.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

Положение человека в системе животного мира

В эмбриональном периоде развития человека существуют признаки, характерные для всех представителей типа хордовых: хорда, нервная трубка на спинной стороне тела, жаберные щели в глотке. Развитие позвоночного столба, двух пар

конечностей, перемещение сердца на брюшную сторону тела определяют принадлежность человека к подтипу позвоночных. Четырехкамерное сердце, сильно развитая кора головного мозга, теплокровность, млечные железы, наличие волос на поверхности тела свидетельствуют о принадлежности человека к классу млекопитающих. Развитие плода в теле матери и питание его через плаценту – особенности, характерные для подкласса плацентарных. Такие признаки, как конечности хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), ногти на пальцах, одна пара сосков млечных желез, хорошо развитые ключицы, зубы трех типов, замена молочных зубов на постоянные в процессе онтогенеза, рождение, как правило, одного детеныша, определяют положение человека в отряде приматов. Более частные признаки (редукция хвостового отдела позвоночника, наличие аппендикса, большое число извилин на полушариях головного мозга, четыре основные группы крови, развитие мимической мускулатуры и ряд других) позволяют отнести человека к надсемейству высших узконосых обезьян. Животное происхождение человека подтверждается целым рядом *рекапитуляций* (кратким повторением основных этапов развития предковых форм), указывающих на то, что появление человека – результат длительной эволюции позвоночных. В эмбриональном периоде развития у зародыша человека закладываются двухкамерное сердце, шесть пар жаберных дуг, хвостовая артерия, мышцы имеют сегментарное строение. Все это – признаки рыбообразных предков. От амфибий человек унаследовал плавательные перепонки между пальцами, которые имеются у зародыша. Слабая теплорегуляция новорожденных и детей до 5 лет указывает на происхождение от животных с непостоянной температурой тела. Головной мозг плода гладкий, без извилин, как у низших млекопитающих. У шестинедельного зародыша имеется несколько пар млечных желез. Закладывается также хвостовой отдел позвоночника, который затем редуцируется и превращается в копчик. Таким образом, основные черты строения и эмбрионального развития четко определяют положение вида человек разумный в классе млекопитающих, отряде приматов. Вместе с тем человек имеет специфические, присущие только ему особенности: прямохождение, опорную стопу с сильно развитым первым пальцем, подвижную кисть руки, позвоночник с четырьмя изгибами, расположение таза под углом 60° к горизонтали, очень большой и объемистый мозг с развитой корой, крупные размеры мозгового и малые размеры лицевого отделов черепа, бинокулярное зрение, ограниченную плодовитость, плечевой сустав, допускающий движения с размахом почти до 180°, и некоторые

другие. Эти особенности строения и физиологии человека – результат эволюции его животных предков.

Эволюция приматов

Плацентарные млекопитающие возникли в самом конце мезозойской эры. От примитивных насекомоядных млекопитающих обособился отряд приматов. Около 30 млн. лет назад появились парапитеки – небольшие животные, жившие на деревьях и питавшиеся растениями и насекомыми. Их челюсти и зубы были такими же, как у человекообразных обезьян. От парапитеков произошли гиббоны, орангутаны и вымершие впоследствии древесные обезьяны – дриопитеки. Дриопитеки дали три ветви, из которых две повели к шимпанзе и горилле, а третья – через ряд промежуточных форм – к человеку. Происхождение человека от обезьян, которые вели древесный образ жизни, предопределило особенности его строения, которые, в свою очередь, явились анатомической основой его способности к труду и дальнейшей социальной эволюции.

Образ жизни животных, обитающих на ветвях деревьев, лазающих и прыгающих с помощью хватательных движений, предопределяет соответствующее строение кисти с противопоставленным первым пальцем. Развивается плечевой пояс, позволяющий совершать движения с размахом до 180°, грудная клетка становится широкой и уплощается в спинно-брюшном направлении. Отметим, что у наземных животных грудная клетка уплощена с боков, а конечности могут перемещаться только в передне-заднем направлении и почти не отводятся в сторону. Ключица сохраняется у приматов, рукокрылых (летучие мыши), но не развивается у быстро бегающих наземных животных. Передвижение на деревьях в самых разных направлениях с меняющейся скоростью, с необходимостью быстрой ориентировки привело к сильному развитию головного мозга. Необходимость точного определения расстояния при прыжках вызвало сближение глазниц и появление бинокулярного зрения. В то же время жизнь на деревьях способствовала ограничению плодовитости. Уменьшение численности потомства компенсировалось тщательностью ухода за ним, а жизнь в стаде обеспечивала защиту от врагов.

Во второй половине палеогена в связи с начавшимися горообразовательными процессами наступило похолодание. Тропические и субтропические леса отступили на юг, появились обширные открытые пространства. В конце неогена ледники, сползавшие с гор Скандинавии, проникли далеко на юг. Обезьяны, не откочевавшие к экватору, оказавшиеся в менее залесен-

ных территориях и перешедшие к жизни на земле, должны были приспосабливаться к новым суровым условиям и вести тяжелую борьбу за существование. Беззащитные против хищников, неспособные быстро бегать – настигать добычу или спасаться от врагов, лишенные густой шерсти, помогающей сохранить тепло, они могли выжить только благодаря стадному образу жизни, а также использованию освободившихся от передвижения рук. Решающим эволюционным шагом от обезьяны к человеку, по мнению Ф. Энгельса, явилось прямохождение. К такому же выводу в своем труде о происхождении человека пришел Ч. Дарвин. Одна из групп обезьян, обитавших 10–12 млн. лет назад, дала начало ветви, ведущей к человеку. Эти животные, предками которых были дриопитеки, получили название австралопитеков. Они имели массу 20–50 кг и рост 120–150 см, ходили на двух ногах при выпрямленном положении тела. В отличие от всех обезьян у них были небольшие клыки, строение зубной системы было сходно с зубной системой человека. Масса мозга составляла около 550 г, руки были свободны. Австралопитеки (от лат. australis – южный) для защиты и добывания пищи пользовались камнями, костями животных. 2–3 млн. лет назад жили существа, более близкие к человеку, чем австралопитеки. Они имели массу мозга до 650 г, умели обрабатывать камни с целью изготовления орудий. Эти человекообразные обезьяны получили название человек умелый. Таким образом, эволюция австралопитеков шла в направлении прогрессивного развития прямохождения, способности к труду и совершенствования головного мозга.

Изготовление орудий обусловило переход к новой стадии эволюции – появлению древнейших людей. По-видимому, в это же время началось использование огня. Естественный отбор сохранял признаки, способствовавшие усилению общественного характера поисков добычи и защиты от хищных зверей, способности к обучению, совершенствованию руки. Все эти особенности обеспечили победу обезьянолюдей в борьбе за существование и привели 1,5–2 млн. лет тому назад к их широкому расселению в Африке, Средиземноморье, Южной, Центральной и Юго-Восточной Азии. Использование орудий, стадный образ жизни способствовали дальнейшему развитию мозга и возникновению речи. Одним из признаков, отделяющих человекообразных обезьян от людей, считается масса мозга, равная 750 г. Именно при такой массе мозга овладевает речью ребенок. Речь древних людей была очень примитивной, но она составляет качественное отличие высшей нервной деятельности человека от высшей нервной деятельности животных. Слово,

обозначающее действия, трудовые операции, предметы, а затем и абстрактные понятия, стало важнейшим средством общения между людьми. Речь способствовала эффективному взаимодействию членов первобытного стада в трудовых процессах, передаче накопленного опыта от поколения к поколению. В борьбе за существование получили преимущество те первобытные стада древних людей, которые стали заботиться о стариках и поддерживать особей, ослабевших физически, но обладавших опытом и выделявшихся своими умственными способностями. Бесполезные ранее старики, спокойно съедавшиеся соплеменниками при нехватке пищи, стали ценными членами общества как носители знания. Речь содействовала развитию процесса мышления, совершенствованию трудовых процессов, эволюции общественных отношений.

В процессе становления человека условно выделяют три стадии: 1) древнейшие люди, 2) древние люди, 3) современные люди.

Древнейшие люди. Считают, что древнейшие люди возникли около 1 млн. лет назад. Известно несколько форм древнейших людей: питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек и ряд других. Внешне они уже походили на современного человека, хотя отличались большими надбровными дугами, отсутствием подбородочного выступа, низким и покатым лбом. Масса мозга достигала 800 – 1 000 г. Мозг имел более примитивное строение, чем у позднейших форм. Древнейшие люди успешно охотились на буйволов, носорогов, оленей, птиц. С помощью обтесанных камней они разделывали туши убитых животных. Жили они в основном в пещерах, где обычно использовали огонь. Одновременно существовало довольно много форм древнейших людей, стоявших на разных ступенях развития и эволюционировавших в разных направлениях. Наиболее перспективным направлением эволюции человека было дальнейшее увеличение объема головного мозга, развитие общественного образа жизни, совершенствование орудий труда, более широкое использование огня (не только для обогрева и отпугивания хищников, но и для приготовления пищи).

Древние люди (неандертальцы). К древним людям относят новую группу форм, появившихся около 200 тыс. лет назад. Они занимают промежуточное положение между древнейшими и первыми современными людьми. Неандертальцы были очень неоднородной группой. Изучение многочисленных скелетов показало, что в эволюции неандертальцев при всем разнообразии строения можно выделить две линии. Одна линия шла в направлении мощного физического развития. Это были существа с низким скошенным лбом, низким затылком, сплош-

ным надглазничным валиком, слаборазвитым подбородочным выступом, крупными зубами. При сравнительно небольшом росте (155 – 165 см) они обладали чрезвычайно мощно развитой мускулатурой. Масса мозга достигала 1 500 г. Полагают что у неандертальцев была в зачатке членораздельная речь. Другая группа неандертальцев характеризовалась более тонкими чертами – меньшими надбровными валиками, высоким лбом, более тонкими челюстями и более развитым подбородком. В общем физическом развитии они заметно уступали первой группе, но зато у них значительно увеличился объем лобных долей головного мозга. Эта линия развития неандертальцев побеждала в борьбе за существование не путем усиления физического развития, а через развитие внутригрупповых связей во время охоты, защиты от врагов, от неблагоприятных природных условий, т. е. через объединение сил отдельных особей. Этот эволюционный путь и привел к появлению 40 – 50 тыс. лет назад вида человек разумный – *Homo sapiens*. Некоторое время неандертальцы и первые современные люди сосуществовали, а затем примерно 28 тыс. лет назад неандертальцы были окончательно вытеснены первыми современными людьми – кроманьонцами.

Первые современные люди. Кроманьонцы были высокого роста – до 180 см, с высоким лбом и объемом черепной коробки до 1 600 $см^3$. Сплошной надглазничный валик отсутствовал. Кроманьонцы владели членораздельной речью, о чем свидетельствует хорошо развитый подбородочный выступ. Высокая степень развития мозга, общественный характер труда привели к резкому уменьшению зависимости человека от внешней среды, к установлению контроля над некоторыми сторонами среды обитания. Эволюция человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и приобрела социальный характер.

Такие особенности человека, как высокоразвитая центральная нервная система и речь как средство общения между людьми, разделение функций рук и ног, неспециализированная рука, способная производить сотни разнообразных и тонких движений, создание общества, явились результатом трудовой деятельности человека. На это качественное своеобразие антропогенеза указывал Ф. Энгельс в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека».

Современный этап эволюции человека

Все современное человечество принадлежит к одному виду – *Homo sapiens*. Единство человечества вытекает из общности происхождения, сходства строения, неограниченного скрещива-

ния представителей различных рас и плодовитости потомства от смешанных браков. Внутри вида *Homo sapiens* выделяют три большие расы: негроидную (черную), европеоидную (белую), монголоидную (желтую). Каждая из них делится на малые расы. Различия между расами сводятся к особенностям цвета кожи, волос, глаз, формы носа, губ и т. д. Возникали эти различия в процессе приспособления человеческих популяций к местным природным условиям.

Для современного этапа эволюции человека характерно резкое снижение роли биологических факторов, ведущее значение приобрели социальные факторы. Однако жизнедеятельность каждого отдельного человека подчинена биологическим законам. Сохраняет все свое значение и мутационный процесс как источник генотипической изменчивости. В известной мере действует стабилизирующая форма естественного отбора, устраняя резко выраженные отклонения от средней нормы. Утрачивает свое значение изоляция как эволюционный фактор. Исчезновение классовых, религиозных, расовых и других барьеров, повышение частоты смешанных браков приводит к усилению генотипического разнообразия человечества. В процессе социальной эволюции создаются все более благоприятные возможности для раскрытия индивидуальности каждого человека. Общественный характер труда позволил человеку выделиться из природы, приобрести над ней власть.

ОРГАНИЗМ И СРЕДА

Нашу планету населяют около 2 млн. видов живых организмов. Фауна и флора распределены по поверхности Земли крайне неравномерно. Для определенных территорий характерны свои специфические сообщества растений и животных. Количественный и качественный состав групп живых организмов, обитающих на той или иной территории, не случайный, а строго закономерный и определяется характером взаимоотношений организмов с окружающей средой. Наука о взаимоотношениях живых организмов со средой их обитания называется *экологией*. Для каждой группы организмов в понятие внешней среды входят не только факторы неживой природы, но и другие группы организмов. Отдельные элементы внешней среды носят название экологических факторов. Совокупность взаимосвязанных групп живых организмов и тех элементов неживой природы, которые оказывают на них наиболее сильное влияние и сами в той или иной степени зависят от деятельности организмов, называется *экологической системой* или *биогеоценозом*. В биогеоцено-

зах регулируются численность, состав и пространственное распределение видов.

Изучение экологических закономерностей необходимо для правильного использования биологических ресурсов и для выбора оптимальных путей технического прогресса, не оказывающих губительного влияния на окружающую среду.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Многочисленные факторы внешней среды, действующие на организм, принято делить на две большие группы: 1) *абиотические*, куда входят факторы неживой природы, – свет, температура, влажность, состав водной, воздушной, почвенной среды, и 2) *биотические*, к которым относятся влияния со стороны живых организмов, обитающих в данном биоценозе. В последнее время выделяют еще группу антропогенных факторов, оказывающих значительное, иногда разрушительное воздействие на окружающую природу.

Как правило, интенсивность действия экологического фактора непостоянна. Популяции организмов, обитающие в какой-то определенной среде, приспосабливаются к этому непостоянству путем естественного отбора, у них вырабатываются те или иные морфологические и физиологические особенности, позволяющие существовать именно в этих и ни в каких других условиях среды. Для каждого влияющего на организм фактора существует оптимальная интенсивность воздействия: уменьшение или увеличение ее угнетает жизнедеятельность. Границы, за пределами которых наступает гибель организма, называются верхним и нижним пределами выносливости.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ. ОГРАНИЧИВАЮЩИЙ ФАКТОР

На организм одновременно влияют многочисленные факторы внешней среды. В результате этого изменяется активность его жизнедеятельности. При этом по отношению к одним факторам организмы обладают широким диапазоном выносливости и выдерживают значительные отклонения интенсивности фактора от оптимальной величины. К другим факторам организмы приспособлены только в узком диапазоне их изменений и выдерживают лишь небольшие отклонения от оптимума. Например, для некоторых антарктических видов рыб, адаптированных к холоду, диапазон переносимых температур составляет всего 4 °С (от –2 до 2 °С). С повышением температуры до 0 °С активность обмена веществ возрастает, но при дальнейшем

ее увеличении интенсивность метаболизма падает и при 1,9 °С рыбы перестают двигаться, впадая в тепловое оцепенение. В то же время рыбы, обитающие в водоемах пустынь, переносят диапазон температур от 10 до 40 °С. Узкий и широкий пределы выносливости существуют и для других факторов среды, например для солености воды. Различают виды теплолюбивые и холодолюбивые, влаго- и сухолюбивые, приспособленные к высокой или низкой солености воды. Понятно, что организмы с бóльшим диапазоном выносливости по отношению ко всем факторам среды более широко распространены.

Отклонение интенсивности одного какого-либо фактора от оптимальной величины может сузить пределы выносливости к другому фактору. Так, при уменьшении содержания азота в почве снижается засухоустойчивость злаков. Фактор, находящийся в недостатке или избытке по сравнению с оптимальной величиной, называется ограничивающим фактором, поскольку он делает невозможным процветание вида в данных условиях. Многие факторы становятся ограничивающими в период размножения. Пределы выносливости для семян, яиц, эмбрионов, личинок обычно уже, чем для взрослых растений и животных. Например, многие крабы могут заходить в реки далеко вверх по течению, но их личинки в речной воде развиваться не могут и это кладет предел распространению вида. Ареал промысловых птиц часто определяется влиянием климата на яйца или птенцов, а не на взрослых особей.

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Температура. Большинство видов приспособлены к довольно узкому диапазону температур. Некоторые организмы, особенно в стадии покоя, способны существовать при очень низких температурах. Например, микроорганизмы выдерживают охлаждение до −200 °С. Отдельные виды бактерий и водорослей могут жить и размножаться в горячих источниках при температурах 80–88 °С, но оптимальная температура размножения гораздо ниже: 54 °С. Диапазон колебаний температуры в воде значительно меньше, чем на суше, соответственно и пределы выносливости к колебаниям температуры у водных организмов уже, чем у наземных Хотя наземные организмы приспособились к значительным колебаниям температуры среды, оптимальная температура находится в сравнительно узких пределах: 15–30 °С.

Различают организмы с непостоянной температурой тела – *пойкилотермные* и организмы с постоянной температурой тела – *гомойотермные*. Температура тела пойкилотермных организмов

зависит от температуры окружающей среды. Ее повышение вызывает у них интенсификацию физиологических процессов и ускорение развития (в известных пределах).

В природе температуры непостоянны. Организмы, которые обычно подвергаются воздействию переменных температур, что наблюдается в умеренных зонах, хуже переносят постоянную температуру. Резкие колебания температуры – сильные морозы или зной – также неблагоприятны для организмов. Существует много приспособлений для борьбы с охлаждением или перегревом. С наступлением зимы растения и пойкилотермные животные впадают в состояние зимнего покоя. Интенсивность обмена веществ резко снижается, в тканях запасается много жиров и углеводов. Количество воды в клетках уменьшается, накапливаются сахара и глицерин, препятствующие замерзанию. Эти процессы развиваются постепенно, морозостойкость зимующих организмов увеличивается в течение зимы. В жаркое время года включаются физиологические механизмы, защищающие от перегрева. У растений усиливается испарение воды через устьица, что приводит к снижению температуры листьев. У животных в этих условиях также усиливается испарение воды через дыхательную систему и кожные покровы. Кроме того, пойкилотермные животные избегают перегрева путем приспособительного поведения: выбирают местообитание с наиболее благоприятным микроклиматом, в жаркое время дня скрываются в норах или под камнями, проявляют активность в определенное время суток и т. п. Таким образом, температура окружающей среды представляет собой важный и зачастую ограничивающий фактор.

Гораздо меньше зависят от температурных условий среды животные гомойотермные – птицы и млекопитающие. Ароморфные изменения строения (четырехкамерное сердце и наличие одной дуги аорты, обеспечивающие полное разделение артериального и венозного кровотока, интенсивный обмен веществ благодаря снабжению тканей артериальной кровью, насыщенной кислородом, перьевой или волосяной покров тела, способствующий сохранению тепла, регуляция теплоотдачи кожными сосудами, хорошо развитая высшая нервная деятельность, особенно у млекопитающих) позволили этим двум классам сохранять активность при очень резких перепадах температур и освоить практически все местообитания.

Свет в форме солнечной радиации обеспечивает все жизненные процессы на Земле. Для организмов важны длина волны воспринимаемого излучения, его интенсивность и продолжительность воздействия (длина дня, или фотопериод). Ультрафиолетовые лучи с длиной волны более 0,3 мкм составляют

примерно 10 % лучистой энергии, достигающей земной поверхности. В небольших дозах они необходимы животным и человеку. Под их воздействием в организме образуется витамин D. Насекомые зрительно различают ультрафиолетовые лучи и пользуются этим для ориентации на местности в облачную погоду. Наибольшее влияние на организм оказывает видимый свет с длиной волны 0,4 – 0,75 мкм. Энергия видимого света составляет около 45 % общего количества лучистой энергии, падающей на Землю. Видимый свет менее всего ослабляется при прохождении через плотные облака и воду. Поэтому фотосинтез может идти и при пасмурной погоде, и под слоем воды определенной толщины. В процессе эволюции преимущество получили организмы, пигменты которых поглощали часть спектра излучения Солнца, наиболее богатую энергией.

Синий (0,4 – 0,5 мкм) и красный (0,6 – 0,7 мкм) свет особенно сильно поглощается хлорофиллом. Но все же на синтез биомассы расходуется лишь от 0,1 до 1 % приходящей солнечной энергии, редко «коэффициент полезного действия» фотосинтезирующей растительности достигает нескольких процентов. Интенсивность освещения особенно важное значение имеет для автотрофных организмов. И у наземных, и у водных растений фотосинтез связан с интенсивностью света линейной зависимостью до оптимального уровня светового насыщения. В зависимости от условий обитания растения адаптируются к тени – теневыносливые растения (насыщение достигается при низкой интенсивности) или, напротив, к яркому солнцу – светолюбивые растения. К последней группе относятся хлебные злаки. Но и у светолюбивых растений увеличение интенсивности освещения сверх оптимальной подавляет фотосинтез, поэтому в тропиках трудно получать высокие урожаи культур, богатых белком.

Влияние видимого света – яркий пример того, как живые организмы используют естественную периодичность изменения среды для распределения своих функций во времени и для программирования своих жизненных циклов таким образом, чтобы использовать самые благоприятные условия. Чрезвычайно важную роль в регуляции активности живых организмов и их развития играет продолжительность воздействия света (фотопериод). В умеренных зонах, выше и ниже экватора, цикл развития растений и животных приурочен к сезонам года и подготовка к изменению температурных условий осуществляется на основе сигнала – длины дня, которая в отличие от других сезонных факторов в определенное время года в данном месте всегда одинакова. Фотопериод представляет собой как бы пусковой механизм, включающий последовательность физио-

логических процессов, приводящих к росту и цветению растений весной и сбрасыванию ими листьев осенью, линьке и накоплению жира, миграции и размножению у птиц и млекопитающих, наступлению стадии покоя у насекомых. Изменения длины дня воспринимаются органами зрения у животных или специальными пигментами в листьях растений. Возбуждение рецептора, в свою очередь, активирует ферменты или гормоны, вызывающие физиологическую или поведенческую реакцию.

Кроме сезонных изменений, смена дня и ночи определяет суточный ритм активности как целых организмов, так и физиологических процессов. Способность организмов ощущать время, наличие у них «биологических часов» – важное приспособление, обеспечивающее выживание особи в данных условиях среды.

Инфракрасное излучение составляет ~45 % от общего количества лучистой энергии, падающей на Землю. Инфракрасные лучи повышают температуру тканей растений и животных, хорошо поглощаются объектами неживой природы, в том числе водой. Поскольку любая поверхность, имеющая температуру выше нуля, испускает длинноволновые тепловые лучи, то растение или животное получает также тепловую энергию от окружающих предметов. Но для продуктивности растений, т. е. образования органического вещества, наиболее важен такой показатель, как суммарное прямое солнечное излучение, получаемое за длительные промежутки времени (месяцы, год). В продукты фотосинтеза может превращаться не более 5 % всей лучистой энергии, а урожай сельскохозяйственных культур составляет около 0,5 % общей первичной продукции биосферы. Энергетическая ценность урожая составляет величину, примерно равную потребностям человечества. Расчеты показывают, что на каждого человека и домашнее животное размером с человека приходится 0,7 га суши. Понятно, что в условиях быстрого роста населения особое значение приобретает селекционная работа по выведению наиболее продуктивных сортов культурных растений и охрана окружающей среды от вредных последствий производственной деятельности человека.

Влажность. Вода – необходимый компонент клетки, поэтому количество ее в тех или иных местообитаниях служит ограничивающим фактором для растений и животных и определяет характер флоры и фауны в данной местности. Избыток воды в почве приводит к развитию болотной растительности, при уменьшении влажности почвы (и годового количества осадков) видовой состав растительных сообществ меняется. Широколиственные леса сменяются мелколиственными, которые переходят в лесостепь. При дальнейшем повышении сухости почвы

высокотравье уступает место низкотравью. При годовом количестве осадков 250 мм и ниже развивается пустынный ландшафт. Неравномерное распределение осадков по временам года также представляет собой важный ограничивающий фактор для организмов. В этом случае растениям и животным приходится переносить длительные засухи, а период использования почвенной влаги – это основной период производства первичной продукции для сообщества в целом. Им определяется размер годового запаса пищи для животных и сапрофагов – организмов, разлагающих органические остатки.

В природе, как правило, существуют суточные колебания влажности воздуха, которые наряду со светом и температурой регулируют активность организмов. Влажность как экологический фактор важна и тем, что изменяет эффект температуры. Температура оказывает более выраженное влияние на организмы, если влажность очень высока или очень низка. Точно так же роль влажности повышается, если температура близка к пределам выносливости для данного вида. Виды растений и животных, обитающие в зонах с недостаточной степенью увлажнения, эффективно приспособились к неблагоприятным условиям засушливости. У таких растений мощно развита корневая система, повышено осмотическое давление клеточного сока, способствующее удержанию воды в тканях, утолщена кутикула листа, сильно уменьшена или превращена в колючки листовая пластинка. У некоторых растений (саксаул) листья утрачиваются, а фотосинтез осуществляется зелеными стеблями. При отсутствии воды рост пустынных растений прекращается, в то время как влаголюбивые растения в таких условиях увядают и гибнут. Кактусы способны запасать большие количества воды в тканях и экономно ее расходовать. Аналогичное приспособление обнаружено у африканских пустынных молочаев, что служит примером параллельной эволюции неродственных групп в сходных условиях среды. Будучи приспособлены к недостатку влажности, пустынные растения не выдерживают ее повышения вследствие ирригации и гибнут, замещаясь видами, лучше приспособленными к повышенной влажности. У пустынных животных также есть целый ряд физиологических адаптаций, позволяющих переносить недостаток воды. Мелкие животные – грызуны, пресмыкающиеся, членистоногие – извлекают воду из пищи. Источником воды служит и жир, накапливающийся у некоторых животных в больших количествах (горб у верблюдов). В жаркое время года многие животные (грызуны, черепахи) впадают в спячку, продолжающуюся несколько месяцев. К началу лета у растений-эфемеров после кратковременного периода цветения сбрасываются листья, иногда у них

полностью отмирают наземные части, сохраняются только луковицы и корневища до следующего вегетационного периода.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Взаимоотношения между организмами. Популяции в местах обитания существуют не изолированно друг от друга, они тесно связаны сложными взаимоотношениями. Различают несколько форм взаимодействия популяций:

1. Нейтрализм, при котором совместно обитающие популяции не влияют друг на друга.

2. Антибиоз, при котором обе взаимодействующие популяции или одна из них испытывают отрицательное влияние.

3. Симбиоз – форма сожительства, при которой оба партнера или один из них извлекают пользу из своих взаимоотношений.

Антибиоз и симбиоз – существенные факторы естественного отбора, поэтому разберем эти формы взаимоотношений подробнее. Отрицательные, антагонистические взаимоотношения (антибиоз) могут принимать следующие формы:

1. Взаимное конкурентное подавление. Например, два вида клевера могут сосуществовать в одной и той же среде, но конкуренция за свет приводит к уменьшению плотности каждого из них в смешанных травостоях.

2. Конкуренция из-за пищевых ресурсов, при которой каждая популяция в условиях их недостатка неблагоприятно воздействует на другую. Эта форма конкуренции была изучена советским ученым Гаузе. При совместном культивировании двух видов инфузорий через некоторое время в среде остается только один из них. При этом ни один из организмов не нападал на другие и не выделял вредных веществ. Изученные виды отличались неодинаковой скоростью роста. Если в культуральной среде был один источник пищи, в конкуренции за нее побеждал быстрее размножающийся вид. В естественных условиях конкуренция между близкородственными видами ослабевает, если один из них переходит на новый источник пищи.

3 Подавление одной популяции другой. Например, грибы, вырабатывающие антибиотики, подавляют рост микроорганизмов.

4. Паразитизм – форма взаимоотношений организмов, относящихся к разным видам, при которой один организм (паразит) использует другой организм (хозяина) в качестве среды обитания и источника питания. Паразиты могут жить на покровах тела (клещи, вши, блохи), в тканях или полости

тела (черви), в крови (малярийный плазмодий). Нередко наблюдается явление сверхпаразитизма – наличие паразитов у представителей паразитических видов. У паразитов вырабатываются многочисленные идиоадаптации, способствующие добыванию пищи или удержанию в теле хозяина, – колюще-сосущий ротовой аппарат, крючья, присоски и т. п.

5. Хищничество, при котором одна популяция причиняет ущерб другой в результате прямого нападения и уничтожения жертвы.

Существование паразитов и хищников зависит от подавляемых ими популяций.

Положительные, симбиотические взаимоотношения также представлены в природе самыми разнообразными формами. Например, один организм получает пользу от совместного существования, а другому это безразлично. Самка пресноводной рыбки горчака с помощью длинного яйцеклада откладывает икринки в мантийную полость двустворчатого моллюска беззубки. Икринки развиваются под защитой раковины, не нанося вреда хозяину. В данном случае моллюски используются только как место обитания (квартирантство).

Рыба-прилипала, присасываясь к крупным рыбам, использует их как средство передвижения и, кроме того, питается их отбросами. Такая форма взаимоотношений получила название нахлебничества.

Нередко оба сосуществующих организма извлекают пользу из совместного существования. Рак-отшельник находит жилище в пустых раковинах моллюсков. Затем к таким раковинам прикрепляются актинии. Перемещаясь по дну, рак увеличивает пространство, используемое актинией для ловли добычи. Часть добычи, пораженная стрекательными клетками актинии, попадает на дно и поедается раком. Такое сожительство выгодно для обоих партнеров, но не является жизненно необходимым. Иногда степень сотрудничества между организмами настолько сильна, что один не может существовать без другого. Многие травы и деревья нормально функционируют лишь в сожительстве с почвенными грибами (микориза), поселяющимися на их корнях. Грибы перерабатывают недоступный для растений фосфор и другие минеральные вещества, которые затем поступают в корни. В свою очередь грибы получают из корней углеводы и другие органические вещества. Термиты питаются древесиной, но лишены ферментов для ее расщепления. Перерабатывают древесину одноклеточные жгутиковые, которые переводят ее в растворимое состояние. Термиты без жгутиковых погибли

бы от голода, а для этого вида жгутиковых кишечник термитов – единственная среда обитания. Примеры взаимовыгодного сожительства можно было бы умножить.

Все перечисленные типы взаимоотношений встречаются в каждом сообществе. Важно подчеркнуть, что популяции организмов связаны друг с другом сложными взаимоотношениями, которые выступают в качестве *регуляторов численности* и определяют плотность данной популяции в данном биоценозе. В каждом биоценозе обитают тысячи видов живых организмов. Численность их относительно постоянна, и это постоянство обеспечивается не только физическими условиями существования, но и достаточным количеством пищи, числом хищников и паразитов, конкурентными взаимоотношениями с близкими видами за пищу и места размножения и т. д. С точки зрения отдаленных результатов антагонистические взаимоотношения – хищничество и паразитизм – приносят популяции определенную пользу. Хищники и паразиты поддерживают на определенном уровне численность растительноядных животных. Уничтожение хищников приводит к значительному росту числа копытных, за которым следует перенаселенность, массовая гибель от голода вследствие выедания пастбищ и от инфекционных болезней. Хищники и паразиты имеют важное значение для поддержания плотности растительноядных насекомых (в том числе вредителей сельскохозяйственных культур) на низком уровне. Хищники как факторы отбора устраняют из популяции жертв слабых и больных особей, содействуя таким образом элиминации из генофонда вида вредных мутаций или неудачных комбинаций генов.

Популяции организмов, находящиеся в прямом или косвенном взаимодействии друг с другом и с окружающей неживой природой, составляют, как указывалось, экологическую систему, или биогеоценоз.

Биогеоценоз как целостная саморегулирующаяся, самоподдерживающаяся система обладает рядом свойств. В нем выделяют следующие компоненты: 1) неорганические вещества (углерод, азот, двуокись углерода, вода, минеральные соли и др.), включающиеся в круговорот; 2) климатический режим (температура и другие физические факторы); 3) органические вещества (белки, углеводы, липиды и др.); 4) продуценты – автотрофные организмы, главным образом зеленые растения, синтезирующие органические вещества из неорганических; 5) консументы – гетеротрофные организмы, растительноядные и плотоядные потребители живого органического вещества; 6) редуценты – гетеротрофные организмы, которые разрушают

органические остатки мертвых растений и животных и превращают их в простые минеральные соединения.

Биоценозы характеризуются видовым разнообразием, т. е. числом видов животных и растений, образующих данный биоценоз, плотностью популяций, т. е. числом особей данного вида, отнесенным к единице площади или единице объема (например, для водных или почвенных организмов); биомассой – общим количеством живого органического вещества, выражаемым в единицах массы.

Биомасса образуется в результате фиксации солнечной энергии, скорость образования биомассы называется биологической продуктивностью. Различают первичную и вторичную биологическую продуктивность. Первичная продуктивность – это суммарная продукция фотосинтеза. Вторичная продуктивность – это биомасса, образуемая гетеротрофными организмами (консументами) за счет энергии, накопленной продуцентами.

Цепи питания. Перенос энергии пищи от ее источника – растений через ряд организмов, происходящий путем поедания одних видов другими, называется *пищевой цепью* или *цепью питания*. При каждом очередном переносе 80–90 % потенциальной энергии теряется, рассеиваясь в форме теплоты. Это обстоятельство ограничивает число звеньев в цепи (обычно их бывает от трех до пяти). В среднем из 1 тыс. кг растений образуется 100 кг тела травоядных животных. Хищники, поедающие травоядных, могут построить из этого количества 10 кг своей биомассы, а вторичные хищники – только 1 кг. Например, человек съедает большую рыбу. Ее пищу составляют мелкие рыбы, потребляющие зоопланктон, который, в свою очередь, живет за счет фитопланктона, улавливающего солнечную энергию. Таким образом, для построения 1 кг тела человека требуется 10 000 кг фитопланктона. Следовательно, масса каждого последующего звена в цепи питания прогрессивно уменьшается. Эта закономерность носит название правила экологической пирамиды. Различают пирамиду чисел, отражающую число особей на каждом этапе пищевой цепи, пирамиду биомассы – количество синтезированного на каждом уровне органического вещества, пирамиду энергии – количество энергии в пище. Все они имеют одинаковую направленность, различаясь в абсолютном значении цифровых величин. В реальных условиях цепи питания могут иметь разное число звеньев, кроме того, цепи питания могут перекрещиваться, образуя *сети питания*. Почти все виды животных, за исключением очень специализированных в пищевом отношении, используют не

один какой-нибудь источник пищи, а несколько. Если один член биоценоза выпадает из сообщества, вся система не нарушается, так как используются другие источники питания. Чем больше видовое разнообразие в биоценозе, тем он устойчивее. В цепи питания растения – заяц – лиса всего три звена. Но лиса питается не только зайцами, но и мышами, и птицами. Общая закономерность состоит в том, что в начале пищевой цепи всегда находятся зеленые растения, в конце – хищники. С каждым звеном в цепи организмы становятся крупнее и медленнее размножаются. Особи вида, занимающего положение высшего звена, свободно размножаются, конкурируют друг с другом, но во взрослом состоянии не имеют опасных врагов и непосредственно не истребляются. Виды, занимающие положение низших звеньев, хотя и обеспечены питанием, но сами интенсивно истребляются (мышей, например, истребляют змеи, лисы, волки, совы). Отбор идет в направлении увеличения плодовитости. Такие организмы превращаются в кормовую базу высших животных без всяких перспектив прогрессивной эволюции. В любой геологической эпохе с наибольшей скоростью эволюционировали организмы, стоящие на высшем уровне в пищевых взаимоотношениях, например: в девоне – кистеперые рыбы – рыбоядные хищники, в карбоне – хищные стегоцефалы, в перми – рептилии, охотившиеся на стегоцефалов, на протяжении всей мезозойской эры млекопитающие истреблялись хищными рептилиями и только вследствие вымирания последних в конце мезозоя млекопитающие заняли господствующее положение и дали большое число форм.

Смена биогеоценоза. Биогеоценоз живет и развивается как целостная система. В природе менее устойчивые биогеоценозы со временем сменяются на более устойчивые. Их смена определяется тремя факторами: упорядоченным процессом развития сообщества – установлением в сообществе стабильных взаимоотношений между видами; изменением климатических условий; изменением физической среды под влиянием жизнедеятельности организмов, составляющих сообщество. Развитая, стабильная экологическая система образует максимальную биомассу на единицу имеющегося потока энергии и максимальное количество симбиотических связей между организмами.

Рассмотрим развитие экосистемы на примере песчаных дюн. Сначала на голых дюнах поселяются злаки, ивняк и такие животные, как норные пауки, кузнечики, роющие осы. Появляется сосна, затем лиственные породы, становится более разнообразным животный мир. К первым поселенцам

прибавляются муравьи, кобылка, жуки. Развитие, начавшееся в сухом и бесплодном местообитании, заканчивается образованием стабильного влажного лиственного леса с мощной, богатой гумусом почвой, с дождевыми червями и моллюсками, разнообразным животным миром. Таким образом, главную роль в развитии биоценоза играют растения. Вызываемые ими изменения в почве служат основой для изменения видового состава биоценоза.

БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК

Живые организмы с момента своего появления 3 – 3,5 млрд. лет назад стали оказывать значительное влияние на эволюцию земной коры и атмосферы. Благодаря деятельности растений из атмосферы была удалена двуокись углерода и появился свободный кислород. Дальнейшее развитие жизни на Земле происходило в аэробных условиях под защитой озонового экрана, предотвращающего губительное действие коротковолнового ультрафиолетового излучения на живые клетки. Отмершие организмы образовали мощные залежи известняков, каменного угля, нефти. Запасы энергии в виде каменного угля и нефти обусловили возможность быстрого технического прогресса, без которого немыслима жизнь современного человека. Изучение биосферы, ее свойств и закономерностей развития становится актуальной задачей нашего времени, поскольку от ее успешного решения зависит дальнейшее развитие человечества.

Под биосферой понимают оболочку Земли, населенную живыми организмами. Она включает верхнюю часть литосферы, гидросферу, тропосферу и нижнюю часть стратосферы. Более всего населена поверхность суши и океана. Величина биомассы для всей планеты оценивается в $3 \cdot 10^{12}$ т, при этом свыше 95 % этой величины относится к растениям и менее 5 % к животным. Основную часть биомассы растений составляют деревья, поэтому планетарная величина биомассы в значительной мере определяется распространением лесов на континентах. В зависимости от климатических условий различают природные зоны. К ним относятся тундра, тайга, лиственный лес, степь, пустыня, тропические леса. В океане холодоустойчивые растения и животные полярных морей сменяются на теплолюбивые виды тропиков. Следовательно, в распределении живых организмов существует четко выраженная географическая зональность. Почва как часть экологической системы также меняется с географической широтой. Животные и растения непрерывно поглощают из

окружающей среды необходимые им элементы и возвращают их во внешнюю среду.

Некоторые элементы, такие, как кислород, азот, углерод, водород, вовлекаются в круговорот в больших количествах, другие – в значительно меньших или даже в ничтожно малых (микроэлементы). Рассмотрим три примера биогенной миграции атомов.

Атмосферный азот включается в круговорот благодаря деятельности азотфиксирующих бактерий и водорослей, синтезирующих нитраты, пригодные для использования растениями. Часть азота фиксируется в результате образования оксидов во время электрических разрядов в атмосфере. Соединения азота из почвы поступают в растения и используются для построения белков. После отмирания живых организмов гнилостные бактерии разлагают органические остатки до аммиака. Аммиак хемосинтезирующими бактериями превращается в азотистую, затем в азотную кислоту. Некоторое количество азота благодаря деятельности денитрифицирующих бактерий поступает в воздух. Часть азота оседает в глубоководных отложениях и на длительный срок выключается из круговорота; эта потеря компенсируется поступлением азота в воздух с вулканическими газами. Высшие растения не способны усваивать азот из атмосферы. Бобовые и некоторые другие растения фиксируют его с помощью бактерий-симбионтов (клубеньковые бактерии). Включение бобовых растений в севообороты способствует обогащению почвы соединениями азота. Некоторые лишайники также фиксируют азот с помощью симбиотических водорослей. Естественная фиксация азота с успехом используется в сельском хозяйстве. Внесение определенных видов водорослей на рисовые поля приводит к повышению урожая.

В отличие от азота фосфор сосредоточен в отложениях, образовавшихся в прошлые геологические эпохи. Постепенно он вымывается из них и попадает в экосистемы или вносится на поля как удобрение. Растения используют только часть фосфора, много его уносится реками в моря и снова отлагается в осадках. Вместе с выловом рыбы, содержащей этот элемент, на сушу возвращается примерно 60 000 т элементарного фосфора, добывается же ежегодно 1 – 2 млн. фосфорсодержащих пород. Хотя запасы фосфорсодержащих пород велики, в будущем придется предпринимать специальные меры для возвращения фосфора в круговорот веществ.

Сера входит в состав ряда аминокислот и также является жизненно важным элементом. Находящиеся глубоко в почве

и в морских осадочных породах соединения серы с металлами – сульфиды – переводятся микроорганизмами в доступную форму – сульфаты, которые и поглощаются растениями. С помощью специализированных бактерий осуществляются отдельные реакции окисления – восстановления. Глубоко залегающие сульфаты восстанавливаются до H_2S, который поднимается вверх и окисляется аэробными бактериями до SO_4^{2-}. Разложение трупов животных и растений обеспечивает возврат серы в круговорот.

В результате деятельности человека движение многих веществ резко ускоряется, при этом в одних местах возникает недостаток, а в других – избыток каких-то веществ. Примером служит повышенный выброс SO_2 в атмосферу при сжигании топлива. В окрестностях медеплавильных заводов избыток SO_2 в воздухе вызывает гибель растительности вследствие нарушения процесса фотосинтеза.

Антропогенные изменения в биосфере. В эволюции биосферы в прошлые эпохи важную роль играли глобальные изменения климата, вызванные геологическими процессами: поднятиями и опусканиями суши, деятельностью вулканов, сопровождающейся увеличением запыленности атмосферы и уменьшением вследствие этого солнечной радиации. С развитием человеческого общества все большее значение приобретают антропогенные влияния на биосферу. В результате хозяйственной деятельности человека в атмосферу поступает большое количество частиц, образующих так называемый атмосферный аэрозоль. Количество этого аэрозоля оценивается в 200 – 400 млн. т ежегодно. Попадающие в атмосферу как отходы производства газообразные примеси (сернистый газ, оксиды азота и др.) вследствие химических реакций также участвуют в образовании частиц аэрозоля. Атмосферный аэрозоль уменьшает солнечную радиацию, падающую на земную поверхность, и при дальнейшем загрязнении атмосферы может послужить причиной значительного понижения температуры на нашей планете. Второе важное следствие развития промышленного производства – увеличение в атмосфере концентрации диоксида углерода. Как известно, CO_2 препятствует рассеиванию тепла в космическое пространство, создавая «парниковый эффект». За последние 100 лет количество CO_2 в воздухе возросло на 10 %. При сохранении современных темпов промышленного развития к 2000 году ожидается повышение его концентрации в атмосфере еще на 15 – 20 %. Стабилизация прозрачности атмосферы за счет уменьшения выброса частиц промышленными предприятиями и повышение концентрации CO_2 создадут условия

для повышения планетарной температуры воздуха и отступления границы полярных льдов примерно на 2° к северу. Следствием таяния полярных льдов явится повышение уровня Мирового океана и затопление прибрежных территорий.

Третье важное следствие влияния человека на окружающую среду – изменение состава фауны и флоры планеты и изменение водного режима суши. Многие виды животных уничтожены человеком, большое число их находится под угрозой исчезновения. Уничтожение видов животных независимо от их теперешнего экономического значения – ущерб непоправимый, поскольку лишает человека возможности в будущем использовать их для регулирования экологических систем. Утрата генов, специфических для исчезающих видов, суживает возможности селекционной работы. Применение ядохимикатов в сельском хозяйстве привело к нарушению равновесия в популяциях и появлению новых вредителей культурных растений. На большей части поверхности суши значительные изменения претерпел растительный покров, дикая растительность заменена культурными растениями.

Почва на полях в значительной степени формируется агротехническими приемами. Широкое распространение получила эрозия почв вследствие нарушения их структуры. Сток малых и больших рек существенно нарушен в связи со строительством гидроэлектростанций и использованием воды для орошения и обеспечения нужд промышленности и городского населения.

Таким образом, устранение неблагоприятных последствий деятельности человека стало актуальной задачей современности. XXVI съезд КПСС поставил перед советским народом ряд задач, связанных с охраной природных ресурсов, глубоким и всесторонним изучением влияния производственной деятельности человека на развитие природных процессов. Для решения этих задач требуется детальное и планомерное исследование экологических процессов, происходящих на Земле.

СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Живые организмы чрезвычайно разнообразны. В настоящее время насчитывают около 1 млн. видов животных и 500 тыс. видов растений. Изучением многообразия организмов занимается наука систематика, в задачу которой входит классификация организмов и создание упорядоченной системы живого мира.

С давних пор органический мир делят на два царства – растений и животных. Вид – основная единица (категория) систематики. Для обозначения видов используется принцип бинарной (двойной) номенклатуры, введенный К. Линнеем в XVIII в. Каждый вид имеет название, состоящее из двух латинских слов. Первое слово обозначает название рода, в который объединяют группу близких видов, его пишут с большой буквы. Второе слово обозначает название вида, его пишут с маленькой буквы. Так, род пантера – *Panthera* объединяет несколько видов крупных кошек: *Panthera tigris* – тигр, *Panthera pardus* – леопард, *Panthera leo* – лев.

Названия систематических групп, более крупных, чем вид и род, в ботанике и зоологии могут различаться. Так, в зоологии близкородственные роды объединяют в семейства, семейства – в отряды, отряды – в классы. Высшая категория современной зоологической систематики – тип, который включает несколько родственных классов. В ботанике близкородственные семейства объединяют в порядок. Порядки образуют классы, которые, в свою очередь, составляют отделы. Отделы отличаются друг от друга фундаментальными особенностями строения и развития. В ботанической классификации отделы, так же как типы в зоологической, соответствуют главным направлениям эволюционного развития.

В современной классификации виды объединяют в группы на основе общности их происхождения в эволюции. Такая классификация отражает родство групп живых организмов и потому называется естественной. При определении положения группы организмов в системе нередко возникает необходимость в использовании промежуточных систематических категорий: подтипа, подкласса, надотряда и др. Например, царство животных делится на два подцарства: одноклеточные и многоклеточные. Эти подцарства включают типы, сходные по происхождению и по существенным признакам строения. С развитием науки в систему животных и растений вносят уточнения и дополнения. Так, одноклеточные животные ранее объединялись в один тип – простейшие. Теперь простейших рассматривают как группу самостоятельных типов.

В нашей книге для удобства изложения дается традиционная классификация, основанная на разделении органического мира на два царства – растений и животных. Следует, однако, знать, что в настоящее время систематики выделяют четыре царства: 1) растения, 2) животные, 3) дробянки (куда относят прокариот – бактерий и синезеленых водо-

рослей, не имеющих оформленного ядра), 4) грибы. Выделение грибов в отдельное царство обосновывается гетеротрофным питанием, содержанием в клеточной стенке хитина (а не целлюлозы), отсутствием хлоропластов, образованием в качестве запасного продукта гликогена (а не крахмала) и присутствием в обмене мочевины.

БОТАНИКА

Ботаника – наука о растениях. Она изучает их строение и жизнедеятельность, условия обитания и закономерности эволюционного развития. Значение растений в жизни животных и человека огромно. Растения являются источником кислорода и кормовой базой для животных, оказывают значительное влияние на климат. Знание ботаники необходимо для правильного ведения сельского хозяйства. Человек широко использует растения для изготовления лекарственных препаратов и удовлетворения своих эстетических потребностей.

ОБЩИЕ СВОЙСТВА РАСТЕНИЙ. РАСТЕНИЕ КАК ЦЕЛОЕ

К царству растений в настоящее время относится около 500 тыс. видов. При всем разнообразии растительных организмов им свойственны некоторые общие черты. Прежде всего это наличие в составе растительной клетки плотной целлюлозной оболочки, или стенки, не пропускающей твердые частицы (о других особенностях строения растительной клетки см. на с. 39). С приобретением растением плотной клеточной оболочки интенсивность питания стала зависеть от величины поверхности тела растения, соприкасающейся с окружающей средой. Вследствие этого у большинства растений наблюдается высокая степень расчлененности тела, гораздо более выраженная, чем у животных.

У растений существуют очень ограниченные движения (движения листьев при изменении освещения, цветков в зависимости от времени суток, стеблей лиан в процессе роста и т. п.). Однако в целом можно сказать, что растения в противоположность животным неподвижны. Если для животных характерно расселение в активной фазе онтогенеза – в личиночном или во взрослом состоянии, то растения расселяются зачатками (спорами, семенами, почками), находящимися в состоянии покоя.

Растительный организм морфологически и физиологически представляет сложную *целостную систему*. Благодаря взаимодействию всех органов осуществляется приспособление растений к изменяющимся абиотическим и биотическим условиям среды. Физиологические процессы, происходящие в растениях, контролируются природными регуляторами – гормонами. Гормоны образуются в ничтожных количествах, транспортируются по проводящей системе организма и регулируют процессы жизнедеятельности. В зонах активно делящихся клеток (верхушках стеблей, молодых листьях, почках) образуются гормоны роста, вызывающие активное деление и растяжение клеток образовательных тканей, формирование органов. Гормоны, обладающие противоположным действием, – антагонисты – накапливаются в тканях, закончивших рост

Гормоны регулируют также смену этапов онтогенеза у растений, переход от роста к размножению. У цветковых растений существует система возрастного контроля цветения и плодоношения, когда растение переходит от роста к размножению. У одних растений цикл развития длится один год или несколько лет, но они цветут и плодоносят лишь раз в жизни. Например, многолетняя мексиканская агава цветет один раз – на 8 – 10-м году жизни, дает семена, а затем отмирает. Другие многолетние растения плодоносят многократно – пионы, гладиолусы, вишни, яблони и т. д. У некоторых растений способность к размножению наступает быстро (однолетние обитатели пустынь), у других – через десятки лет. Так, пихта начинает давать семена на 30 – 50-м году жизни, ель – в возрасте 60 – 70 лет. Момент перехода к половому размножению во многом определяется экологическими факторами – температурой, освещением, влажностью и т. д.

Таким образом, растительный организм представляет собой целостную систему, в которой достигнута высокая степень взаимодействия отдельных частей тела (в особенности у цветковых).

РОЛЬ СВЕТА В ЖИЗНИ РАСТЕНИЯ. ЭКОЛОГИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Солнечное излучение – основной источник энергии для растений. Условия освещенности, в которых обитают растения, очень разнообразны и определяются двумя группами факторов: абиотических и биотических. К первой группе относятся продолжительность дня, прозрачность или замутненность атмосферы, содержание в ней паров воды, высота

стояния солнца над горизонтом, зависящая от географической широты и времени суток, величина отражения света от окружающих предметов, рельеф местности. Для водорослей и водных растений большое значение имеет глубина обитания (см. с. 177). Вода хорошо поглощает красные лучи и значительно меньше – лучи сине-фиолетовой части спектра. Так, на глубину 10 м доходит только 1–2 % красных лучей и 45 % фиолетовых, на глубину 100 м – сотые и тысячные доли процента красных лучей и 0,5 % синих.

К группе биотических факторов относятся компоненты растительных сообществ. В растительных сообществах, особенно многоярусных, полное солнечное освещение достается лишь верхним листьям высокорослых растений или обитающим на опушках растениям. Неравномерность освещения особенно заметна в лесу, но и в луговых биоценозах условия освещенности неодинаковы. У различных видов растений в процессе эволюции выработалась неодинаковая реакция на освещение и развились приспособления к изменению величины светового потока. По отношению к свету различают светолюбивые, тенелюбивые и теневыносливые растения. Светолюбивые произрастают на открытых местообитаниях. Это степные и луговые травы, прибрежные и водные растения с плавающими листьями, многие культурные растения. Тенелюбивые виды не выносят сильного света. К этой группе относятся растения затененных местообитаний, обитающие в нижних ярусах таежных ельников, лесостепных дубрав, тропических лесов. К тенелюбивым относятся и многие комнатные и оранжерейные растения. Теневыносливые растения хорошо растут и при полной освещенности, и при слабом свете. Неодинаковое отношение перечисленных групп растений к интенсивности освещения отражается на их фотосинтезе. У светолюбивых растений интенсивность фотосинтеза возрастает параллельно увеличению освещенности (до известного предела), у тенелюбивых наибольшая фотосинтетическая активность наблюдается при слабом освещении, а при полном солнечном освещении фотосинтез подавляется и даже повреждаются компоненты клеток, вслед за чем может наступить гибель клеток.

Приспособления к световому режиму очень разнообразны. Это прежде всего различия в размерах листовых пластинок. У светолюбивых растений листья обычно более мелкие, чем у тенелюбивых. При затенении, обусловленном соседними растениями, листья становятся крупными. Интенсивность светового потока регулируется и определенной ориентацией листьев. У эвкалиптов, акаций листья расположены верти-

кально или под большим углом к горизонтальной плоскости, так что днем свет падает на листья под острым углом. У теневыносливых видов, наоборот, листья расположены горизонтально и получают наибольшее количество световых лучей. Затенение листьев друг другом ослабляется тем, что мелкие листья располагаются в промежутках между крупными. У некоторых теневых растений листья изменяют положение при попадании на них сильного света. У водорослей приспособленность к различным условиям освещения достигается за счет состава пигментов. Соответственно на мелководье преобладают растения, содержащие зеленые пигменты, поглощающие наиболее богатые энергией красные и оранжевые лучи. С возрастанием глубины получают распространение бурые водоросли, поглощающие зеленые и желтые части спектра. Самые глубоководные красные водоросли поглощают синие лучи.

ТКАНИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Громадное разнообразие растений – результат длительной эволюции растительного мира. У одноклеточных все жизненные процессы осуществляются одной клеткой. У низших многоклеточных растений, состоящих из одного слоя клеток (нитчатых водорослей, низших грибов), все клетки выполняют одинаковые жизненные функции, а поэтому имеют сходное строение. У высших представителей растительного мира совершенствование организации сопровождалось усложнением внутреннего строения, что привело к появлению *тканей* – совокупностей клеток, сходных по морфологическим и физиологическим признакам и выполняющих определенные функции. В процессе эволюции наиболее совершенные ткани сформировались у покрытосеменных растений (рис. 26).

Различают образовательные, покровные, проводящие, основные, механические и выделительные ткани.

Тело растений формируется в результате деятельности *образовательной ткани*. Она состоит из живых недифференцированных клеток, из которых развиваются все прочие ткани. Из образовательной ткани состоит зародыш семени. Она находится также на концах корней и в конусах нарастания стеблей, что определяет рост корня и стебля в длину. Камбий, в результате деятельности которого стебель и корень растут в толщину, тоже представляет собой образовательную ткань.

Покровная ткань защищает растения от высыхания, высоких и низких температур, чрезмерного испарения, проник-

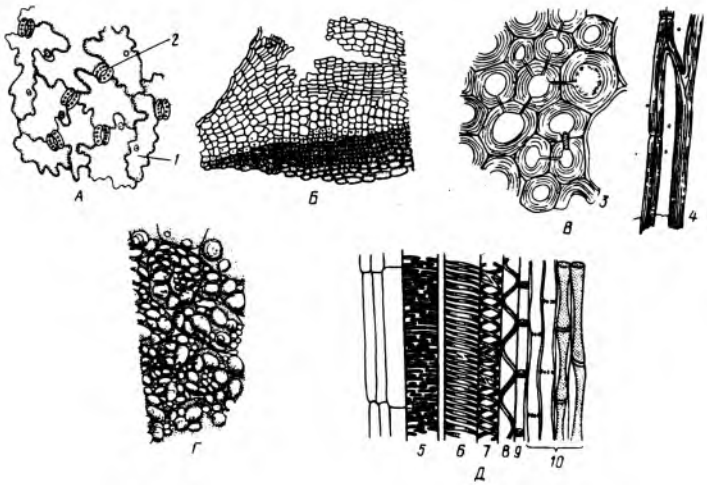


Рис. 26. Ткани семенных растений. *А* – покровная ткань – кожица листа; *Б* – покровная ткань – пробка; *В* – механическая ткань; *Г* – запасающая ткань клубня картофеля; *Д* – проводящая ткань:

1 – клетки кожицы, *2* – устьице, *3* – поперечный разрез, *4* – продольный разрез, *5 – 9* – сосуды, *10* – ситовидные трубки

новения микроорганизмов. К ней относятся эпидермис (кожица), пробка и корка. Эпидермис покрывает зеленые органы растения – листья и молодые стебли – и состоит чаще всего из одного слоя клеток, прочно соединенных между собой. Эпидермис выполняет защитную функцию и регулирует (через устьица) газообмен и испарение воды. Пробка покрывает стебли и корни многолетних растений. Она образуется под кожицей в результате деления клеток эпидермиса или же клеток основной паренхимы, лежащей непосредственно под эпидермисом. Стенки клеток пробки пропитаны жироподобным веществом и не пропускают ни воды, ни газов. Пробка предохраняет растения от неблагоприятных воздействий среды. Разрывы в покровной ткани, заполненные рыхло расположенными клетками, не препятствующими газообмену, называются чечевичками. Их особенно много на дыхательных корнях некоторых тропических деревьев.

Слои мертвых клеток, расположенные кнаружи от камбия, образуют корку. В состав корки входят омертвевшие клетки разных тканей, в том числе пробки и паренхимы. Корка служит более надежной защитой, чем одна только пробка.

Основная ткань, или паренхима, состоит из живых клеток. Она окружает проводящие и механические ткани и переплетается с ними. Основная ткань часто выполняет вспомогательную роль: усиливает всасывающую и транспортную функцию проводящих тканей, принимает участие в проведении питательных веществ. Различают несколько видов паренхимы. Ассимиляционная паренхима развита в листьях и в поверхностных слоях молодых стеблей и зеленых плодов. В ее клетках находится большое количество хлоропластов. В запасающей паренхиме накапливаются белки, жиры, углеводы, витамины. Она особенно хорошо развита в плодах, эндосперме, корнеплодах.

Паренхима, запасающая воду, образуется у растений, распространенных в засушливых местообитаниях, – кактусов, агав, алоэ. Паренхима с развитыми межклетниками получила название воздухоносной. Ее много в стеблях, листьях и корнях водных и болотных растений.

Распределение веществ, поступающих в корни и образующихся в листьях, по всему растению осуществляется *проводящими тканями*. Проводящая система состоит из двух частей. Одна часть – восходящий ток – входит в состав древесины и проводит воду и минеральные вещества, всасываемые корнем, к листьям, цветкам, плодам; по другой части – нисходящий ток, – распространяются органические вещества, синтезированные в листьях, ко всем остальным органам растения. Восходящий ток веществ идет по трахеидам, а также по сосудам. Клетки полностью сформировавшихся трахеид и сосудов мертвые, содержимое их отмирает. В процессе эволюции трахеиды возникли раньше сосудов. Они свойственны папоротникообразным и голосеменным и впервые возникли у псилофитов. *Трахеида* – это вытянутая клетка, в стенке которой имеются углубления, называемые порами. Дном этих углублений служит поровая мембрана. Вода просачивается через мембрану поры. При движении жидкость из одной клетки через поры переходит в другую и т. д. Ток жидкости по трахеидам медленный, так как поровая мембрана препятствует быстрому движению воды. По сосудам жидкость движется гораздо быстрее. *Сосуды* – это трубки, состоящие из клеток, расположенных в один вертикальный ряд. В местах соединения клеток в их стенках имеются отверстия, у ряда видов поперечные стенки клеток разрушаются совсем. Сосуды – более поздние и более прогрессивные образования у растений, они впервые появились у плауновидных, хорошо развиты у некоторых папоротников (орляк), но наибольшего совершенства достигают

у цветковых. Возникновение сосудов облегчило проведение воды и послужило одной из причин высокой приспособленности покрытосеменных к жизни на суше.

Нисходящий ток растворенных органических веществ идет по *ситовидным* трубкам.

Если элементы водопроводящей системы явились новым эволюционным приобретением у первых высших растений, то элементы, подобные ситовидным трубкам, возникли значительно раньше. Ситовидные трубки расположены кнаружи от древесины и входят в состав луба. Свое название они получили за строение поперечных перегородок, разделяющих соседние клетки. Эти перегородки образуют как бы сито. Скорость движения по ситовидным трубкам несравненно меньше, чем скорость движения по сосудам. Клетки эти живые, но их особенность состоит в том, что в процессе созревания их ядра разрушаются. Элементы проводящей системы вместе с волокнами механической ткани образуют пучки. Сосудисто-волокнистые пучки объединяют органы растения в единое целое. Эти пучки хорошо видны в листьях в виде жилок, они формируют сложную сеть в стебле, корне, в плодах.

Механическая ткань создает опору органам растения. Она обеспечивает сопротивление растения как статическим, так и динамическим нагрузкам: ветру, дождю, тяжести снежного покрова и тяжести самого растения. Многие механические ткани играют роль своего рода пружины. Прочность и твердость клеток механической ткани достигается утолщением и часто одревеснением их оболочек. К механическим тканям относят лубяные и древесинные волокна. Упругость листьев, травянистых стеблей, цветков и т. д. обусловливает также тургор.

К выделительным тканям относят нектарники, железистые волоски, железы, смоляные и эфиромасляные ходы, млечники. Ткани наружной секреции располагаются на поверхности органов, они выделяют эфирные масла, нектар, воду. Ткани внутренней секреции образуют особые вместилища, например смоляные ходы у хвойных или млечные сосуды, клетки которых секретируют млечный сок, или латекс. Млечный сок бразильской гевеи служит источником натурального каучука.

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

К вегетативным органам высших растений относят стебель, корень, лист.

Корень

Функции корня и корневые системы. Основные функции корня сводятся к закреплению растения в почве, активному поглощению из нее воды и минеральных веществ, синтезу важных органических веществ, например гормонов и других физиологически активных веществ, запасанию веществ.

Функции закрепления растения в почве соответствует анатомическое строение корня. У древесных растений корень обладает, с одной стороны, максимальной прочностью, а с другой – большой гибкостью. Выполнению функции закрепления способствует целесообразное расположение гистологических структур (например, древесина сконцентрирована в центре корня).

Совокупность корней одного растения образует корневую систему (рис. 27). В состав корневых систем входят главный корень, боковые и придаточные корни. Главный корень берет начало от зародышевого корешка. От него отходят боковые корни, которые могут ветвиться. Корни, берущие начало от наземных частей растения – листа или стебля, называются придаточными. На способности отдельных частей

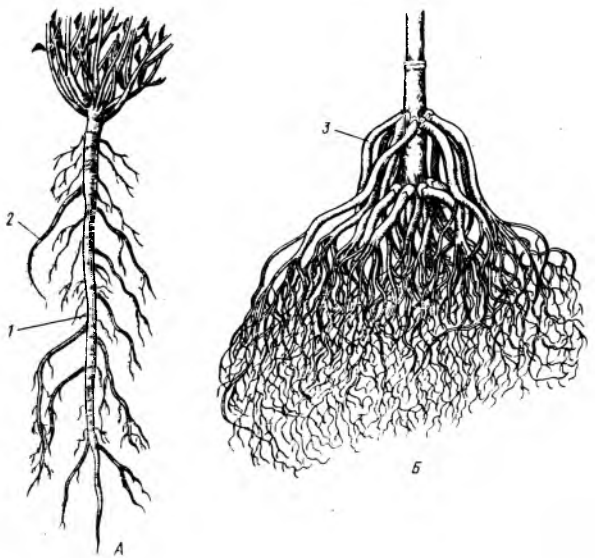


Рис. 27. Корневые системы. *А* – стержневая; *Б* – мочковая:

1 – главный корень, *2* – боковые корни, *3* – придаточные корни

стебля, побега, иногда листа образовывать придаточные корни основано размножение черенками.

Различают два типа корневых систем – стержневую и мочковатую. У стержневой корневой системы четко выделяется главный корень. Такая система свойственна большинству двудольных растений. Мочковатая корневая система состоит из придаточных корней и наблюдается у большинства однодольных.

Микроскопическое строение корня. На продольном разрезе молодого растущего корня можно выделить несколько зон: *зону деления, зону роста, зону всасывания* и *зону проведения* (рис. 28). Верхушку корня, где находится конус нарастания, покрывает корневой чехлик. Чехлик защищает ее от повреждения частицами почвы. Клетки корневого чехлика при прохождении корня через почву постоянно слущиваются и отмирают, а на смену им непрерывно формируются новые за счет деления клеток образовательной ткани кончика корня. Это зона деления. Клетки этой зоны интенсивно растут и вытягиваются вдоль оси корня, образуя зону роста. На расстоянии 1 – 3 мм от кончика корня находится множество *корневых волосков* (зона всасывания), которые имеют большую поверхность всасывания и поглощают из почвы воду с минеральными веществами. Корневые волоски недолговечны. Каждый из них представляет собой вырост поверхностной клетки корня. Между всасывающим участком и основанием стебля находится зона проведения.

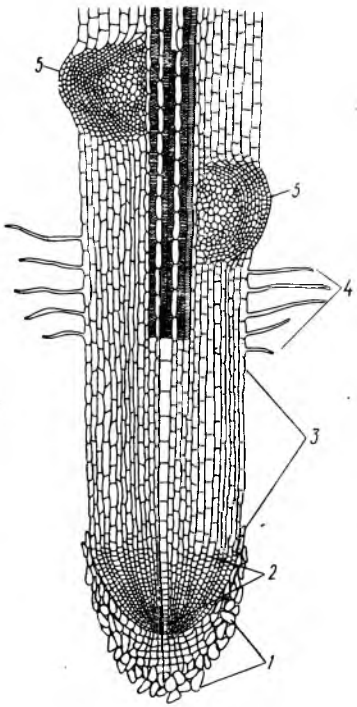


Рис. 28. Схема строения кончика корня (продольный разрез): *1* – корневой чехлик, *2* – зона деления клеток, *3* – зона роста клеток, *4* – зона корневых волосков, *5* – зачатки боковых корней

Центр корня занят проводящей тканью, а между ней и кожицей корня развита ткань, состоящая из крупных живых клеток, – паренхима. Вниз по ситовидным трубкам продвигаются растворы органических веществ, необходимые

для роста корней, а снизу вверх по сосудам перемещается вода с растворенными в ней минеральными солями.

Вода и минеральные вещества поглощаются корнями растений в значительной мере независимо, и между двумя процессами нет прямой связи. Вода поглощается благодаря силе, которая представляет собой разность между осмотическим и тургорным давлением, т. е. пассивно. Минеральные вещества поглощаются растениями в результате активного всасывания.

Растение способно не только поглощать минеральные соединения из растворов, но и активно растворять нерастворимые в воде химические соединения. Помимо CO_2, растения выделяют ряд органических кислот – лимонную, яблочную, винную и др., которые способствуют растворению труднорастворимых соединений почвы.

Видоизменения корня. Способность корней к видоизменениям в широких пределах – важный фактор в борьбе за существование. В связи с приобретением дополнительных функций корни видоизменяются. В них могут накапливаться запасные питательные вещества – крахмал, различные сахара и другие вещества. Утолщенные главные корни моркови, свеклы, репы называются корнеплодами. Иногда утолщаются придаточные корни, как у георгина, они называются корневыми клубнями. На строение корней большое влияние оказывают экологические факторы. У ряда тропических древесных растений, обитающих на бедных кислородом почвах, образуются дыхательные корни. Они развиваются из подземных боковых корней и растут вертикально вверх, поднимаясь над водой или почвой. Их функция заключается в снабжении подземных частей воздухом, чему способствует тонкая кора, многочисленные чечевички и сильно развитая система воздухоносных полостей – межклетников. Воздушные корни способны также поглощать влагу из воздуха. Придаточные корни, вырастающие из надземной части стебля, могут играть роль подпорок. Корни-подпорки часто встречаются у тропических деревьев, растущих по берегам морей в зоне прилива. Они обеспечивают устойчивость растений в зыбком грунте. У деревьев тропического дождевого леса нередко боковые корни приобретают досковидную форму. Досковидные корни развиваются обычно при отсутствии стержневого корня и распространяются в поверхностных слоях почвы.

В засушливых местообитаниях резко увеличивается длина корней. Так, у верблюжьей колючки корни проникают в почву на глубину до 15 м, в то время как надземная часть не превышает 50–60 см. Это позволяет пустынным

растениям использовать влагу глубоких почвенных горизонтов.

Корни водных растений, укореняющихся в грунте, слабо ветвистые, без корневых волосков. У некоторых растений-паразитов (повилика, омела) настоящие корни видоизменяются в сосущие органы. Врастание корня-присоски в тело растения-хозяина начинается с выделения паразитическим растением особых органических веществ, растворяющих поверхностные ткани хозяина, вслед за чем проводящие системы растений объединяются.

Корни находятся в сложных взаимоотношениях с организмами, обитающими в почве. В тканях корней некоторых растений (бобовых, березовых и некоторых других) поселяются почвенные бактерии. Бактерии питаются органическими веществами корня (преимущественно углеводами) и вызывают в местах своего внедрения разрастания паренхимы – так называемые клубеньки. Клубеньковые бактерии – нитрификаторы обладают способностью превращать атмосферный азот в соединения, которые могут усваиваться растением. Такие бобовые, как клевер и люцерна, накапливают от 150 до 300 кг азота на гектар. Кроме того, бобовые используют органические вещества тела бактерий на формирование семян и плодов.

Для подавляющего большинства цветковых растений характерны симбиотические взаимоотношения с грибами.

Стебель

Развитие побега из почек. Надземная часть растения обычно состоит из системы ветвящихся побегов. *Побег* – это стебель, несущий листья и почки. Стебель является частью побега, он связывает корни и листья. Побеги могут быть однолетними и многолетними. Стебли однолетних растений обычно не одревеснеют, многолетних – одревеснеют. Побег развивается из почечки зародыша семени. У многолетних растений развитие побегов можно наблюдать весной при распускании почек. *Почка* является зачаточным побегом, состоящим из укороченного стебля с зачаточными листьями. Она покрыта чешуями, плотно прилегающими друг к другу, которые защищают ее от холода, излишнего тепла, испарения, от проникновения внутрь болезнетворных бактерий и грибов.

Различают почки *верхушечные* и *боковые*. Верхушечная почка – это верхушка стебля. Самый кончик стебля называется конусом нарастания. Он состоит из постоянно делящихся

клеток образовательной ткани, за счет которой стебель растет в длину, формируются листья и боковые почки. Из верхушечной почки вырастает главный побег, а из боковых – боковые побеги. Большая часть боковых почек на следующий год дает новый побег, но в ряде случаев они образуют *спящие* почки. При повреждении верхушечной почки спящие почки пробуждаются. Это происходит вследствие того, что верхушечная почка в нормальных условиях выделяет специальный гормон, который тормозит развитие спящих почек. При его отсутствии спящие почки трогаются в рост. Помимо обычных верхушечных и боковых почек, растения могут образовывать почки на любой части стебля, на корнях и даже на листьях. Способность растения формировать такие придаточные почки имеет большое биологическое значение, так как благодаря этому расширяются возможности восстановления растений при повреждении. Это же свойство используется при вегетативном размножении растения частями побега, корня или листа. Помимо верхушечных, боковых и придаточных почек, различают *цветочные* почки, из которых образуются цветки.

Закономерности ветвления стебля. При распускании верхушечной почки формируется главный побег, а из боковых почек развиваются боковые побеги. У кустарников главный ствол не выражен, и ветвление начинается у самой земли (сирень, жасмин, малина). У древесных растений в результате ветвления надземной части образуется крона. В процессе эволюции высших растений выработались следующие основные способы ветвления: дихотомическое, или вильчатое, моноподиальное, симподиальное (рис. 29). *Дихотомическое ветвление* наиболее простое. При этом типе ветвления конус

Рис. 29. Способы ветвления:

1 – дихотомическое, *2* – моноподиальное, *3* – симподиальное, *4* – дихотомическое ветвление плауна, *5* – моноподиальное ветвление кипариса, *6* – симподиальное ветвление груши и *7* – сливы

нарастания раздваивается, в результате чего от верхушки отходят два побега, каждый из которых, в свою очередь, дает еще два побега, и т. д. Дихотомическое ветвление сохранилось у древних и примитивных форм высших растений – плаунов, некоторых папоротникообразных. Значительно шире представлено *моноподиальное ветвление*. При этом способе верхушечная почка всегда активна, и главная ось – моноподий – имеет как бы неограниченный верхушечный рост. От моноподия отходят боковые оси второго порядка, дающие оси третьего порядка и т. д. Моноподиальное ветвление свойственно многим голосеменным – сосне, кипарису, кедру, ели, пихте. У покрытосеменных моноподиальное ветвление наблюдается редко. *Симподиальное ветвление* в эволюции появилось значительно позднее. При этом типе ветвления, например у груши, липы, кустарников, один или несколько боковых побегов, образующихся на главном побеге, быстро обгоняют его рост. Главный побег или замедляет рост, или вовсе его прекращает. При этом ветвлении рост растения в длину незначителен.

Формы и типы побегов. Формы побегов очень разнообразны. Побеги отличаются по направлению роста, очертанию поперечного разреза (округлое, трехгранное, четырехгранное, плоское), степени одревеснения и другим особенностям.

По направлению роста различают прямостоячие, вьющиеся, лазающие, ползучие побеги. Прямостоячие стебли имеют хорошо развитую механическую ткань. Вьющиеся побеги обвивают опору, поднимаясь вверх, например лианы. Лазающие побеги цепляются за опору усиками (виноградная лоза) или придаточными корнями, которые отрастают от стебля. Ползучие побеги образуют от узлов придаточные корни. Ползучий стебель имеет земляника, из кустарников – ежевика.

Покрытосеменные растения подразделяются на *одревеснев-шие* (деревья и кустарники) и *травянистые* формы (травы). Среди голосеменных растений трав нет. В эволюции покрытосеменных наблюдается переход от деревьев к травам. Травянистые формы произошли от древесных в результате постепенного ослабления и, наконец, полного или почти полного прекращения активности камбия. Травы представлены большим количеством видов, чем древесные растения, а продолжительность их жизни значительно короче. Одним из важных факторов, приведших к формированию травянистых форм, было приспособление к холодному климату. Это выражалось в том, что фаза размножения у трав наступает очень рано с минимальными затратами на построение веге-

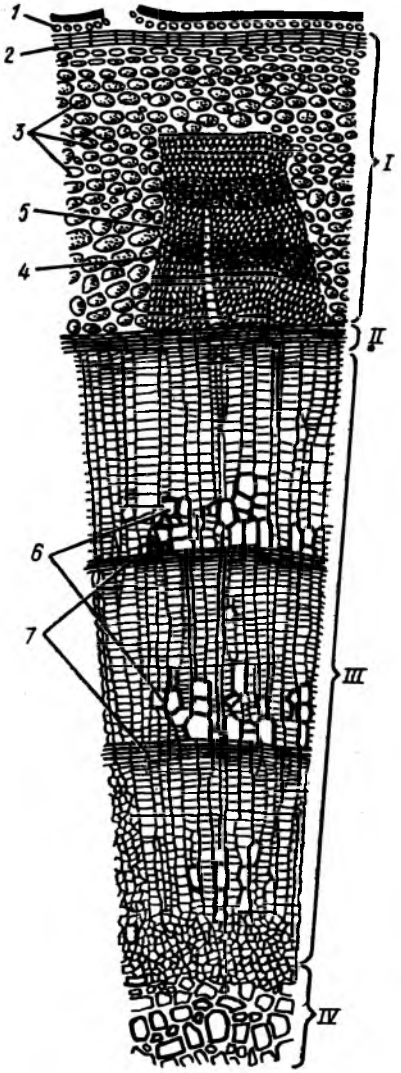


Рис. 30. Строение стебля древесного растения; *I* – кора, *II* – камбий, *III* – древесина, *IV* – сердцевина:

1 – кожица, *2* – пробка, *3* – клетки коры, *4* – лубяные волокна, *5* – ситовидные трубки, *6* – сосуды, *7* – камбий

тативных органов, а семенная продукция по сравнению с вегетативной массой достигает максимума. Развиваясь быстрее, чем деревья и кустарники, травы активнее расширяют свой ареал, и естественный отбор среди них действует эффективнее.

Анатомическое строение стебля древесного растения. На разрезе стебля можно выделить несколько слоев (рис. 30). Наружный слой – это *кора*. Плотный, самый широкий слой, расположенный под корой, – *древесина*. В центре находится *сердцевина*. Между корой и древесиной имеется слой образовательной ткани – *камбий*. Наружный слой молодого однолетнего стебля древесного растения покрыт *кожицей*, которая с возрастом заменяется *пробкой*. Несколько слоев клеток пробки предохраняют внутреннюю часть стебля от неблагоприятных условий среды. В пробковом слое деревьев и кустарников есть чечевички. Через них летом осуществляется испарение воды и газообмен, зимой чечевички закупориваются. У некоторых пород (платан, эвкалипт и др.) годичные слои пробки отслаиваются. В состав коры входят также

лубяные волокна, придающие стеблям гибкость и прочность, и ситовидные трубки, по которым сверху вниз передвигаются растворы органических веществ, вырабатываемых листьями.

Камбий формирует элементы проводящей системы – ситовидные трубки и сосуды древесины и обеспечивает утолщение стебля. Внутрь камбий откладывает клетки древесины, наружу – клетки коры. Клеток древесины образуется больше, чем коры, поэтому древесина в стволе больше развита, чем кора. Деление клеток камбия начинается весной и прекращается осенью. Весной и летом камбий формирует крупные клетки древесины с тонкими оболочками. Осенью у большинства деревьев клетки древесины более мелкие, а оболочки их толще. Граница между осенней древесиной прошлого года, состоящей из механической ткани, и весенней древесиной, состоящей из сосудов, видна на спиле ствола. По числу годичных колец можно определить возраст дерева. Самые старые годичные кольца расположены в центре стебля. С возрастом перенос воды, питательных веществ и кислорода во внутренние части древесины затрудняется. Полости сосудов закупориваются смолами, эфирными маслами, дубильными веществами. В живых клетках почти прекращаются обменные процессы.

Древесина составляет основную часть стебля. В ее состав входят трахеиды, сосуды, механические волокна. У хвойных и древесных двудольных растений объем древесины превосходит объем всех остальных тканей.

В центре стебля находится сердцевина, состоящая из клеток паренхимы. В ней накапливаются питательные вещества. Главное отличие стебля древесных растений от стебля травянистых заключается в сильном одревеснении клеток деревьев и кустарников, в мощном развитии механических тканей, причем основная масса одревеснев ших механических элементов сосредоточена в центре стебля. Отличие древесных однодольных (пальм) от двудольных, к которым относятся лиственные породы деревьев (береза, осина, дуб), заключается в отсутствии камбия.

Особенность стебля травянистых растений – усиленное развитие паренхимы.

Кроме основной функции – передвижения веществ – стебель может выполнять функцию запаса питательных веществ. При этом он видоизменяется, образуя *корневища*, *клубни*, *луковицы* и др. Корневище – это сильно измененный подземный побег, у которого развиваются чешуевидные листья и почки (чем он отличается от корня). На нем образуются придаточные корни. Сильно изменившимися формами

подземных стеблей являются также клубни картофеля. Своеобразный метаморфоз побега представляет собой луковица. Она состоит из сильно укороченного стебля – донца, от которого книзу отходит пучок придаточных корней, а укороченный стебель окружен измененными толстыми листьями, которые и образуют мякоть луковицы. Корневище, клубень и луковицы, помимо запасания питательных веществ, служат органами вегетативного размножения.

Передвижение воды у растений. По сосудам древесины вода с растворенными в ней минеральными веществами движется от корней к листьям. Только в связи с появлением в процессе эволюции полых мертвых клеток создалась возможность беспрепятственного передвижения воды (без преодоления сопротивления, которое представляют собой для ее тока живые клетки). Длина этих сосудов достигает нескольких метров, а у лиан – нескольких десятков метров. Благодаря этому растения смогли достигнуть значительной высоты. Передвижение воды в растении происходит в результате действия корневого давления, испарения воды листьями и сил сцепления молекул воды. Корневое давление обусловливает подъем жидкости вверх по сосудам. Испарение воды с поверхности листа создает большую сосущую силу в клетках листа, поддерживая постоянный ток воды в растениях. Вода в растениях представляет собой единую гидростатическую систему, которая в сосудах образует непрерывные водяные нити от корневых клеток до клеток листьев. Силы сцепления не допускают разрыва водяных нитей и поэтому, когда испаряется вода, создаются условия для натяжения водяных нитей и весь столб воды начинает подниматься. Скорость движения по сосудам сравнительно невелика. У лиственных она составляет 20 $см^3$/ч на 1 $см^2$ поперечного сечения древесины, для хвойных – 5 $см^3$/ч.

Лист

Функции и происхождение листа. Лист осуществляет три важных процесса – фотосинтез, испарение воды и газообмен. В процессе фотосинтеза в листьях из воды и двуокиси углерода под действием солнечных лучей синтезируются органические вещества. Днем в результате фотосинтеза и дыхания растение выделяет кислород и двуокись углерода, а ночью – только двуокись углерода, образующуюся при дыхании. Вода испаряется растением главным образом через листья.

В процессе эволюции листья возникли из боковых веточек главного побега в результате их уплощения. Эти листья сначала были спороносными и выполняли функцию как фотосинтеза, так и функцию бесполого размножения, и только в ходе дальнейшей эволюции произошло разделение этих функций. Превращение обычных веточек в плоские органы резко увеличило поверхность надземной части растений, что усовершенствовало процесс фотосинтеза и испарения воды и явилось следующим этапом развития растений на пути использования солнечной энергии.

Строение листа, листорасположение, жилкование. Несмотря на многообразие строения листа, в нем можно выделить следующие основные части: листовую пластинку и черешок. Листья, не имеющие черешка, называются сидячими. Иногда при основании черешка развиваются прилистники.

По форме листовой пластинки различают листья округлые, ланцетовидные, сердцевидные, почковидные, стреловидные и т. д. (рис. 31). Листовидные пластинки пронизаны жилками (рис. 32), которые представляют собой проводящие пучки и придают листьям прочность. Жилкование может быть перистым или сетчатым (двудольные растения), параллельным или дуговым (однодольные растения). Край листовой пластинки бывает зубчатым, пальчатым, городчатым, выемчатым и т. д.

Листья подразделяют на *простые* и *сложные*. Простой лист состоит из черешка и листовой пластинки, сложные листья имеют несколько листовых пластинок, расположенных на одном черешке. Простые листья могут быть цельными и лопастными. Цельные листья имеют многие деревья – береза, липа, тополь, яблоня, груша, вишня, черемуха, осина и т. д. У лопастных листьев пластинка имеет надрезы, которые разделяют ее на лопасти (листья клена, дуба). Сложные листья называются пальчатосложными, если несколько листовых пластинок прикрепляются в одной точке, например у каштана, люпина. Различают также перистосложные листья, у которых листовые пластинки прикрепляются по всей длине черешка. Перистосложные листья бывают двух видов: парноперистые и непарноперистые. Парноперистые заканчиваются парой листовых пластинок, например у гороха; непарноперистые – одним листком (рябина, ясень, малина).

Как простые, так и сложные листья расположены на стеблях в определенном порядке (рис. 33). Очередное расположение характеризуется тем, что листья сидят на стебле по одному, чередуясь друг с другом. Оно характерно для березы, яблони, розы. При супротивном расположении

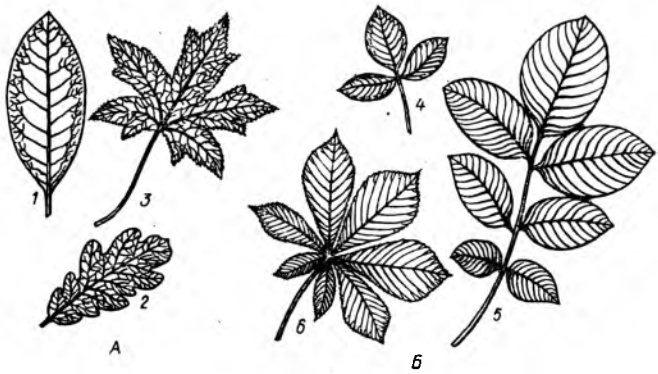


Рис. 31. Форма листьев. *А* – простые листья:
1 – нелопастной (цельный), *2* – перистолопастной, *3* – пальчатолопастной;
Б – сложные листья:
4 – тройчатосложный, *5* – перистосложный, *6* – пальчатосложный

Рис. 32. Жилкование листьев: *А* – параллельное; *Б*, *В* – дуговое; *Г*, *Д* – сетчатое

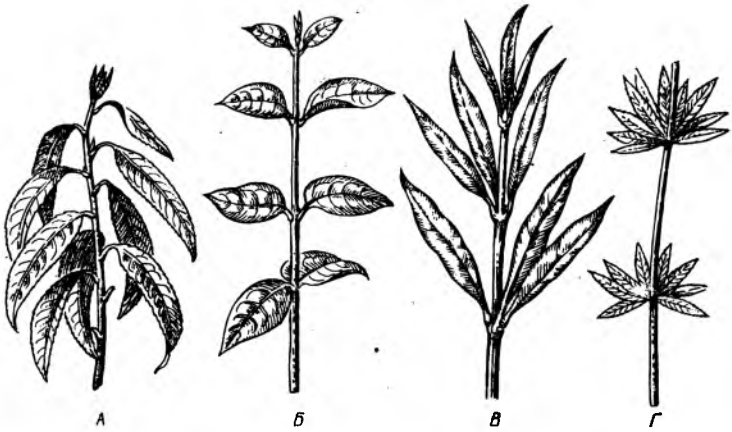


Рис. 33. Расположение листьев на стебле. *А* – очередное, *Б* – супротивное, *В*, *Г* – мутовчатое

листья размещаются по два друг против друга, при мутовчатом – прикрепляются к стеблю пучками – мутовками.

Листья на растении обычно не затеняют друг друга, образуя листовую мозаику. Такая мозаика достигается благодаря тому, что затененная часть черешка растет интенсивнее, чем освещенная. Вследствие неравномерности роста разных сторон черешка листовая пластинка перемещается к свету.

Анатомическое строение листа. Анатомическое строение листа вполне соответствует выполняемым им функциям. На строение и расположение отдельных клеток и тканевых структур в листе заметное влияние оказывают режим влажности, свет, температура, высота над уровнем моря, почвенные условия и т. д. Структурные особенности листа отличаются не только у разных видов растений, но даже у одного и того же растения. Так, теневые и световые листья, расположенные в различных ярусах, имеют неодинаковое строение (рис. 34). Сверху и снизу лист покрыт эпидермисом – клетками кожицы, защищающей лист от высыхания, физических, механических воздействий, от проникновения микроорганизмов в ткань листа. На нижней стороне листа (у водных растений – на верхней) находятся отверстия – устьичные щели, через которые осуществляются газообмен и испарение воды. *Устьице* образовано двумя клетками эпидермиса, которые называются замыкающими (рис. 35). Между замыкающими клетками имеется щель, которая закры-

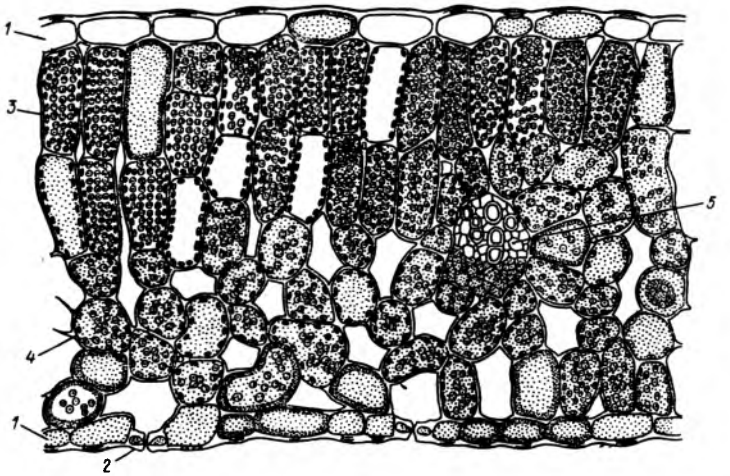


Рис. 34. Внутреннее строение листа:

1 – кожица, *2* – устьице, *3* – столбчатая паренхима, *4* – губчатая паренхима, *5* – жилка

вается или открывается в зависимости от величины тургорного давления. Под устьицем расположена воздушная полость. На 1 мм^2 поверхности листа насчитывается от 40 до 300 устьиц. Между нижним и верхним эпидермисом находятся клетки мякоти листа, заполненные множеством хлоропластов, играющих большую роль в процессе фотосинтеза. Клетки мякоти различны по строению. Клетки, примыкающие к верхнему эпидермису, образуют *столбчатую* ткань. Они расположены перпендикулярно к поверхности листа и плотно прилегают друг к другу. У большинства растений эта ткань однослойная; иногда двухслойная. В столбчатой ткани происходят активные фотосинтетические процессы. В условиях

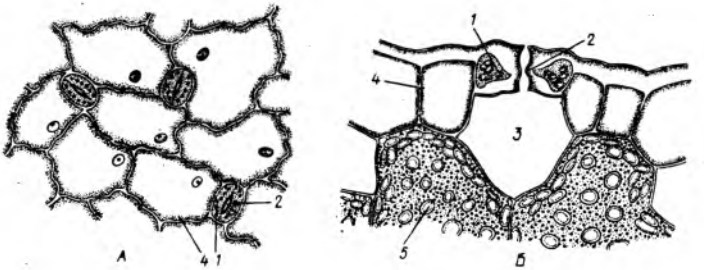


Рис. 35. Строение устьица. *А* – вид сверху; *Б* – поперечный срез:

1 – замыкающая клетка, *2* – устьичная щель, *3* – воздушная полость, *4* – клетка кожицы, *5* – хлоропласты

чрезмерного освещения, при котором разрушается хлорофилл, хлоропласты располагаются преимущественно на вертикальных стенках столбчатых клеток и тем самым взаимно затеняют друг друга. При недостаточном освещении хлоропласты перемещаются на горизонтальные стенки клеток, параллельные поверхности листа.

К нижнему эпидермису примыкает *губчатая* ткань, состоящая из клеток неправильной формы с большими пространствами между ними – межклетниками. Хлоропластов в губчатой ткани меньше; помимо фотосинтетической функции она осуществляет функцию газообмена. Через устьице в межклетники столбчатой ткани поступает воздух, содержащий CO_2. Через устьица выходит и испаряется вода.

Проводящие ткани листа представлены системой пучков – *жилками*. По ним к листьям доставляются вода, минеральные элементы и вещества, образуемые в корнях. А из листьев в стебель к почкам и корням поступают вещества, образовавшиеся в процессе фотосинтеза. Различают сетчатое жилкование (чаще всего встречается у двудольных), параллельное (у злаков, осок), дуговое (у ландыша). В двух последних случаях жилки не ветвятся.

Густота жилкования в большой мере зависит от условий, в которых обитает растение. Жилки гуще расположены в световых листьях, чем в теневых. У обитателей засушливых мест сильно развита водопроводящая система, жилки многочисленны, что облегчает растениям пополнение воды, расходуемой на испарение.

Процесс испарения воды листьями имеет большое значение в жизни растения. Испарение способствует передвижению воды и растворенных в ней веществ от корней к листьям. Испарение ведет также к охлаждению растения и служит таким образом защитой от перегрева. У видов, интенсивно испаряющих воду, разница между температурой воздуха и температурой листа может достигать 15 °С. Интенсивность испарения регулируется при помощи устьиц. Свет способствует открыванию устьиц, в темноте они закрыты. Устьица закрываются также в середине дня, в сильную жару. Объясняется это следующим образом. На свету в замыкающих клетках устьиц, содержащих хлоропласты, начинается фотосинтез. В результате фотосинтеза образуются сахара, и осмотическое давление в клетках возрастает. В них поступает вода из других клеток эпидермиса, не содержащих хлорофилла. Тургор замыкающих клеток увеличивается, их стенки растягиваются, и устьичная щель раскрывается. При отсутствии фотосинтеза (в темноте) или при сильном испарении

воды в жаркий день тургор ослабевает, и устьица закрываются.

Механическая ткань защищает листовую пластинку от разрывов под влиянием ветра, дождей и т. д. и вместе с тем обеспечивает упругость и эластичность листа. Сопротивляемость листовой пластинки обусловливается формой листа, его жесткостью, что связано с характером ветвления жилок, густотой жилкования. В ряде случаев эпидермис с утолщенными оболочками усиливает механическую защиту листа. Такой лист хорошо сопротивляется разрывам.

Влияние экологических факторов на строение листа. Строение листа зависит от условий произрастания растений. На примере крайних экологических групп – приспособленных к водному образу жизни и к засушливым местообитаниям – рассмотрим особенности строения листа. У водных растений листья нежные и тонкие, механические ткани почти полностью отсутствуют, сосудисто-волокнистые пучки слабо развиты. Слабое развитие сосудисто-волокнистых пучков объясняется тем, что листья водных растений усваивают CO_2 и необходимые минеральные соли непосредственно из воды через специальные клетки эпидермиса с утонченными стенками, а почти полное отсутствие механических тканей – тем, что растения поддерживаются водой. У водных растений хорошо развита система вентиляции – межклетники, воздушные полости, что улучшает процесс дыхания растений и повышает их плавучесть. У плавающих листьев на нижней стороне листа нет устьиц, они расположены только на верхней стороне. У погруженных листьев устьица отсутствуют, листовые пластинки сильно рассечены, что увеличивает поглощающую поверхность. В связи с тем, что вода быстро снижает интенсивность света, уменьшается фотосинтетическая активность листьев, поэтому хлоропласты у водных растений расположены в эпидермисе. У наземных же растений единственные эпидермальные клетки, которые содержат хлоропласты, – это замыкающие клетки устьиц.

У растений засушливых местообитаний возникли следующие приспособления. У ряда растений в листьях (алоэ) и стеблях (кактусы) накапливается большое количество воды, которую они очень медленно расходуют. Испарение воды у них невысокое благодаря малому числу устьиц, сильному развитию кутикулы и высокой вязкости цитоплазмы. Вода в клетке находится в химически связанном состоянии, что обусловливает медленный, малоинтенсивный водный обмен у растений. Приспособлениями к засушливым местообитаниям служат также утолщение стенок эпидермиса, восковой

налет, густое опушение листьев. У некоторых растений устьица находятся в углублениях листа, что также уменьшает испарение. Листья многих злаков могут свертываться в трубку так, что устьица оказываются на внутренней ее поверхности и изолируются от окружающего сухого воздуха.

Видоизменения листьев. В процессе эволюции листья приобрели дополнительные функции, в связи с чем изменился их внешний вид. Например, у кактуса, барбариса листья превратились в колючки. У гороха листья видоизменились в усики, посредством которых растение прикрепляется к опоре. В чешуйчатых листьях луковицы (например, репчатого лука) тонкие чешуи играют защитную роль, а сочные чешуи, богатые питательными веществами, служат органами запаса. При обитании растений на почвах, бедных азотистыми и минеральными солями, листья превращаются в ловчие аппараты. Захватывая насекомых, растения получают дополнительный источник питания. У одного из родов лиан ловчий аппарат представлен кувшином с крышкой. Стенки кувшина ярко окрашены – в красный или зеленый цвет с пурпурными пятнами. На дне находятся железки, вырабатывающие пищеварительный фермент. В крупных кувшинах могут быть сотни насекомых, которые перевариваются за несколько часов. На торфяных болотах, на скудных песчаных почвах с высоким уровнем грунтовых вод распространены насекомоядные растения семейства росянок. У одного из видов семейства – венериной мухоловки – пластинки листа по краям усеяны шиповидными выростами. Когда насекомое садится на лист, пластинки захлопываются, как книга, удерживая насекомое. После полного переваривания насекомого пластинки листа снова раскрываются.

ОРГАНЫ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Цветок

Цветок – орган семенного размножения. Он представляет собой видоизмененный побег с ограниченным ростом, приспособленный для полового размножения (рис. 36). В цветке образуются микро- и мегаспоры, осуществляются опыление, оплодотворение, формируются зародыш и плод. Все части плода располагаются на укороченном побеге цветка, которое называется цветоложем. Цветоложе как бы продолжает цветоножку. В центре цветка хорошо заметен *пестик* – женская часть цветка. Пестик образован из видоизмененных листочков – плодолистиков и состоит из рыльца, столбика, завязи.

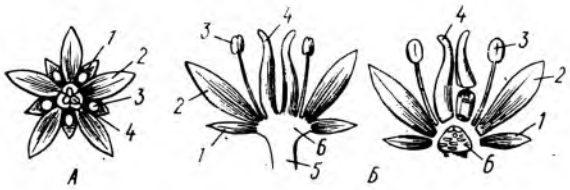


Рис. 36. Схема строения цветка покрытосеменного растения. *А* – общий вид цветка сверху; *Б* – продольный разрез:

1 – чашелистики, *2* – лепестки, *3* – тычинки, *4* – пестики, *5* – цветоножка, *6* – цветоложе

В пестике есть жилки, основная функция которых заключается в доставке к семяпочке питательных веществ. В целом пестик по своей конструкции является новым органом, которого не было у менее прогрессивных форм. У голосеменных пыльца улавливается непосредственно семяпочкой, а у покрытосеменных – рыльцем. Закрытая внутренняя полость – завязь защищает семяпочку, которая в ней находится, предохраняя ее от неблагоприятных факторов среды. Закрытое расположение семяпочки в завязи отличает покрытосеменные от голосеменных, у которых семяпочки лежат открыто.

Пестик окружен *тычинками*. Каждая тычинка имеет пыльник, внутри которого созревает пыльца – микроспоры. Пыльник расположен на тычиночной нити. Тычинки и пестики защищены венчиком, который состоит из лепестков. Лепестки окружены чашелистиками. Венчик и чашелистики образуют околоцветник. Цветки, у которых есть и тычинки, и пестики, называются *обоеполыми*. Цветки, у которых имеются только тычинки или только пестики, называются *однополыми*. Однополые цветки возникли из обоеполых в результате редукции органов противоположного пола. Разделение полов биологически выгодно, так как опыление цветка пыльцой с другого растения увеличивает комбинативную наследственную изменчивость организма. Растение, на котором расположены и тычиночные, и пестичные цветки, называются *однодомными* (обоеполыми). Если мужские цветки располагаются на одном растении, а женские – на другом, то такие растения называются *двудомными* (однополыми).

Число частей околоцветника, количество тычинок и пестиков у цветковых растений может широко варьировать. Но у каждого вида оно чаще всего строго определенно.

В цветке двудольных и однодольных растений есть особые железы – нектарники, выделяющие сахаристую жид-

кость – нектар. Он служит пищей многим насекомым, которые опыляют растения.

На жизнеспособность пыльцы влияют различные факторы. Под действием высоких температур пыльцевые зерна теряют свою жизнеспособность. Сохранение жизнеспособности пыльцы в течение длительного времени имеет большое значение для селекции растений. Поздно созревающие пестики можно опылить рано созревающей пыльцой при условии искусственного сохранения пыльцы. Благодаря способности пыльцы к длительному хранению ее можно транспортировать из отдаленных местностей. Однако у многих злаков пыльца сохраняет жизнеспособность очень недолго. В оптимальных условиях у ячменя пыльца хранится не более 2 дней, у ржи – 12 ч, у кукурузы – 1 – 2 дня, у цитрусовых – 4 – 6 дней.

Соцветия

Многие растения имеют мелкие цветки, собранные в соцветия. Соцветие – группа из нескольких цветков, расположенных на одном цветочном стебле или цветоножке. Цветки, собранные в соцветия, более заметны для насекомых, легче опыляются ветром. Строение соцветий различно (рис. 37). *Простой зонтик* – соцветие, в котором от верхушки стебля отходят короткие цветоножки наподобие спиц зонтика. Такое соцветие имеют примула, вишня, яблоня. Морковь, укроп, петрушка имеют соцветие, образованное несколькими простыми зонтиками, – *сложный зонтик*. Простой колос образует цветки, не имеющие цветоножек, расположенные на цветоносном стебле. Соцветие пшеницы, ржи, ячменя сформировано несколькими колосками. Его называют *сложным колосом*. Цветки черемухи, ландыша, капусты собраны в соцветие – *кисть*. В таком соцветии отдельные цветки расположены на боковых цветоножках, отходящих от одной общей. Соцветие, главная ось которого несет боковые ветвящиеся оси, заканчивающиеся цветками, называется *метелкой* (овес, сирень). У одуванчика, подсолнечника, ромашки и других растений мелкие цветки образуют *корзинку* и расположены на утолщенной части стебля – цветоложе. На березе формируются *сережки* – это та же провисшая простая или сложная кисть. Было отмечено, что в процессе эволюции сгущение соцветий приводит к уменьшению размера цветков, количества их частей вплоть до развития однополых цветков, состоящих из одного пестика или одной-двух тычинок, к ветроопыляемости. Разрежение соцветий ведет к увеличению размера цветка.

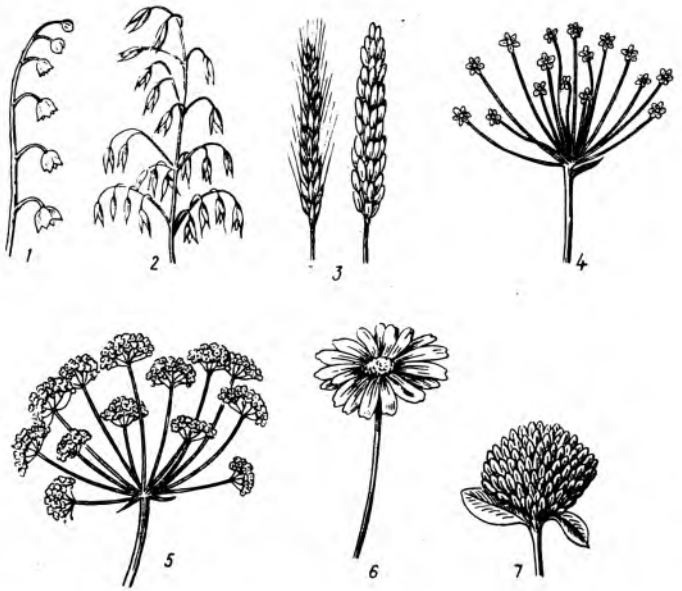


Рис. 37. Соцветия:
1 – кисть, *2* – метелка, *3* – колос, *4* – зонтик, *5* – сложный зонтик, *6* – корзинка, *7* – головка

Для краткого обозначения строения цветка используют диаграммы и формулы. В процессе эволюции одиночные цветки возникли, по-видимому, из соцветия в результате его упрощения.

Половое размножение цветковых растений

Опыление. Опылением называют процесс переноса пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Различают *самоопыление* и *перекрестное* опыление. Самоопыление может происходить в пределах одного цветка или в пределах одной особи. Это единственный способ опыления у растений, образующих нераскрывающиеся цветки (некоторые фиалки, ячмень и др.). Перекрестное опыление заключается в переносе пыльцы с цветка одного растения на рыльце пестика цветка другого растения. Этот тип опыления свойствен большинству покрытосеменных. При перекрестном опылении пыльца может переноситься ветром, насекомыми, птицами. В процессе естественного отбора возникли различные приспособления, облегчающие опыление.

У растений, опыляющихся насекомыми, цветки яркие, хорошо заметные, с резким запахом. Насекомых привлекают пыльца и нектар, которые служат источником пищи для опылителей. Перелетая с цветка на цветок, насекомые оставляют часть пыльцы на поверхности рыльца.

Растения, опыляемые ветром, обычно имеют невзрачные цветки, лишенные запаха, околоцветник у них плохо развит или совсем отсутствует. Сухая пыльца легко рассеивается в воздухе и обычно переносится на расстояния в десятки или сотни метров. Большинство ветроопыляемых растений образуют более или менее густые заросли, что облегчает опыление (орешник, береза, крапива). Ветроопыляемых растений сравнительно немного, они произошли от насекомоопыляемых видов. Опыление с помощью ветра возникло как приспособление к обитанию в суровых условиях — в областях высоких широт, на высокогорье, в пустынях, где надежность переноса пыльцы насекомыми невелика.

Перекрестное опыление биологически более полноценно, чем самоопыление, так как повышает уровень комбинативной генотипической изменчивости и обеспечивает разнообразие генотипов. Напротив, самоопыление ведет к гомозиготности организмов по большинству генов и суживает приспособительные возможности вида. В процессе эволюции у растений выработались способы предотвращения самоопыления. К ним прежде всего относится однополость (например, у конопли, тополя, осины), при которой возможно только перекрестное опыление. У обоеполых растений пыльца и рыльца пестиков могут созревать неодновременно, что исключает самоопыление. Широко распространена также самонесовместимость, когда при самоопылении пыльца не прорастает на рыльце или же рост пыльцевых трубок быстро прекращается. Однако самоопыление является резервным способом опыления в тех случаях, когда перекрестное опыление не осуществилось. Это часто наблюдается у однолетних растений, подверженных сильным колебаниям численности в разные годы. Самоопыление позволяет каждой такой популяции легче и быстрее восстановиться после резкого уменьшения числа особей.

Оплодотворение. Половое размножение у покрытосеменных растений можно рассматривать как итог эволюционного процесса, сопровождающегося редукцией как мужского, так и женского гаметофитов. Образование мужского гаметофита происходит следующим образом. В развивающейся тычинке возникают пыльники (микроспорангии), где путем мейоза формируются гаплоидные микроспоры. В микроспорах ядро

дважды делится митозом, в результате чего микроспора (пыльцевое зерно) превращается в мужской гаметофит. Второе митотическое деление приводит к образованию двух клеток – генеративной и вегетативной. После попадания пыльцевого зерна на рыльце пестика оно прорастает и пыльцевая трубка, развившаяся из вегетативной клетки, достигает семязачатка (рис. 38). В это время ядро генеративной клетки также делится, в результате чего образуются два спермия.

Начало женскому гаметофиту дает одна из клеток мегаспор, образующихся в мегаспорангии. Таким мегаспорангием у покрытосеменных является семяпочка. В зрелом женском гаметофите имеется лишь одна женская гамета – яйцеклетка; кроме нее есть ряд дополнительных клеток, а также центральное ядро зародышевого мешка. Женский гаметофит цветковых растений называется зародышевым мешком. Он произошел от более примитивного гаметофита голосеменных предков.

Один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку, и его гаплоидное ядро сливается с гаплоидным ядром яйцеклетки. Образуется диплоидная клетка, из которой в дальнейшем развивается зародыш. Второй спермий сливается с диплоидным центральным ядром, в результате чего возникает триплоидная клетка. Из нее позднее разовьется питательная ткань – эндосперм. Такой способ оплодотворения назван *двойным оплодотворением*. Оно было открыто русским ученым С. Г. Навашиным.

Сразу же после оплодотворения яйцеклетка начинает де-

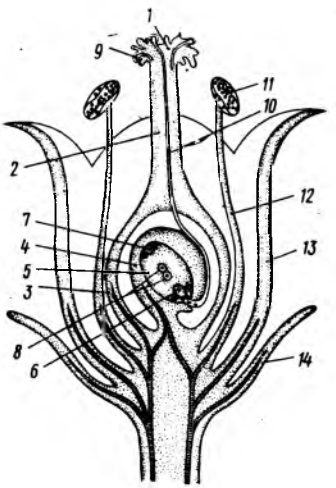


Рис. 38. Двойное оплодотворение у цветковых растений:
1 – рыльце пестика, *2* – столбик, *3* – завязь, *4* – семяпочка, *5* – зародышевый мешок, *6* – яйцеклетка (в центре) и две сопутствующие клетки, *7* – полярные ядра, *8* – два ядра перед слиянием и образованием центрального диплоидного ядра, *9* – прорастающее пыльцевое зерно, *10* – пыльцевая трубка, на кончике которой видны два спермия, *11* – пыльник, *12* – тычиночная нить, *13* – венчик, *14* – чашечка

литься. В результате многократного деления формируется тело зародыша, которое постепенно врастает в массу эндосперма. Следовательно, в результате оплодотворения из яйцеклетки образуется зародыш, а из центральной клетки — эндосперм. Из семяпочки после двойного оплодотворения развивается семя.

Семя

Строение семени и его состав. Основной частью семени является зародыш. У двудольных он состоит из двух семядолей (видоизмененных листьев), между которыми находятся корешок, стебелек и почечка (рис. 39). Запасы питательных веществ накапливаются в семядолях. У однодольных, например пшеницы, бóльшую часть семени заполняет эндосперм, зародыш занимает небольшую часть семени.

Отличие семени голосеменных от семени покрытосеменных растений заключается в том, что запасающая ткань семени голосеменных представляет вегетативную часть женского гаметофита и является гаплоидной. Эндосперм покрытосеменных триплоиден.

Качественный состав семян разнообразен. В пшеничных зернах много крахмала, значительно меньше белка и совсем мало жира. В семенах фасоли, гороха, бобов много белков, но мало крахмала. В семенах масличных растений находятся растительные масла. Масса семян широко варьирует; так, семя пальмы весит 8—15 кг, а тысячи семян орхидеи весят доли грамма. Семена одеты кожурой.

В процессе эволюции развитие семенных покровов растений происходило в тесном взаимодействии с разнообразными условиями внешней среды. Тонкая, легко проницаемая кожура обеспечивает быстрое прорастание, но плохо защищает внутренние части семени. Плотные, хорошо развитые покровы гарантируют продолжительную жизнеспособность, но снижают шансы на успешное прорастание семян и замедляют их распространение. В свою очередь, замедленность прорастания

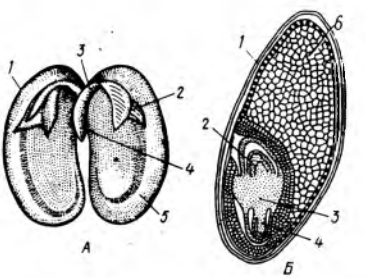


Рис. 39. Строение семени. *А* — семя фасоли; *Б* — семя (зерновка) пшеницы:

1 — кожура, *2* — почечка зародыша, *3* — стебелек, *4* — корешок, *5* — семядоля, *6* — эндосперм

иногда может оказаться полезным приспособлением, если в результате ее момент прорастания совпадет с благоприятными условиями влажности и температуры.

Прорастание семян. Рост и развитие семени протекают на фоне активных биохимических процессов. Из материнского организма к нему поступают питательные вещества. На определенном этапе развития процессы роста останавливаются. В это время происходит запасание веществ в семени. Созревшие семена не способны сразу прорасти и переходят в состояние покоя, которое имеет большое биологическое значение: семена не прорастают в неблагоприятных условиях, длительно сохраняется их жизнеспособность, создается запас семян в почве.

Прорасти и дать начало новому растению могут только семена с живым зародышем. Прорастание семени начинается с активизации в его запасающих тканях ферментативных процессов, в результате которых сложные соединения превращаются в более простые, доступные для усвоения растущим зародышем семени. Для прорастания необходимы следующие условия: достаточная увлажненность почвы, доступ воздуха и определенная температура окружающей среды. Семена набухают, кожура их лопается и появляется корень, развившийся из зародышевого корешка. Затем начинает расти зародышевый стебелек, из почечки которого формируется стебель с листьями.

Необходимым фактором прорастания семян многих растений является свет. Особенно большое стимулирующее действие на прорастание оказывает красный свет.

Плод

После того как произошло оплодотворение яйцеклетки и началось образование зародыша, цветок вступает в новую фазу развития, которая завершается образованием плода.

Различают плоды *сухие* (зерновка, стручок) и *сочные* (ягодовидные). Если в плоде одно семя, то его называют *односеменным*, если много семян – *многосеменным*.

Плоды злаков – *зерновки* – сухие, односеменные, стенка их плода плотно срастается с кожурой семени. Плоды лесного ореха, желуди дуба называются *орехами*, у них стенки плода одревеснevшие. Сухие плоды бывают раскрывающимися, как у бобов, гороха, и нераскрывающимися, как желуди дуба. К многосеменным сухим плодам относят боб, стручок, коробочку. *Боб* – плод, характерный для гороха, фасоли, акации. Боб состоит из двух створок, внутри которых

расположены семена. *Стручок*, как и боб, имеет две створки, но семена располагаются не на самих створках, а на перегородке внутри плода. Плод *коробочка* имеется у льна, хлопчатника, мака и т. д. Внутри коробочки созревают семена, которые высыпаются через отверстие или при раскрытии в период созревания. Сочные односеменные плоды – это плоды вишни, сливы, персика, абрикосов, их называют *костянками*. К сочным многосеменным плодам относят *ягоду* (крыжовник, виноград, томат, яблоко, груша).

ОСНОВНЫЕ СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Отдел Бактерии

Бактерии – одноклеточные организмы, лишенные ядра. Размер их колеблется от 0,2 до 10 мкм, иногда они достигают в длину 30–100 мкм. Различают бактерии в форме шариков – *кокки*, палочек – *бациллы*, изогнутые – *вибрионы*, извитые, как спирали, – *спирохеты* и *спириллы*. Некоторые виды бактерий имеют жгутики (от 1 до 50) и могут передвигаться (рис. 40). Бактериальные клетки покрыты плотной оболочкой – клеточной стенкой, обеспечивающей постоянство формы. Многие виды бактерий образуют слизистую капсулу, иногда очень толстую. Капсула служит защитным покровом и предохраняет клетку от высыхания.

В цитоплазме бактериальной клетки находятся рибосомы. Наружная цитоплазматическая мембрана образует впячивания в цитоплазму – мембранные комплексы, выполняющие функции, аналогичные функциям митохондрий, эндоплазматической сети, аппарата Гольджи. Путем впячивания образуются также мембранные структуры, на которых располагаются пиг-

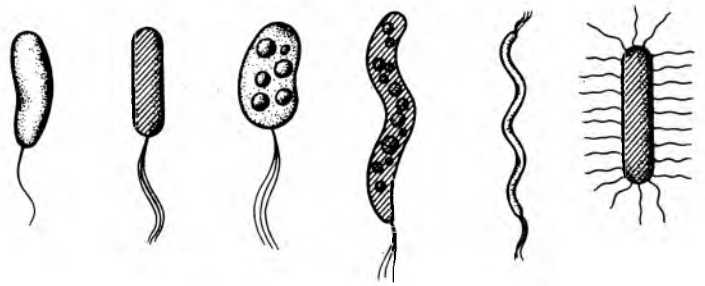


Рис. 40. Бактерии

менты и ферменты, участвующие в фотосинтезе. В цитоплазме имеются включения – гранулы гликогена, крахмала, капельки жира.

По типу питания бактерии делятся на гетеротрофные (их большинство) и автотрофные. Гетеротрофные бактерии используют для синтеза готовые органические соединения – сахара, аминокислоты, витамины. Их называют сапрофитами. Другие гетеротрофы – паразиты – живут за счет питательных веществ других организмов, в теле которых они паразитируют. Существуют и бактерии, паразитирующие на других бактериях.

Необходимую энергию бактерии получают в процессе *дыхания*, *брожения* или *фотосинтеза*. Процесс дыхания заключается в окислении органических соединений до двуокиси углерода и воды при свободном доступе кислорода. Энергия окисляемого вещества используется при дыхании наиболее полно.

Большая группа бактерий обитает в бескислородных условиях. Энергию, необходимую для жизнедеятельности, они получают в процессе брожения – разложения органических веществ (углеводов) без участия кислорода. Брожение не приводит к полному окислению органических веществ. В зависимости от вида бактерий конечными продуктами брожения бывают: этиловый спирт, молочная кислота, масляная кислота, уксусная кислота и др. Брожение широко используют при изготовлении вина, молочных продуктов, для предотвращения гниения пищевых продуктов (квашение капусты).

Широко распространены гнилостные бактерии. *Гниением* называется разложение органических соединений, содержащих азот. Гнилостные бактерии играют важную роль в круговороте веществ в природе, очищая землю от трупов животных и растений, повышая плодородие почвы.

Автотрофные бактерии получают энергию, необходимую для синтеза органических веществ, путем окисления или восстановления неорганических соединений. Такие бактерии называются хемосинтетиками. Одни группы хемосинтезирующих бактерий окисляют серу, водород, соединения железа, аммиак и др. Другие группы восстанавливают нитраты, сульфаты и карбонаты соответственно до азота, аммиака, сульфидов, водорода и метана. Участвуя в разложении органических соединений, разрушении и образовании минералов, бактерии служат важнейшим звеном в круговороте химических элементов на Земле.

Фотосинтезирующие бактерии в качестве источника энер-

гии используют солнечный свет. При фотосинтезе у бактерий не выделяется свободный кислород. Источником водорода служит не вода, как у зеленых растений, а сероводород, спирты, жирные кислоты.

Размножаются бактерии делением, при неблагоприятных условиях образуют споры, покрытые толстой оболочкой. Бактерии очень устойчивы к неблагоприятным воздействиям внешней среды, они выдерживают высушивание, глубокое охлаждение, нагревание до 80–90 °С, не теряя жизнеспособности. Споры выдерживают даже кипячение.

Бактерии играют важную роль в народном хозяйстве и в жизни человека. Многие производственные процессы протекают с участием бактерий или продуктов их жизнедеятельности (в пищевой промышленности, при обработке льна, кожи и др.). Паразитические бактерии наносят большой вред растениеводству и животноводству, вызывают ряд опасных заболеваний человека (туберкулез, сыпной или брюшной тиф, холеру, дизентерию и многие другие).

Водоросли

Водоросли – это сборная группа отделов низших споровых растений, содержащих разный набор пигментов и живущих преимущественно в воде. У водорослей впервые появляется целлюлозная оболочка. Подавляющее большинство обитает в верхних слоях воды, входя в состав планктона, другие прикрепляются ко дну или подводным предметам. Меньшее число обитает на суше – на стволах деревьев, во влажной почве.

В процессе эволюции водоросли дали начало многим группам растений. Различают несколько отделов водорослей, в том числе синезеленые, зеленые, бурые и красные. Они отличаются по внешнему и внутреннему строению и по характеру окраски.

Размеры водорослей разнообразны. Например, хламидомонада, хлорелла имеют микроскопические размеры, а некоторые бурые водоросли достигают 50 м. Водоросли бывают *одноклеточными*, *многоклеточными* и *колониальными* (эукариоты), а также представлены прокариотическими клетками (синезеленые). Тело водорослей не расчленено на настоящие органы и ткани и называется *слоевищем* или *талломом*. С возникновением многоклеточности у водорослей наметился переход к специализации тканей и органов. У эукариотических клеток хлорофилл и другие пигменты находятся

в пластидах – хроматофорах, а у прокариотических – синезеленых водорослей – они не оформлены и расположены в цитоплазме. Клетки водорослей имеют одно или много ядер, исключение составляют синезеленые водоросли, у которых оформленного ядра нет.

Питание водорослей в основном автотрофное. Некоторые одноклеточные водоросли в определенных условиях довольно легко переключаются с автотрофного питания на гетеротрофное. Из запасных питательных веществ откладывается в основном крахмал, иногда – масло.

Водоросли размножаются половым, бесполым и вегетативным путем. Вегетативное размножение у одноклеточных водорослей происходит делением клеток надвое, у многоклеточных – частями слоевища, у колониальных – распадением колоний. У многих водорослей образуются специальные органы вегетативного размножения. Бесполое размножение осуществляется с помощью специальных клеток – спор и зооспор, образующихся в особых органах или внутри вегетативных клеток. Споры неподвижны, зооспоры имеют жгутики и подвижны. Те и другие одеты оболочкой и образуются в большом количестве. Зооспоры чаще всего не отличаются от вегетативных клеток, после непродолжительного движения они теряют жгутики и прорастают в новую водоросль.

В основе полового размножения лежит слияние двух половых клеток – гамет. Половое размножение бывает трех типов: изогамия (половые клетки одинакового размера и формы), гетерогамия (половые клетки отличаются размерами и подвижностью) и оогамия (женская половая клетка – яйцеклетка имеет крупные размеры и неподвижна, сперматозоид – маленький и подвижный). Мужские и женские гаметы могут развиваться на одной особи или на разных. После слияния гамет формируется зигота, из которой после прорастания образуется слоевище. У одного и того же вида водорослей в зависимости от времени года и внешних условий наблюдается смена бесполого и полового размножения. При этом соответственно происходит смена двух ядерных фаз – диплоидной и гаплоидной. Растение, образующее споры, называется *спорофитом*, а растение, производящее гаметы, – *гаметофитом*. У подавляющего большинства водорослей гаметофит и спорофит – самостоятельные растения. В ряде случаев на одном растении могут образовываться как споры, так и гаметы.

Водоросли играют важную роль в жизни водоемов. Они являются главными продуцентами органического вещества. В ходе фотосинтеза водоросли поглощают из воды двуокись

углерода, накапливают органические вещества и выделяют кислород, причем они поглощают CO_2 во много раз больше, чем наземные растения. Вместе с бактериями водоросли активно участвуют в процессах почвообразования. Водоросли служат кормом для рыб и водоплавающих птиц. Некоторые крупные водоросли идут на корм скоту и на удобрения. Их применяют также в производстве пластмасс, синтетических тканей, в фармацевтической промышленности. Из золы бурых водорослей получают иод. Огромная биомасса водорослей может служить неиссякаемым источником органического вещества, что пока еще сравнительно мало используется человеком.

Сильное размножение водорослей может наносить ущерб хозяйственной деятельности человека. Вместе с другими организмами они участвуют в обрастании морских судов, ухудшая их эксплуатационные качества. Некоторые виды водорослей вызывают так называемое «цветение воды». При сильном развитии этого процесса в 1 $мм^3$ воды находятся сотни тысяч и миллионы особей. Они причиняют большой вред водоочистительным сооружениям, засоряя фильтрующие системы, придавая воде неприятный вкус и запах.

Рассмотрим два отдела водорослей: бурые, имеющие большое хозяйственное значение, и зеленые, включающие наиболее сложно организованные растения в группе водорослей.

Отдел Бурые водоросли

К этому отделу относятся многоклеточные высокоорганизованные растения различных размеров. Характерной чертой бурых водорослей является их окраска – от светло-золотистой до темно-бурой или черной. Эти организмы обитают во всех морях, особенно холодных, обычно на глубине 6 – 15 м. Некоторые глубоководные виды встречаются на глубине 180 – 200 м. Тело бурых водорослей расчленено на части, сходные с вегетативными органами высших растений, – ризоиды, ствол и листовые пластинки. Ризоиды служат для прикрепления к грунту или подводным скалам. В талломе имеются воздушные пузырьки, удерживающие пластинки и стволы в вертикальном положении. Оболочка клеток состоит из внутреннего целлюлозного и наружного пектинового слоев. Целлюлоза бурых водорослей по химическому составу отличается от целлюлозы высших растений. В талломе бурых водорослей наблюдается специализация клеток, комплексы которых образуют проводящие, паренхиматозные и механические «ткани».

Размножение вегетативное, бесполое и половое. У большинства водорослей происходит чередование поколений:

полового – гаметофита и бесполого – спорофита. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, которые образуются на растении-спорофите. Из зооспор развивается половое поколение – гаметофит, на котором формируются гаметы. У бурых водорослей существуют три типа полового размножения: изогамия, гетерогамия и оогамия.

Бурые водоросли – один из основных источников органического вещества в прибрежной зоне, особенно в морях умеренных и приполярных поясов, где их биомасса может достигать десятков килограммов на каждый квадратный метр.

Отдел Зеленые водоросли

Зеленые водоросли обитают как в пресных, так и в морских водах. Пресноводные многоклеточные зеленые водоросли образуют тину и густые заросли в прудах и озерах. Зеленые водоросли представлены одноклеточными формами (хлорелла, хламидомонада), многоклеточными, тело которых имеет вид нитей или плоских листовидных образований (улотрикс, ульвовые, харовые водоросли), и колониальными (вольвокс). Большинство одноклеточных и колониальных водорослей способны передвигаться с помощью жгутиков. Некоторые одноклеточные неподвижны, например хлорелла. В клетках зеленых водорослей находятся хроматофоры, содержащие ряд пигментов. Размножение происходит половым, бесполым и вегетативным путем. Так, хламидомонада летом размножается простым делением. Она теряет жгутики, затем ее ядро и цитоплазма делятся дважды. Образуются четыре клетки, находящиеся под общей оболочкой, которая затем разрывается и во внешнюю среду выходят четыре клетки, снабженные жгутиками, – зооспоры. Через некоторое время зооспоры теряют жгутики, перестают двигаться и прорастают в новую водоросль. При неблагоприятных условиях наступает половое размножение. Оно начинается с деления хламидомонады и образования мелких подвижных клеток со жгутиками – гамет. Эти клетки сливаются (изогамия) и покрываются толстой плотной оболочкой. В таком виде организм зимует. Весной из этих клеток образуется несколько молодых хламидомонад.

Размножение многоклеточных водорослей, например улотрикса, происходит также двумя путями. При бесполом размножении в некоторых клетках образуются подвижные клетки с четырьмя жгутиками – зооспоры. Они прикрепляются к субстрату, после чего благодаря митотическому делению образуется многоклеточная нитчатая водоросль. При половом размножении формируются гаметы, похожие на зооспоры, но более мелкие и имеющие два, а не четыре жгутика. В воде

они попарно сливаются, образуя одну клетку, которая после периода покоя развивается во взрослую водоросль.

Отдел Грибы

В отличие от водорослей у грибов нет хлорофилла, поэтому они питаются готовыми органическими веществами – гетеротрофно. Запасным питательным продуктом является гликоген, а не крахмал, характерный для большинства растений. Оболочки клеток чаще всего содержат хитин и лишь изредка целлюлозу. Целлюлозные клеточные оболочки свойственны примитивным формам грибов и служат указанием на общность происхождения грибов и других групп растений.

Грибы приспособились к различным условиям обитания. Большая часть их заселила почву. Близка к ним группа грибов, разрушающих лесную подстилку: опавшую листву, хвою. Есть грибы, которые могут захватывать и питаться мелкими круглыми червями. К специализированным формам относятся грибы, обитающие на местах скопления помета животных, навоза и разрушающие древесину.

Размеры грибов колеблются в широких пределах. Тело многих грибов микроскопически мало, а у грибов из группы трутовиков достигает десятков сантиметров и массы 10 кг.

Грибы разнообразны по внешнему виду, местам обитания и физиологическим свойствам. Большинство имеет вегетативное тело, состоящее из разветвленных нитей – *гиф*, образующих *грибницу*, или *мицелий*. Грибница сильно разветвлена, через нее всасывается вода и растворенные в ней питательные вещества. Типичный мицелий низших грибов не имеет поперечных перегородок и содержит огромное количество клеточных ядер. У высших грибов мицелий разделен перегородками на клетки, содержащие 1–2 или несколько ядер. В грибной клетке отсутствуют пластиды, остальные органеллы в основном сходны с органеллами высших растений. Рост и образование новых клеток происходит посредством деления верхушечных клеток мицелия. Мицелий имеет различную продолжительность жизни – от нескольких дней до многих лет (у шляпочных). Долговечностью мицелия объясняется нахождение грибов из года в год на одном и том же месте.

По способу питания грибы подразделяют на сапрофиты и паразиты. Сапрофиты питаются мертвыми органическими веществами, паразиты – живыми тканями. Симбиоз гриба с корнями высших растений полезен для обоих партнеров. Гриб получает от растения растворимые углеводы и, в свою очередь, доставляет корням растения минеральные соли. Между грибом и растением возможен также обмен витаминами и рос-

товыми веществами. Среди грибов есть паразиты растений и животных. Так, гриб трутовик вначале поселяется на живом дереве, а после его смерти продолжает питаться за счет отмерших тканей. Споры гриба-трутовика, попадая в растения через раневую поверхность, прорастают и образуют грибницу, которая разрушает древесину. Срок жизни дерева резко сокращается. Спустя несколько лет после заражения трутовиком на коре появляются многолетние плодовые тела, в которых образуются споры. Остановить рост грибницы очень трудно и зараженные деревья в конце концов погибают.

У грибов наблюдается вегетативное, бесполое и половое размножение. Вегетативное размножение осуществляется участками мицелия или почкованием. Почкование заключается в том, что на клетках мицелия образуются выросты. Такие почки отделяются от материнской или сохраняют с ней связь. Эта форма размножения свойственна дрожжевым грибам. Бесполое размножение осуществляется спорами и зооспорами. Неподвижные споры распространяются воздушным путем или животными, а в некоторых случаях – почвенной водой. Воздушные течения распространяют их на сотни километров. Половое размножение разнообразно и состоит в слиянии половых клеток – мужских и женских гамет, в результате чего образуется зигота.

Широкое и повсеместное распространение грибов в значительной степени объясняется большим количеством производимых спор и легкостью их распространения. Шампиньон за 6 дней спороношения образует 16 млрд. спор.

Широко известны шляпочные грибы – белые, подберезовики, мухоморы и т. д. Их плодовое тело представлено ножкой и шляпкой. Оно состоит из плотно прилегающих друг к другу нитей грибницы. Шляпки грибов окрашены. Различают трубчатые шляпочные грибы, у которых нижний слой шляпки состоит из многочисленных трубочек (белый гриб, подберезовик и т. д.) и пластинчатые, с нижним слоем из пластинок (сыроежки, лисички). В трубочках или пластинках образуются миллионы спор.

К плесневым грибам относится *мукор*, называемый белой плесенью, и *пеницилл*. В отличие от грибницы пенициллa нити грибницы мукора не разделены на отдельные клетки.

Велика роль грибов в круговороте веществ в природе. Грибы разлагают и минерализуют остатки растений и животных, участвуют в образовании в почве органического вещества, повышают ее плодородие. Они разрушают лесную подстилку – опавшие листья, хвою, древесные остатки в лесу и на порубках. Грибы синтезируют разнообразные ферменты,

а также ряд физиологически активных веществ. Из них получают ферменты и витамины, а также антибиотики. Ферменты используют для осветления фруктовых соков, для спиртового брожения. Грибы необходимы при производстве бумаги, вина, пива, кваса, в хлебопечении. Первым антибиотиком, получившим применение в медицинской практике, был пенициллин – продукт жизнедеятельности одного из грибов – пенициллов. Некоторые грибы паразитируют на насекомых. Из них созданы препараты для уничтожения вредных насекомых.

Многие грибы-паразиты наносят огромный вред сельскому хозяйству. Различные виды головни поражают овес, ячмень, просо, кукурузу, пшеницу и т. п. Споры головни в земле образуют грибницу, которая проникает в проростки зерновых культур, далее попадает в колос и разрушает его, превращая в черную пыль. Известны грибы-возбудители кожных (стригущий лишай, парша и т. д.) и других заболеваний.

Отдел Лишайники

Лишайники – это симбиотические организмы, тело которых состоит из автотрофного и гетеротрофного компонентов – зеленых или синезеленых водорослей и гриба. Для каждой систематической группы лишайников характерна постоянная, сложившаяся в процессе эволюции форма сожительства определенного гриба с определенной водорослью.

Лишайники встречаются почти во всех наземных экологических системах. Они играют большую роль в тундровых, лесотундровых и лесных биоценозах. Некоторые из них живут в воде. Тело лишайников, как и водорослей, называется слоевищем или талломом (рис. 41). В зависимости от внешнего вида слоевища различают *накипные, листоватые* и *кустистые* лишайники.

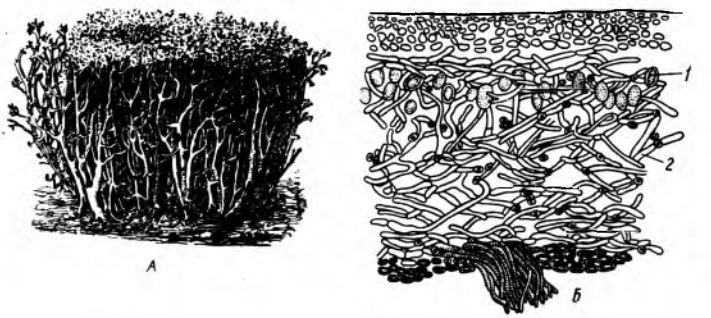


Рис. 41. Лишайники. *А* – ягель («олений мох»); *Б* – разрез слоевища:
1 – водоросли, *2* – грибы

Накипные лишайники имеют вид корочки. Они растут на поверхности почвы, горных пород, на коре деревьев и кустарников.

У листоватых лишайников слоевище расслоено на множество мелких лопастей. На нижней поверхности этих лишайников имеются особые органы, с помощью которых они прикрепляются к поверхности, – ризины. В отличие от накипных у листоватых видов в слоевище имеется четкая дифференциация слоев.

У кустистых лишайников слоевище наиболее высоко организовано. Оно имеет вид прямостоячего или повисающего кустика, реже неразветвленных прямостоячих выростов. Вертикальный рост слоевища позволяет им лучше использовать свет для фотосинтеза.

По внутреннему строению более примитивным считается слоевище с беспорядочно переплетенными гифами гриба, среди которых разбросаны отдельные клетки водорослей. У большинства лишайников слоевище имеет верхний и нижний *корковые слои* из плотного сплетения грибных нитей, между которыми находятся рыхлый слой грибных нитей с водорослями и *сердцевина*, также состоящая из рыхлого слоя грибных нитей и воздушных полостей. Корковый слой грибов защищает водоросли от чрезмерного освещения. В слое водорослей осуществляются фотосинтез и накопление органических веществ. Этот слой находится непосредственно под верхним корковым слоем. Основная функция сердцевинного слоя – проведение воздуха к клеткам водорослей, содержащим хлорофилл.

Симбиотические взаимоотношения гриба и водорослей проявляются в том, что нити гриба в теле лишайника как бы осуществляют функцию корней, а клетки водорослей – листьев зеленых растений. Водоросль через гриб обеспечивается водой и растворенными в ней минеральными солями. Гриб получает от водоросли органические вещества. Лишайнику как целому организму присущи новые биологические качества, не свойственные его компонентам вне симбиоза. Это выражается в том, что лишайники обитают там, где не могут жить ни водоросли, ни грибы в отдельности. Физиология гриба и водоросли в слоевище лишайника также во многом отличается от физиологии свободноживущих грибов и водорослей.

Лишайники способны переносить длительное высушивание. Устойчивость к высушиванию и низкой температуре позволяет им переносить периоды резкого изменения условий существования и возвращаться к жизнедеятельности даже при низкой

температуре, незначительном содержании CO_2, при которых другие растения погибают.

Скорость роста лишайников невелика и зависит от температуры, количества осадков, влажности воздуха и т. д. Самые медленно растущие лишайники – накипные (прирост меньше 1 мм в год), а у некоторых быстро растущих годовой прирост составляет 1 – 3 см. Продолжительность жизни лишайников достигает 50 – 100 и даже 4000 лет.

Лишайники размножаются либо спорами, которые образует гриб, либо вегетативно – отламыванием кусочков слоевища или благодаря специальным вегетативным образованиям. Они состоят из одной или нескольких клеток водоросли, окруженных гифами гриба. При разрывании коркового слоя они разносятся ветром и, попав в благоприятные условия, начинают разрастаться и сразу развиваются в новое слоевище лишайника.

Гифы лишайников выделяют кислоты, растворяющие такие твердые породы, как гранит, и проникают в мелкие трещинки, щели. Они превращают гранит в рыхлую массу и подготавливают субстрат для заселения более требовательными к минеральному питанию растениями.

Высшие растения

К высшим растениям относятся растения следующих отделов: мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные, покрытосеменные (цветковые).

В процессе эволюционного развития высшие растения завоевали наземную среду обитания, утратив непосредственную связь с водной средой. Однако часть из них вторично перешла к условиям существования в воде. В связи с выходом на сушу у высших растений появилось четкое расчленение тела на стебель, лист и корень, перестроился фотосинтезирующий аппарат листа, увеличилась листовая поверхность, повысилась интенсивность использования энергии солнечного света. Увеличение листовой поверхности сопровождалось совершенствованием корневой системы, характера ветвления стебля, развитием проводящих систем. Появление листьев, стебля и корня, увеличение размеров растений повлекло за собой образование разнообразных тканей: проводящей, механической, покровной и т. д.

Одна из особенностей высших растений заключается в том, что в жизненном цикле их развития происходит смена двух поколений, или фаз, – гаметофита и спорофита. Гаметофит – половое поколение, на нем формируются половые органы. Слившиеся гаметы образуют зиготу. Она дает начало споро-

фиту, на котором развиваются органы бесполого размножения – *спорангии*. В спорангии находятся споры, из которых вырастает половое поколение. Гаметофит всегда гаплоиден, спорофит диплоиден.

Для высших растений характерны многоклеточные органы полового и бесполого размножения. Органы полового размножения бывают двух типов: мужские, в которых образуются мужские гаметы, и женские, образующие женские гаметы. Гаметофит может быть обоеполым, т. е. на нем развиваются как мужские, так и женские гаметы. Но у большинства высших растений, в том числе у всех голосеменных и покрытосеменных, он однополый и образует только женские или мужские гаметы.

В процессе эволюции у высших растений нарастала дифференциация половых клеток. В яйцеклетках накапливались питательные вещества, они становились крупнее по размеру и приобрели неподвижность. Сперматозоиды же почти совершенно лишились питательных веществ. У низших растений они сохранили подвижность, у голосеменных и покрытосеменных сперматозоиды утратили жгутики, но это компенсировалось образованием пыльцевой трубки. Количество мужских гамет увеличилось, а женских уменьшилось.

На спорофите формируются спорангии, в которых развиваются споры. Они могут быть двух типов: *микроспоры* дают начало мужскому гаметофиту, *мегаспоры* – женскому гаметофиту.

Чем ниже уровень развития высших растений, тем в большей степени их половой процесс зависит от наличия воды. Она необходима для жизненных циклов плаунов, хвощей, папоротников и мхов, а также для передвижения сперматозоидов при оплодотворении. Существование гаметофита у этих растений связано со значительной влажностью.

С момента выхода на сушу эволюция жизненного цикла шла в двух направлениях. Так, у мохообразных увеличилась самостоятельность гаметофита. Взрослое растение является гаплоидным гаметофитом, а на его верхушке, например у кукушкина льна, находится коробочка со спорами – спорофит. Спорофит – лишь орган гаметофита, он получает от него питательные вещества и обеспечивает образование спор.

Второе эволюционное направление сопровождалось совершенствованием спорофита. Оно представлено остальными высшими растениями (папоротниками, голосеменными, покрытосеменными и др.). В наземных условиях он оказался значительно более жизнеспособным, чем гаметофит. Спорофит высших растений, представленный растениями папоротника,

сосны, ели, дуба, осины, березы и т. д., всегда диплоидный, имеет крупные размеры, обладает сложным внешним и внутренним строением. Гаметофит у папоротникообразных представлен заростком, на котором развиваются женские и мужские органы размножения. Заросток существует самостоятельно очень недолго. У голосеменных и покрытосеменных гаметофиты утратили хлорофилл и стали развиваться за счет питательных веществ, накопленных спорофитом. Одновременно гаметофиты резко уменьшились в размерах.

Наибольшего упрощения и редукции гаметофиты достигли у покрытосеменных. Мужской гаметофит у покрытосеменных растений представлен пыльцевым зерном, а женский – зародышевым мешком.

Отдел Моховидные

Среди высших растений моховидные образуют обособленную и тупиковую ветвь развития. Они произошли от псилофитов и существовали уже в каменноугольном периоде палеозойской эры.

Моховидные – в основном многолетние растения. Они широко распространены во влажных местообитаниях умеренной зоны северного и южного полушарий, в тундре, высокогорных лесах тропиков. Моховидные устойчивы к длительному пересыханию и, подобно лишайникам, способны оживать при наступлении благоприятных условий.

Растения, относящиеся к этому отделу, обычно низкорослы, часто имеют микроскопические размеры. Настоящих корней нет, тело представлено небольшим травянистым стебельком с просто устроенными листьями или плоским слоевищем, прилегающим к почве. К грунту моховидные прикрепляются одноклеточными или многоклеточными ризоидами. Они выполняют функцию корней, но в отличие от них состоят из одинаковых клеток и не лишены проводящей ткани. Стебель у одних видов состоит из одинаковых клеток, у других – из разных клеток. В последнем случае клетки образуют ткани – механическую и проводящие, обеспечивающие проведение воды и минеральных солей.

Характерная особенность моховидных, отличающая их от всех других высших растений, – преобладание гаплоидного гаметофита над диплоидным спорофитом. Гаметофит принимает на себя функции фотосинтеза, водоснабжения и минерального питания. Он развивается из одноклеточной споры и бывает как однополым, так и обоеполым. Органы полового размножения образуют половые клетки: подвижные сперматозоиды, яйцеклетки. Оплодотворение возможно только в

присутствии капельно-жидкой воды – после дождя или после выпадения сильной росы. Из зиготы развивается спорофит, в котором путем мейоза формируются гаплоидные споры. Спорофит состоит из коробочки (спорангия), находящейся на гаметофите. Как самостоятельный организм спорофит не развивается.

Отдел моховидных включает три класса, из которых наиболее распространен класс листостебельных, или настоящих, мхов.

Рис. 42. Мхи. *А* – кукушкин лен; *Б* – сфагнум

К этому классу относятся зеленые мхи (кукушкин лен) и белые мхи (сфагнум).

Кукушкин лен (рис. 42) растет в хвойных лесах, на лугах и болотах. Гаметофит представляет собой олиственный стебель, достигающий в высоту 20 см и более. Подземная часть стебля образует корневище, от которого отходят многоклеточные выросты – ризоиды, выполняющие функцию корней. В клетках листовых пластинок находятся хлоропласты.

Гаметофиты кукушкина льна раздельнополы. На верхушке мужских и женских растений развиваются органы полового размножения. После оплодотворения на женских растениях из зиготы образуется спорофит – коробочка, сидящая на длинной ножке. Коробочка имеет крышечку, которая к моменту созревания спор отваливается. Споры высыпаются наружу и развеиваются ветром. В благоприятных условиях через несколько дней или недель споры прорастают и дают начало гаметофиту.

Кроме размножения спорами зеленым мхам свойственно и вегетативное размножение – частями тела или специальными почками.

Белые, или сфагновые, мхи широко распространены на болотах в северной лесной зоне Европы и Северной Америки. Стебель разветвленный, без ризоидов, густо покрыт листочками. Клетки, покрывающие стебель снаружи, а также клетки листьев внутри пустые, мертвые, заполнены воздухом, что придает растениям беловатый цвет. Эти пустые клетки во время дождя способны поглощать большое количество воды – 25–30 частей воды на одну часть сухого мха. Стебли сфагнума растут верхушкой, а нижние части отмирают, формируя залежи торфа. Процесс торфообразования происходит благодаря отсутствию кислорода, созданию сфагновыми мхами кислой среды, что препятствует развитию гнилостных бактерий. Поэтому разложение отмерших тканей мхов происходит очень медленно.

Торф используется в народном хозяйстве как топливо, удобрение, подстилка для скота. В виде спрессованных плит торф служит и стройматериалом. Болота и леса, в которых произрастают мхи, служат накопителями влаги и влияют таким образом на водный режим соседних территорий.

Отдел Плауновидные

Плауновидные – сравнительно немногочисленные травянистые растения. Их стелющиеся стебли могут достигать больших размеров.

Плауновидные произошли от псилофитов и были широко

распространены в палеозойской эре, начиная с силурийского периода. В период расцвета они достигали большого разнообразия форм, некоторые из них были высотой до 30 м с диаметром стебля у основания более 1 м (лепидодендроны). Крона формировалась в результате последовательных дихотомических ветвлений стебля. В пермском периоде большинство форм вымерло. В настоящее время плауновидные занимают различные местообитания. Чаще всего они встречаются в хвойных и смешанных лесах. Корни придаточные, отходят от стелющегося по земле стебля. Листья мелкие, имеют различную форму (шиповидная, овальная, шиловидная и др.), располагаются поочередно, супротивно или мутовчато.

Бесполое размножение плаунов осуществляется с помощью спор. Спорангии собраны на прямостоячем побеге в виде колосков. С момента образования спорангия до высыпания зрелых спор проходит несколько месяцев или лет. При прорастании спор развиваются очень мелкие обоеполые гаметофиты.

Органы гаметофита, продуцирующие сперматозоиды, созревают раньше, чем органы, образующие яйцеклетки. Это снижает вероятность самооплодотворения.

Плауны растут очень медленно. На образование из споры гаметофита и развитие из него спорофита требуется более 20 лет.

Споры плаунов издавна применяют в медицине в качестве порошка для присыпки. Используют плауны и в ветеринарии.

Отдел Хвощевидные

Хвощевидные также произошли от псилофитов. Ископаемые древовидные формы вместе с папоротниками и плаунами формировали леса каменноугольного периода. В настоящее время отдел представлен небольшим числом видов – около 30. Они распространены преимущественно во влажных местах.

Хвощи – многолетние травянистые растения с хорошо развитым подземным стеблем – корневищем. От корневища отходят придаточные корни. Наземная часть стебля достигает в высоту 0,5–1,0 м. В состав оболочки клеток входит кремнезем, что придает жесткость побегам.

На стебле расположены мутовки листьев. Листья имеют стеблевое происхождение – это сильно измененные боковые веточки.

Весной на корневищах вырастают побеги, которые заканчиваются спороносными колосками. Здесь в спорангиях формируются споры – бесполое поколение. Созревшие споры

доминантами. Именно доминантные виды определяют название растительных сообществ: еловый лес со сплошным напочвенным покровом черники называется ельником-черничником, а ельник с зеленым мхом – ельником-зеленомошником. Бывает, что несколько или много видов принимают примерно одинаковое участие в формировании сообщества (луга, тропические леса), тогда трудно выделить доминантные виды.

Кроме относительно небольшого числа видов-доминантов в состав растительного сообщества обычно входит много малочисленных и редких видов, которые имеют большое значение для поддержания устойчивости сообщества. Чем разнообразнее видовой состав фитоценозов, тем больше вероятность того, что при изменении условий среды найдутся такие виды, которые смогут выполнять роль доминантов. Видовое богатство растительного сообщества предопределяет и разнообразие населяющего его животного мира.

В сообщества входят растения, представленные различными жизненными формами – деревьями, кустарниками, травами, каждая из которых различается по срокам жизни, способу и времени размножения. Каждый из видов сообщества нуждается в определенных условиях освещения, обеспечения водой, минеральными солями и т. д. Этим в значительной степени определяется видовое и экологическое своеобразие различных сообществ. Большинство растений может произрастать вне сообщества, однако есть виды, которые существуют только в определенных сообществах. К ним относятся бесхлорофильные растения – сапрофиты, распространенные в тенистых лесах. Вступая в симбиоз с грибами, эти растения в качестве источника питания используют лесную подстилку и корни деревьев.

Хорошо знакомыми примерами сообществ могут служить еловые и широколиственные леса. В состав еловых лесов входят деревья (ель), кустарники (крушина, жимолость), кустарнички (брусника, черника), травы (кислица и др.), мхи. Среди трав преобладают многолетние формы.

В состав типичного широколиственного леса входят деревья (дуб, клен, липа), кустарники (лещина), большое число видов трав. Одна группа трав начинает рост ранней весной. Они используют благоприятные условия освещения до распускания листьев на деревьях, успевая за короткий срок образовать цветки, дать плоды и накопить запасные питательные вещества. Другая группа трав растет и плодоносит летом.

Растения, составляющие сообщество, различаются по высоте их надземных частей. В связи с этим в наземных сообществах выделяют несколько ярусов – ярусы деревьев, кустарников, травянистых растений, напочвенного покрова – мхов и лишай-

ников. Число ярусов может быть различным. В темнохвойном лесу обычно один древесный ярус, в широколиственных лесах – два-три. Также могут быть один-два яруса кустарников и травянистых растений. Растительные сообщества на лугах и в степях лишены древесных и древесно-кустарниковых ярусов.

Корневые системы растений также образуют несколько хорошо различимых ярусов. В почве общая масса подземных частей растений убывает от поверхности к более глубоким слоям. Корневые системы растений, получающих влагу в виде дождя или в результате конденсации паров воды (роса), располагаются в поверхностных горизонтах почвы. У растений, использующих поверхностно расположенные грунтовые воды, корневая система более углубленная. Наконец, растения, потребляющие глубоко расположенные грунтовые воды, имеют наиболее длинные корни. В любом случае часть корней находится в поверхностном слое почвы, наиболее богатом минеральными веществами.

Кроме вертикальной ярусности фитоценозам свойственна и расчлененность в горизонтальном направлении. Она может быть обусловлена характером почв, биологическими особенностями растений, степенью влажности и т. п. Например, в смешанных хвойно-широколиственных лесах на участках, занятых елью, растут одни виды трав, а под широколиственными деревьями – другие. В зависимости от этого меняется и видовой состав насекомых, моллюсков, грызунов и других животных.

Растения сообществ, имеющие разный уровень организации, нуждающиеся в неодинаковых условиях для жизни и различных источниках питания, находятся в сложных взаимоотношениях между собой. Формы отношений между растениями очень разнообразны и включают симбиоз, паразитизм, конкуренцию и антибиоз.

Одной из форм взаимовыгодных симбиотических взаимоотношений является сожительство клубеньковых бактерий и бобовых растений. В клубеньках (разрастаниях тканей корня высших растений) бактерии фиксируют азот атмосферы, превращая его в аммиак и далее в аминокислоты – доступные растениям соединения. Растения в симбиозе с азотофиксирующими микроорганизмами могут произрастать на почвах, бедных азотом, и обогащать ими почву. Другая форма симбиотических взаимоотношений – сожительство гриба с корнями высших растений – микориза. На корнях растений мицелий гриба образует толстый слой, корневые волоски при этом не развиваются и поглощение воды и минеральных солей

осуществляется с помощью гриба. В других случаях мицелий гриба проникает внутрь корня, получая от растения углеводы и доставляя, в свою очередь, корням воду и минеральные соли. Сожительство высших растений с грибами широко распространено. Микориза обнаружена у березы, сосны, ели, осины, дуба, а также у орхидных, вересковых, брусничных и многих многолетних трав. Симбиоз с грибами приносит высшим растениям большую пользу. Деревья с микоризой растут гораздо интенсивнее, чем без нее.

Среди растений встречается и такая форма симбиотических взаимоотношений, когда пользу получает только один партнер, а другой от совместного сожительства не испытывает ни пользы, ни вреда. Примером могут служить эпифиты — растения, поселяющиеся на деревьях. Эпифитами могут быть представители различных групп растений — водоросли, лишайники, мхи, папоротники, цветковые. Древесные растения служат для них местом прикрепления, но не источником питательных веществ или минеральных солей. Питаются эпифиты за счет отмирающих тканей или выделений хозяина. В СССР эпифиты представлены главным образом лишайниками. На стволах деревьев поселяются также некоторые мхи. В тропических лесах распространены лианы, которые используют другие растения в качестве опоры. Большинство лиан светолюбивы, поэтому, чтобы расположить свои листья ближе к свету, поднимаются по стволам деревьев с помощью прицепок, придаточных корней, шипов.

Среди растений часто встречаются паразитические отношения. Присоски паразитов проникают в ткани хозяина, в межклеточные пространства и даже в клетки, извлекая оттуда готовые органические вещества. Особенно широко распространены паразитные бактерии и грибы. Они поселяются на вегетативных органах древесных и травянистых растений, вызывая у них заболевания. Например, мучнисторосяные, ржавчинные и головневые грибы поражают зерновые злаки и другие культурные растения, нанося большой ущерб сельскому хозяйству. Среди высших растений также есть паразиты. Цветковые паразиты особенно распространены в тропиках, но довольно часто встречаются и в умеренной зоне. К ним относятся повилика, заразиха, в южных районах на деревьях нередко поселяется омела.

Различают полных паразитов и полупаразитов. Полные паразиты лишены зеленых листьев и питаются исключительно за счет хозяина. Полупаразиты содержат хлорофилл и сами синтезируют углеводы, от растения-хозяина они получают только воду и минеральные вещества.

В одном и том же сообществе могут быть виды, пораженные паразитами и совсем не затронутые ими. В пределах одного вида часть особей тоже может быть свободна от паразитов. Угнетенные паразитами растения менее жизнеспособны. Вследствие этого конкурентоспособность растений в сообществах за свет, воду, минеральные соединения неодинакова. Различная конкурентоспособность особей в сообществах зависит не только от наличия паразитов или их отсутствия, но и от многих других факторов, прежде всего от генотипа. Так, культурные растения вследствие гомозиготности их по большинству генов не выдерживают конкуренции с дикорастущими видами, и при отсутствии борьбы с ними поля быстро зарастают сорняками. Поэтому ясно, какое большое значение для получения высоких урожаев имеет применение правильной агротехники, гербицидов и другие мероприятия, обеспечивающие нормальное развитие культурных растений.

В природных сообществах наличных ресурсов всегда не хватает для удовлетворения потребностей входящих в них растений. Поэтому в сообществах растения всегда угнетены по сравнению с особями, выросшими вне сообществ. Они медленнее растут и развиваются, достигая цветения и плодоношения в более поздние сроки, дают меньшее количество семян.

Помимо конкуренции, растения могут оказывать прямое угнетающее влияние на другие растения своими выделениями — жидкими или газообразными. Такая форма взаимоотношений называется антибиозом. Хорошо известны антибиотики — вещества, выделяемые грибами и подавляющие рост бактерий или вызывающие их гибель. В настоящее время в природных сообществах обнаружено около 2 тыс. антибиотиков, которые действуют на различные микроорганизмы. Способность синтезировать антибиотики — полезное для вида приспособление, дающее известное преимущество в борьбе за существование. Антибиотики нашли применение в медицине для лечения инфекционных заболеваний. Они широко используются также в сельском хозяйстве для лечения и предупреждения заболеваний у скота. Некоторые антибиотики обладают свойствами стимулировать рост молодняка. Антибиотики эффективны и в борьбе с заболеваниями растений, вызванными бактериями или грибами. Избирательность их действия на определенные виды болезнетворных микроорганизмов — ценное преимущество по сравнению с ядохимикатами, которые отравляют полезные виды животных, загрязняют водоемы и в конечном счете оказывают неблагоприятное влияние на человека. Антибиотики легко проникают в ткани растений через корни, поверхность стеблей и листьев, в семена,

сохраняясь в них длительное время. Важное свойство антибиотиков – отсутствие вредного влияния на ткани растений. Опрыскивание полей их растворами или обработка ими семян значительно снижают пораженность сельскохозяйственных культур паразитическими микроорганизмами и способствуют повышению урожайности.

Таким образом, в сообществах растения испытывают самые разнообразные влияния, как полезные для них, так и неблагоприятные. Но основным фактором, определяющим развитие растительных организмов, является внутривидовая и межвидовая конкуренция.

Природные растительные сообщества непрерывно изменяются. Изменение их структуры, состава преобладающих видов бывают периодическими (сезонными) и непериодическими. Совместное существование растений с различными сроками развития и размножения обеспечивает более полное использование среды, снижая интенсивность конкуренции между видами. Особенно заметны изменения в травяных сообществах и в сообществах травяных ярусов лесов. Со сменой сезонов года развиваются и отмирают побеги, отдельные органы или особи многолетних растений. В связи с этим не остается постоянной и масса надземных и подземных органов отдельных видов. Знание сроков развития и накопления массы в травяных сообществах имеет большое практическое значение. От этого зависит эффективность использования их как кормовых угодий.

Непериодические изменения в растительных сообществах связаны с неодинаковым количеством атмосферных осадков в разные годы, колебаниями численности животных в биоценозах, деятельностью человека и с закономерной сменой биоценозов. При достаточном увлажнении в сообществах увеличивается численность видов, требовательных к влаге, в засушливые годы возрастает роль видов, устойчивых к недостатку влаги. Если в течение достаточно длительного срока условия неблагоприятны для доминирующих видов, их место временно занимают другие виды. Как только причины, угнетающие рост видов-доминантов, исчезают, вновь восстанавливается исходное соотношение видов. Изменения в составе сообщества, вызванные погодными условиями, обеспечиваются всегда имеющимся в почве большим запасом семян, долго сохраняющих всхожесть и прорастающих при наступлении условий, благоприятных для данного вида.

Значительную роль в жизни растительных сообществ играют животные. Дикие копытные (лоси) уничтожают молодые деревца и кустарники и могут сильно изменять возрастную

структуру древесных растений. На формирование травостоев влияет выпас скота и вытаптывание им лугов. Круглые черви — паразиты растений — и личинки насекомых в период массового размножения угнетают развитие растений, приводя их к гибели или резкому снижению плодовитости. На условия произрастания влияет также деятельность землероев — дождевых червей, кротов, сусликов.

Любое природное сообщество со временем сменяется другим сообществом. Это происходит вследствие разных причин — изменения характера почвы, ее увлажненности, внедрения новых видов и возникновения новых отношений между членами сообщества. Примером смены сообществ в результате жизнедеятельности входящих в них организмов может служить процесс зарастания озер.

В воде любого озера обитает много микроскопических организмов (водорослей, простейших и др.). Отмирая, они падают на дно вместе с частицами почвы, смываемой в озеро со склонов. Этот процесс постепенно приводит к образованию на дне толстого слоя ила и уменьшению глубины озера. Солнечные лучи начинают проникать до дна, что создает условия для поселения мхов и многоклеточных водорослей. Органические остатки на дне теперь накапливаются еще быстрее, озеро становится мелководным. Появляются сосудистые растения с погруженными в воду побегами или плавающими на поверхности воды листьями (кувшинки, кубышки и др.). На следующей стадии зарастания озера поселяются камыш или тростник, которые дают огромную массу надземных побегов. По мере их отмирания образуется камышовый или тростниковый торф. При дальнейшем заполнении озера остатками отмерших растений появляются осоки, озеро превращается в болото.

Крупные изменения в биоценозах вызывает хозяйственная деятельность человека (вырубка леса, внесение удобрений на луга, осушение болот, орошение земель в засушливых районах). Все это нарушает сложившийся видовой состав сообществ. При изменении условий произрастания, если они постоянно поддерживаются человеком, формируются новые растительные сообщества. Человек активно использует для своих нужд природные сообщества. Дикие растения служат источником древесины, кормов для животных, веществ, используемых в медицине, пищевых продуктов и т. д. Вследствие интенсивного уничтожения или нарушения условий, необходимых для произрастания, многие растения, в том числе полезные, становятся редкими или исчезают. Охрана природного растительного покрова — важная задача нашего времени. Для ее решения в

СССР разработан комплекс мероприятий, направленных на сохранение лесов, уменьшение загрязнения воздуха и воды промышленными отходами, сокращение применения ядохимикатов в сельском хозяйстве, культивирование ценных в хозяйственном или медицинском отношении дикорастущих растений.

С развитием человечества все большую роль играло разведение культурных растений, возникли искусственные растительные сообщества – *агроценозы*. Насколько важное значение в биосфере приобрели агроценозы, видно из следующего сопоставления. Леса на земном шаре занимают 4 млрд. га, и площадь их непрерывно уменьшается. Посадки и посевы культурных растений с целью получения зерна, овощей, фруктов, корма для скота, сырья для промышленности занимают 1,4 млрд. га, причем в хозяйственный оборот вовлекаются все новые земли. Постоянно ведется работа по выведению новых сортов культурных растений с ценными хозяйственными и пищевыми свойствами, совершенствуется агротехника. Все это позволяет полнее удовлетворять потребности человека.

ЗООЛОГИЯ

Зоология – это наука о животном мире Земли. Она изучает строение, поведение, размножение, развитие животных, их происхождение и эволюцию, значение в природе и в жизни человека.

Зоология делится на два больших раздела: зоологию беспозвоночных и зоологию позвоночных животных.

Беспозвоночные животные

Термин «беспозвоночные» введен Ж.-Б. Ламарком и объединяет всех животных, за исключением представителей типа хордовых.

ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (ПРОСТЕЙШИЕ)

К одноклеточным относятся животные, тело которых состоит из одной клетки, по своим функциям являющейся самостоятельным организмом. Общее число видов простейших превышает 30000. Форма их тела очень разнообразна и может быть постоянной (жгутиковые, инфузории) или непостоянной (амебы). Органоиды движения – ложноножки, жгутики или реснички. Дышат простейшие всей поверхностью тела. Питание автотрофное или гетеротрофное.

Основные компоненты тела простейших – цитоплазма и ядро. Цитоплазма ограничена наружной цитоплазматической

мембраной. Эта мембрана часто имеет дополнительные структуры, увеличивающие толщину и механическую прочность оболочки клетки. В цитоплазме находятся органоиды, свойственные всем клеткам: митохондрии, рибосомы, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи. Кроме того, в цитоплазме простейших могут присутствовать специальные органоиды: пищеварительные и сократительные вакуоли, опорные волоконца и др.

У простейших есть одно или несколько ядер. Ядра могут быть одинаковыми или различными по форме и функциям.

В процессе эволюции у некоторых групп простейших многократно увеличивалась плоидность ядер. Полиплоидизация – один из путей прогрессивной эволюции на клеточном уровне организации.

Основная форма деления ядра простейших – митоз. Наряду с бесполым размножением путем деления наблюдается половой процесс, заключающийся или в образовании зиготы с последующим бесполым размножением путем митоза, или в форме обмена генетическим материалом между двумя особями.

Важная биологическая особенность простейших – способность переносить неблагоприятные условия среды в виде цист. При образовании цисты органоиды движения исчезают и клетка покрывается плотной оболочкой. Животные переходят в состояние покоя и возвращаются к активной жизни при наступлении благоприятных условий. Среда обитания простейших чрезвычайно разнообразна. Многие ведут свободный образ жизни, живут в море и пресных водах. Существуют виды, живущие во влажной почве. Широкое распространение получил паразитизм. Многие виды паразитических простейших вызывают тяжелые заболевания человека, домашних и промысловых животных, а также растений.

Широкое распространение простейших свидетельствует о том, что эта группа животных находится в состоянии биологического прогресса. Процветание простейших обусловлено как приспособлениями к разнообразным условиям среды (идиоадаптациями), так и возникновением в эволюции ряда ароморфозов: увеличением числа органоидов движения (реснички у инфузорий), усложнением ядерного аппарата (увеличение числа ядер и их полиплоидизация у саркодовых и инфузорий, появление ядер с различными функциями у инфузорий).

К подцарству одноклеточных в настоящее время относят 5 типов, из которых будут рассмотрены только два: саркожгутиконосцы и инфузории.

ТИП САРКОЖГУТИКОНОСЦЫ

К этому типу относятся свободноживущие или паразитические простейшие, органоидами движения которых служат непостоянные выросты цитоплазмы — ложноножки или жгутики. Тип саркожгутиконосцев включает классы саркодовых (корненожек) и жгутиковых.

Класс Саркодовые, или Корненожки

Большинство представителей саркодовых — обитатели морей. Наряду с морскими видами имеются пресноводные виды, живущие в почве, и небольшое число паразитов.

Саркодовые характеризуются непостоянной формой тела, органоидами движения служат выросты тела — ложноножки. Питание гетеротрофное, дыхание осуществляется всей поверхностью тела, размножение бесполое, путем митоза. Существует также половой процесс.

Амеба. Типичный представитель саркодовых — амеба обыкновенная, обитающая в пресных водах. Размер ее достигает 0,5 мм (рис. 44). Форма тела непостоянна. Движение происходит с помощью ложноножек, тело как бы перетекает из одной части в другую. Ложноножки служат и для захвата пищи. Амеба питается бактериями, одноклеточными водорослями, мелкими простейшими и т. п. Амеба обтекает пищевые частицы со всех сторон, и они оказываются внутри ее цитоплазмы. Возникает пищеварительная вакуоль, в которую из цитоплазмы поступают пищеварительные ферменты, и где происходит внутриклеточное пищеварение. Жидкие продукты переваривания поступают в цитоплазму. Вакуоль с непереваренными остатками пищи подходит к поверхности тела, и они выбрасываются наружу. Способ заглатывания оформленных частичек пищи с помощью ложноножек называется *фагоцитозом*. Растворенные вещества из окружающей среды поглощаются путем *пиноцитоза*. В теле амебы имеется также сократительная, или пульсирующая, вакуоль. Функция сократительной вакуоли — регуляция осмотического давления внутри тела простейшего. Концентрация растворенных веществ в теле амебы выше, чем в окружающей среде.

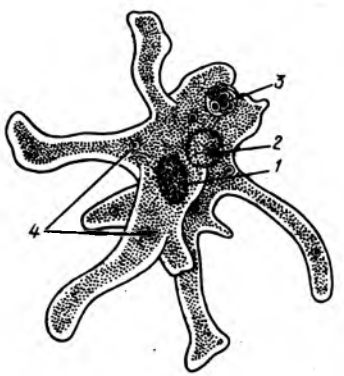


Рис. 44. Амеба:

1 — ядро, *2* — сократительная вакуоль, *3* — заглатываемые пищевые частицы, *4* — пищеварительные вакуоли

Благодаря разности осмотического давления внутри и вне тела амебы вода непрерывно поступает в цитоплазму через наружную мембрану. Избыток воды выводится наружу с помощью сократительной вакуоли. Вместе с водой в окружающую среду поступают и продукты обмена веществ. У амебы одно ядро. Размножение бесполое, осуществляется путем митоза с последующим делением тела амебы надвое.

Некоторые виды амеб, паразитируя в кишечнике человека и животных, могут быть причиной заболеваний. Например, дизентерийная амеба вызывает изъязвление слизистой оболочки кишечника. В неблагоприятных условиях амебы образуют цисты.

Класс Жгутиковые

Органоидами движения служат жгутики. Чаще всего их один или два, реже больше. Жгутики расположены на передней части тела. Типичный представитель класса – эвглена зеленая (рис. 45). Тело большинства жгутиковых покрыто довольно плотной эластичной оболочкой, образующейся за счет уплотнения наружного слоя цитоплазмы. Среди жгутиковых встречаются организмы, способные к фотосинтезу.

Часть животных питается продуктами распада сложных органических веществ. Такой тип питания называется гетеротрофным. Эвглена зеленая сочетает автотрофное (путем фотосинтеза) и гетеротрофное питание.

Бесполое размножение, характерное для большинства жгутиковых, происходит обычно путем деления надвое. Встречаются паразитические формы жгутиковых.

ТИП ИНФУЗОРИИ

Тип инфузории объединяет наиболее высокоорганизованных простейших. Они обитают как в пресных водах, так и в морях. Среди инфузорий много паразитических форм. Характерная особенность их строения – наличие ресничек, которые представляют собой органоиды движения. Колебания ресничек напоминают гребные движения, при комнатной температуре они совершают до 30 взмахов в секунду. Движение ресничек согласовано благодаря сети сократительных волоконец, расположенных в цитоплазме. Возбуждение, проходящее по волоконцам, синхронизирует сокращения.

У всех инфузорий не менее двух ядер. У инфузории туфельки их два (рис. 46). Одно из них более крупное, другое меньших размеров. Маленькое ядро содержит диплоидный набор хромосом и играет основную роль в половом

процессе. Большое ядро полиплоидно и регулирует все жизненные процессы, кроме полового.

Форма тела инфузории туфельки постоянна вследствие того, что она покрыта тонкой гибкой эластичной и прочной оболочкой.

Пищеварительные органоиды начинаются с клеточного рта. Попаданию пищи в ротовое отверстие способствует колебание ресничек, которое вызывает движение окружающей воды. Клеточный рот переходит в клеточную глотку. У внутреннего угла глотки образуется пузырек, в который попадают скапливающиеся на дне глотки пищевые частицы. Таким образом образуется пищеварительная вакуоль. При достаточном количестве пищи пищеварительная вакуоль образуется примерно каждую минуту. Непереваренные остатки пищи выделяются через специальное отверстие — порошицу. Функция выделения осуществляется сократительными вакуолями.

Рис. 45. Эвглена зеленая:
1 — жгутик, *2* — ядро, *3* — хлоропласты

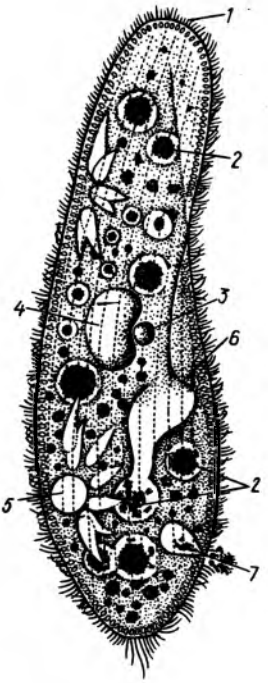


Рис. 46. Инфузория туфелька:
1 — реснички, *2* — пищеварительные вакуоли, *3* — малое ядро, *4* — большое ядро, *5* — сократительная вакуоль, *6* — ротовое отверстие, *7* — порошица

Размножение у инфузорий бесполое и половое. Бесполое размножение осуществляется 1 – 2 раза в сутки путем поперечного деления их тела надвое, которое начинается с деления ядер.

Половой процесс у инфузорий заключается в обмене генетическим материалом между двумя особями. Половой процесс повышает наследственную (комбинативную) изменчивость и соответственно увеличивает приспособительные возможности организма к внешней среде.

В эволюции простейшие появились раньше других типов животных и дали начало более сложным формам организации. Среди представителей подцарства одноклеточных наиболее древними считаются саркодовые и жгутиковые, которые произошли от примитивной, не сохранившейся до наших дней группы эукариотных гетеротрофных организмов. От жгутиковых берут начало инфузории. В процессе эволюции от жгутиконосцев к инфузориям увеличилось число двигательных органоидов, подвергся сложному преобразованию ядерный аппарат.

От жгутиковых простейших произошли также (через стадию колониальных форм) все многоклеточные животные.

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Многоклеточные характеризуются тем, что тело их состоит из множества клеток. Клетки этих организмов дифференцированы как по форме, так и по функциям. Они утратили самостоятельность и являются лишь частями целостного организма. Характерная особенность многоклеточных – сложный индивидуальный цикл развития, в процессе которого из оплодотворенной яйцеклетки (при партеногенезе – из неоплодотворенной) образуется взрослый организм. Среди современных многоклеточных выделяют две большие группы животных: лучистые, или двухслойные, и двустороннесимметричные, или трехслойные. Для лучистых характерны несколько плоскостей симметрии и радиальное расположение органов вокруг главной оси тела. В процессе онтогенеза у них образуются лишь два отчетливо выраженных пласта клеток: эктодерма и энтодерма, тогда как третий зародышевой листок находится в зачаточном состоянии. К лучистым относится тип кишечнополостные. Двустороннесимметричные обладают одной плоскостью симметрии, по обе стороны которой попарно располагаются различные органы. Помимо эктодермы и энтодермы у двустороннесимметричных животных всегда есть третий зародышевый листок (мезо-

дерма), за счет которого развивается значительная часть внутренних органов.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

К типу кишечнополостных относятся низшие многоклеточные животные, характеризующиеся радиальной симметрией и двухслойным строением тела. Кишечнополостные ведут исключительно водный образ жизни, обитая в основном в морях. Среди них есть свободноплавающие, сидячие и прикрепленные ко дну формы. Тело цилиндрической формы (у гидры) или уплощено в направлении главной оси (медузы). Ротовое отверстие, окруженное щупальцами, ведет в слепо замкнутую пищеварительную полость. Непереваренные остатки пищи удаляются через ротовое отверстие. Наряду с полостным сохраняется внутриклеточное переваривание пищевых частиц энтодермой. Стенка тела образована двумя пластами клеток: эктодермой, выполняющей покровную и двигательную функции, и энтодермой, выполняющей пищеварительную функцию. Эктодерма и энтодерма разделены бесструктурной мезоглеей. Характерная черта кишечнополостных – наличие стрекательных клеток в эктодерме.

У кишечнополостных впервые появляется нервная система, состоящая из разбросанных нервных клеток, соединенных отростками. Нервная система такого строения называется диффузной. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Размножение половое и бесполое. Зрелые половые продукты выводятся в воду. Оплодотворение наружное. Многие кишечнополостные раздельнополы, но встречаются и гермафродиты.

Тип кишечнополостные включает классы: 1) гидроидные, 2) сцифоидные медузы, 3) коралловые полипы.

Класс Гидроидные

Типичный представитель класса – гидра (рис. 47). Гидра по образу жизни – хищник, питается мелкими животными, преимущественно рачками. Обитает в пресноводных водоемах. Гидра имеет удлиненное тело, которое может сжиматься и сильно вытягиваться. На переднем конце помещается рот, окруженный щупальцами. Противоположный конец – «подошва», которой гидра прикрепляется к стеблям и листьям растений.

Тело гидры состоит из двух слоев клеток – эктодермы и энтодермы. В эктодерме находятся нервные, стрекательные, эпителиально-мышечные и железистые клетки. Нервные клетки воспринимают раздражение, которое передается на сократи-

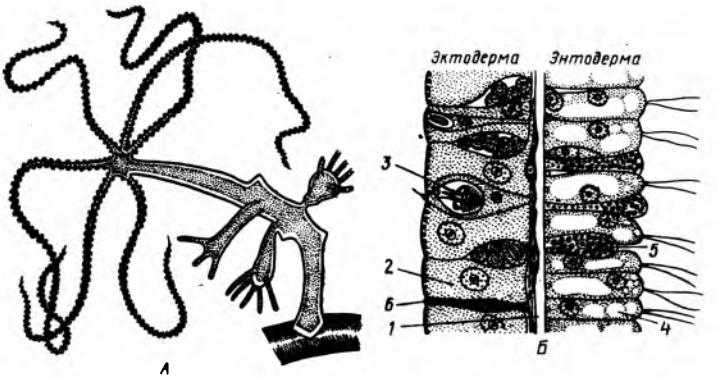


Рис. 47. Гидра. *А* – общий вид; *Б* – строение стенки тела гидры:

1 – мезоглея, *2* – эктодермальные эпителиально-мышечные клетки, *3* – стрекательные клетки, *4* – энтодермальные эпителиально-мышечные клетки, *5* – железистые клетки, *6* – нервные клетки

тельные волокна эпителиально-мышечных клеток. Совокупность разбросанных нервных клеток образует сетеобразное сплетение. Их больше около рта и на подошве. Нервная система примитивного диффузного типа. Стрекательные клетки могут быть разных типов, из них выбрасывается нить, внутри которой находится канал, наполненный жидкостью, обладающей ядовитыми свойствами (рис. 48). При попадании в тело жертвы эта жидкость убивает или парализует ее, а нить служит для удержания добычи. Стрекательные клетки используются только один раз. Железистые клетки концентрируются на подошве и щупальцах, помогая гидре прикрепиться к субстрату.

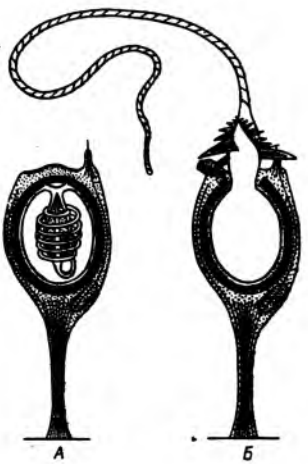


Рис. 48. Стрекательные клетки. *А* – в покоящемся состоянии; *Б* – с выброшенной стрекательной нитью

Основная функция энтодермы – переваривание пищи. В энтодерме также находятся железистые клетки, эпителиально-мышечные и нервные, но в меньшем количестве, чем в эктодерме.

Гидра размножается двумя способами – бесполым и половым. Бесполое размножение происходит путем почкования.

При почковании на теле гидры образуются вздутия – почки, представляющие собой выпячивание наружу эктодермы и энтодермы. Почка увеличивается, на конце ее образуются щупальца, ротовое отверстие. Вскоре молодая гидра отделяется от материнской особи. Половое размножение гидр обычно наступает осенью, при недостаточном питании и понижении температуры. Половые железы – гонады – образуются в виде бугорков в эктодерме.

Класс Сцифоидные медузы

Сцифоидные медузы обычно встречаются во всех морях. Тело их состоит из эктодермы, энтодермы и студенистой мезоглеи и содержит 98 % воды. По краям зонтика находится нервное кольцо, на щупальцах – большое количество стрекательных клеток. Более высокая организация сцифомедуз по сравнению с гидроидными заключается в более сложном строении пищеварительной полости (наличие желудка и системы

Рис. 49. Сцифоидные медузы. *А* – цианея; *Б* – аурелия: *1* – ротовая лопасть, *2* – каналы пищеварительной полости

разветвленных каналов), в лучшем развитии нервной системы (наличие нервного кольца по краю зонтика), появлении светочувствительных глазков и органов равновесия (рис. 49).

У большинства сцифоидных медуз при размножении наблюдается смена двух поколений – бесполого (полип) и полового (медузы). При бесполом размножении полипа образуются медузы, а при половом размножении медуз появляются личинки, из которых развиваются полипы. Существование сцифоидных медуз в форме полипа кратковременно.

Класс Коралловые полипы

Коралловые полипы представляют самую большую группу кишечнополостных. Они ведут исключительно прикрепленный образ жизни. Большинство из них колониальны. Кораллы представлены только полипоидными формами.

Коралловые полипы обладают всеми характерными признаками кишечнополостных. У них рот ведет в глотку, пищеварительная полость разделена на большое количество камер, чем достигается увеличение ее поверхности. Нервная система диффузного типа, нервных клеток больше у ротового отверстия. Коралловые полипы размножаются как бесполым, так и половым путем. Бесполое размножение происходит либо путем почкования, либо путем продольного деления полипа. Коралловые полипы или раздельнополы, или гермафродиты.

Характерная особенность коралловых полипов – наличие защитных образований – твердого скелета, состоящего из рогоподобного вещества. В эктодерме есть мышечные волокна, позволяющие полипу изменять форму тела.

Колонии из известковых скелетов коралловых полипов образуют рифы и даже океанические острова.

Предками современных кишечнополостных были примитивные многоклеточные, сходные по строению с фагоцителлой И. И. Мечникова (см. с. 111 – 112).

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ

Тип плоских червей включает три класса: ресничные (представитель – молочная планария), сосальщики (печеночный сосальщик) и класс ленточные черви (бычий цепень). Два последних класса представлены только паразитическими формами.

Плоские черви встречаются почти во всех средах обитания: морских и пресных водах, почве, многие перешли к паразитическому образу жизни.

Животные этого типа по своей организации стоят выше кишечнополостных. У плоских червей возникает третий зародышевый листок – мезодерма. Появление мезодермы и ее производных – мышечной системы, паренхимы – имело исключительно важное значение для прогрессивной эволюции много-

клеточных животных. Мускулатура позволяет активно передвигаться в поисках пищи, тело двустороннесимметричное, т. е. у него можно различить правую и левую, брюшную и спинную стороны. Наличие брюшной стороны дало возможность перемещаться по твердой поверхности. На переднем конце тела стали концентрироваться нервные клетки и органы чувств, что улучшило ориентацию животного в пространстве. Таким образом, появление мезодермы и двусторонней симметрии тела предопределило возможность выхода многоклеточных животных на сушу. Для плоских червей характерен кожно-мускульный мешок. Внутри него имеется рыхлая ткань – паренхима, в которой находятся внутренние органы. Паренхима выполняет опорную роль и служит местом отложения резервных веществ, в частности гликогена.

По сравнению с кишечнополостными существенно изменилось строение нервной системы. Нервная система плоских червей представлена нервными узлами в головной части и отходящими от них двумя нервными стволами. У них есть органы зрения, отсутствующие у паразитических видов, а также органы химического чувства.

Кишечник устроен примитивно: он состоит из передней кишки, часто называемой глоткой, и средней кишки, которая заканчивается слепо.

У плоских червей впервые появились органы выделения – протонефридии, которые регулируют осмотическое давление, выводят из тела избыток воды, а также растворимые продукты обмена. Протонефридии представляют собой клетки грушевидной формы, часто со звездчатыми отростками, разбросанными в паренхиме (рис. 50). Продукты обмена всасываются поверхностью клеток и поступают в их полость. В полости клеток находится пучок ресничек, колебательные движения которых заставляют жидкость перемещаться в выделительные канальцы – отростки клеток. Канальцы, отходящие от клеток, объединяются в более крупные протоки, которые одним или несколькими отверстиями открываются наружу.

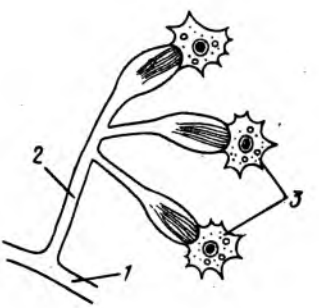


Рис. 50. Схема строения выделительной системы плоских червей:

1, 2 – выделительные каналы, *3* – звездчатые (мерцательные) клетки

Половая система плоских червей поразительно многообразна и сложна. В ее состав входят

не только половые железы, но и половые протоки и дополнительные части полового аппарата, обеспечивающие яйца питательным материалом и т. д. За редким исключением, все плоские черви – гермафродиты. Характерная особенность паразитических плоских червей (сосальщиков и ленточных) – сложный цикл развития.

Увеличение плодовитости и появление механизмов приспособления к паразитическому образу жизни у сосальщиков и ленточных червей привело к биологическому прогрессу этой группы животных.

Класс Ресничные черви

Типичный представитель – молочная планария. Планарии – хищники, питаются мелкими рачками, нападают даже на улиток и личинок некоторых насекомых.

Стенка тела червя состоит из кожно-мускульного мешка. Поверхность покрыта однослойным ресничным мерцательным эпителием. Под эпителием расположены три слоя мышечных волокон: кольцевой, косой и продольный. Перемещение происходит благодаря движению ресничек и сокращению мускулатуры. Хорошо развитым мышечным органом ресничных червей является глотка.

Полость тела отсутствует, пространство между внутренними органами заполнено паренхимой.

Нервная система у ресничных червей состоит из головного нервного узла и отходящих от него нервных стволов, из которых наибольшего развития достигают два боковых. Органы чувств представлены осязательными клетками, которыми богата вся кожа, одной или несколькими парами светочувствительных глазков, а у некоторых – органами равновесия – статоцистами. У планарий хорошо развиты органы химического чувства. Обнаружив добычу, планария направляется к ней, выдвигает глотку и сильными сосательными движениями рвет тело жертвы.

Пищеварительная система состоит из передней и средней кишки и начинается ртом, расположенным на брюшной стороне в середине или в задней части тела. Пища попадает в глотку, которая имеет вид трубки с мышечными стенками. Средняя кишка состоит из трех ветвей, заканчивающихся слепо. Непереваренные остатки выбрасываются через рот. Наряду с внеклеточным большую роль играет внутриклеточное переваривание. Выделительная система представлена протонефридиями. Подавляющее число ресничных гермафродиты.

Как и кишечнополостные, ресничные произошли от фагоцителлообразных предков.

Класс Сосальщики

Все сосальщики — паразиты. Некоторые обитают на покровах тела — эктопаразиты, другая группа паразитирует во внутренних органах — эндопаразиты. Большая часть их обитает в пищеварительном тракте животных, а также в печени и поджелудочной железе. Черви, живущие в пищеварительном тракте, имеют листовидную форму. Некоторые сосальщики приспособились к жизни в органах дыхания (в легких, трахее, легочных мешках птиц), выделения (почках, мочеточниках), в кровеносных сосудах. Черви, обитающие в кровеносных сосудах, имеют удлиненную округлую форму. Присоски особенно сильно развиты у тех видов, которые поселяются в кишечнике.

Тело сосальщика покрыто плотной оболочкой, которая выполняет защитные функции. Под поверхностной оболочкой располагаются слои кольцевых, косых и продольных мышц.

Нервная система состоит из парного мозгового узла и отходящих от него трех пар нервных стволов, связанных перемычками, из которых лучше развиты боковые стволы. Нервная система у сосальщиков по сравнению со свободноживущими ресничными упрощена. Органы зрения редуцированы.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, расположенным в центре ротовой присоски, которое ведет в мускулистую глотку, представляющую собой мощный сосущий аппарат. За глоткой следует пищевод и слепо заканчивающийся кишечник (рис. 51).

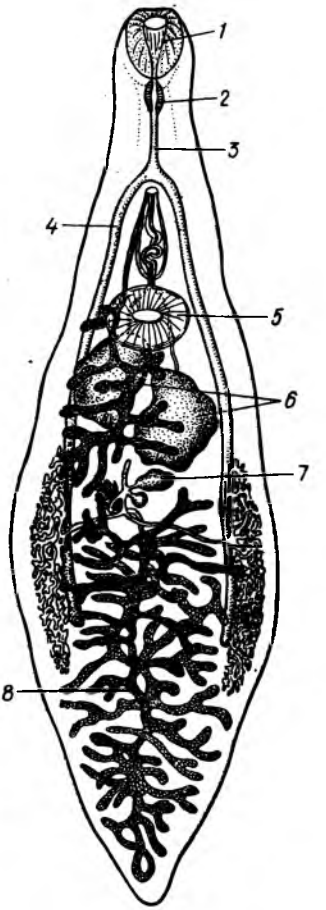


Рис. 51. Строение сосальщика:

1 — ротовая присоска, *2* — глотка, *3* — пищевод, *4* — ветви кишечника, *5* — брюшная присоска, *6* — семенники, *7* — яичник, *8* — матка

Дыхание анаэробное. Выделительная система представлена протонефридиями. Почти все сосальщики гермафродиты. Громадная плодовитость этих червей – важнейшее приспособление к паразитическому образу жизни. Они производят огромное количество яиц и способны размножаться также в личиночной стадии, при этом каждая личинка, развивающаяся из яйца, превращается во множество новых зародышей. Для многих паразитических червей характерен сложный цикл развития.

Печеночный сосальщик обитает в желчных протоках печени, желчном пузыре. Жизненный цикл его связан со сменой хозяев, окончательный хозяин – травоядные млекопитающие (крупный

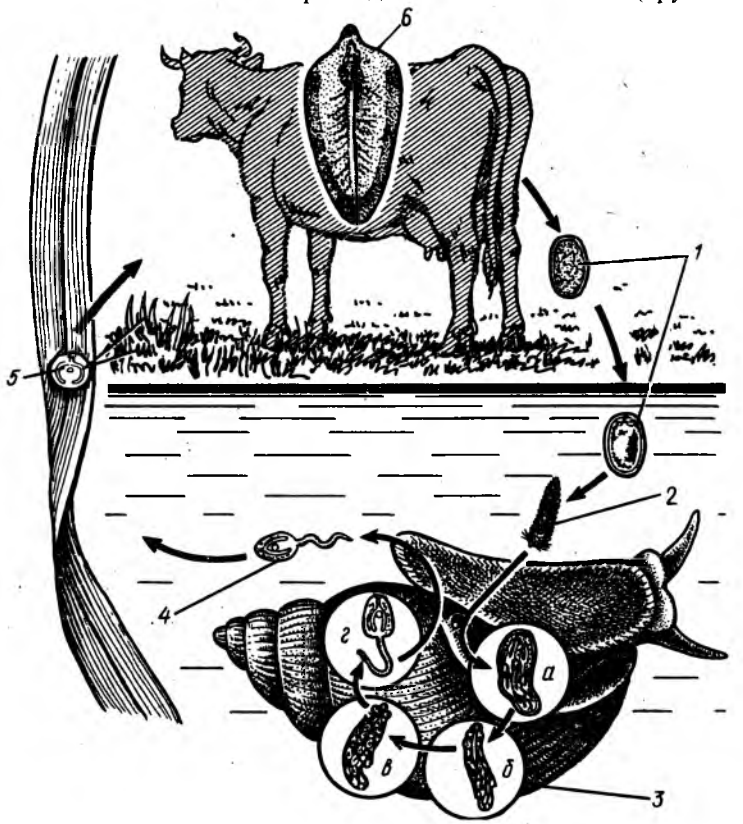


Рис. 52. Жизненный цикл печеночного сосальщика: *1* – яйцо, *2* – свободноплавающая личинка, *3* – развитие личинки в теле промежуточного хозяина – малого прудовика (*а*, *б*, *в*, *г*), *4* – новое поколение свободноплавающих личинок, *5* – инцистировавшаяся на траве личинка, *6* – половозрелая форма в печени животного

и мелкий рогатый скот, лошади, свиньи, кролики и др.). Реже печеночные сосальщики встречаются у человека. Промежуточным хозяином служит моллюск – малый прудовик (рис. 52).

Яйцо печеночного сосальщика начинает развиваться только попав в воду, где из него выходит личинка, которая снабжена ресничками. Затем личинка внедряется в одного из пресноводных моллюсков – малого прудовика. В теле моллюска паразит превращается в следующую личиночную стадию, затем он покидает моллюска и активно передвигается в воде. На этой стадии печеночный сосальщик прикрепляется к стеблям растений и покрывается толстой оболочкой. Образуется циста, долго сохраняющая жизнеспособность. Проглоченная животным циста попадает в кишечник, оболочка цисты растворяется и паразит проникает через кишечные вены в печень, где достигает половозрелого состояния.

Для взрослых сосальщиков характерны следующие приспособления к паразитическому образу жизни: появление оболочки, препятствующей действию пищеварительных ферментов; развитие присосок, шипиков, крючьев, которыми червь прикрепляется к стенке слизистой оболочки кишечника, большая плодовитость. Морфологическая дегенерация (упрощение организации) выражается в редукции органов чувств, органов зрения и упрощении строения нервной системы.

Сосальщики, по-видимому, произошли от ресничных червей, перешедших к паразитическому образу жизни.

Класс Ленточные черви

Это паразитические черви, обитающие в кишечнике и изредка в других частях тела.

Типичный представитель класса – бычий цепень (рис. 53). Тело его сплющено в спинно-брюшном направлении, на переднем конце находится головка, далее шейка и тело, состоящее из члеников. Расчленение на членики – одна из особенностей ленточных червей. Головка снабжена присосками или присасывающими щелями и крючьями для прикрепления. По мере роста тела червя новые членики отшнуровываются от шейки, вследствие чего образовавшиеся ранее членики отодвигаются назад. Таким образом, наиболее удаленные от шейки членики самые зрелые. В каждом членике имеется свой половой аппарат.

Тело червя покрыто кожно-мускульным мешком. На поверхности червя находится большое количество микроворсинок, по-видимому, участвующих в процессе всасывания пищи. Поверхностная оболочка выделяет также вещества, инактивирующие действие пищеварительных ферментов хозяина.

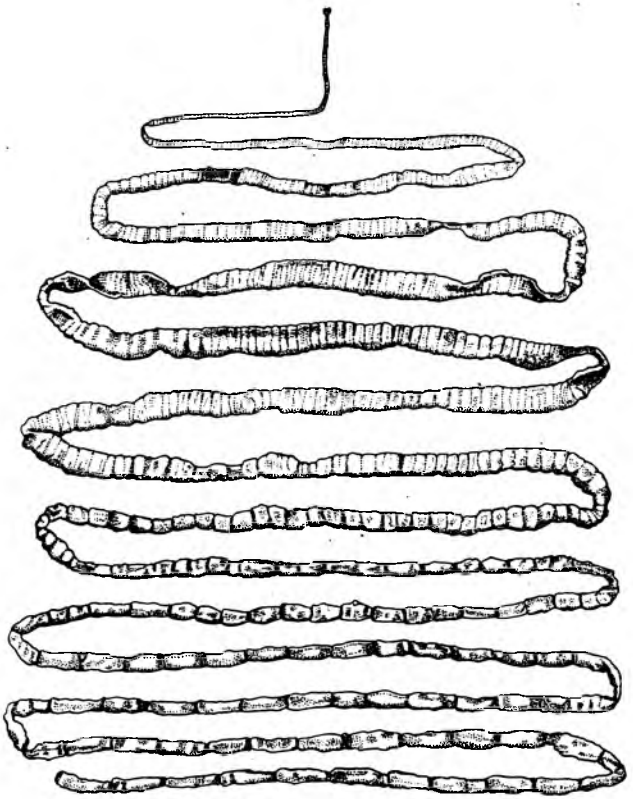


Рис. 53. Общий вид бычьего цепня

Нервная система состоит из головного нервного узла и двух боковых главных стволов, тянущихся вдоль всего тела. Имеются органы осязания. Органы зрения отсутствуют.

Органы выделения – протонефридии. Ленточные черви – почти все гермафродиты. Интенсивность размножения их очень велика. Окончательный хозяин – человек, промежуточный – крупный рогатый скот.

Развитие бычьего цепня происходит следующим образом. За сутки червь отделяет 5–7 члеников, в которых находится до 2 млн. яиц. Яйцо попадает с фекалиями человека в почву В случае попадания яйца вместе с травой в пищеварительный тракт крупного рогатого скота в кишечнике из яйца выходит личинка, вооруженная острыми крючками, которая пробуравливает стенку кишечника и с током крови проникает в мышцы. В мышцах личинка растет и превращается в финну – пузырек

с ввернутой внутрь головкой и шейкой. В организм человека финна попадает с плохо проваренным мясом, где и превращается в половозрелую форму.

По-видимому, все ленточные черви произошли от ресничных червей.

ТИП КРУГЛЫЕ, ИЛИ ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ, ЧЕРВИ

Центральная группа этого типа – класс круглых червей, один из самых многочисленных классов животного мира. Он включает около 500 000 видов. В состав класса входят виды, ведущие как свободный, так и паразитический образ жизни. Круглые черви заселяют моря, пресноводные водоемы, почву всех материков света. Они паразитируют и на растениях, и на животных, и на человеке. Тело круглых червей не сегментировано. Снаружи они покрыты оболочкой – кутикулой, которая выполняет защитную функцию, предохраняя тело червя от неблагоприятных воздействий. Мышцы состоят из одного слоя мышечных клеток, которые располагаются четырьмя отдельными тяжами, тянущимися вдоль всего тела.

Важнейшая особенность круглых червей – наличие первичной полости тела, образовавшейся путем распада паренхимы, занимавшей эту полость у предков. Первичная полость тела представляет собой замкнутое пространство между стенкой тела и стенками внутренних органов, заполненное жидкостью. Первичная полость тела соответствует бластоцелю зародыша и выполняет ряд важных функций: опорную (давление жидкости создает напряжение стенки тела и придает телу определенную форму), транспортную (благодаря циркуляции полостной жидкости всасываемые в кишечнике питательные вещества распределяются по всем органам) и защитную (полостная жидкость содержит ядовитые и раздражающие вещества).

Нервная система состоит из окологлоточного кольца, от которого отходят нервные стволы – спинной, брюшной и два боковых. Стволы соединены друг с другом перемычками. Органы чувств развиты очень слабо: имеются органы осязания и органы химического чувства – бугорки, расположенные преимущественно вокруг рта (у самцов, кроме того, бугорки есть на заднем конце тела).

Пищеварительная система представлена передней, средней и задней кишкой. У круглых червей отмечается большое разнообразие в анатомическом строении ротового аппарата. У ряда видов ротовой отдел снабжен режущими пластинками, крючьями, стилетами и т. д., которые разрушают целостность ткани (растительной или животной). Переваривание может про-

исходить как во внешней среде, в капле жидкости, содержащей ферменты, так и в кишечнике червя. Из ротовой полости пища попадает в пищевод и кишечник, который заканчивается анальным отверстием. Таким образом, впервые в эволюции пища проходит от ротового до анального отверстия. Это послужило существенной предпосылкой для развития последовательной обработки пищи ферментами, что может рассматриваться как крупный ароморфоз.

Выделительная система представлена видоизмененными протонефридиями. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

Круглые черви – преимущественно раздельнополые животные, гермафродиты встречаются среди них редко. Мужской половой аппарат имеет трубчатое строение и состоит из семенника, за которым следует семяпровод, переходящий в семяизвергательный канал, открывающийся в заднюю кишку. Женский половой аппарат начинается правым и левым яичниками, далее идут правый и левый яйцеводы, правая и левая матки (рис. 54). Обе матки соединяются в общее влагалище, открывающееся наружу на брюшной стороне.

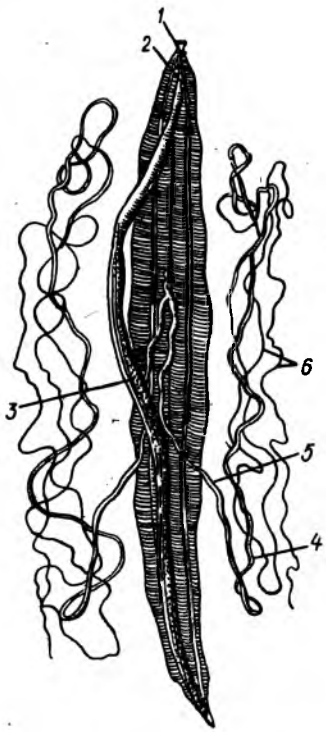


Рис. 54. Вскрытая самка аскариды:
1 – губы, *2* – глотка, *3* – кишка, *4* – яйцевод, *5* – матка, *6* – яичник

Аскарида человеческая паразитирует в кишечнике человека. Тело червя достигает 40 см. Самцы меньше самок. Чтобы удержаться в кишечнике, черви постоянно движутся против тока пищевых масс, питаясь полупереваренной пищей хозяина. Оплодотворенное яйцо начинает развиваться в матке червя, но окончательное формирование паразита происходит только в организме человека. Яйца аскариды, которых она производит огромное количество, покрыты тремя оболочками, предохраняющими их даже от действия сильнейших ядов. Попадая с фекалиями в окружающую среду, яйца при доступе кислорода и достаточно высокой температуре развиваются,

и под оболочкой яйца образуется личинка. С загрязненной водой, овощами, фруктами яйца оказываются в кишечнике человека, где из них выходят личинки, которые внедряются в стенки кишечника и проникают в кровь. С током крови они попадают в правое предсердие, правый желудочек и по легочным артериям — в легкие. В легких личинки пробуравливают стенки капилляров и альвеол, проникая в просвет альвеол. Далее они проходят в бронхи, трахею, ротовую полость и вторично заглатываются. В кишечнике образуется взрослая аскарида. Продолжительность жизни червя не превышает года. Аскариды отравляют организм токсическими продуктами обмена, а также воздействуют механически: при большом количестве могут вызвать непроходимость кишечника.

Класс круглых червей отличают многие признаки биологического прогресса: они характеризуются повсеместным распространением, у них появился ряд ароморфозов — первичная полость тела, задняя кишка. Указанные особенности, а также прогрессивное развитие нервной системы (выражающееся в большей ее централизации), четкая половая дифференциация привели к расцвету этой группы животных.

Круглые черви произошли от ресничных червей.

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ

В состав типа входят классы многощетинковых червей, малощетинковых червей и пиявок. К представителям первого класса относятся пескожил, нереида, к малощетинковым — дождевой червь, к пиявкам — медицинская пиявка. Многощетинковые — в основном морские животные, малощетинковые в подавляющем большинстве живут в почве и на дне пресноводных водоемов, где часто зарываются в илистый грунт. Большинство пиявок — обитатели пресноводных водоемов.

Тело кольчатых червей подразделяется на голову, туловище и анальную лопасть. Название «кольчатые» черви получили вследствие членения тела на повторяющиеся сегменты, причем наружная сегментация совпадает с расположением поперечных перегородок внутри тела. Параподии, узлы нервной системы, органы выделения, в некоторых случаях половые железы, иногда выросты кишечника повторяются в каждом сегменте. Такое строение больше характерно для многощетинковых.

Тело кольчатых червей покрыто оболочкой — кутикулой, которая выделяется эпителием. Под ней находятся мышцы, состоящие из двух слоев: кольцевого и продольного. Когда сокращаются волокна продольных мышц, тело укорачивается, а при сокращении кольцевого слоя — уменьшается в диаметре. Строение дождевого червя представлено на рис. 55.

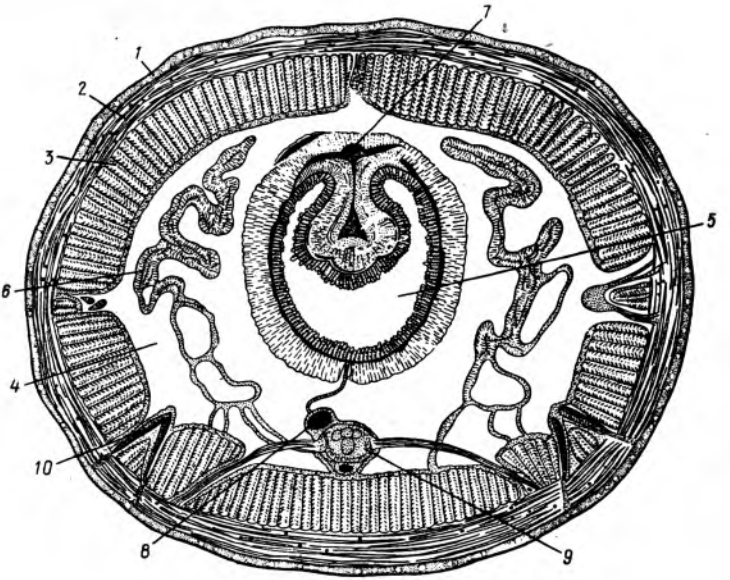


Рис. 55. Схема поперечного разреза дождевого червя:

1 – кожа, *2* – слой кольцевой мускулатуры, *3* – слой продольной мускулатуры, *4* – полость тела, *5* – полость кишки, *6* – орган выделения – метанефридий, *7* – спинной сосуд, *8* – брюшной сосуд, *9* – брюшная нервная цепочка, *10* – щетинка

У большинства многощетинковых по бокам каждого сегмента находятся органы движения – параподии. Параподии – подвижные выросты тела, состоящие из спинной и брюшной ветви (рис. 56). Они представляют собой примитивные конечности, которые эволюционировали и преобразовались в сложно устроенные конечности членистоногих. У дождевого червя параподиев нет, имеются только щетинки, увеличивающие трение при движении в почве.

Рис. 56. Параподия – орган движения нереиды:

1 – спинная ветвь параподии, *2* – брюшная ветвь параподии

Строение нервной системы у кольчатых червей сложнее, чем у круглых. Вокруг глотки расположено нервное кольцо, состоящее из надглоточного и подглоточного узлов. На брюшной стороне находятся два нервных ствола, имеющих в каждом сегменте утолщение – нервные узлы, которые сое-

диняются между собой перемычками. Головной мозг малощетинковых червей развит хуже, чем у многощетинковых, органы чувств также развиты значительно слабее, что объясняется их жизнью в почве и грунте водоемов.

Голова кольчатых червей снабжена органами чувств. У многих хорошо развиты глаза. Имеются органы обоняния, химического чувства, органы равновесия. У многощетинковых имеется взаимная сигнализация, осуществляющаяся путем выделения специфических веществ. Эти вещества привлекают особей противоположного пола. Для многих многощетинковых характерны органы свечения.

Характерная особенность кольчатых червей – наличие вторичной полости тела. Она отличается от первичной полости тем, что стенки ее выстланы особым эпителием, отделяющим полостную жидкость от всех окружающих тканей и органов. У некоторых кольчатых червей, например дождевого червя, полостная жидкость может поступать из одного сегмента в другой. Жидкость, наполняющая полость, находится в постоянном движении, благодаря чему могут переноситься питательные вещества, кислород, двуокись углерода, выделения желез внутренней секреции. Полостная жидкость не сжимается и может служить хорошим «гидравлическим» скелетом. В полость тела поступают продукты обмена веществ и половые клетки.

Впервые в эволюции у кольчатых червей появляется кровеносная система. Она замкнутая и состоит из брюшного и спинного сосудов, на переднем и заднем концах тела соединяющихся между собой. В каждом сегменте передний кольцевой сосуд соединяет спинной и брюшной сосуды. Кровь движется по сосудам благодаря ритмическим сокращениям спинного и передних кольцевых сосудов. По брюшному сосуду кровь движется спереди назад, а по спинному – в обратном направлении. Часто у кольчатых червей кровь красная, по составу сходная с кровью позвоночных, или имеет зеленый цвет в зависимости от типа дыхательных пигментов. Благодаря наличию дыхательных пигментов в кровеносной системе земляные черви заселили почвы с самым различным содержанием кислорода.

Кровь некоторых многощетинковых червей не содержит дыхательных пигментов, но их отсутствие компенсируется хорошей циркуляцией полостной жидкости. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела. У некоторых видов появились органы дыхания – жабры, представляющие собой выросты стенки тела на спинной ветви параподий.

Пищеварительная система кольчатых червей также более сложно устроена, чем у круглых червей. Многие кольчатые черви – хищники, обитающие в морских и пресных водоемах.

Их глотка снабжена хватательными придатками, острыми шипами или челюстями. Захваченная пища поступает в переднюю кишку, к которой относятся глотка и пищевод. В состав передней кишки входят также зоб и мышечный желудок. Из желудка пищевые массы попадают в среднюю кишку. У ряда видов кишечник имеет вид прямой трубки, у других он изогнут петлями. Средняя кишка переходит в заднюю, заканчивающуюся анальным отверстием.

Выделительная система представлена метанефридиями. Они начинаются в полости тела воронкой. От воронки идет проток, который прободает перегородку между сегментами червя, входит в соседний сегмент и открывается наружу выделительной порой в боковой стенке тела. В каждом сегменте червя пара метанефридиев – правый и левый. Как воронки, так и проток снабжены ресничками, вызывающими движение полостной жидкости.

Среди кольчатых червей есть раздельнополые и гермафродиты. Так, дождевые черви гермафродиты, но оплодотворение у них перекрестное. При копуляции две особи соединяются пояском, образованным секретом желез, и сперма одной вводится в семяприемник другой особи, после чего они расходятся.

У некоторых видов многощетинковых появились своеобразные приспособления к размножению в воде. Так как выделение половых клеток в воду ведет к тому, что встреча сперматозоидов и яйцеклеток предопределена случайностью, то возникновение приспособлений, увеличивающих вероятность встречи между яйцом и сперматозоидом, повышает жизнеспособность вида. У водных червей наиболее простое приспособление заключается в одновременном выбросе гамет. Так, при наступлении половой зрелости популяции стоит одной особи выделить в воду свои половые продукты, как соседние особи другого пола тотчас выпускают свои и таким образом процент оплодотворения, естественно, резко увеличивается. Одновременный выброс гамет у разных особей свойствен водным многощетинковым червям. Для некоторых многощетинковых характерно массовое всплывание к поверхности моря в определенные периоды сезона.

У большинства малощетинковых хорошо развита способность к регенерации, причем у форм, размножающихся бесполым путем, она выражена более резко.

ТИП МОЛЛЮСКИ

Моллюски, или мягкотелые, – главным образом водные, реже наземные животные. Тело их не сегментировано, состоит из головы, туловища и ноги. Органом движения служит нога –

мускулистый вырост брюшной стенки тела. Основание туловища у моллюсков окружено большой кожной складкой — мантией. Между мантией и телом находится мантийная полость, в которой лежат жабры, некоторые органы чувств и куда открываются отверстие задней кишки, протоки почек и половых желез. На спинной стороне, как правило, расположена выделяемая мантией защитная раковина — цельная, реже двустворчатая или состоящая из нескольких пластинок. Наружный слой раковины образован органическим рогоподобным веществом, внутренний — тончайшими пластинками извести. Неравномерное отражение света от этих пластинок придает внутренней поверхности раковины перламутровый блеск. У некоторых групп моллюсков раковина погружена под кожу (слизни) или исчезает совсем (паразитические формы). Нервная система состоит из окологлоточного кольца и отходящих от него двух пар нервных узлов, соединенных друг с другом. Моллюски имеют органы химического чувства и равновесия. У многих представителей есть глаза.

Органы дыхания у большинства видов представлены жабрами, у наземных представителей и у форм, вторично перешедших к водному образу жизни, — легким. Моллюски сохранили остатки вторичной полости тела в виде полости околосердечной сумки и полости, окружающей половые железы. Кровеносная система характеризуется наличием сердца, состоящего из желудочка и одного или двух предсердий. Она не замкнута и часть своего пути кровь проходит по полостям между внутренними органами. Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. В глотке обычно имеется орган для измельчения пищи — терка с расположенными на ней роговыми зубчиками. В среднюю кишку открываются протоки пищеварительной железы — печени.

Органы выделения представлены почками. Моллюски преимущественно раздельнополые животные. У гермафродитных форм оплодотворение перекрестное.

Моллюски произошли от кольчатых червей.

Тип моллюсков включает классы брюхоногих, двустворчатых, головоногих и др.

Класс Брюхоногие

Брюхоногие, или улитки, обитают в морях, часть их приспособилась к жизни на суше или в пресных водах. Голова хорошо развита, на ней расположены 1—2 пары шупалец и одна пара глаз. Тело продолговатое, на спинной стороне выпуклое.

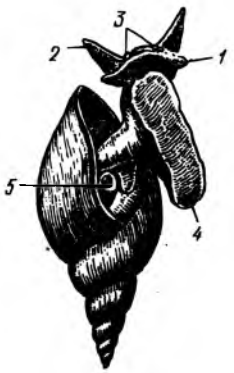


Рис. 57. Прудовик: *1* – ротовые лопасти, *2* – щупальца, *3* – глаза, *4* – нога, *5* – дыхательное отверстие

У большинства представителей имеется раковина. Характерная черта всех брюхоногих – асимметричность строения. Нога имеет широкую подошву, при помощи сокращений мускулатуры ноги животное медленно и плавно ползет по поверхности.

Один из представителей класса – большой прудовик, встречающийся в пресноводных водоемах. Он покрыт спирально закрученной раковиной (рис. 57). Нервная система большого прудовика представлена нервными узлами, сконцентрированными в окологлоточное кольцо. Органами осязания служат чувствительные клетки, рассеянные в коже, и щупальца, у основания которых находятся глаза. По бокам тела располагаются органы равновесия – пузырьки, внутри которых имеются мелкие известковые тельца и клетки с чувствительными волосками, воспринимающими раздражение при изменении положения известковых телец в пузырьке.

Дыхание у прудовика легочное. Воздух через легочное отверстие поступает в особый карман мантии – легкое, стенки которого пронизаны кровеносными сосудами. Здесь происходит газообмен.

Сердце состоит из предсердия и желудочка. Кровеносная система незамкнутая, кровь из сердца поступает в кровеносные сосуды, а затем изливается в пространство между органами. Отсюда кровь возвращается к органам дыхания и, окислившись, попадает в сердце. Кровь чаще всего бесцветна. Иногда в ней содержится вещество, близкое к гемоглобину. Пищеварительная система состоит из ротовой полости, глотки, содержащей мускулистый язык (терку), пищевода, желудка и кишечника. В глотку открываются протоки слюнных желез, в желудок впадают протоки печени. Выделительная система представлена почкой.

Прудовики, как и другие легочные моллюски, гермафродиты. Половая железа вырабатывает и яйцеклетки, и сперматозоиды. Оплодотворение перекрестное. Развитие прямое, из яйцевой оболочки выходит почти полностью сформированная особь.

Среди морских брюхоногих моллюсков встречаются паразитические формы. Они поселяются главным образом на коже и в полости тела иглокожих. Паразитизм вызвал у этих моллюсков упрощение строения вплоть до утраты раковины, мантии, ноги, кровеносной и пищеварительной систем.

Брюхоногие моллюски имеют хозяйственное значение. В ряде европейских стран употребляют в пищу виноградную улитку, которую специально разводят для этой цели. Некоторые наземные представители подкласса легочных моллюсков (слизни) наносят вред сельскохозяйственным культурам – посевам озимых, картофелю, свекле, табаку, огородным растениям. Ряд видов брюхоногих моллюсков служит промежуточными хозяевами для сосальщиков (например, малый прудовик).

Класс Двустворчатые

Наибольшее количество видов этого класса обитает в морях и океанах, меньшая часть – в пресноводных водоемах. На суше двустворчатые моллюски не встречаются. Размеры их очень разнообразны. Так, тридакна, распространенная в Индийском и Тихом океанах, может достигать массы 200 кг при длине раковины до 1,4 м. Типичный представитель класса – беззубка (рис. 58). Тело моллюска двустороннесимметричное, покрыто раковиной, состоящей из двух створок, соединенных между собой эластичной связкой и замыкательными мышцами. Благодаря сокращению мышц створки захлопываются. Когда мышцы расслаблены, створки остаются полуоткрытыми вследствие натяжения связки. Раковина моллюска образуется в результате секреции клеток мантии. Голова редуцирована, и тело состоит из туловища и ноги. Нога сильно сплющена с боков и

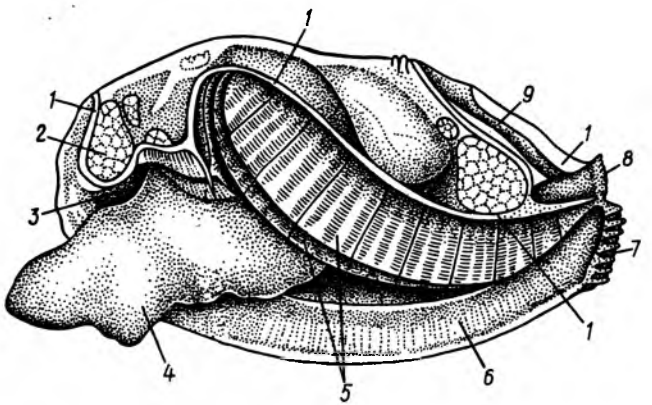


Рис. 58. Схема строения беззубки (раковина и мантия удалены):

1 – линия, по которой обрезана мантия, *2* – мускул-замыкатель, *3* – рот, *4* – нога, *5* – жабры, *6* – правая часть мантии, *7* – вводной сифон, *8* – выводной сифон, *9* – задняя кишка

служит не только для ползания, но и для рытья песка или ила. Скорость передвижения беззубки — 20—30 см/ч.

Нервная система состоит из трех пар нервных узлов, которые связаны между собой нервными волокнами. Органы чувств у двустворчатых моллюсков развиты довольно слабо. Шупальца и глаза на переднем конце тела отсутствуют. Иногда глаза расположены по краю мантии или по краям сифонов. Имеются органы равновесия, осязания и химического чувства. Кровеносная система состоит из сердца, расположенного на спинной стороне тела, и отходящих от него сосудов, кровь из которых изливается в щели между внутренними органами. Дыхание осуществляется с помощью жабр, находящихся в мантийной полости. Питается малоподвижная беззубка пассивно. Мантия ее, срастаясь на заднем конце тела, образует два сифона: нижний, жаберный, и верхний, клоакальный. Через жаберный сифон вода поступает в мантийную полость и омывает жабры, чем обеспечивается дыхание. С водой приносятся различные простейшие, мелкие рачки, одноклеточные водоросли, остатки отмерших растений. Отфильтрованные пищевые частицы через ротовое отверстие попадают в пищевод, затем в желудок и кишечник, где подвергаются действию ферментов. У беззубки хорошо развита печень, протоки которой впадают в желудок.

Органы выделения представлены почкой.

Беззубки раздельнополы. Яйца откладываются в жабры. После оплодотворения из них развиваются личинки, которые выталкиваются моллюском через выводной сифон. Личинки прикрепляются к жабрам или плавникам рыб, где растут, питаясь за счет хозяина. Через несколько недель сформировавшийся молодой моллюск покидает тело хозяина и падает на дно. Таким образом, развитие беззубки связано с временным паразитизмом.

Двустворчатые моллюски имеют значение как источник перламутра и жемчуга. Устрицы издавна употребляют в пищу. К съедобным моллюскам относятся также дальневосточный гребешок и мидия. Помимо промысла этих моллюсков проводится работа по их разведению. Вредный представитель класса двустворчатых моллюсков — корабельный червь длиной до 10 см. Он разрушает деревянные днища судов, сваи пристаней и т. п.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Тип членистоногих богаче представителями, чем все остальные типы животных: он включает более 1,5 млн. видов. Благодаря ряду крупных ароморфозов, разнообразным эколого-

физиологическим приспособлениям представители типа смогли занять одну из высших ступеней в эволюционном развитии беспозвоночных, заселить воду, почву, воздушную среду.

Тело членистоногих сегментировано. Сегменты (членики) разных участков тела неодинаковы по строению. Группы сходных сегментов выделяются в отделы, их чаще всего три: голова, грудь, брюшко. Сегменты и отделы тела могут сливаться друг с другом. Снаружи членистоногие покрыты хитиновой оболочкой, образующей наружный скелет.

Конечности членистые, имеют две ветви – спинную и брюшную, подвижно соединяются с туловищем при помощи суставов. Конечности могут выполнять самые разнообразные функции – захвата и измельчения пищи, движения, дыхания. Мускулатура представлена отдельными пучками поперечнополосатых мышц. Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. Имеются пищеварительные железы. Кровеносная система незамкнутая, на спинной стороне располагается сердце. Органы дыхания – жабры (преобразованные конечности или выросты стенки конечностей), легкие или трахеи. Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Часто наблюдается слияние нервных узлов и вследствие этого уменьшение их числа по сравнению с числом сегментов тела. Выделительная система представлена видоизмененными метанефридиями или мальпигиевыми сосудами.

Членистоногие, как правило, раздельнополы и размножаются только половым путем.

Членистоногие произошли от древних многощетинковых кольчатых червей и унаследовали от предков много сходных черт строения: сегментацию тела, двухветвистые конечности, соответствующие параподиям кольчатых червей, кровеносную систему, остатки вторичной полости тела. Возникновение типа членистоногих было обусловлено развитием ряда ароморфозов: наружного скелета, служащего местом прикрепления мышц, поперечнополосатой мускулатуры, дифференцированной на отдельные пучки, сложных конечностей, сердца, концентрации нервных элементов. Усложнение нервной системы привело к развитию у высших членистоногих сложных форм поведения.

Класс Ракообразные

К классу ракообразных относятся речные раки, омары, лангусты, крабы, креветки и множество других видов. Подавляющее большинство ракообразных – обитатели морей, озер, рек. Небольшое число видов, например мокрицы, приспособились к жизни на суше. Морские формы распространены до глубины

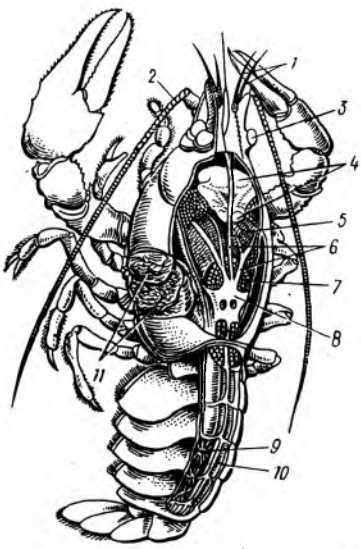


Рис. 59. Вскрытая самка речного рака:

1 – короткие усики, *2* – длинные усики, *3* – глаз, *4* – желудок, *5* – пищеварительная железа, *6* – артерии, *7* – яичник, *8* – сердце, *9* – брюшная нервная цепочка, *10* – задняя кишка, *11* – жабры

5 000 м. Размеры ракообразных колеблются от 1–2 мм до 3 м. Тело ракообразных покрыто хитиновым панцирем и состоит из головы, груди и брюшка; часто наблюдается слияние головы и груди, например у речного рака. Хитиновый панцирь ракообразных хорошо защищает животных, он пропитан известью, что придает бóльшую твердость скелету (рис. 59).

Конечности головы представлены пятью парами головных придатков. Первая и вторая пары конечностей выполняют осязательную функцию, третья пара представляет собой верхние челюсти, четвертая и пятая пары – нижние челюсти. Число грудных конечностей варьирует. У речного рака первые три пары грудных конечностей превращены в ногочелюсти. Основная их функция заключается в удержании пищи и перемещении ее ко рту. Вторая и третья пары грудных конечностей несут также жабры, а их движение вызывает ток воды через жаберную полость. Пятая – восьмая пары конечностей – ходильные ноги. Брюшные ноги у рака являются совокупительным аппаратом. Таким образом, конечности ракообразных выполняют функции передвижения, дыхания, захвата и размножения (рис. 60).

Ракообразные линяют, причем молодые особи чаще, чем взрослые. Линька регулируется специальной железой, расположенной в головном отделе, и клетками, находящимися в глазных стебельках.

Нервная система состоит из парного надглоточного ганглия (головного мозга), подглоточного ганглия и брюшной нервной цепочки с парным узлом в каждом сегменте.

Органы чувств представлены усиками, которые служат органами обоняния, осязания и химического чувства. Орган зрения – фасеточные глаза, сидящие на подвижных стебельках. У ракообразных есть орган равновесия.

Дыхание осуществляется с помощью жабр. Движение воды

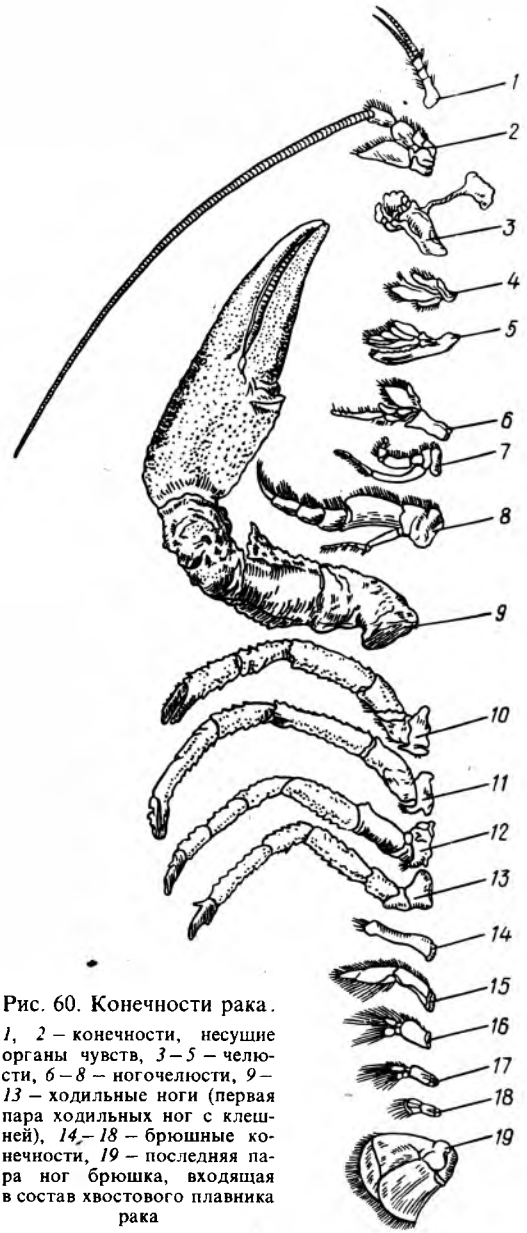


Рис. 60. Конечности рака.

1, *2* – конечности, несущие органы чувств, *3–5* – челюсти, *6–8* – ногочелюсти, *9–13* – ходильные ноги (первая пара ходильных ног с клешней), *14–18* – брюшные конечности, *19* – последняя пара ног брюшка, входящая в состав хвостового плавника рака

в жаберных полостях обусловлено быстрыми колебательными движениями нижней челюсти и первой парой ногочелюстей. У ракообразных, перешедших к наземному существованию, имеются особые приспособления, обеспечивающие дыхание атмосферным воздухом. У сухопутных крабов – это измененные жаберные полости, у мокриц – конечности, пронизанные системой воздухоносных трубочек. У многих мелких ракообразных органы дыхания отсутствуют – дыхание совершается всей поверхностью тела.

Кровеносная система незамкнутая, состоит из сердца и сети сосудов. Сердце лежит на спинной стороне тела и имеет несколько отверстий с клапанами. Движение крови вызывается сокращением сердца.

Пищеварительная система хорошо развита. Пища попадает в рот, затем в пищевод и желудок, который состоит из двух отделов. В первом пища перерабатывается механически, а второй работает как цедильный аппарат, пропускающий только хорошо обработанную пищу. Крупные частицы пищи вследствие особого строения желудка проходят прямо в заднюю кишку, минуя среднюю. Бо́льшая часть переваренной пищи из желудка попадает в кишечник. Значительную роль в переваривании играет пищеварительная железа, совмещающая функции печени и поджелудочной железы.

Органы выделения представлены «зелеными» железами, соответствующими видоизмененным метанефридиям. У речного рака они расположены в головной части тела и открываются у основания антенн. Почти все ракообразные раздельнополы. У речного рака развитие прямое, у некоторых других видов – с метаморфозом.

Среди ракообразных широко распространен паразитизм. Представители отряда веслоногих паразитируют на жабрах рыб, причиняя им серьезный вред. Отряд карпоедов состоит только из паразитических видов и вызывает иногда массовую гибель рыбы в прудовых хозяйствах. Паразитический образ жизни оказывает глубокое влияние на строение ракообразных. У них редуцируются органы чувств, пищеварительная система, конечности вплоть до полного исчезновения. Некоторые паразиты изменяются настолько, что их принадлежность к ракообразным можно установить только изучая эмбриональное развитие.

Ракообразные имеют немаловажное хозяйственное значение. Ветвистоусые (дафнии), веслоногие (циклопы) раки, бокоплавы служат пищей многим видам животных, в том числе рыбам. Их специально разводят в прудовых хозяйствах для вскармливания мальков. Крупные ракообразные из отряда десятиногих раков (речной рак, лангусты, омары, креветки) – объект промысла.

Медицинское значение ракообразных заключается в том, что некоторые из них являются промежуточными хозяевами червей – паразитов человека. Так, в теле циклопа поселяется личинка ленточного червя – широкого лентеца.

Класс Паукообразные

В состав класса входит ряд отрядов, в том числе отряд пауков и отряд клещей. Представителями паукообразных являются скорпионы, сенокосцы, паук-крестовик, тарантулы, клещи и др.

Паукообразные обитают на суше. Подавляющее большинство их – хищники, питающиеся насекомыми, крупные формы могут нападать на мелких ящериц и птенцов (паук-птицеяд), есть и паразитические формы – клещи, а также растительноядные.

Тело паукообразных состоит из головогруди и брюшка (рис. 61). Для захвата пищи служит первая пара конечностей головогруди, оканчивающихся клешней, крючком или стилетом. Обычно они короткие, клешневидные. Позади них расположена вторая пара конечностей, которые могут превращаться в ходильные ноги или в мощные клешни (скорпионы). У многих пауков вблизи заостренного конца коготков открывается проток ядовитой железы. Яд, впрыскиваемый в жертву, служит для умерщвления добычи. Конечности членистые, концевой членик в виде пальца клешни или с коготками служит для осязания, хеморецепции, захвата пищи. Брюшные конечности у паукообразных отсутствуют, они преобразовались в ряд органов – паутинные бородавки, половые придатки, легкие. К производным кожного эпителия относятся различные железы: ядовитые, паутинные, пахучие.

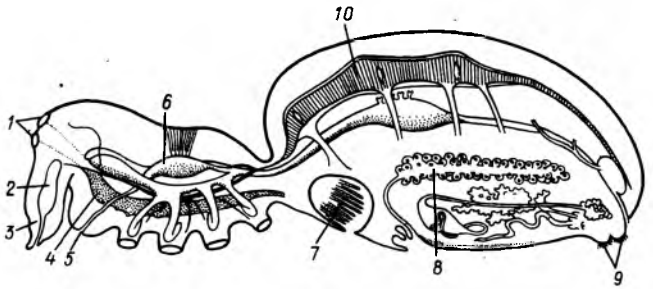


Рис. 61. Схема строения паука:

1 – глаза, *2* – ядовитая железа, *3* – конечности ротового аппарата, *4* – мозг, *5* – рот, *6* – глотка, *7* – легкое, *8* – половая железа, *9* – паутинные бородавки, *10* – сердце

Нервная система представлена надглоточным узлом (головной мозг). Количество брюшных нервных узлов зависит от расчлененности тела. У паукообразных имеется несколько пар простых глаз. Они расположены в головной части тела и воспринимают лишь изменения освещенности и движения. Слабое зрение компенсируется хорошо развитыми органами осязания. Имеются также органы химического чувства. У ряда паукообразных развиты органы чувств, определяющие влажность воздуха. С помощью конечностей паук разминает добычу и впрыскивает в нее пищеварительный сок. Паукообразные питаются только разжиженной пищей. Добыча последовательно поступает в снабженную сильными мышцами глотку, которая всасывает полужидкую пищу. Из глотки пища поступает в кишечник, где она расщепляется и всасывается. Имеются пищеварительные железы – слюнные и печень. Паукообразные способны поглощать большое количество пищи и долго голодать. Вместимость кишечника увеличивается благодаря слепым выростам.

Основные органы выделения у паукообразных – мальпигиевы сосуды, впадающие в заднюю кишку.

Органы дыхания у паукообразных представлены легкими или трахеями.

У паукообразных имеется пульсирующий спинной сосуд – сердце с несколькими парами отверстий, снабженных клапанами. От сердца отходят сосуды, по которым кровь попадает в пространство между органами, а затем в легкие, где происходит газообмен; по легочным венам кровь возвращается в сердце. Кровь у паукообразных, как правило, бесцветна. У клещей кровеносная система наименее развита. Степень развития кровеносной системы зависит от строения легких или трахей и от размеров животного.

Паукообразные – раздельнополые животные. В связи с выходом на сушу наружное оплодотворение сменяется наружно-внутренним. Размножение паукообразных интенсивное, некоторые самки клещей откладывают до 30 000 яиц. Кладки происходят несколько раз в год.

Выход паукообразных на сушу связан с появлением многих приспособлений к наземному образу жизни. Жаберное дыхание сменилось легочным, и в ряде случаев возникло трахейное дыхание. Усовершенствовалась выделительная система. Сократилось число сегментов тела. Происходит дальнейшая централизация и концентрация нервной системы.

Особенностью пауков является развитие у них паутинных желез. Паутина используется для построения гнезд, защиты, спаривания, устройства яйцевых коконов, для расселения. Пау-

тина способствует созданию в гнезде микроклимата, необходимого паукам; благодаря ее натяжению паук ощущает жертву. Паутинный аппарат располагается на брюшке, где обычно находятся три пары паутинных бородавок, и имеет сложное строение. Так, у паука-крестовика имеется 500 – 1 000 паутинных желез, протоки которых открываются на паутинных бородавках. Паутина выделяется железами разных типов. На образование паутинной рамы идут более сухие и толстые нити. Липкие нити состоят из секрета других желез.

Форма сетей пауков претерпевала эволюционные изменения. От беспорядочно переплетенных паутинных нитей образовались совершенные типы сетей, состоящие из рамы, радиальных и кольцевых нитей. Одни типы сетей приспособлены для пассивного лова жертвы, другие – для активной добычи. При активном лове сеть натягивается пауком так, что приобретает конусовидную форму. При попадании добычи паук отпускает нить и сеть благодаря липким нитям приклеивается к жертве.

Пауками питаются многие мелкие млекопитающие, птицы, ящерицы, лягушки, из насекомых – медведки, некоторые хищные жуки, мухи, осы. Но главные враги пауков – осы из семейства помпилов. Сначала осы парализуют пауков уколом жала и перетаскивают их в норку. Яйца откладываются в тело паука, и развивающиеся личинки питаются его тканями, которые представляют собой как бы живые «консервы».

Ядовитые пауки – тарантул, каракурт – могут представлять опасность для домашних животных и человека.

Класс Насекомые

Класс насекомых – самый разнообразный, многочисленный и высокоорганизованный класс членистоногих. Число видов, входящих в него, превышает 750 тыс. Класс включает 30 отрядов. Насекомые встречаются в Антарктиде, в безводных пустынях, они освоили воздушную среду, заселили глубочайшие пещеры, пресноводные водоемы; личинки насекомых приспособились практически ко всем условиям жизни.

Тело насекомых состоит из трех отделов: головы, груди, брюшка. В головной части находятся ротовой аппарат, органы чувств – зрения, обоняния, осязания. На груди, состоящей из трех сегментов, расположены три пары конечностей. В брюшке сосредоточены средняя и задняя кишка, жировое тело, выделительная система, половые органы, дыхательный аппарат.

Одна из характерных черт насекомых – наличие летательного аппарата. Крылья представляют собой складки стенки тела и пронизаны жилками, внутри которых проходят трахеи

и нервы. Частота сокращения мышц движущихся крыльев от 5 до 1 000 в секунду. Скорость полета насекомых от 7 до 54 км/ч.

При смене образа жизни, например при переходе к паразитизму (вши, блохи), или изменении экологической ниши наблюдается редукция крыльев. Помимо функции полета, крылья выполняют защитную функцию, например, у жуков передние крылья видоизменены в надкрылья. У некоторых форм насекомых (мухи) развивается одна передняя пара крыльев, задняя же редуцирована.

Конечности насекомых состоят не более чем из пяти члеников. Они приспособлены для хождения, бега, хватания, прыгания, плавания, размножения и т. д. Наиболее древние функции конечностей – хождение и бегание. Остальные функции связаны с идиоадаптациями – приспособлениями животных к различным условиям обитания. Мышечная система представлена отдельными пучками поперечнополосатых волокон. Усиленная работа мышц повышает температуру тела у некоторых насекомых до 40 °С.

Тело и конечности животных имеют хитинизированный покров (кутикулу), который является наружным скелетом. Кутикула многих насекомых снабжена большим количеством волосков, выполняющих функцию осязания. Окраска насекомых очень разнообразна. Она может быть покровительственной, предупреждающей. На поверхность тела насекомого открываются протоки многих желез. Пахучие выделения помогают особям одного вида находить друг друга или отпугивать врагов.

Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Головной мозг насекомых имеет сложное строение и состоит из переднего, среднего и заднего отделов. Передний отдел связан с развитием зрительного аппарата, в его состав входят «грибовидные тела», одной из функций которых является формирование условных рефлексов. Наибольшего развития они достигают у общественных насекомых. Нервные узлы как брюшка, так и груди могут сливаться.

У насекомых наблюдаются сложные формы поведения. Пчелы, термиты, муравьи могут передавать полученную ими информацию посредством танцев, движений. Осы и пчелы после первого вылета запоминают место гнезда и ближайшие ориентиры. У общественных насекомых в гнезде имеется разделение труда.

Органы чувств насекомых чрезвычайно многообразны и способствуют тончайшим приспособлениям к разнообразным условиям среды. Глаза их устроены сложно и состоят из большого числа фасеток. Зрение насекомых острее, чем у паукообраз-

ных и ракообразных, они различают цвета, форму предмета. Цветовое зрение у насекомых отличается от цветовой гаммы, воспринимаемой человеком. Так, пчелы и муравьи воспринимают ультрафиолетовые лучи, большинство насекомых плохо различают красный цвет. Насекомые лучше видят движущиеся предметы, чем неподвижные.

Помимо органов зрения у насекомых есть рецепторы, реагирующие на изменение температуры.

У насекомых доказано существование слуха. Так, некоторые бабочки могут воспринимать колебания до 175 000 Гц/с. Очень хорошо развиты у насекомых органы обоняния и вкуса.

Органы дыхания представлены трахеями, которые начинаются отверстиями – дыхальцами, через которые воздух поступает в трахеи и по их разветвлениям – в отдельные клетки (рис. 62). Отверстия дыхалец расположены на боковых поверхностях груди и брюшка. Открывание и закрывание дыхалец регулируется специальным замыкательным аппаратом. Вентиляции трахей способствует сокращение брюшка. Сокращение его у стрекоз происходит с частотой 30–35, у кузнечиков – 50–55 раз в 1 мин. Живущие в воде насекомые – водяные жуки и клопы – должны периодически подниматься на поверхность воды для запасания воздуха. Воздух захватывается волосками конечностей вследствие их несмачиваемости. Личинки многих водных насекомых дышат растворенным в воде кислородом. У личинки стрекозы, обитающей в водоемах, дыхание происходит благодаря циркуляции воды в задней кишке.

Кровеносная система незамкнутая. Строение кровеносной системы очень упрощено вследствие развития трахейной системы, кровь почти не принимает участия в обмене газов, а выполняет транспортную функцию и разносит гормоны и питательные вещества к тканям тела. Сердце представляет собой сокращающийся спинной сосуд, состоящий из нескольких камер, разделенных клапанами, которые пропускают кровь лишь в одном направлении (рис. 63).

Громадное разнообразие освоенных насекомыми источников пищи привело к многообразию строения ротового аппарата. Эволюционно самый древний – грызущий аппарат. В результате идиоадаптаций он преобразовался в колющий (двукрылые), сосущий (чешуекрылые), колюще-сосущий (клопы), лижущий (мухи), грызуще-сосущий (пчелы, шмели) (рис. 64). С передней кишкой связаны слюнные железы. Их секрет смачивает и частично растворяет твердую пищу. У пчел секрет слюнных желез при смешивании с нектаром превращается в мед. Раздражающие свойства слюнного секрета москитов усиливают приток крови к месту укола. У гусениц слюнные железы превра-

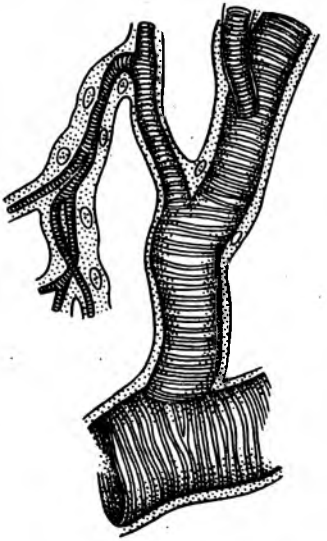


Рис. 62. Строение трахеи насекомых

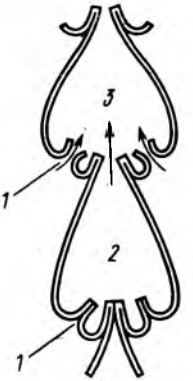


Рис. 63. Схема работы сердца насекомого:

1 – отверстия, *2* – камера сердца в состоянии сокращения, *3* – камера сердца в состоянии расслабления

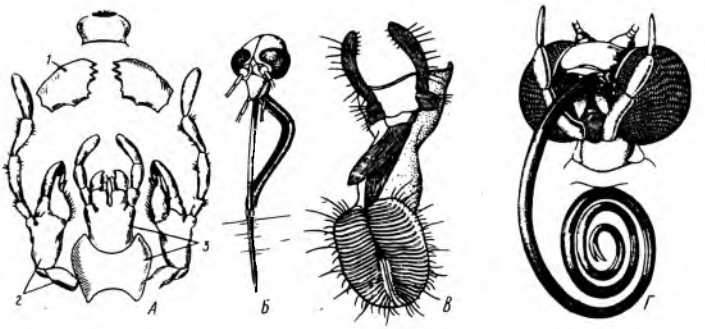


Рис. 64. Ротовые органы насекомых. *А* – грызущий ротовой аппарат таракана:

1 – верхняя челюсть, *2* – нижняя челюсть, *3* – нижняя губа; *Б* – колющий ротовой аппарат комара; *В* – лижущий ротовой аппарат мухи; *Г* – сосущий ротовой аппарат бабочки

лись в прядильные. Они выделяют тонкую нить — шелковинку. Рабочие пчелы секретом глоточных желез вскармливают личинок будущей пчелиной матки.

Пищеварительная система имеет сложное строение. Из ротовой полости пища попадает в мускулистую глотку, которая у многих насекомых способна засасывать пищу. Глотка ведет в пищевод, который может сильно расширяться и образовывать зоб (рабочие пчелы). За зобом обычно следует мускулистый жевательный желудок. Из передней кишки пища попадает в среднюю кишку, где происходит переваривание и всасывание, и далее в заднюю кишку, заканчивающуюся анальным отверстием. В задней кишке всасывается излишек воды (рис. 65).

Выделительная система представлена различным числом (от 2 до 200) тонких трубчатых слепых выростов кишечника — *мальпигиевыми* сосудами. Продукты обмена всасываются стенками мальпигиевых сосудов из полости тела и выделяются в заднюю кишку. У водных насекомых мальпигиевы сосуды регулируют осмотическое давление. Кроме этих сосудов, выделительную функцию у насекомых выполняет жировое тело. В нем накапливаются также питательные вещества, которые используются в период метаморфоза.

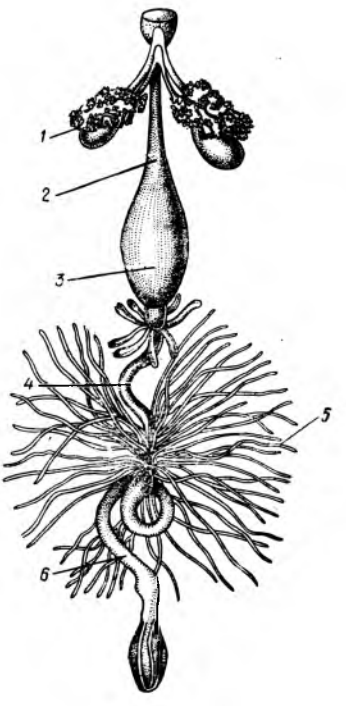


Рис. 65. Пищеварительная система черного таракана:

1 — слюнные железы, *2* — пищевод, *3* — зоб, *4* — средняя кишка, *5* — мальпигиевы сосуды, *6* — задняя кишка

Размножение у насекомых половое. Оплодотворение у низших (стрекозы) наружно-внутреннее, у высших (бабочки, жуки, двукрылые) внутреннее (самец вводит сперматофор в половые пути самки с помощью совокупительного органа).

Развитие насекомого может происходить с полным и неполным превращением. При развитии с полным превращением из яиц выходят личинки, резко отличающиеся по строению и образу жизни от взрослого насекомого. Полное прев-

ращение (или развитие с метаморфозом) отличается от неполного сменой четырех фаз: яйца, личинки, куколки и имаго (взрослое половозрелое насекомое). Линька наблюдается у многих насекомых в личиночной стадии, подавляющее большинство их во взрослом состоянии не линяет. Две фазы развития – личиночная и взрослая – имеют разное приспособительное значение. Личиночная стадия составляет наиболее длительный период жизни насекомого, во время которого накапливаются питательные вещества. Крылатая (взрослая) фаза обеспечивает размножение и расселение. Развитие с метаморфозом характерно для пауков, блох, пчел, ос, муравьев и др.

Личинки с неполным превращением по строению в основном похожи на взрослое насекомое (саранча, кузнечики, тараканы и др.), различие заключается главным образом в недоразвитии половых желез.

Роль насекомых очень велика в почвообразовании, особенно в разрушении листового опада. В зоне хвойных лесов опад разрушается в основном насекомыми, в случае их отсутствия накапливаются торфообразные неплодородные почвы. Важное значение имеют насекомые в опылении цветковых растений. Некоторые растения не способны размножаться без насекомых-опылителей. У одних растений цветки опыляются разными насекомыми, у других – только специальными видами. Связано это, в первую очередь, с различиями в строении цветка. Так, нектар некоторых цветков доступен насекомым с длинным хоботком. Например, клевер среднерусская пчела из-за недостаточной длины хоботка опылять не может, к этому способна лишь длиннохоботковая кавказская пчела или шмель. Многие культурные растения не могут опыляться домашней пчелой, а только дикой. Цветки, которые раскрываются ночью, опыляются ночными бабочками.Большинство цветковых растений (около 80%) связано с жизнью насекомых.

Человек использует в хозяйстве пчел, тутового шелкопряда, лаковых червецов, выделяющих вещества, обладающие исключительными изоляционными свойствами, а также краску – кармин. Вред, причиняемый некоторыми насекомыми культурным растениям, очень велик. Насекомые объедают листья, многие приспособились к жизни в древесине, лубе, плодах, орехах, желудях, в головках клевера, в соломинах злаков, в стеблях травянистых растений.

Насекомые-вредители могут быть многоядными и специализированными. Так, сахарный долгоносик повреждает сахарную свеклу, филлоксера – виноградную лозу и др. Все вредители культурных растений постепенно перешли на них с дикорастущих видов. Причинами распространения вредителей могут быть

естественные миграции насекомых, а иногда завоз их из других стран. Так, около 100 лет назад колорадский жук перешел с дикого картофеля на культурный в одном из штатов Америки. Затем он распространился по территории всей Америки. Во время первой мировой войны он был завезен во Францию и быстро там размножился. За период с 1922 по 1941 г. он достиг границ Германии. После второй мировой войны распространился в Чехословакии, Югославии, Польше, СССР.

Многие насекомые являются хищниками или паразитами других насекомых. Это свойство используется для разработки биологических методов борьбы с вредителями. Случайно завезенный в СССР вредитель сельского хозяйства – кровяная тля – не имела в нашей стране естественных врагов, и расселение паразита этой тли во многих районах дало отличный результат. В некоторых случаях распространение естественного врага не дает эффекта вследствие неприспособленности его к местным условиям жизни.

Для борьбы с вредителями используются и химические вещества. Химические препараты эффективны в очень малых дозах, но они действуют и на полезных насекомых-опылителей, паразитов вредителей, а также на многих насекомых-почвообразователей. Поэтому ученые высказываются за ограничение применения ядов.

Мероприятия по борьбе с вредителями должны быть направлены на создание условий, препятствующих массовому размножению вредителей, а не на уничтожение уже появившихся (выведение устойчивых сортов, соблюдение агротехники). Химическая борьба должна быть одним из элементов всей совокупности мероприятий и должна использоваться на небольших территориях в начале вспышки размножения.

Длительное применение химических методов ведет к приспособлению паразитирующих насекомых к химическим веществам и снижению чувствительности к ним.

Позвоночные животные

ТИП ХОРДОВЫЕ

К типу хордовых относится 40 000 видов, обитающих в морях, пресных водоемах и на суше. К данному типу принадлежат классы хрящевых и костных рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Характерные признаки хордовых следующие:

1. Внутренний осевой скелет у низших животных представлен

хордой, которая сохраняется всю жизнь, у высших животных хорда во время развития зародыша замещается костным позвоночным столбом.

2. Нервная система имеет форму трубки, расположенной над хордой.

3. Пищеварительная трубка расположена под хордой.

4. Глотка пронизана жаберными щелями, которые сохраняются либо всю жизнь (низшие хордовые, круглоротые, рыбы), либо существуют только в зародышевом состоянии (у наземных классов).

5. Сердце или сосуд, его заменяющий, расположено на брюшной стороне.

Хордовым свойственна двусторонняя симметрия тела. Тип хордовых делится на 3 подтипа: оболочники, бесчерепные, позвоночные. Последний тип – самый многочисленный и объединяет высокоорганизованных животных с хрящевым или костным скелетом. Мы рассмотрим лишь два подтипа – бесчерепных и позвоночных.

ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ

Типичный представитель – ланцетник. У ланцетника четко выражены все признаки хордовых, поэтому его часто называют «живой схемой» хордовых животных (рис. 66).

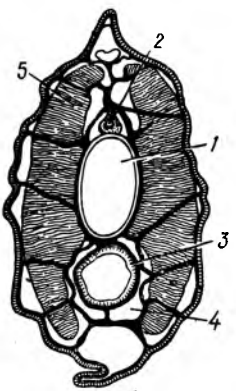


Рис. 66. Поперечный разрез ланцетника в области кишки:

1 – хорда, *2* – нервная трубка, *3* – кишечная трубка, *4* – полость тела, *5* – мышцы

Ланцетник обитает в морях в зоне прибрежных песков и ведет донный образ жизни. У него узкое, удлиненное, уплощенное с боков тело. Обособленной головы нет. Имеется спинной плавник, который на заднем конце тела заканчивается хвостовым плавником. Кожа двухслойна, состоит из однослойного эпителия и подстилающей его дермы. Вдоль оси тела проходит хорда, сохраняющаяся в течение всей жизни животного. Над хордой располагается нервная трубка. Рот окружен венчиком щупалец и ведет в глотку, стенки которой прорезаны жаберными щелями. Ланцетник постоянно пропускает воду через глотку и выпускает ее через жаберные щели. Жаберные перегородки пронизаны кровеносными сосудами, через стенки которых происходит газообмен между кровью животного и

омывающей жабры водой. Вместе с водой в глотку попадают взвешенные пищевые частицы, которые поступают в кишку. В кишечник открывается слепой печеночный вырост, вырабатывающий пищеварительный сок. Кровеносная система замкнутая. Сердца нет. Его функции выполняет пульсирующая брюшная аорта. Кровь бесцветна и не содержит дыхательных пигментов. Органы выделения напоминают по строению метанефридии кольчатых червей.

Бесчерепные – раздельнополые животные. Половые продукты выбрасываются в воду, где происходит оплодотворение и развитие.

ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ, ИЛИ ЧЕРЕПНЫЕ

Позвоночные животные возникли от примитивных хордовых около 500 млн. лет назад. В состав подтипа входят классы хрящевых рыб, костных рыб, земноводных, птиц, пресмыкающихся и млекопитающих. Возникновение подтипа в эволюции сопровождалось развитием ряда крупных ароморфозов.

Головной мозг позвоночных подразделяется на пять отделов – передний, промежуточный, средний, задний и продолговатый мозг. Эволюция нервной системы происходила в направлении все большего развития головного мозга, завершающим этапом которого было образование коры больших полушарий.

Первые зачатки коры – высшего отдела головного мозга – появляются у пресмыкающихся, наибольшего развития она достигает у млекопитающих. В процессе эволюции образуются новые, сложные формы поведения, которые формируются на основе условных рефлексов. Увеличивается роль индивидуального поведения, особенно развитого у высших млекопитающих.

Совершенствование органов чувств шло по пути установления разнообразных взаимоотношений с внешней средой.

Переход к активному питанию сопровождался увеличением подвижности. Развивается череп, снабженный челюстями, хорда замещается позвоночником, возникают парные конечности и их пояса. Дальнейшее совершенствование скелета было вызвано переходом из водной среды на сушу. Формируется наземный способ передвижения. У земноводных оно еще очень примитивно, более совершенно – у пресмыкающихся. Но передвижение пресмыкающихся, несмотря на то что оно явилось дальнейшим эволюционным шагом, еще далеко от совершенства. Это связано прежде всего с положением конечностей – бедро и плечо расположены параллельно поверхности суши и поэтому увеличение скорости передвижения требует больших силовых затрат. Энергия толчка ноги идет не только на увеличение скорости ее движения, но и на змеевидные изгибы позвоноч-

чика. Энергетически выгоднее передвижение на конечностях, расположенных перпендикулярно к плоскости передвижения, как у млекопитающих.

Кожа позвоночных двухслойна, состоит из многослойного эпидермиса и дермы и образует придатки, имеющие защитное значение (чешуя, перья, волосы).

Пищеварительная система включает следующие отделы: ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкую и толстую кишку. Хорошо развиты пищеварительные железы – печень, поджелудочная железа. В процессе эволюции кишечник дифференцируется на отделы, что ведет к более полному усвоению пищи и возможности более широкого освоения различных ее источников.

Дыхательная система представлена жабрами (у круглоротых и рыб) или легкими (у животных всех остальных классов). Улучшение газообмена происходило в связи с выходом на сушу и шло в направлении увеличения дыхательной поверхности легких. У земноводных легкие представлены тонкостенными мешками, у пресмыкающихся в них есть перегородки, увеличивающие поверхность легких. Лучше всего легкие развиты у птиц и млекопитающих.

Кровеносная система развивалась в направлении увеличения числа камер сердца и разделения артериального и венозного кровотока. Сформировавшиеся у птиц и млекопитающих два круга кровообращения, а также развитие дыхательной и пищеварительной систем повысили интенсивность обмена веществ.

Появление постоянной температуры тела у птиц и млекопитающих и регуляторных механизмов, поддерживающих температуру тела животных, – крупный ароморфоз в процессе эволюционного развития. Постоянная температура делает высших животных менее зависимыми от неблагоприятных абиотических факторов и увеличивает время активности животных. Перелеты, миграции, появившиеся у птиц и млекопитающих, также делают их менее зависимыми от абиотических воздействий.

Одновременное прогрессивное развитие мышечной, пищеварительной, дыхательной, кровеносной и выделительной систем в соединении с высокоразвитой нервной системой выдвинуло птиц и млекопитающих в разряд наиболее совершенно организованных животных.

Классы Хрящевые и Костные рыбы

Эти классы позвоночных, в которые входит более 20 000 видов, – наиболее богатая видами группа.

К хрящевым рыбам относятся акулы и скаты, к костным –

кистеперые, костно-хрящевые, или осетровые, и костистые (плотва, лещ, карась, щука, сом).

Рыбы обитают в разнообразных условиях: в пресных водоемах и морях, у поверхности воды и на глубинах свыше 10 тыс. м. Они приспособились к жизни при температуре от −2 до +50 °С, в широком диапазоне солености и содержания кислорода.

Форма тела рыб (рис. 67) разнообразна. Различают торпедовидную (скумбрия, кефаль), стреловидную — с более вытянутым телом (щука), сплющенную с боков (камбала), шаровидную (кузовки), плоскую (скаты) формы.

У большинства рыб движение осуществляется путем изгибания всего тела. Благодаря упругости позвоночника снижаются затраты мускульной энергии на его возвращение к исходному положению. Двигательная функция у рыб, как правило, осуществляется хвостовым плавником, однако в некоторых случаях (скаты) рыбы передвигаются с помощью волнообразных колебаний сильно увеличенных грудных плавников. Среди рыб есть представители, приспособившиеся к полету. Так, летучие рыбы, планируя на удлиненных парных плавниках, способны преодолеть расстояние в 200—400 м. Необходимая для такого полета начальная скорость создается сильными движениями заднего отдела тела и хвостового плавника.

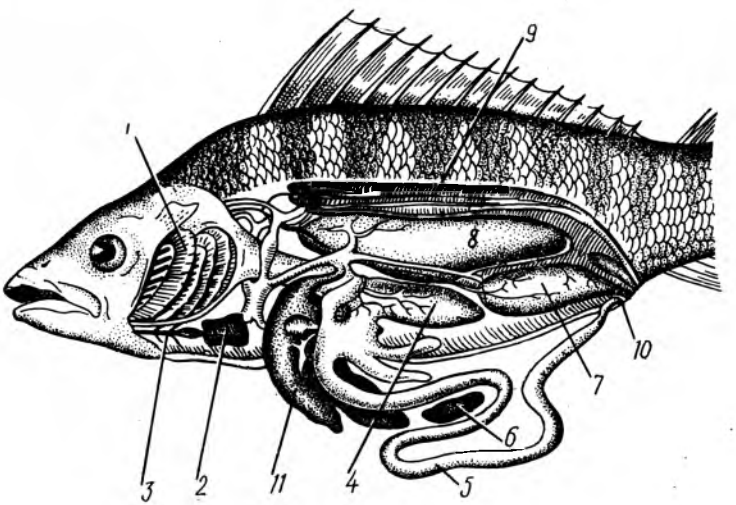


Рис. 67. Строение рыбы:

1 — жабры, *2* — сердце, *3* — брюшная аорта, *4* — желудок, *5* — кишка, *6* — селезенка, *7* — половая железа, *8* — плавательный пузырь, *9* — почки, *10* — анальное отверстие, *11* — печень

Функцию рулей глубины у рыб выполняют грудные и брюшные плавники.

Основной орган, с помощью которого рыбы регулируют плотность тела, – плавательный пузырь. Не имеют его акулы, а из костных рыб – хорошие пловцы (скумбриевые) и донные виды. Эти рыбы регулируют свое положение в воде только при помощи движения плавников. Хорошая плавучесть у таких рыб часто достигается благодаря накоплению жира в печени и мышцах.

Внешние покровы рыб образованы многослойным эпидермисом и соединительнотканной дермой. В эпидермисе есть многочисленные железы, выделяющие слизь, которая покрывает тело рыбы тонким слоем и способствует уменьшению трения при плавании.

У большинства видов костных рыб в коже образуются защитные костные образования – чешуи. Клетки нижних слоев эпидермиса и клетки дермы содержат пигменты. В зависимости от места обитания рыбы имеют разную окраску, что делает их малозаметными. Такую же маскировочную роль играют полосы, пятна на теле.

Скелет костных рыб подразделяется на осевой скелет, образованный позвонками, череп, скелет парных плавников и их поясов. В позвоночнике выделяют туловищный и хвостовой отделы. С поперечными отростками тел позвонков соединяются длинные и тонкие ребра. Позвонки сочленяются друг с другом при помощи суставных отростков, так что позвоночный столб может изгибаться преимущественно в горизонтальной плоскости. Череп образован большим числом костей, защищающих головной мозг, и несет челюсти, снабженные зубами.

Парные конечности представлены грудными и брюшными плавниками. Немногочисленные костные лучи плавников прикрепляются к костям поясов конечностей. Мышечная система состоит из сегментов, разделенных соединительнотканными перегородками, и в целом напоминает мышечную систему ланцетника. Прогрессивные черты заключаются в возникновении отдельных мышц, управляющих движениями глаз, жабр, парных плавников и челюстей.

Нервная система делится на головной и спинной мозг.

Головной мозг, как у всех позвоночных, состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего, мозжечка и продолговатого мозга. Наибольших размеров достигает средний мозг, где происходит анализ зрительных восприятий. У подвижных рыб хорошо развит мозжечок, который контролирует координацию движений и сохранение равновесия. Спинной мозг

представляет собой трубку и находится в канале, образованном верхними дугами позвонков.

Большое значение в жизни рыб имеют органы чувств, особенно органы химического чувства (обоняние, вкус). Высокая чувствительность обоняния позволяет рыбам различать особей своего и чужих видов, находить партнера при размножении. Во время нереста мигрирующие рыбы по запаху находят те ручьи и реки, где они развились из икры.

При поиске и распознавании пищи важное значение имеет вкус. Вкусовые почки располагаются в ротовой полости, у многих рыб они имеются на голове, усиках, иногда рассеиваясь по всей поверхности тела.

Низкочастотные колебания, возникающие при движении в воде, воспринимаются органами боковой линии. Органы боковой линии – это каналы, проходящие в толще кожи вдоль средней линии тела и открывающиеся наружу многочисленными мелкими отверстиями. На стенках каналов расположены чувствительные клетки, снабженные ресничками. С помощью органов боковой линии рыбы ориентируются в потоках воды, воспринимают приближение или удаление добычи или хищника, избегают столкновения с подводными предметами. Точность такой ориентации настолько велика, что ослепленные рыбы плавают с обычной скоростью, не натыкаясь на препятствия, и успешно схватывают плавающую добычу. Рыбы способны улавливать изменения магнитных и электрических полей, а также генерировать электрические разряды. Глаза имеют уплощенную роговицу и шаровидный хрусталик. С помощью органов зрения рыбы различают только близко расположенные предметы (10–15 м) и воспринимают сигналы, регулирующие поведение их в стае. Рыбы издают разнообразные звуки. Звуковая ориентация для рыб очень важна, поскольку звуки в воде распространяются с большой скоростью и на большие расстояния.

Орган слуха и равновесия состоит из внутреннего уха, включающего три полукружных канала (орган равновесия) и полый мешочек, воспринимающий звуковые колебания.

Питание рыб разнообразно. Среди них выделяются активные хищники (окунь, акулы, тунцы), рыбы, питающиеся планктоном или бентосом – обитателями дна, есть виды, питающиеся только растительной пищей. Рыбы заглатывают пищу без предварительной химической обработки, слюнных желез у них нет. Из ротовой полости пища поступает в желудок, железы которого выделяют соляную кислоту и пепсин – фермент, расщепляющий белки в кислой среде. У некоторых видов (карповые и ряд других) желудка нет и за пищеводом сразу

начинается кишечник. В просвет кишечника выделяется комплекс пищеварительных ферментов, выделяемых печенью, поджелудочной железой и железами слизистой оболочки кишечника. Помимо собственных пищеварительных ферментов в переваривании пищи, особенно у растительноядных видов, участвуют ферменты, выделяемые постоянно живущими в кишечнике простейшими, бактериями и грибами (симбиотическое пищеварение).

В переднем отделе пищеварительной трубки имеются жаберные отверстия. Вода, поступающая в ротовую полость, проходит через жаберные отверстия и омывает жаберные лепестки, расположенные на жаберных дугах. В основании жаберных лепестков лежит приносящая жаберная артерия, ответвления которой распадаются на капилляры в каждом жаберном лепестке. Растворенный в воде кислород проникает в жаберные лепестки и связывается дыхательными пигментами крови. Одновременно через жабры удаляется CO_2. Капилляры сливаются в выносящую жаберную артерию, которая несет окисленную кровь и впадает в аорту. Рыбы могут использовать также атмосферный кислород путем заглатывания воздуха. Кислород из воздушных пузырьков проникает в капилляры слизистой оболочки ротовой полости и кишечника. Кроме того, кислород поступает в кровь через кожу. У рыб, обитающих в водоемах с постоянным недостатком кислорода (вьюны, угри), за счет кожного дыхания усваивается от 10 до 30% потребляемого кислорода.

Кровеносная система рыб замкнутая. Она состоит из двухкамерного сердца (одно предсердие и один желудочек), сосудов, отходящих от сердца, – артерий и сосудов, приносящих кровь к сердцу, – вен. Насыщенная кислородом кровь, проходя по разветвленным в тканях капиллярам, отдает кислород и обогащается CO_2. Эта кровь, собираясь в вены, поступает в предсердие, затем в желудочек сердца и при сокращениях желудочка выталкивается в приносящие жаберные артерии. Таким образом, в сердце рыбы всегда находится недоокисленная венозная кровь. В жабрах кровь насыщается кислородом, поступает в спинную аорту и разносится по всему телу. Следовательно, у рыб один круг кровообращения.

Органами выделения у рыб служат удлиненные лентовидные почки, расположенные под позвоночником. У подавляющего большинства рыб конечным продуктом белкового обмена служит аммиак. Аммиак ядовит, и для его выведения требуется большое количество воды. Такой примитивный тип белкового обмена может существовать только при условии интенсивного водного обмена. Действительно, у пресноводных

рыб вся вода организма обменивается за 3—5 ч. Кроме того, часть аммиака удаляется через жаберные лепестки. Жабры участвуют также в выведении из организма и поглощении из воды различных солей. С выходом позвоночных на сушу конечными продуктами белкового обмена стали более сложные азотсодержащие соединения, для которых при выведении требуется меньшее количество воды, – мочевина, мочевая кислота.

Размножаются рыбы только половым путем. Большинство видов раздельнополы, у немногих гермафродитных видов мужские и женские половые железы обычно функционируют неодновременно, что предотвращает самооплодотворение. Оплодотворение наружное, в воде. Плодовитость рыб очень велика, особенно у видов, откладывающих плавающую икру. Высокая плодовитость обусловлена гибелью большей части икры и мальков. Так, луна-рыба откладывает до 300 млн. икринок, из них в течение года выживает меньше 1%. У лососевых рыб в море попадает мальков 2—3% от числа выметанных икринок. У видов, проявляющих заботу о потомстве, плодовитость меньше. Формы заботы о потомстве разнообразны. Самцы колюшек строят гнездо и охраняют его. У некоторых тропических рыб икра вынашивается в ротовой полости или в желудке (рыба в этот период не питается).

Некоторые виды (тихоокеанские лососи, речной угорь и др.) размножаются один раз в течение жизни и после нереста гибнут; большинство же видов размножается несколько раз. У большинства рыб с размножением связаны нерестовые миграции – переход с мест их постоянного пребывания (места нагула) на места размножения. В связи с этим строительство плотин гидроэлектростанций ухудшает возможности размножения ценных промысловых рыб.

Хозяйственное значение рыб очень велико. За счет них человечество получает около 40% животных белков. Наибольшее количество рыбы дает морской промысел – свыше 80%. В последние годы прирост его замедлился. Это связано с тем, что улов рыбы превышает возможности ее естественного воспроизводства. Резко сократилась численность отдельных видов промысловых рыб – камбалы, сельди и др. Промысел осетровых практически сохранился только в СССР. На численности рыб отрицательно сказывается не только интенсивный лов, но и возрастающее загрязнение вод нефтью, солями ртути, свинца, химическими соединениями, используемыми в сельском хозяйстве для борьбы с вредителями. С целью сохранения размеров промысла принимаются меры по его регулированию. В настоящее время действуют межправитель-

ственные соглашения между СССР, США, Канадой и Японией о нормах лова лососей и сельди, развивается прудовое хозяйство по выращиванию ценных видов рыб, ведется работа по акклиматизации рыб в новых местах обитания. Так, в озере Иссык-Куль успешно акклиматизирована севанская форель, в Каспийском море – кефаль, в реках Мурманского побережья Баренцева моря – горбуша. Широко расселены в реках Средней Азии и южных районов европейской части СССР растительноядные рыбы – белый амур и толстолобики.

Класс Земноводные, или Амфибии

Земноводные – первые наземные позвоночные, еще сохранившие связь с водной средой.

Земноводные появились в девонском периоде палеозойской эры и произошли от пресноводных кистеперых рыб (см. с. 109). От первых примитивных земноводных обособились три ветви, объединенные под общим названием стегоцефалы. От одной из них развились современные хвостатые и безногие земноводные, от другой – бесхвостые. Третья ветвь дала начало примитивным пресмыкающимся. Большинство древних земноводных вымерли в конце палеозойской – начале мезозойской эры. Современные земноводные малочисленны и представлены 2,5 тыс. видов, объединяемых в три отряда: бесхвостые (лягушки, жабы), хвостатые (тритоны, саламандры) и безногие (червяги).

Распространение земноводных ограничено районами с высокими влажностью и температурой окружающей среды. Обычные места их обитания – берега пресных водоемов и сырые почвы тропиков и субтропиков. Во влажных тропических лесах многие виды перешли к древесному образу жизни.

Непостоянная температура тела, слабое развитие легких и кровеносной системы обусловили невысокий уровень жизнедеятельности амфибий. Большинство земноводных малоподвижны, движения их однообразны. У бесхвостых амфибий туловище короткое, уплощенное, задние конечности длиннее передних. У хвостатых тело удлиненное, иногда слегка сжатое с боков, с длинным хвостом и короткими конечностями. Представители отряда безногих имеют червеобразное тело с маленькой головкой. Длина тела амфибий обычно невелика – от 3 до 30 см. Крупные формы встречаются редко (исполинская саламандра достигает 160 см в длину, некоторые червяги – 120 см).

Кожа земноводных состоит из двух слоев – эпидермиса и дермы. В коже находятся многочисленные железы, выделения

которых покрывают все тело слизью. Слизь предохраняет кожу от высыхания. У ряда видов слизь ядовита и служит защитой от врагов.

Скелет состоит из черепа, позвоночника и скелета конечностей и их поясов. В черепе амфибий костей меньше, чем у рыб, он имеет уплощенную форму. В затылочном отделе черепа имеются две суставные поверхности, служащие для сочленения с шейным позвонком. Благодаря этому голова приобретает некоторую подвижность относительно туловища. Позвоночник делится на четыре отдела: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой. Шейный и крестцовый отделы впервые появляются у земноводных и имеют только по одному позвонку. Хвостовые позвонки у бесхвостых сливаются в одну косточку. Туловищные позвонки хвостатых амфибий несут короткие ребра, не доходящие до грудины. У бесхвостых земноводных ребра отсутствуют. Парные конечности земноводных резко отличаются от конечностей их предков – кистеперых рыб. Они построены по типу системы рычагов, подвижно соединенных суставами. Усложняется строение поясов конечностей, обеспечивающих конечностям прочную опору и осуществляющих их связь с позвоночником. Пояс передних конечностей имеет вид полукольца. Он включает несколько костей и образует суставную впадину для головки плеча. В составе передней конечности выделяют плечо, предплечье и кисть. У бесхвостых амфибий локтевая и лучевая кости сливаются, образуя общую кость предплечья. Кисть подразделяется на запястье, пясть и фаланги пальцев. Задняя конечность состоит из трех отделов: бедра, голени и стопы. Стопа включает предплюсну, плюсну и фаланги пальцев. Такая схема строения конечностей является общей для всех наземных позвоночных, но в связи с особенностями движения она несколько видоизменяется. Бесхвостые земноводные по суше передвигаются прыжками, поднимая тело в воздух резким толчком обеих задних конечностей. Возможность быстрых прыжков обеспечивается удлинением задних конечностей и слиянием большой и малой берцовых костей в общую кость голени. Пояс задних конечностей состоит из трех костей, соединяющихся друг с другом и образующих суставную впадину – место причленения головки бедра.

Мышечная система земноводных усложняется. Однообразно построенные сегменты туловищной мускулатуры рыб преобразуются в систему мускулов конечностей, усложняется и специализируется мускулатура головы, участвующая в захвате и проглатывании пищи, обеспечивающая вентиляцию ротовой полости и легких. Анатомическая перестройка скелета и мы-

шечной системы, связанная с выходом предков амфибий на сушу, позволяет земноводным вести наземный образ жизни. Однако скорость и маневренность движений остаются невысокими.

В строении нервной системы не произошло крупных изменений. Относительные размеры головного мозга земноводных по сравнению с рыбами заметно не возрастают. Головной мозг имеет те же отделы, что и у костных рыб. Увеличиваются относительные размеры переднего мозга, средний мозг меньше чем у рыб. Мозжечок невелик и представляет собой небольшой валик, лежащий позади среднего мозга. Поведение несложно и основано на комплексе безусловных рефлексов. Условные рефлексы вырабатываются медленно и быстро угасают.

Органы чувств земноводных обеспечивают их ориентировку в воде и на суше. У видов с преимущественно наземным образом жизни основную роль в ориентации играет зрение. По сравнению с рыбами роговица глаз амфибий более выпукла и защищена от высыхания веками. Неподвижные земноводные различают лишь движущиеся предметы. При движении они начинают различать и неподвижные объекты.

Орган слуха усложняется. Возникает среднее ухо, усиливающее восприятие звуковых колебаний. Наружное отверстие полости среднего уха затянуто тонкой упругой барабанной перепонкой.

Наружные ноздри ведут в парные обонятельные мешки, выстланные специальным обонятельным эпителием.

У всех земноводных в эпидермисе имеются свободные нервные окончания, выполняющие функцию осязания и воспринимающие температурные, болевые и другие ощущения. У всех личинок и у взрослых животных, ведущих водный образ жизни, есть органы боковой линии, лежащие на поверхности кожи.

Питаются земноводные различными мелкими беспозвоночными. Водные виды могут ловить молодь рыб, а самые крупные из них – птенцов водоплавающих птиц, попавших в воду мелких грызунов. Широкое ротовое отверстие ведет в объемистую ротоглоточную полость, переходящую в пищевод. На челюстях расположены мелкие зубы, помогающие удерживать добычу. У бесхвостых зубы сохраняются только на верхней челюсти, у жаб исчезают совсем. У хвостатых и безногих земноводных язык прикрепляется ко дну ротоглоточной полости и способен выдвигаться наружу. У бесхвостых язык прикрепляется передним концом к нижней челюсти,

задний конец его свободный и при ловле добычи выбрасывается изо рта. В ротовую полость впадают протоки слюнных желез. Выделяемый ими слизистый секрет не содержит пищеварительных ферментов, он служит для облегчения проглатывания добычи.

Пищевод впадает в желудок (рис. 68). От желудка отходит двенадцатиперстная кишка, в которую открывается проток печени. В этот же проток изливается секрет поджелудочной железы. Двенадцатиперстная кишка переходит в тонкую, впадающую в широкую прямую кишку. Прямая кишка открывается в клоаку.

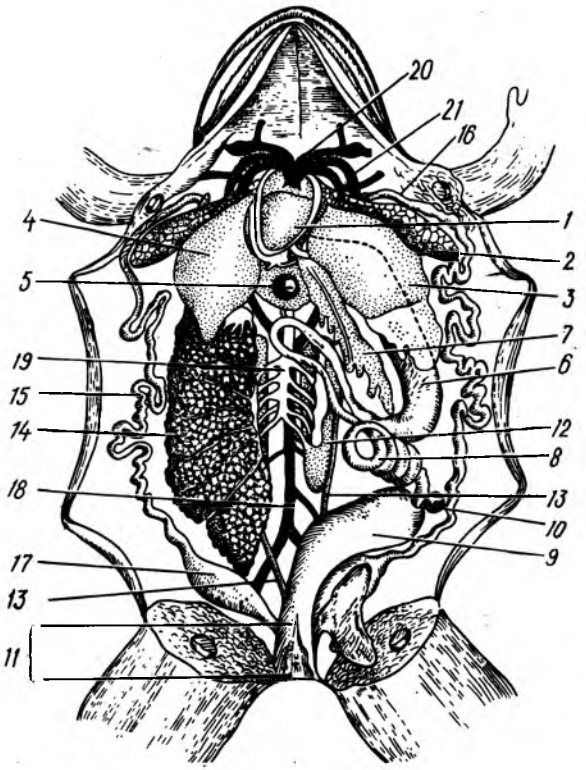


Рис. 68. Вскрытая самка лягушки:

1 – сердце, *2* – легкое, *3*, *4* – печень, *5* – желчный пузырь, *6* – желудок, *7* – поджелудочная железа, *8* – тонкая кишка, *9* – прямая кишка, *10* – селезенка, *11* – клоака (вскрыта), *12* – почка, *13* – мочеточник, *14* – правый яичник (левый удален), *15*, *16* – яйцеводы, *17* – маточный отдел яйцевода, *18* – спинная аорта, *19* – задняя полая вена, *20* – общая сонная артерия, *21* – левая дуга аорты

Органами дыхания амфибий служат легкие – полые тонкостенные мешки, внутренние стенки которых имеют ячеистые складки. Дыхание обеспечивается работой мышц дна ротоглоточной полости и стенок тела. Дыхательная поверхность легких невелика, поэтому важное значение имеет кожное дыхание. У разных видов земноводных через разветвленные в коже капилляры поступает от 15 до 55% потребляемого кислорода. При длительном погружении в воду дыхание осуществляется только кожей. Через нее выделяется также двуокись углерода. На границе между ротоглоточной полостью и легкими расположены голосовые связки.

Кровеносная система представлена двумя кругами кровообращения. Сердце трехкамерное, состоит из двух предсердий и одного желудочка. Окислившаяся в легких (артериальная) кровь по легочным венам поступает в левое предсердие и оттуда в желудочек. Венозная кровь от органов тела собирается в полые вены. В полые вены впадают также сосуды, которые несут кровь, поступающую из кожных вен. Следовательно, в правое предсердие попадает уже смешанная кровь. Когда кровь из предсердий изливается в желудочек, в нем происходит только ее частичное смешивание. Отходящий от сердца кровеносный сосуд устроен таким образом, что при сокращении желудочка из него сначала выталкивается наименее окисленная кровь, поступающая в легочные артерии. Затем смешанная кровь направляется в дуги аорты. Когда желудочек полностью сократился, наиболее окисленная (артериальная) кровь из левой половины желудочка поступает в сонные артерии, снабжающие головной мозг. В результате того, что два круга кровообращения у земноводных не разобщены, по их телу протекает неполностью окисленная, смешанная кровь. Это одна из причин невысокой активности жизнедеятельности амфибий.

Органами выделения служат почки, лежащие по бокам позвоночного столба. В почечных канальцах осуществляется активное обратное всасывание воды, что имеет существенное значение для жизни на суше. Вода поступает в организм амфибий через кожу и накапливается в подкожных лимфатических полостях.

Земноводные раздельнополы, половые железы парные. Оплодотворение, как правило, наружное, в воде. Развитие большинства видов происходит в воде и протекает с метаморфозом. Личинки многими чертами строения напоминают предков амфибий – рыб.

Значение земноводных заключается главным образом в том, что они поедают многих вредных беспозвоночных (моллюсков,

насекомых и их личинок). Земноводные служат пищей многим промысловым рыбам, птицам, некоторым пушным зверям. В ряде стран лягушки используются в пищу людьми.

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии

Пресмыкающиеся – первый класс настоящих наземных позвоночных.

Они обособились от класса земноводных в каменноугольном периоде (карбоне) палеозойской эры. Эволюционное развитие этой группы позвоночных животных сопровождалось возникновением ряда крупных ароморфозов. К ним относятся: накопление желтка в яйцеклетке и образование водной зародышевой оболочки (амниона), обеспечившие возможность прямого развития зародыша в воздушной среде; удлинение шейного отдела позвоночника и подвижное сочленение шейных позвонков с черепом, обусловившее большую подвижность головы; возникновение сложно устроенной почки, способной концентрировать первичную мочу и тем самым резко сократить потребность в воде; увеличение размеров и усложнение строения головного мозга, особенно переднего мозга и мозжечка.

Перечисленные прогрессивные черты строения и ряд других (ороговение кожи, удлинение конечностей, частичное разделение артериального и венозного кровотока) обусловили более высокий уровень жизнедеятельности, позволили пресмыкающимся широко распространиться по суше и занять в мезозойской эре господствующее положение во всех средах обитания. Изменения климата и растительности в конце мезозойской эры привели к вымиранию большинства групп пресмыкающихся. Из 17 известных отрядов в настоящее время сохранилось 4: черепахи, клювоголовые (гаттерия), чешуйчатые (хамелеоны, ящерицы, змеи), крокодилы.

Пресмыкающиеся обитают преимущественно на суше. Живущие в воде являются вторичноводными, т. е. их предки от первоначального наземного образа жизни перешли к водному.

Тело рептилий покрыто кожей, состоящей из эпидермиса и дермы. Верхние слои многослойного эпидермиса ороговевают, вследствие чего кожа пресмыкающихся сухая. Ороговение кожи обеспечивает защиту от потери воды за счет испарения. Сохранились только железы, выделяющие пахучие секреты, которые служат средством привлечения или отпугивания для других особей. Развитие толстого рогового слоя исключает возможность кожного дыхания.

В скелете наблюдается ряд прогрессивных изменений. Позвоночник состоит из пяти отделов: шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового. Гибкая шея и увеличение подвижности приобрели большое значение для добывания пищи и ориентировки. К грудным позвонкам причленяются длинные ребра, которые на брюшной стороне прикрепляются к грудине. Образуется грудная клетка (ее нет у змей). Поясничные позвонки также несут ребра, брюшные концы которых свободны. Парные конечности сохраняют общую схему строения конечностей наземных позвоночных. Удлинение ног и их вертикальное положение по отношению к поверхности позволило увеличить скорость передвижения. Череп несет вытянутые челюсти, образующие длинное рыло. Костная ткань отличается большей прочностью, чем у амфибий.

Мускулатура пресмыкающихся совершеннее, чем у амфибий. Развиваются мощные жевательные мышцы, приводящие в движение челюсти. Обособляется шейная мускулатура. В связи с переходом рептилий на легочное дыхание развиваются межреберные мышцы, приводящие в движение грудную клетку.

Усложняется центральная нервная система. Передний мозг служит центром, определяющим поведение животных. Средний мозг и его кора, помимо восприятия зрительной информации, участвуют в формировании сложных поведенческих реакций. Значительно увеличиваются размеры мозжечка, что соответствует большему разнообразию и интенсивности движений по сравнению с амфибиями. Несмотря на прогрессивные изменения в нервной системе пресмыкающихся, основу их поведения составляют безусловные рефлексы, комплексы которых становятся сложными инстинктами. Инстинктами определяются поиск пищи, размножение, расселение, миграции (у морских черепах на расстояния до 2 тыс. км) и другие формы жизнедеятельности. Хотя на основе безусловных рефлексов вырабатываются условные рефлексы, обучение в жизни каждой особи играет очень небольшую роль.

Органы чувств достигают высокого уровня развития. Глаз хорошо приспособлен к распознаванию предметов в воздушной среде. Веки (у змей сросшиеся), а также мигательные перепонки защищают роговицу от механического повреждения и высыхания. Аккомодация достигается перемещением хрусталика и изменением его кривизны. Некоторые дневные виды обладают цветовым зрением. На переднем конце головы пресмыкающихся, особенно у змей, имеются органы, воспринимающие разницу температур между окружающими предметами с точностью до долей градуса.

Орган слуха рептилий состоит из среднего и внутреннего уха. Устроен он сравнительно просто, что свидетельствует об относительно небольшой роли слуха в жизни пресмыкающихся, особенно змей. Обоняние по сравнению с земноводными развито лучше. Обонятельный отдел носоглоточного хода имеет складчатое строение слизистой оболочки, что увеличивает его поверхность. Благодаря хорошему обонянию пресмыкающиеся разыскивают особей другого пола, реагируют на запахи врагов, находят пищу.

Питаются пресмыкающиеся главным образом животной пищей, растительноядные виды встречаются среди черепах и тропических ящериц. Пища захватывается челюстями, на которых находятся одинаковые по строению многочисленные зубы. У части змей хорошо развиты крупные ядовитые зубы (кобры, морские змеи, гадюки). В ротовую полость открываются протоки слюнных желез, секрет которых облегчает заглатывание пищи. Пищеварительный тракт имеет хорошо обособленные отделы: пищевод, желудок, тонкую, толстую кишку, которая открывается в клоаку. Пищеварительные железы — печень, поджелудочная железа — самостоятельными протоками открываются в двенадцатиперстную кишку (рис. 69).

Органы дыхания рептилий — легкие. Они сохраняют мешкообразное строение, свойственное амфибиям, но их внутренняя структура усложняется. Дыхательная поверхность увеличивается благодаря складчатому ячеистому строению стенок (ящерицы, змеи) или системе перегородок, глубоко вдающихся в полость легких (черепахи, крокодилы).

Сердце у пресмыкающихся трехкамерное. В левое предсердие попадает окисленная кровь из легких. В правое предсердие изливается венозная кровь, поступающая от органов тела и насыщенная двуокисью углерода. В желудочке имеется неполная перегородка, благодаря чему кровь в желудочке смешивается только частично. При его сокращении артериальная кровь поступает в сосуды, снабжающие голову и передние конечности; остальные части тела снабжаются смешанной кровью.

У наземных позвоночных, начиная с пресмыкающихся, развивается новый тип почки — так называемая тазовая почка, у которой сильно увеличена длина почечных канальцев. В разных отделах канальцев составляющие их клетки неодинаковы по строению и функции. В канальцах происходит обратное всасывание воды, минеральных солей, сахара и выделяются мочевина и мочевая кислота. В результате 90—95% воды возвращается в кровеносное русло, и наружу выводятся продукты азотистого обмена — мочевина и мочевая кислота.

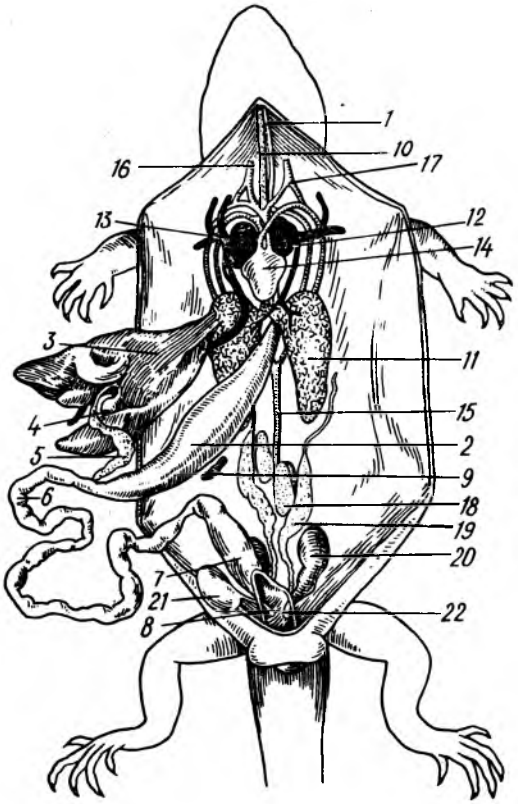


Рис. 69. Вскрытая ящерица:

1 – пищевод, *2* – желудок, *3* – печень, *4* – желчный пузырь, *5* – поджелудочная железа, *6* – двенадцатиперстная кишка, *7* – прямая кишка, *8* – клоака, *9* – селезенка, *10* – трахея, *11* – легкое, *12* – левое предсердие, *13* – правое предсердие, *14* – желудочек сердца, *15* – спинная аорта, *16*, *17* – сонная артерия, *18* – семенник, *19* – семяпровод, *20* – почка, *21* – мочевой пузырь, *22* – отверстие мочеточника в клоаке

Приспособлением к размножению в наземных условиях стало внутреннее оплодотворение и развитие яйцевых оболочек, защищающих зародыш от высыхания. Большинство пресмыкающихся откладывают яйца в грунт. Среди ящериц есть виды, размножающиеся партеногенетически, т. е. откладывающие неоплодотворенные яйца. Из них развиваются только самки. У ящериц и змей встречается яйцеживорождение: оплодотворенные яйца задерживаются в половых путях самки и проходят все стадии развития. Зародыши вылупляются сразу после откладки яиц.

Хозяйственное значение пресмыкающихся невелико. Мясо крупных ящериц, змей и черепах употребляют в пищу. Кожа змей и особенно крокодилов используется для различных поделок. В связи с интенсивным промыслом крокодилов численность их резко сократилась и сейчас создаются хозяйства по их разведению (США, Куба).

Класс Птицы

Птицы – это покрытые перьями теплокровные наземные позвоночные, передние конечности которых превратились в крылья. По многим признакам строения птицы сходны с пресмыкающимися, что объясняется их происхождением. Птицы обособились в конце триасового или начале юрского периодов мезозойской эры от группы вполне сформированных рептилий (архозавров), которые дали начало также крокодилам, динозаврам и летающим ящерам. Это произошло примерно 190–170 млн. лет назад, т. е. значительно позже, чем возникли первые млекопитающие.

Постоянная температура тела, интенсификация дыхания и пищеварения, появление небольших, но многочисленных изменений практически во всех органах и системах, повысивших уровень физиологических процессов, сложное поведение позволили птицам широко расселиться и занять почти все наземные местообитания. Часть птиц ведет наземно-водный образ жизни.

Освоение птицами воздушной среды обитания наложило отпечаток на всю их организацию и привело к появлению многочисленных приспособлений к полету.

Туловище у птиц округлое, голова небольшая, шея, как правило, длинная и подвижная. Обтекаемость телу придают перья. У летающих птиц масса колеблется от 1,6–2 г (колибри) до 14–16 кг (лебеди, грифы). Потеря способности к полету нередко сопровождается увеличением размеров: пингвины достигают 40 кг, страусы – 80–100, а масса вымерших бегающих птиц составляла 300–400 кг (эпиорнисы).

Кожа ороговевающая, сухая, практически лишена желез. Единственная кожная железа – копчиковая – вырабатывает жироподобный секрет, повышающий водоотталкивающие свойства оперения. Эпидермис образует роговой покров клюва, придатки кожи – перья, чешуйки. Чешуя покрывает пальцы, цевку, часть голени.

В процессе приспособления к полету произошла перестройка скелета птиц. Позвоночник состоит из пяти отделов, как у всех наземных позвоночных: шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового. Подвижность сохраняет только шея. Грудные позвонки малоподвижны, поясничные и крестцовые утрачивают подвижность, прочно срастаясь друг с другом и с костями таза. Срастаются и кости переднего пояса конечностей, обеспечивая тем самым опору крыльям в полете. Передняя конечность – крыло – состоит из плечевой кости, локтевой и лучевой костей предплечья и кисти, кости которой

образуют одну пястнозапястную кость, или пряжку. Пальцев всего три. Грудную клетку образуют позвоночник, ребра и грудина. Грудина снизу несет высокий гребень – киль. На задние конечности падает вся тяжесть тела при передвижении по суше. В связи с этим задние конечности образованы сравнительно толстыми костями: бедром, голенью, состоящей из сросшихся берцовых костей, цевкой и пальцами. Цевка – особенность скелета ноги, характерная только для птиц. Она включает нижние кости предплюсны и все кости плюсны, сросшиеся в единую кость. К нижнему краю цевки прикрепляются пальцы, которых обычно четыре.

Череп птиц похож на череп рептилий. Тонкие кости черепной коробки плотно (без швов) срастаются между собой. Челюсти, лишенные зубов и одетые роговым покровом, образуют клюв. Общая особенность костей птиц – их высокая прочность и наличие полостей, наполненных воздухом.

Мускулатура отличается высокой степенью дифференцированности. Из мышц нужно особо выделить две: поднимающую и опускающую крыло. Они прикрепляются, с одной стороны, к грудине и ее килю, а с другой – к головке плечевой кости. Их масса может достигать 25% от общей массы птицы. Кроме того, работой крыла управляет еще несколько десятков мелких мышц, располагающихся на туловище, плече и предплечье. Приспособления к полету, отличающие строение опорно-двигательного аппарата птиц, обеспечивают им возможность перемещаться в воздушной среде со скоростью от 30–60 км/ч (голуби) до 100–120 км/ч (стрижи). Хорошо развиты мышцы задних конечностей, особенно у птиц, утративших способность к полету. Мощно развитая мускулатура ног у таких птиц позволяет им быстро передвигаться по суше (страусы бегают со скоростью 50 км/ч).

По сравнению с пресмыкающимися у птиц возрастает сложность строения и функционирования нервной системы. Увеличивается масса мозга за счет больших полушарий и мозжечка. Хорошо развит средний мозг, вместе с передним мозгом обеспечивающий сложные формы поведения. Основу поведения птиц составляют инстинкты – комплексы врожденных безусловных рефлексов. Ими определяются такие формы жизнедеятельности, как брачный ритуал, гнездостроение, насиживание и выкармливание птенцов, миграции и т. д. Однако принципиальное отличие от деятельности нервной системы пресмыкающихся заключается в возникновении возможности приобретения индивидуального опыта путем выработки условных рефлексов. Это облегчает приспособление к меняющейся внешней среде путем целесообразного поведения, например, при появлении

новых кормов, новых врагов и т. п. Обучение позволяет распространить индивидуальный опыт среди потомства или среди стаи, в результате чего увеличивается выживаемость.

Органы чувств у птиц высоко развиты. Орган зрения – основной для ориентировки во внешней среде. Птицы обладают исключительной зоркостью и способны хорошо различать цвета и оттенки. Отчетливость изображения (аккомодация глаза) достигается изменением формы хрусталика и его перемещением.

Орган слуха анатомически сходен с органом слуха пресмыкающихся, но отличается более высокой чувствительностью к звуковым колебаниям (от 30 до 20000 Гц). Некоторые виды способны воспринимать ультразвуки, а также определять положение источника звука (звуковая локация у сов). Звуки, издаваемые птицами, служат средством общения не только между особями одного вида, но и между разными видами.

Обоняние у птиц развито относительно слабо. Вкус развит хорошо, птицы различают сладкое, горькое, соленое.

Интенсивная и разнообразная двигательная активность птиц требует больших затрат энергии. Строение и функционирование пищеварительной системы обеспечивает быструю переработку пищи. Питание птиц очень разнообразно. Большинство питается животной пищей. Многие виды используют растительный корм, особенно ягоды и семена. Водоплавающие птицы потребляют беспозвоночных, водоросли. В ротовой полости пища смачивается слюной. У некоторых птиц в слюне находится фермент, расщепляющий углеводы. У ряда видов пищевод образует расширение – зоб, который служит временным вместилищем пищи (рис. 70). Желудок состоит из железистого и мускульного отделов. Поступающая в мускульный желудок, уже смоченная пищеварительными ферментами пища перетирается благодаря ритмичным сокращениям его стенок. Перетиранию пищи помогают заглатываемые птицами камешки. Из желудка пища последовательно попадает в двенадцатиперстную, тонкую и короткую прямую кишку, впадающую в клоаку. Интенсивность пищеварения очень высока. От заглатывания пищи до выведения непереваренных остатков проходит от 15–20 мин до 3–4 ч. Мелкие птицы поедают за сутки количество пищи, составляющее 50–80% от массы их тела, более крупные – 15–40%. Высокая скорость переваривания обусловлена перетиранием пищи в мускульном отделе желудка, активностью пищеварительных ферментов, большой поверхностью слизистой оболочки кишечника.

Дыхательная система птиц обеспечивает высокий уровень потребления кислорода и состоит из легких и воздушных

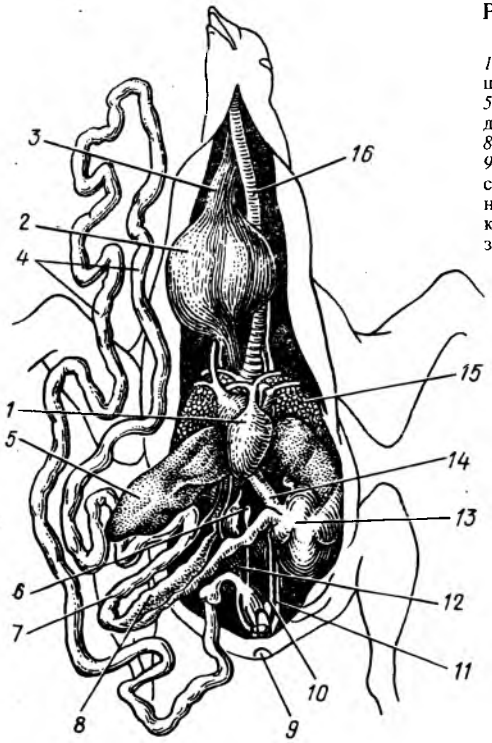


Рис. 70. Внутреннее строение птицы:

1 – сердце, *2* – зоб, *3* – пищевод, *4* – тонкая кишка, *5* – печень, *6* – семенник, *7* – двенадцатиперстная кишка, *8* – поджелудочная железа, *9* – отверстие клоаки, *10* – семяпровод, *11* – мочеточник, *12* – почки, *13* – мускульный желудок, *14* – железистый желудок, *15* – легкие, *16* – трахея

мешков, располагающихся между внутренними органами, мышцами и заходящих внутрь полых костей. При вдохе грудная клетка расширяется. Воздух, всасываясь через ноздри, проходит в ротовую полость, затем в трахею, бронхи и легкие, где происходит газообмен. Часть воздуха по бронхам, пронизывающим ткань легкого, направляется в воздушные мешки. Во время выдоха воздух из воздушных мешков поступает в легкие, где вновь происходит газообмен. Таким образом, насыщение крови кислородом у птиц осуществляется как при вдохе, так и при выдохе (так называемое двойное дыхание). В полете частота дыхательных движений возрастает

В процессе эволюционного развития птиц в их организации произошел крупный ароморфоз, позволивший резко повысить жизнедеятельность: полное разделение артериального и венозного кровотока. Это стало возможным благодаря появлению полной перегородки между левой и правой половинами желудочка и утрате одной из двух дуг аорты. Снабжение тканей и органов тела максимально насыщенной кислородом

артериальной кровью создает условия для интенсификации обменных процессов и поддержания постоянной температуры тела. Таким образом, предпосылкой возникновения теплокровности послужили анатомические изменения в кровеносной системе.

Продукты обмена веществ выделяются почками. Как и у большинства пресмыкающихся, конечный продукт белкового обмена – кристаллизующаяся мочевая кислота, что резко уменьшает потери воды. Моча попадает в клоаку, откуда вместе с непереваренными остатками пищи выводится наружу.

Птицы, как и пресмыкающиеся, – яйцекладущие животные. У самцов имеются парные семенники, у самок – один (левый) яичник. Оплодотворение внутреннее. Яйцеклетки содержат большое количество желтка. При прохождении яйцеклетки по яйцеводу она окружается оболочками, из которых белковая содержит запасы воды, а скорлуповая защищает развивающийся зародыш. Почти все птицы насиживают яйца и проявляют заботу о потомстве еще некоторое время после вылупления птенцов. Благодаря этому смертность во время эмбрионального и раннего постэмбрионального периодов развития снижается. По степени зрелости птенцов в момент вылупления птиц делят на две группы: выводковых и птенцовых. Выводковые птенцы покрыты пухом, зрячи и после обсыхания могут бегать и самостоятельно искать пищу. К выводковым относятся страусы, гусеобразные, курообразные птицы. Птенцовые вылупляются из яйца совершенно беспомощными, слепыми и голыми, долго остаются в гнезде, выкармливаются и обогреваются родителями. К этой группе относятся голуби, попугаи, дятлы, воробьиные.

Для человека значение птиц очень велико. Птицы истребляют вредителей сельского хозяйства – насекомых и мышевидных грызунов. Многие птицы (гусеобразные, куриные, кулики) служат объектом охоты. Одомашниванием и селекцией птиц выведены многочисленные породы, используемые как в хозяйственных, так и в декоративных целях. Широко распространены домашние породы уток, гусей, индеек, голубей. Сейчас разведение домашней птицы приобретает характер промышленного производства.

Класс Млекопитающие, или Звери

Млекопитающие – теплокровные наземные позвоночные, тело которых покрыто волосяным покровом. Предками млекопитающих были примитивные пресмыкающиеся каменноугольного периода, сохранившие ряд признаков, унаследованных от амфибий (влажную, богатую железами кожу, строение конечностей и др.). От этой группы возникли звероподобные пре-

смыкающиеся, у которых зубы начали дифференцироваться на резцы, клыки и коренные. В триасе какая-то группа мелких видов стала приобретать черты прогрессивной организации и дала начало млекопитающим. В процессе эволюции у предков современных млекопитающих появились крупные ароморфозы: живорождение, вскармливание детенышей молоком, развитая кора больших полушарий, обеспечившая приспособительное поведение, полностью разделился артериальный и венозный кровоток, возникла тазовая почка с высокодифференцированными почечными канальцами. От примитивных млекопитающих еще в триасе отделилась ветвь, давшая начало современному подклассу первозверей, или клоачных. Сумчатые и плацентарные млекопитающие появились позже.

В настоящее время класс млекопитающие включает около 4 тыс. видов и делится на три подкласса.

Первозвери, или клоачные (утконос, ехидна), – группа примитивных млекопитающих, откладывающих яйца. Имеют клюв, одетый роговым чехлом. Детенышей выкармливают молоком. Сосков нет и протоки млечных желез открываются на кожу. Есть клоака. Температура тела еще непостоянна и колеблется от 25 до 36 °С.

Сумчатые (кенгуру, сумчатый волк и др.) рождают недоразвитых детенышей и донашивают их в сумке. Клоаки нет. Нервная, мышечная, кровеносная системы развиты лучше, чем у клоачных.

Третий подкласс – плацентарные – самый многочисленный и высокоорганизованный.

По разнообразию строения и внешнего вида млекопитающим нет равных. Самое маленькое млекопитающее (землеройка малютка) весит всего 2 г, в то время как синий кит – самое крупное млекопитающее – более 120 т.

Млекопитающие отличаются поразительным многообразием приспособлений к условиям обитания. Здесь и наземные виды, и звери, обитающие под землей – в норах, и ведущие древесный или земноводный образ жизни, и настоящие водные млекопитающие, и летающие. Такое многообразие обусловлено общей гибкостью организации представителей этого класса, универсальностью плана их строения.

Одна из важнейших особенностей млекопитающих, отраженная в названии класса, – вскармливание детенышей молоком. Зубы дифференцированы и специализированы, состоят из резцов, клыков и коренных зубов. Грудная полость отделена от брюшной диафрагмой. Интересно, что независимо от длины шеи шейных позвонков всегда семь (исключение составляет ленивец). Помимо этих признаков есть ряд общих

черт с птицами: теплокровность, наличие четырехкамерного сердца, развитые легкие. Важнейшей особенностью млекопитающих, обеспечивающей их превосходство над другими животными, является высокоразвитый мозг, масса которого составляет 0,6–3,0% массы тела. Особенно развиты полушария и кора головного мозга (50–80% от массы всего мозга), поэтому приспособительные возможности индивидуального поведения млекопитающих значительно шире, чем животных других классов.

Тело млекопитающих покрыто волосами, которые защищают их от холода. У некоторых зверей волосяного покрова нет (бегемоты, носороги, киты). У китов сохранению тепла способствует слой подкожного жира толщиной до 40 см. Имеются 2 группы кожных желез (в отличие от рептилий и птиц) – сальные и потовые. Вследствие выделения железами жирового секрета шерсть многих водных животных не смачивается. Потовые железы участвуют в терморегуляции и развиты у млекопитающих в разной степени. У собак и кошек они слабо развиты, отсутствуют у ленивцев, китообразных. Пахучие выделения млекопитающих помогают распознавать особей другого пола, служат для мечения занятой территории, а также средством защиты от врага.

Скелет млекопитающих состоит из скелета головы, позвоночника, который включает шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы, поясов конечностей и собственно конечностей. В зависимости от образа жизни наблюдаются вариации в строении скелета. Величина позвонков зависит от нагрузки на них. Так, у копытных позвонки самые крупные в области прикрепления конечностей, у китов наибольшей величины они достигают в туловищном отделе.

Мозговой отдел черепа млекопитающих в отличие от рептилий развит сильнее за счет большого объема головного мозга. У хищников челюсти более компактны и сильны, у травоядных они больших размеров и приспособлены для перетирания пищи.

Характер передвижения – ходьба, бег, лазание, полет, плавание – отражается на строении конечностей. Относительная и абсолютная длина конечностей согласуется с типом их бега. На открытых пространствах быстрый выносливый бег – единственный способ защиты от хищников. Такой тип бега возможен только при удлиненных конечностях и жестком позвоночнике, что уменьшает колебания центра тяжести. Это и наблюдается у лошади, газели, антилопы и т. п.

Способы передвижения млекопитающих на высоких подвижных конечностях, расположенных перпендикулярно поверх-

ности грунта, энергетически более совершенны по сравнению с пресмыкающимися. Газели, антилопы, лошади касаются земли концами пальцев, защищенными от повреждений массивными видоизмененными когтями – копытами. У горных козлов и баранов движение по горным каменистым тропам облегчают вогнутые копыта с острыми краями, которыми они цепляются за камни. Огромные округлые копыта северного оленя позволяют ему передвигаться по заснеженной и болотистой тундре. Раздвоенные копыта верблюда очень широки и снабжены толстыми подошвами – приспособлениями для путешествий по сыпучим пескам пустынь. Хищники, особенно кошачьи, настигают добычу или посредством больших прыжков, как у гепарда, или за счет большой скорости. У прыгающих – кенгуру, тушканчиков – длина задних конечностей больше, а пальцев меньше (два у кенгуру, три у тушканчика), благодаря этому обеспечивается монолитность и прочность опоры. Хвост служит в качестве равновесия при беге. У животных, ведущих подземный образ жизни, например у крота, изменение скелета передних конечностей шло по пути увеличения размеров кисти конечности, функционирующей как лопата для разгребания земли. Некоторые древесные формы способны к планированию (белки-летяги), летучие мыши – к полету, что вызвало удлинение пальцев и образование между ними перепонок. У водных, особенно у китообразных, представляющих пример крайне выраженной специализации, передние конечности резко уменьшены, задние редуцированы, форма тела торпедовидна. У выдры, нутрии сформировались перепончатые лапы и плоский хвост, предназначенные для передвижения в воде.

Преобразования в строении нервной системы обусловили сложнейшие формы индивидуального и коллективного поведения. Достаточно вспомнить коллективную охоту волков, колонии бобров, стаи обезьян. Взаимоотношения в стае или стаде строго регламентированы. Во главе стоит один (иногда несколько) наиболее сильный самец, который подчиняет остальных (например, у обезьян).

В органе слуха появляется наружное ухо со слуховым проходом, три слуховые косточки, звуковоспринимающий аппарат – кортиев орган. По остроте зрения млекопитающие уступают птицам. Расположение глаз у млекопитающих разное. Так, боковое зрение у лошади и кролика увеличивает поле зрения. У обезьян и человека оно ограничено, но за счет одновременного видения предмета двумя глазами расстояние и величина предметов оцениваются лучше.

Пищеварительная система четко расчленена на отделы

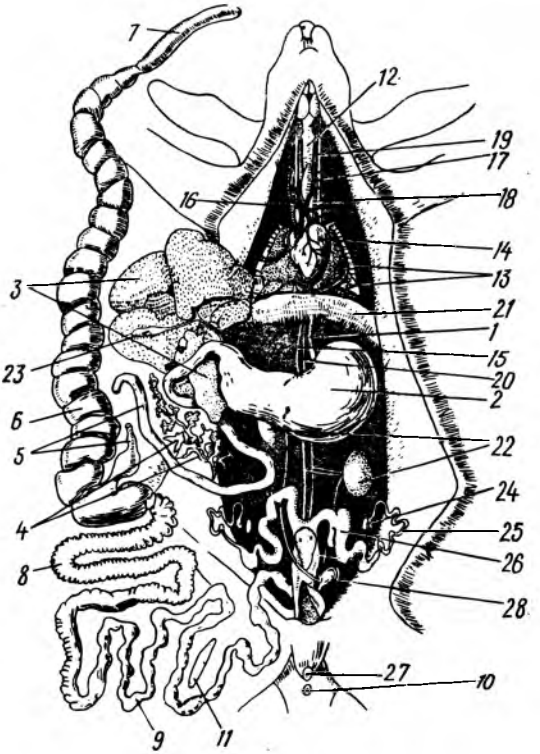


Рис. 71. Внутреннее строение кролика:

1 – пищевод, *2* – желудок, *3* – печень, *4* – поджелудочная железа, *5* – тонкая кишка, *6* – слепая кишка, *7* – червеобразный отросток, *8* – толстая кишка, *9* – прямая кишка, *10* – анальное отверстие, *11* – селезенка, *12* – трахея, *13* – легкие, *14* – сердце, *15* – аорта, *16* – подключичная артерия, *17* – левая сонная артерия, *18–20* – вены, *21* – диафрагма, *22* – почки, *23* – желчный пузырь, *24* – яичник, *25* – яйцевод, *26* – матка, *27* – мочеполовое отверстие, *28* – мочевой пузырь

(рис. 71). У млекопитающих появились губы, дающие возможность сосать молоко. Губ нет только у однопроходных и китов. Зубы млекопитающих состоят из резцов, клыков и коренных зубов. У хищных животных клыки служат для хватания, удержания и умерщвления добычи и ее разрывания. Челюсти хищника действуют наподобие ножниц или клещей. У растительноядных клыков нет, коренные зубы уплощены, приспособлены для перетирания грубого растительного корма. Коренные зубы слона служат для перетирания ветвей диаметром 4–5 см, причем по мере стирания зубов они заменяются новыми. Огромные бивни слонов представляют собой резцы верхней челюсти. У грызунов резцы бо́льших размеров, чем остальные зубы.

В ротовую полость впадают протоки слюнных желез. У водных животных слюнные железы отсутствуют. Из ротовой полости пища попадает в желудок. У примитивных млекопитающих (утконос, ехидна) желудок напоминает зоб некоторых птиц; желез в нем нет. У китообразных, жвач-

ных, сирен, муравьедов желудок многокамерный. Размеры кишечника зависят от характера пищи. В целом длина кишечника у растительноядных видов больше, чем у плотоядных. Она зависит также от строения желудка и развития слизистой кишечника. Так, у ленивца огромный желудок и короткая кишка. У растительноядных видов в некоторых отделах желудочно-кишечного тракта растительная пища подвергается бактериальному брожению. Из тонкого кишечника непереваренная пища попадает в толстый, затем в прямую кишку и выделяется наружу. Протоки печени и поджелудочной железы впадают в передний отдел тонкого кишечника.

Легкие млекопитающих имеют сложное ячеистое строение. Из глотки воздух попадает в гортань, затем в трахею, которая разветвляется на бронхи; самые мелкие легочные ходы – бронхиолы – заканчиваются пузырьками (альвеолами), в стенках которых разветвляются тончайшие кровеносные сосуды – капилляры. Число альвеол зависит от подвижности животных. Число дыхательных движений составляет от 8–16 (у лошадей) до 200 (у мыши) в 1 мин. Вентиляция легких имеет определенное значение и в терморегуляции. У животных, обитающих в горах, объем легких больше. У многих водных млекопитающих увеличенный объем легких удлиняет время погружения, легкие отличаются большей эластичностью и сильным развитием мышечной ткани.

Сердце представлено двумя предсердиями и двумя желудочками. Малый круг кровообращения начинается правым желудочком, из которого кровь поступает в легкие и далее в левое предсердие, где заканчивается малый круг кровообращения. Большой круг кровообращения начинается левым желудочком, из которого артериальная кровь течет к тканям, а от них венозная кровь поступает в правое предсердие. Размеры сердца зависят от величины тела, образа жизни и в конечном счете от интенсивности обмена веществ. Частота сокращений увеличивается при уменьшении размеров животного. Так, у быка массой 500 кг она равна 40–45 ударам в минуту, а у мыши массой 25 г – 500–600 ударам в минуту.

У водных животных в связи с большим развитием легочной поверхности сильно развит правый желудочек.

В эволюционном ряду позвоночных млекопитающие имеют самые маленькие эритроциты, но в большом количестве, что увеличивает их дыхательную поверхность.

Выделительная система представлена двумя почками и отходящими от них мочеточниками, которые впадают в мочевой пузырь. Из мочевого пузыря моча попадает в мочеиспуска-

тельный канал. Млекопитающие, живущие в морях и населяющие жаркую безводную пустыню, сохраняют водный баланс, не вводя в организм воду извне. Часть необходимой им воды содержится в пище, а недостающее количество восполняется эндогенно путем расщепления сложных органических соединений.

Периоду размножения млекопитающих предшествует подыскивание партнера. Брачное поведение млекопитающих очень разнообразно. Манера ухаживания самцов, привлечение внимания самки своеобразны у каждого вида животных. У многих представителей наблюдаются сложные формы ритуального брачного поведения. Оплодотворение внутреннее. Млекопитающим свойственно внутриутробное развитие, в течение которого зародыш растет за счет веществ тела матери, получаемых через особый орган – плаценту. Детеныши у одних видов рождаются беспомощными, у других – сразу после рождения встают и следуют за матерью (копытные). В этом случае продолжительность беременности значительно удлиняется. После завершения молочного кормления связь между родителями и потомством сохраняется еще некоторое время. Это обеспечивает возможность передачи индивидуального опыта родителей потомству.

Млекопитающие – наиболее высокоорганизованный класс животных на Земле. Целый ряд крупных ароморфозов – развитая кора головного мозга, внутриутробное развитие детенышей и вскармливание их молоком, теплокровность, высокая дифференцированность всех органов и систем – значительно уменьшили их зависимость от условий внешней среды, обеспечив им господствующее положение в животном мире.

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ КАК НАУКА О СТРОЕНИИ И ФУНКЦИЯХ ОРГАНИЗМА

Строение тела человека, его органов и систем изучает анатомия. Для понимания особенностей строения человека необходимо знать, как возникли и развились его органы в филогенезе. Этому помогает исследование строения животных, находящихся на разных уровнях организации, а также ископаемых остатков, т. е. данные таких наук, как сравнительная анатомия и эволюционная морфология.

Жизненные процессы, происходящие в организме, изучает физиология.

Физиологию можно разделить на три отдела – *общую*, *сравнительную* и *специальную*. Общая физиология исследует основные закономерности реагирования живых организмов на воздействия среды. Сравнительная физиология изучает специфические особенности функционирования целостного организма, а также тканей и клеток организмов, относящихся к разным видам. Сравнительная физиология тесно связана с эволюционной физиологией. Кроме того, существуют специальные разделы физиологии, изучающие физиологию различных видов животных (например, сельскохозяйственных, хищных и т. д.) или физиологию отдельных органов (сердца, почек, печени и т. д.), тканей, клеток.

Для изучения функций организма применяют различные методы. К ним относятся кратковременное или длительное наблюдение за работой органов при повышении функциональной нагрузки, действии на них раздражителей или при перерезке нервов, введении лекарственных веществ и т. п. Широко используются также инструментальные методы изучения, которые исключают какое-либо повреждение тканей и органов животных. С помощью различных приборов можно получить сведения об электрических процессах, происходящих в организме, о состоянии нервной системы, сердца и других органов. Современные методы позволяют регистрировать электрическую активность любого органа. С помощью оптических методов изучают внутреннюю поверхность стенки желудка, кишечника, бронхов, матки и т. д. Исследование тела с помощью рентгеновских лучей дает возможность изучать функционирование пищеварительной, сердечно-сосудистой и других систем у здорового и больного человека. Все бо́льшее значение приобретают радиотелеметрические способы передачи информации о физиологических процессах. Например, радиотелеметрия применяется для изучения состояния человека во время космических полетов. Для оценки функциональной активности органов человека широко применяются биохимические исследования тканей, жидкостей организма – крови, спинномозговой жидкости, мочи и т. д. Таким образом, только с помощью всестороннего исследования можно глубоко понять принципы функционирования на клеточном, тканевом, органном и системном уровнях.

РЕГУЛЯЦИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ

Человек живет в самых разнообразных и непрерывно меняющихся условиях внешней среды. Обязательное условие существования организма – поддержание основных показателей его внутренней среды (состав и pH крови и лимфы, состав

спинномозговой и межклеточной жидкостей, концентрация различных органических веществ и ионов) и функциональной активности органов на относительно постоянном уровне. Функциональная активность органов зависит от условий среды, а координация деятельности органов обеспечивается *нервной* и *гуморальной системами регуляции.* Нервная регуляция обеспечивает быструю реакцию строго определенного органа на раздражение. Гуморальная регуляция происходит путем выработки биологически активных веществ, например гормонов, поступающих в кровь и изменяющих скорость и направленность обменных процессов.

Основу регуляторных механизмов составляет рефлекторная деятельность. *Рефлексом* называют ответную реакцию организма на раздражение при участии центральной нервной системы.

Путь, по которому возбуждение проходит от рецептора до исполнительного органа, называется *рефлекторной дугой.* В состав рефлекторной дуги входят: *рецептор, центростремительный, вставочный и центробежный нейроны* и исполнительный орган – *эффектор.*

Разные виды рецепторов воспринимают различные качества раздражителей. Выделяют рецепторы, воспринимающие прикосновение, изменение положения тела в пространстве, звуковые колебания, изменение артериального давления, рецепторы, чувствительные к изменению химического состава, осмотического давления крови и др.

По центростремительным нейронам импульсы от рецепторов поступают в нервный центр. *Нервным центром* называют совокупность нервных клеток, расположенных в одном из отделов мозга и регулирующих деятельность строго определенного органа. Нервный центр состоит из множества ассоциативных, или вставочных, нейронов. В нем перерабатывается информация, которая поступает с соответствующих рецепторов. Здесь же формируется программа или команда, которая в форме импульсов различной длительности, продолжительности и последовательности поступает на исполнительные органы – сердце, сосуды, мышцы, железы и т. д. Различают сердечный, сосудодвигательный, дыхательный, пищевой и другие центры. Каждый нервный центр располагается в строго определенной части центральной нервной системы мозга. Так, дыхательный и сосудодвигательный центры находятся в продолговатом мозгу. Повреждение этих областей приводит к смерти. Однако деятельность сердечно-сосудистой и дыхательной систем, так же как и всех остальных систем, регулируется различными отделами мозга. Повреждение этих

отделов мозга нарушает согласованную деятельность различных систем органов.

И нервная, и гуморальная регуляции осуществляются по принципу *обратной связи*. Для нервной системы – это связь между работающими органами и центральной нервной системой (рис. 72). Информация о процессах в работающем органе поступает обратно в нервный центр, который регулирует деятельность органа в форме изменения частоты нервных импульсов, их амплитуды, продолжительности. Эта информация вновь поступает на центробежный нейрон и достигает эффектора, благодаря чему возникают необходимые изменения функций. Это и есть принцип обратной связи. Он проявляется в регуляции движения, артериального давления, дыхания, водно-солевого баланса, гормональной деятельности и других функций и свойств организма. В случае гуморальной регуляции сигналом для изменения функциональной активности органа служат колебания концентрации биологически активных веществ. Например, повышение содержания глюкозы в крови вызывает усиление выработки инсулина клетками поджелудочной железы. Знание регуляторных механизмов жизнедеятельности важно для понимания адаптации организма к изменяющимся условиям внешней среды.

В следующих главах будет рассмотрено строение тела человека, при этом большое внимание обращено на регуляцию функциональной активности его органов.

СКЕЛЕТ

Скелет сохраняет форму тела, служит местом прикрепления мышц и защищает внутренние органы от механических повреждений.

Общий обзор строения скелета человека. В организме человека насчитывается более 200 костей, которые образуют

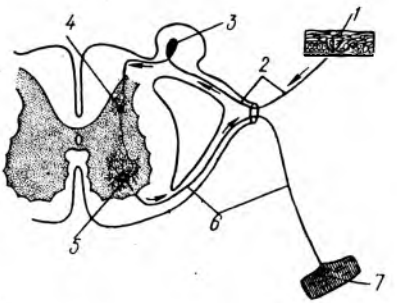


Рис. 72. Рефлекторная дуга (схема):

1 – нервное окончание чувствительного волокна, *2* – чувствительное волокно, *3* – спинномозговой узел, *4* – вставочный нейрон, *5* – центробежный нейрон, *6* – двигательное нервное волокно, *7* – нервное окончание в мышце

скелет головы, туловища, верхних и нижних конечностей и их поясов (рис. 73). Кости скелета составляют у мужчин 18% массы тела, у женщин – 16%.

Скелет головы, называемый черепом, состоит из мозгового и лицевого отделов. Мозговой отдел – черепная коробка – защищает мозг от повреждений. Она образована рядом неподвижно соединенных друг с другом плоских костей. Спереди располагается большая непарная лобная кость, сверху – темен-

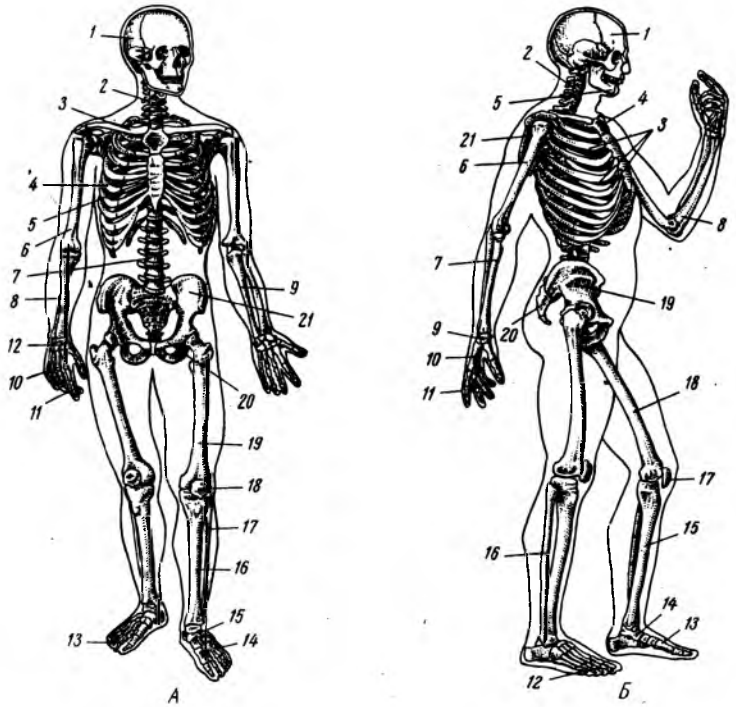


Рис. 73. Скелет человека. *А* – вид спереди:

1 – череп, *2*, *7* – позвоночник, *3* – ключица, *4* – грудная клетка, *5* – грудина, *6* – плечевая кость, *8* – лучевая кость, *9* – локтевая кость, *10* – пястье, *11* – фаланги пальцев руки, *12* – запястье, *13* – фаланги пальцев ноги, *14* – плюсна, *15* – предплюсна, *16* – большая берцовая кость, *17* – малая берцовая кость, *18* – коленная чашечка, *19* – бедренная кость, *20* – лобковая кость, *21* – подвздошная кость;

Б – вид сбоку:

1 – лобная кость, *2* – позвоночник, *3* – ребра, *4* – грудина, *5* – нижняя челюсть, *6* – плечевая кость, *7* – лучевая кость, *8* – локтевая кость, *9* – запястье, *10* – пястье, *11* – фаланги пальцев руки, *12* – фаланги пальцев ноги, *13* – плюсна, *14* – предплюсна, *15* – большая берцовая кость, *16* – малая берцовая кость, *17* – коленная чашечка, *18* – бедренная кость, *19* – подвздошная кость, *20* – крестец, *21* – лопатка

ные кости, с боковых сторон черепа – височные, а сзади – непарная затылочная кость, в которой имеется затылочное отверстие; через него соединяются головной и спинной мозг. В состав лицевого отдела черепа входят нижняя и верхняя челюсти, скуловые и носовые кости и др. Все эти кости, кроме нижнечелюстной, неподвижно соединены друг с другом (рис. 74).

Скелет туловища составляют позвоночник и грудная клетка. Позвоночник имеет два изгиба. Он состоит из 7 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 4–5 копчиковых позвонков. Крестцовые позвонки срастаются, образуя крестец. Внутри позвоночника находится позвоночный канал, заключающий спинной мозг (рис. 75). Между позвонками имеются прослойки – межпозвоночные диски, которые состоят из эластичной ткани. Грудные позвонки, ребра и грудина образуют грудную клетку. У человека 12 пар плоских лугообразно изогнутых ребер. Сзади своими головками они подвижно сочленяются с грудными позвонками, а спереди (кроме двух пар нижних ребер) при помощи гибких хрящей соединяются с грудиной, которая расположена по средней линии груди.

Пояс верхних конечностей состоит из пары лопаток и пары ключиц. Лопатки – плоские кости треугольной формы, лежащие на задней поверхности грудной клетки. Лопатка с плечевой костью образует плечевой сустав. Ключицы одим концом соединены с верхним концом грудины, другим – с лопатками.

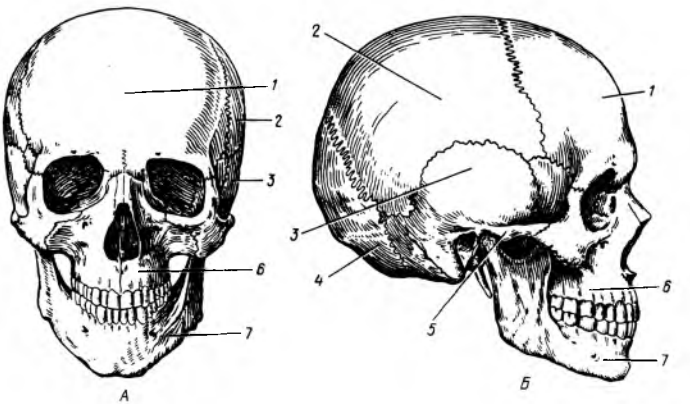


Рис. 74. Череп человека. *А* – вид спереди; *Б* – вид сбоку:
1 – лобная кость, *2* – теменная кость, *3* – височная кость, *4* – затылочная кость, *5* – скуловые кости, *6* – верхняя челюсть, *7* – нижняя челюсть

Скелет верхней конечности состоит из плечевой кости, костей предплечья – локтевой и лучевой, запястья, ряда косточек пястья и фаланг пяти пальцев. В связи с хватательной функцией руки для пястных костей и костей фаланг пальцев характерна некоторая изогнутость.

Пояс нижних конечностей состоит из пары массивных тазовых костей, которые сращены с крестцом, образуя таз. На боковых сторонах тазовых костей имеются ямки для сочленения с бедренными костями. Скелет нижних конечностей слагается из крупных бедренных костей, костей голени (большой и малой берцовых), ряда косточек предплюсны, длинных костей плюсны и фаланг пальцев.

Соединение костей между собой может быть неподвижным, полуподвижным и подвижным. Неподвижно соединены кости черепа, полуподвижно – позвонки в позвоночнике. Подвижные соединения образуются суставами. Каждый сустав состоит из суставной поверхности, суставной сумки и суставной жидкости, находящейся в суставной полости. Сустав чаще всего укреплен связками. Суставная жидкость служит «смазкой» и питательной средой для суставного хряща. Объем движений сустава ограничен связками (рис. 76).

Рис. 75. Позвоночный столб:
1 – шейные позвонки (7), *2* – грудные (12), *3* – поясничные (5), *4* – крестец (5), *5* – копчик (4 – 5)

Суставы делят на группы по числу суставных поверхностей, по форме суставных поверхностей костей и по характеру подвижности. По числу поверхностей суставы подразделяют на простые и сложные; по форме – на плоские, шаровидные (плечевой, тазобедренный), эллипсовидные (между затылочной костью и первым шейным позвонком), шарнирные, или блоковидные (между блоками плечевой кости и локтевой костью), и т. д. По характеру подвижности различают одноосные, т. е. с одной осью вращения (блоковидные), двуосные, т. е. с двумя осями (эллипсовидные), и трехосные (шаровидные) суставы.

Строение кости. Поверхность кости покрыта надкостницей, через мелкие отверстия которой проходят кровеносные со-

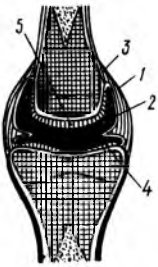


Рис. 76. Схема строения сустава:

1 – суставная сумка, *2* – суставная полость с жидкостью, *3* – надкостница, *4*, *5* – суставные поверхности, покрытые хрящом

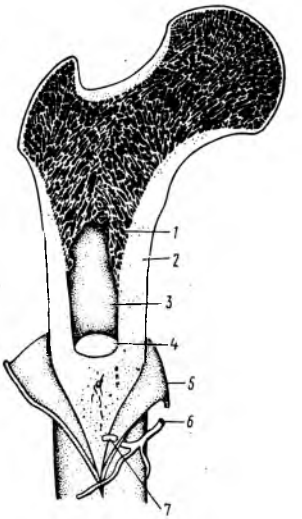


Рис. 77. Строение трубчатой кости: *1* – губчатое вещество, *2* – компактное вещество, *3* – костно-мозговая полость, *4* – костный мозг, *5* – надкостница, *6* – кровеносный сосуд, *7* – отверстие, через которое сосуд проникает в кость

суды, питающие кость. Здесь же находится много чувствительных нервных окончаний, сама же кость не чувствительна. Надкостница выполняет еще защитную функцию. За надкостницей расположено компактное плотное вещество, пропитанное солями кальция, а под ним – губчатое вещество кости (рис. 77). В полости трубчатых костей (бедренной, плечевой и др.) заключен красный костный мозг, который в процессе роста заменяется желтым костным мозгом. Губчатое вещество состоит из множества костных перекладин. Они располагаются по тем направлениям, по которым кость испытывает давление силы тяжести и растяжение прикрепляющимися к ней мышцами. Это делает кость прочной. Направление костных пластинок двух соединенных костей как бы продолжает друг друга через сустав. В частности, в сложном комплексе костей стопы, свод которой образован рядом самостоятельных костей, общее направление костных пластинок имеет дугообразную форму.

Силы, возникающие в теле при движениях, имеют динамический характер и нередко бывают достаточны, чтобы вызвать вывих в суставе или перелом кости. В организме существуют различные приспособления, препятствующие этому: например, межпозвоночные диски, изогнутость позвоночного столба, сводчатость стопы. Имеет значение и структура эпифизов концевых частей трубчатых костей и их центральной части. Трубчатая кость в центре более прочна и менее эластична, чем на концах. По направлению к суставной поверхности структура трубчатой кости изменяется от ком-

пактной к губчатой, что обеспечивает плавную и равномерную передачу напряжений от кости через хрящ на поверхность сустава. Костная ткань характеризуется одновременно эластичностью и прочностью. Сочетание хрупких высокопрочных кристаллов фосфата кальция и способных к значительной деформации упругих соединительнотканных волокон придает кости механические свойства промежуточного характера: бóльшую прочность, чем у волокон, и мéньшую хрупкость, чем у кристаллов.

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА

Гладкие и поперечнополосатые мышцы. У человека, как и у всех позвоночных животных, имеются два вида мышц: гладкие и поперечнополосатые (скелетные). К последним относится также мышца сердца. Особенности ее строения и функции рассматриваются в разделе «Кровообращение».

Поперéчнополосатые мышцы состоят из мышечных волокон длиной от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Внутри них находятся сократительные нити – миофибриллы. По всей длине они разделены на регулярно повторяющиеся участки с различными оптическими свойствами, поэтому в световом микроскопе мышечные волокна выглядят поперечноисчерченными – с чередующимися белыми и темными полосами. Гладкие мышцы такой исчерченности не имеют. Общим в строении как скелетных, так и гладких мышц является то, что миофибриллы их состоят из нитей сократительных белков – актина и миозина. Несмотря на некоторую общность в строении, между ними есть существенные различия.

Гладкие мышцы находятся во внутренних органах – стенках сосудов, мочевого пузыря, мочеточников, кишечника и т. д., поперечнополосатые прикрепляются к костям скелета и обеспечивают произвольное движение тела и его частей. Сила сокращения поперечнополосатых мышц больше, чем гладких, но и утомление у них развивается быстрее. Гладкие мышцы могут длительное время находиться в состоянии сокращения. Сокращаются скелетные мышцы также быстрее, чем гладкие, а период между моментом раздражения мышц и началом их сокращения короче.

Каждая поперечнополосатая мышца заключена в прочную соединительнотканную оболочку, имеющую гладкую поверхность, поэтому движется относительно соседних мышц с минимальным трением. Скелетная мышца состоит из большого числа отдельных мышечных волокон, которые на концах ее постепенно переходят в сухожилие. Сухожильные концы

мышц прикреплены чаще всего к разным костям. Некоторые мышцы – мимические – одним концом прикреплены к коже. Обычно при движении сокращается не одна, а целая группа мышц.

Общий обзор мышечной системы. В теле человека насчитывается несколько сот скелетных мышц (рис. 78). Муску-

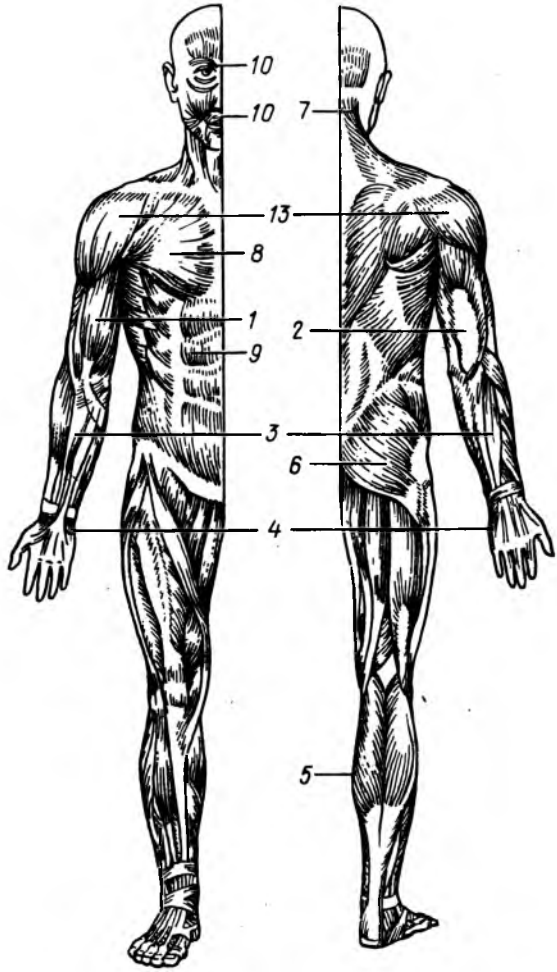


Рис. 78. Мышцы тела человека:

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 лица

латура у мужчин составляет 42 %, у женщин – 36 % массы тела. К мышцам головы относятся мимические и жевательные, к мышцам, вызывающим движение головы, – грудиноключичнососцевидная и др. Мышцы груди принимают участие в движении грудной клетки, а также рук (большая грудная мышца). Мышцы живота образуют брюшной пресс, удерживающий в нормальном положении органы брюшной полости. Они состоят из слоев, волокна которых перекрещиваются, что делает стенку живота более прочной, позволяя ей преодолевать давление внутренних органов. Мышцы спины участвуют в движении позвоночника. Движением верхних конечностей управляют мышцы предплечья – двухглавая (сгибатель) и трехглавая (разгибатель). Мышцы, приводящие в движение кисть и пальцы, очень многообразны. Мышцы бедер и голени в связи с прямохождением развиты очень хорошо. Большие ягодичные мышцы с одной стороны прикрепляются к бедру, с другой – к тазу, их сокращение вызывает движение бедер в тазобедренном суставе. Они играют большую роль в поддержании вертикального положения, поэтому развиты очень сильно. Наиболее крупная мышца, приводящая в движение стопу, икроножная.

Рефлекторный характер деятельности мышц. Любой двигательный акт, будь то ходьба, бег, движения пальцев рук при письме или игре на фортепьяно, связан с тонким и точным согласованием последовательности сокращения различных мышечных групп, их силы и продолжительности. Регуляция любого движения осуществляется разными отделами центральной нервной системы на основе безусловных и условных рефлексов. В коре головного мозга в области передней центральной извилины находится зона двигательного анализатора. Кора осуществляет условнорефлекторную регуляцию движений, т. е. тех движений, которые выработались у человека в процессе индивидуального опыта. Обучение новым формам движений возможно только при сохранности коры. Роль промежуточного мозга, его подкорковых ядер, заключается в том, что они регулируют движения, ставшие в результате многократного повторения автоматическими. Освоение нового двигательного акта всегда сопряжено с большой тратой энергии. В регуляции безусловнорефлекторных движений принимает участие мозжечок. Кора осуществляет двусторонние связи с мозжечком и подкорковыми ядрами, контролируя их работу. На уровне промежуточного и среднего мозга также осуществляется рефлекторная регуляция тонуса мышц. Даже в покое мышцы находятся в состоянии *тонуса*, т. е. длительного частичного сокращения. Внешне это

выражается в том, что мышцы имеют определенную степень упругости. Мышца, находящаяся в состоянии некоторого напряжения, реагирует на раздражитель быстрее и сокращается сильнее.

Любые движения связаны с сокращением многих мышц и носят плавный характер, что имеет большое значение для координации и точности движений.

Регуляция деятельности мышц осуществляется по принципу обратной связи. Поперечнополосатые мышцы, сухожилия и суставы снабжены специальными нервными окончаниями, чувствительными к изменению натяжения мышц и сухожилий. Они посылают нервные импульсы в спинной мозг, мозжечок, средний, промежуточный мозг и кору больших полушарий. Таким образом центральная нервная система получает информацию о процессах, происходящих в скелетно-мышечной системе: интенсивности и согласованности сокращения отдельных мышц и целых мышечных комплексов, изменении суставных углов при различных видах движения (бег, ходьба, прыжки и т. д.). Получая информацию об этих процессах, центральная нервная система посылает двигательные импульсы определенной частоты, последовательности и амплитуды на исполнительные органы — мышцы, в результате чего изменяется характер движения.

КРОВООБРАЩЕНИЕ

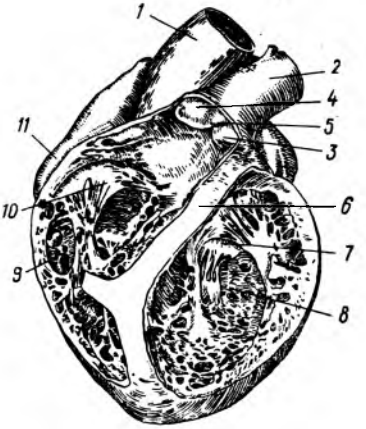
Движение крови по сосудам обеспечивается деятельностью *сердечно-сосудистой системы*. Благодаря кровообращению ко всем тканям и органам поступают кислород и питательные вещества, а также гормоны, из организма выводятся продукты распада веществ. Сердечно-сосудистая система включает сердце, артерии, вены и капилляры.

Строение органов кровообращения

Строение и работа сердца. *Сердце* представляет собой полый мышечный орган, состоящий из двух предсердий и двух желудочков (рис. 79). Левая и правая части сердца разделены перегородкой. Между предсердиями и желудочками имеются отверстия, которые могут закрываться клапанами. Клапаны состоят из створок, которые открываются только в полость желудочков. В левой половине сердца клапан образован двумя створками и называется двустворчатым. Между правым предсердием и правым желудочком находится трехстворчатый клапан. Клапаны соединены со

Рис. 79. Строение сердца:

1 – аорта, *2* – легочная артерия, *3–5* – полулунные клапаны, *6* – перегородка между желудочками, *7* – двустворчатый клапан, *8* – левый желудочек, *9* – правый желудочек, *10* – трехстворчатый клапан, *11* – правое предсердие



стенкой желудочков сухожильными нитями, препятствующими открыванию клапанов в полость предсердий. В стенке желудочков сердца имеются отверстия, ведущие в сосуды, отходящие от сердца, – аорту и легочную артерию. В месте выхода аорты из левого желудочка и легочной артерии из правого желудочка располагаются полулунные клапаны. Свободный край полулунных клапанов обращен в просвет сосудов, эти клапаны пропускают кровь из сердца в сосуды и препятствуют ее обратному току. Клапаны сердца обеспечивают движение крови только в одном направлении: из предсердий в желудочки, а из желудочков – в легочную артерию и аорту.

Стенка сердца образована поперечнополосатой мускулатурой. Внутренняя ее поверхность выстлана уплощенными эпителиальными клетками, снаружи сердце покрывает соединительная ткань. Сердечная мышца обладает свойствами, характеризующими любую мышечную ткань: возбудимостью и сократимостью. *Возбудимость* – это способность отвечать на раздражение возбуждением, *сократимость* – способность сокращаться при возбуждении, вызванном каким-либо раздражителем. Кроме того, мышце сердца свойственны *проведение возбуждения* и *автоматия*. Эти функции обусловлены высокоспециализированными атипическими волокнами, находящимися в сердце. Атипические волокна представлены либо скоплениями – узлами, либо пучками, расположенными в мышечной стенке желудочков. В правом предсердии, в месте впадения верхней полой вены, находится центр автоматии 1-го порядка, определяющий ритм сокращений сердца. Возбуждение распространяется по предсердиям и охватывает узел

автоматии 2-го порядка, который находится на границе между желудочками – в перегородке сердца. Здесь оно передается с предсердий на желудочки, распространяется в их стенках и охватывает всю ткань желудочков по проводящим пучкам. Таким образом, сердце ритмически сокращается благодаря импульсам, возникающим в узлах атипической проводящей ткани. Способность сердца ритмически сокращаться независимо от внешних влияний получило название автоматии.

Период, охватывающий полное сокращение и расслабление сердца, называется *сердечным циклом*. Продолжительность его при 75 сокращениях сердца в минуту равна 0,8 с. Сокращение сердца называется *систолой*, расслабление – *диастолой*. Сердечный цикл начинается систолой предсердий, которая продолжается 0,1 с. Желудочки в это время расслаблены. Систола предсердий приводит к выталкиванию крови в желудочки. Затем наступает диастола предсердий длительностью 0,7 с. Следующая стадия сердечного цикла – сокращение, или систола желудочков. Давление в них повышается, створчатые клапаны закрываются, и кровь поступает в сосуды, отходящие от сердца, – аорту и легочную артерию. Систола желудочков продолжается 0,3 с. В третьей стадии желудочки расслабляются, предсердия также расслаблены и наступает общая пауза в работе сердца. Давление в аорте и легочной артерии выше, чем в желудочках, поэтому полулунные клапаны закрываются. Общая пауза длится 0,4 с. После ее завершения начинается новый сердечный цикл. При учащении сокращений сердца длительность общей паузы уменьшается.

Регуляция деятельности сердца. Нервную регуляцию работы сердца осуществляет *вегетативная нервная система*. Парасимпатический отдел ее представлен парой блуждающих нервов. Они берут начало в продолговатом мозге и дают ветви к сердцу. Блуждающие нервы тормозят деятельность сердца: снижают частоту и силу сердечных сокращений. Симпатические нервы действуют в противоположном направлении. Импульсы, поступающие к сердцу по симпатическим нервам, вызывают учащение и усиление сокращений сердца. Блуждающие и симпатические нервы действуют на сердце согласованно. Так, во время сна усиливается влияние блуждающих нервов и деятельность сердца замедляется. Влияние симпатических нервов в это время ослабевает.

На работу сердца значительное влияние оказывают концентрация Ca^{2+} и K^{+} в крови и некоторые гормоны. Гормон надпочечников адреналин вызывает эффект, аналогичный действию симпатической нервной системы. Иногда адре-

налин поступает в кровь в очень больших количествах. Обычно это вызывается чрезмерной мышечной работой или тяжелыми психическими нагрузками. Резкое повышение концентрации адреналина в крови неблагоприятно действует на сердце.

Строение сосудов. Движение крови по сосудам. Кровь непрерывным потоком движется по двум *кругам кровообращения – большому* и *малому*. Большой круг начинается левым желудочком, из которого кровь, насыщенная кислородом, двигаясь по аорте, артериям и капиллярам, отдает кислород и обогащается двуокисью углерода, затем поступает в вены, собирается в две полые вены и впадает в правое предсердие. Здесь большой круг заканчивается. В малом круге кровообращения кровь движется из правого желудочка, поступает в легочную артерию, сосудистую систему легких, насыщается кислородом, возвращается к сердцу по легочным венам и вливается в левое предсердие. Следовательно, по легочной артерии протекает венозная кровь, а по легочной вене – артериальная.

Артерии – это сосуды, по которым кровь движется от сердца. Стенки их плотные, упругие и состоят из нескольких слоев (рис. 80). Внутренний образован уплощенными эпителиальными клетками, он называется *эндотелием*. Затем следует слой из эластических соединительнотканных волокон. Далее располагается слой гладкой мускулатуры. Снаружи артерии покрыты соединительнотканной оболочкой. После

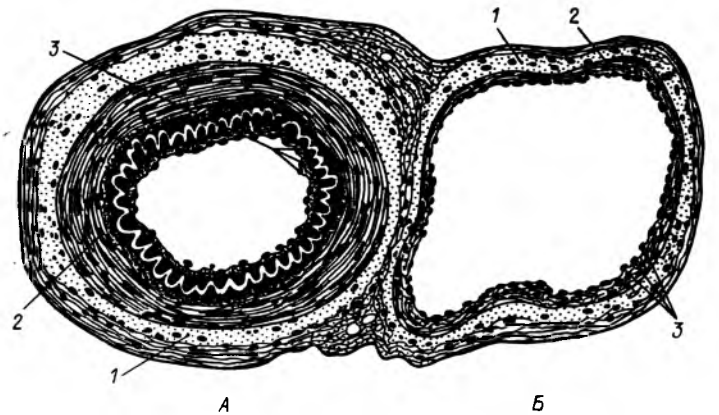


Рис. 80. Строение стенок сосудов. *А* – поперечный разрез артерии, *Б* – поперечный разрез вены:

1 – наружный соединительнотканный слой, *2* – средний мышечный слой, *3* – внутренний слой

выхода из левого желудочка аорта делится на крупные артерии, которые, в свою очередь, разветвляются на более мелкие. Самые мелкие артерии переходят в *капилляры*, стенки которых лишены эластического и гладкомышечного слоев и состоят только из одного слоя эпителиальных клеток. Через этот слой происходит обмен веществ между кровью и тканями. Число капилляров в разных тканях неодинаково. Например, в мышечной ткани на 1 $см^2$ приходится 240 000 капилляров. Кровь движется по ним очень медленно по сравнению со скоростью движения крови в аорте. Медленный ток крови в капиллярах способствует обмену газов между эритроцитами и тканями, а также проникновению питательных веществ в ткани и выведению продуктов обмена.

В состоянии покоя или при небольшой нагрузке на орган часть капилляров находится в спавшемся состоянии и не функционирует. При усиленной работе все капилляры открываются и объем крови, протекающей через орган, увеличивается.

Из капилляров кровь поступает в *вены*. Стенки вен тонкие, мягкие, мышечный слой в них слабо развит по сравнению с артериями. Они легко растягиваются и легко спадаются. По венам кровь течет к сердцу. В венах имеются клапаны, препятствующие обратному току крови.

Диаметр сосудов и количество протекающей по ним крови регулируются рефлекторно и гуморально в зависимости от интенсивности работы органа. Интенсивно работающему органу при прочих равных условиях требуется бо́льшее количество притекающей крови. Это обеспечивается расширением сосудов в работающем органе и сужением сосудов в другом.

Давление крови. Депо крови. Согласно законам гидродинамики, скорость движения крови по сосудам зависит от разности давлений в начале и конце сосудистой системы и от сопротивления, которое испытывает жидкость вследствие своей вязкости и трения о стенки сосудов. Как показывают прямые измерения артериального давления, оно падает в крупных и средних артериях на 10 %, а в артериолах и капиллярах на 85 % и составляет в артериальной части капилляров 25—30 мм рт. ст.[1], а в венозной — до 8—12 мм рт. ст. Давление крови в крупных венах, например в полых, может быть выше или ниже атмосферного на 5 мм рт. ст. Наибольшее падение давления происходит в артериолах и капиллярах вследствие того, что суммарная величина площади

[1] В медицинской практике принято измерять давление внесистемными единицами — мм рт. ст. 1 мм рт. ст. ≈ 133, 322 Па.

их поперечного сечения в десятки раз превышает общую площадь поперечного сечения более крупных артерий. Поэтому сопротивление току крови в крупных артериях наибольшее. Артериальное давление у молодых людей в начале систолы максимально – 120 мм рт. ст., а во время диастолы минимально – 80 мм рт. ст. Разница между систолическим и диастолическим давлением называется *пульсовым давлением.*

Скорость тока крови – важный показатель кровообращения. Наиболее велика она в аорте и артериях. Скорость кровотока постепенно падает вплоть до капилляров, но в венах увеличивается. Скорость движения крови по венам выше, чем в капиллярах, вследствие того что суммарный просвет вен меньше, чем у капилляров. Движению крови по венам способствует присасывающее действие грудной клетки. Сокращение скелетных мышц, в толще которых проходят вены, ведет к выталкиванию крови в сторону правого предсердия. Полное время круговорота крови составляет 20 – 25 с.

В состоянии покоя до 45 – 50 % всей массы циркулирующей крови находится в *депо крови*: селезенке, печени, подкожном сосудистом сплетении. Кровь в них или полностью выключается из общей циркуляции, или кровоток там происходит очень медленно. В случае кровопотери, отравления, усиленной мышечной работы, понижения количества кислорода в окружающей среде кровь из депо поступает в общее сосудистое русло. Следовательно, количество циркулирующей крови в организме строго регулируется.

Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы

Работа сердечно-сосудистой системы направлена на экономное распределение ограниченного запаса крови и снабжение кислородом и питательными веществами клеток тканей и органов, работающих в одно и то же время с разной интенсивностью.

Так, при напряженной мышечной работе необходимость улучшить кровоснабжение поперечнополосатых мышц ведет к расширению проходящих в них сосудов скелетных мышц, в то время как сосуды пищеварительной системы одновременно сужаются. Регуляция кровоснабжения направлена на согласование работы сердца (силы, частоты сокращений) с определенным суммарным сопротивлением сосудов.

Существуют определенные отношения между степенью наполнения кровью сердца, силой сокращения и частотой его работы. Кровообращение в органах может улучшаться благо-

даря усилению сердечной деятельности и расширению сосудов. Однако резкое увеличение частоты сокращений сердца ведет к уменьшению продолжительности диастолы и, следовательно, к уменьшению наполнения камер сердца кровью. При резком сужении сосудов увеличивается нагрузка на сердце, приводящая к ухудшению его работы, что также отрицательно сказывается на кровоснабжении органов. Поэтому благодаря регулирующим механизмам согласовываются пределы регулируемых параметров сердечной деятельности (сила и частота сокращений) со степенью изменения просвета сосудов.

Регуляция работы сердечно-сосудистой системы осуществляется рефлекторно в результате раздражения рецепторов, находящихся как в самой сосудистой системе, так и вне ее — в коже, селезенке, почках, легких и т. д.

Наиболее важны две группы рефлексов, которые поддерживают относительно постоянный уровень артериального давления. Участки, где расположены рецепторы, воспринимающие изменение артериального давления, называются *сосудистыми рефлексогенными зонами*. Рецепторы первой группы рефлексов находятся в левом желудочке, дуге аорты, сонных артериях. Повышение давления в них ведет к возбуждению рецепторов. Импульсы от них по центростремительным нейронам достигают сосудодвигательного центра, от которого по центробежным нейронам нервные импульсы поступают к сосудам и сердцу. В результате урежения деятельности сердца и расширения сосудов наступает рефлекторное снижение артериального давления. Такая реакция имеет приспособительное значение, так как предотвращает повышение давления в сосудистой системе. С тех же рецептивных полей при понижении артериального давления возникает противоположный рефлекс, результатом которого является повышение артериального давления.

Рецептивные зоны второй группы рефлексов находятся в месте впадения полых вен в правое предсердие и в нем самом. Повышение давления вызывает усиление работы сердца, сужение сосудов и повышение артериального давления. Если бы сила сокращения сердца не увеличилась, в легких мог бы возникнуть застой крови, что привело бы к резкому ухудшению газообмена.

Поддержание среднего уровня артериального давления очень важно для организма, так как при значительном понижении его нарушаются процессы нормального кровоснабжения мозга, сердца, почек и других органов, а при резком его повышении может наступить кровоизлияние в результате разрыва стенок сосудов.

Помимо нервной регуляции, большое значение имеет гуморальная регуляция. Так, при изменении химического состава крови (концентрации CO_2, O_2 и др.) происходит возбуждение хеморецепторов, находящихся в зоне разветвления сонной артерии. Это ведет к изменению артериального давления.

Кровь

Клетки тканей организма человека окружены межклеточной, или тканевой, жидкостью. Концентрация химических веществ в тканевой жидкости колеблется в очень узких пределах. Относительное постоянство состава межклеточной среды обеспечивается непрерывным движением крови. Кровь переносит необходимые для жизнедеятельности клеток питательные вещества, гормоны, ферменты. Она транспортирует кислород из легких в ткани, двуокись углерода – от тканей к легким, доставляет продукты обмена веществ (мочевую кислоту, мочевину и др.), излишки солей и воды от тканей к местам их выделения.

Кровь – это жидкая соединительная ткань, состоящая из *плазмы* (примерно 54 % объема) и *форменных элементов* (около 46 % объема).

Плазма крови. Плазма крови содержит 90–92 % воды и 8–10 % сухого вещества, главным образом белков и солей. Высокая удельная теплоемкость воды обусловливает значение крови в поддержании постоянства температуры тела. Растворенные в плазме белки, минеральные соли и другие вещества создают определенное осмотическое давление, благодаря которому вода через клеточные мембраны выходит в кровь. Таким образом совершается обмен воды между тканями и кровью.

С пищей в организм человека поступает большое количество воды и минеральных солей. Несмотря на это, в крови поддерживаются постоянные величины концентрации минеральных веществ и осмотического давления. Это достигается благодаря выделению избыточного количества химических соединений через почки, потовые железы, легкие.

Для нормальной жизнедеятельности клеток необходима определенная реакция среды, обусловливаемая концентрацией водородных ионов. Реакция крови всегда слабощелочная. Между тем в тканях в процессе обмена веществ образуется много кислых продуктов, например молочной кислоты при усиленной мышечной работе. В тканях и в крови может увеличиваться и содержание щелочных продуктов, что бывает

при усиленном дыхании, когда из крови удаляется большое количество угольной кислоты. Изменениям реакции крови в ту или другую сторону препятствуют *буферные* свойства находящихся в ней веществ, связывающих кислоты или основания. К таким веществам относятся гемоглобин, белки плазмы, соли угольной и фосфорной кислот. Белки способны диссоциировать и как кислоты, и как основания. В кислой среде белки отдают в среду OH^-, т. е. диссоциируют как основание. В щелочной среде белки диссоциируют с освобождением ионов водорода и могут присоединять к себе катионы натрия. Буферные свойства крови в основном определяет *гемоглобин*. На его долю приходится примерно три четверти буферной емкости крови. Это связано с тем, что гемоглобин, как и все белки, диссоциирует как кислота или как основание в зависимости от реакции среды. Кроме того, окисленный гемоглобин (оксигемоглобин) проявляет свойства слабой кислоты. После отдачи кислорода в капиллярах большого круга кровообращения восстановленный гемоглобин способен связывать H^+, т. е. обладает свойствами слабого основания.

Разнообразные белки крови выполняют важные функции в организме. *Протромбин*, *фибриноген* принимают участие в процессе свертывания крови. После осаждения фибрина оставшаяся жидкая часть крови называется сывороткой. *Антитела*, образуемые белыми кровяными тельцами, обезвреживают болезнетворные микроорганизмы и выделяемые ими ядовитые вещества, если они попадают в кровь.

Форменные элементы крови. *Эритроциты*, или красные кровяные тельца, представляют собой безъядерные клетки двояковогнутой формы. Они эластичны и легко меняют свою форму, проходя сквозь узкий просвет капилляров. Диаметр эритроцитов 7–8 мкм, толщина 2,5 мкм. В 1 $мм^3$ крови находится 4–5 млн. эритроцитов. Их основная функция – перенос кислорода из легких в ткани и двуокиси углерода из тканей в легкие. Выполнению этой функции способствует двояковогнутая форма эритроцитов: их поверхность при такой форме максимальная, что облегчает диффузию кислорода внутрь клетки. Продолжительность жизни эритроцитов 100–130 дней. Ежесекундно в красном костном мозге их образуется около 5 млн. Разрушаются они в селезенке. Содержавшееся в них железо вновь используется организмом, а остальные составные части выводятся печенью в виде билирубина и других желчных пигментов. Во время физических нагрузок количество эритроцитов в крови увеличивается вследствие выброса их из депо – печени и селезенки. Снижение концентрации кислорода в окружающем воздухе

также ведет к увеличению числа эритроцитов и концентрации гемоглобина в крови. Это имеет большое приспособительное значение, так как обеспечивает потребность человека в кислороде в условиях высокогорья. Количество эритроцитов в крови регулируется нервной системой и гуморальным путем.

Лейкоциты – это белые кровяные тельца. В крови находится пять типов лейкоцитов: лимфоциты, моноциты, нейтрофилы, базофилы и эозинофилы. В 1 мм^3 крови их содержится 6–8 тыс. Лейкоциты образуются в красном костном мозге, зобной железе, селезенке, лимфатических узлах. Относительное количество разных типов лейкоцитов неодинаково. Нейтрофилы составляют 65–75 % от общего числа лейкоцитов, лимфоциты – 20–30 %, содержание других типов колеблется от 1 до 8–10 %. Особенность лейкоцитов – их способность к движению. Они могут покидать кровеносное русло, проникая через стенки сосудов, и передвигаться между тканевыми клетками. При попадании в ткани микроорганизмов нейтрофилы и моноциты приближаются к ним, выпускают ложноножки, обволакивают и втягивают внутрь цитоплазмы, где микроорганизмы перевариваются. Поглощение и переваривание белыми кровяными тельцами микроорганизмов и других инородных тел было изучено русским ученым И. И. Мечниковым. Он назвал это явление *фагоцитозом*, а сами лейкоциты – фагоцитами. Лейкоциты уничтожают также отмершие клетки организма. Помимо функции фагоцитоза, белые кровяные клетки вырабатывают белки – антитела, склеивающие или растворяющие микроорганизмы.

Таким образом, лейкоциты выполняют защитные функции в организме.

Тромбоциты, или кровяные пластинки, – безъядерные образования диаметром 2–5 мкм. В среднем в 1 мм^3 крови содержится 250–400 тыс. тромбоцитов. Они образуются в красном костном мозге путем отшнуровывания участка цитоплазмы гигантских кроветворных клеток и разрушаются в селезенке. Продолжительность их жизни 5–7 дней. Функция тромбоцитов – участие в процессах свертывания крови.

Свертывание крови. Защитные свойства крови проявляются и в ее способности свертываться – образовывать сгусток, или тромб, закупоривающий поврежденный сосуд. Свертывание крови – сложный многоступенчатый ферментативный процесс. Он может быть разделен на три этапа. Первый характеризуется прилипанием тромбоцитов к поврежденной поверхности сосуда и склеиванием их между собой. Часть тромбоцитов распадается, при этом в присутствии ионов кальция и некоторых белков плазмы образуется белок тромбопластин.

Второй этап начинается с взаимодействия тромбопластина с протромбином, который превращается в фермент тромбин. Протромбин – неактивная форма тромбина, он синтезируется клетками печени и постоянно находится в крови. Превращение протромбина в тромбин также происходит только в присутствии ионов кальция. Третий этап заключается во взаимодействии тромбина с растворенным в плазме белком фибриногеном и превращением его в нерастворимый фибрин. Нити фибрина – основной компонент тромба, образующегося в месте повреждения. Тромб закрывает просвет сосуда или поверхность раны, под ним развивается соединительная ткань – образуется рубец.

Процесс свертывания крови имеет большое приспособительное значение в случае повреждения сосудов. С другой стороны, очень важно, чтобы кровь, циркулирующая в сосудах, не свертывалась. Свертыванию крови препятствует гепарин, образующийся в печени и в легких. В сыворотке крови содержится фермент фибринолизин, растворяющий образующийся фибрин. Таким образом, в организме существуют две системы – *свертывающая* и *противосвертывающая*. Они находятся в равновесии, при нарушении которого в сосудах образуются тромбы, или, напротив, возникают кровотечения.

Защитные свойства крови. Иммунитет. В организм человека часто попадают вирусы и микроорганизмы из окружающей среды, в том числе болезнетворные. Однако внедрение их в организм далеко не всегда вызывает заболевание. Это объясняется тем, что в организме имеется целый ряд защитных механизмов. Это прежде всего фагоцитоз. Важная роль в защите организма от инфекции принадлежит антителам, которые вырабатываются главным образом лимфоцитами и моноцитами. Антитела обусловливают невосприимчивость к инфекционным болезням, или *иммунитет*. Различают несколько видов иммунитета. *Врожденный* иммунитет является видовым признаком и передается по наследству. Так, человек невосприимчив к возбудителям чумы рогатого скота, куриной холеры. Иммунитет вырабатывается и после перенесенного инфекционного заболевания. Это *приобретенный* иммунитет. Он держится долго, иногда всю жизнь.

Антитела обладают специфичностью, они возникают под действием определенного вида микроорганизмов или вырабатываемого им токсина и действуют только на тот микроб или токсин, который послужил причиной их образования. Поэтому для предупреждения заболеваний в организм человека, как правило в детском возрасте, вводят ослабленных

или убитых возбудителей наиболее часто встречающихся заболеваний (вирусных или бактериальных) – кори, коклюша, дифтерии, столбняка, полиомиелита, туберкулеза. При попадании этих возбудителей в организм вырабатываемые организмом антитела предохраняют от заболевания. Вызванный таким путем иммунитет называют *искусственным*. Выделяют еще *пассивный* иммунитет, создаваемый введением готовых антител извне. Дети грудного возраста получают антитела с молоком матери. В медицинской практике при инфекционных заболеваниях часто вводят сыворотку крови, полученную от переболевших людей или животных. Такая сыворотка содержит готовые антитела против возбудителей болезни. Пассивный иммунитет сохраняется сравнительно недолго – до тех пор, пока антитела не разрушатся.

Лимфатическая система

Лимфатическая система начинается лимфатическими капиллярами в различных органах тела, которые переходят в более крупные сосуды, впадающие в вены шеи. По ходу лимфатических сосудов располагаются лимфатические узлы. В крупных сосудах находятся клапаны, препятствующие обратному току лимфы. В лимфатические капилляры, диаметр которых в несколько раз больше диаметра кровеносных капилляров, легко проникает тканевая жидкость, через их стенку свободно проходят белковые молекулы. Лимфатические сосуды образуют в организме густую сеть и тесно связаны с кровеносными капиллярами (рис. 81).

В стенке лимфатических сосудов есть мышечный слой, поэтому они обладают определенным тонусом, способностью к сокращению и расслаблению. Движение лимфы вызывается сокращением скелетных мышц, стенок лимфатических сосудов

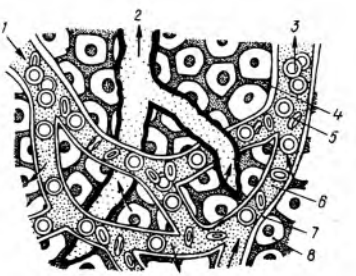


Рис. 81. Схема взаимоотношений между кровеносными и лимфатическими капиллярами и клетками ткани. Кровеносные капилляры открыты с обоих концов, лимфатические капилляры кончаются слепо. Стрелки показывают направление тока жидкостей:

1 – артериола, *2* – лимфатический капилляр, *3* – венула, *4* – межклеточная (тканевая) жидкость, *5* – эритроцит, *6* – плазма крови, *7* – капилляр, *8* – тканевая клетка

и присасывающим действием грудной клетки. Давление в периферических лимфатических сосудах ниже, чем в соответствующих отделах венозной системы. В центральных же отделах существуют обратные соотношения. Например, если у собаки давление в концевом отделе грудного лимфатического сосуда равно 6,4 см водн. ст., то кровяное давление в безымянной вене – 2,4 см вод. ст. Именно это и обусловливает впадение лимфатического протока в крупные вены, как место наименьшего венозного давления. По химическому составу лимфа близка к тканевой жидкости, но в ней меньше белков и много лейкоцитов.

Основные функции лимфатической системы: поддержание нормального обмена в тканях; возвращение белка в кровь из межтканевой жидкости; участие в перераспределении жидкости в теле; защитные свойства – образование лимфоцитов, антител; участие в транспорте питательных веществ, особенно жиров. До 80 % жиров, всасываемых в кишечнике, попадает в лимфатическую систему.

Лимфатическая система появилась лишь у позвоночных. У холоднокровных животных наблюдается отток лимфы в периферические отделы венозной системы, лимфатическая система у них снабжена специальными нагнетательными органами с хорошо развитой мышечной оболочкой – лимфатическими сердцами, исчезнувшими у теплокровных животных.

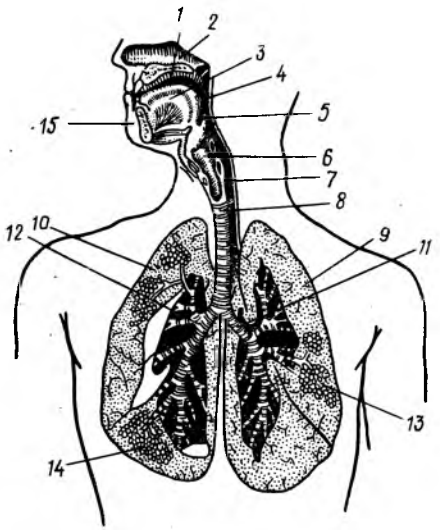


Рис. 82. Строение органов дыхания:
1 – ротовая полость, *2* – носовая полость, *3* – язык, *4* – глотка, *5* – надгортанник, *6* – гортань, *7* – пищевод, *8* – трахея, *9*, *10* – легкие, *11*, *12* – бронхи, *13*, *14* – альвеолы, *15* – нижняя челюсть

ДЫХАНИЕ

Дыхание – сложный физиологический процесс, в результате которого организм потребляет кислород и выделяет двуокись углерода.

Строение органов дыхания

Дыхательные пути. Строение легких. К системе органов дыхания относятся носовая полость, гортань, трахея, бронхи, легкие (рис. 82).

Полость носа образована костями лицевой части черепа и хрящами. Его внутренняя поверхность покрыта слизистой оболочкой, снабженной многочисленными кровеносными сосудами. Вдыхаемый воздух, попадая в полость носа, обогревается, увлажняется, очищается от пыли и частично обезвреживается. Отсюда он попадает в носоглотку, в ротовую часть глотки и в гортань.

В *гортани*, состоящей из нескольких подвижно соединенных хрящей, расположены голосовые связки. Вибрация их при прохождении воздуха вызывает образование звуков. Сверху вход в гортань прикрывает надгортанник, препятствующий попаданию пищи в дыхательные пути.

Гортань переходит в *трахею*, которая имеет форму трубки длиной 10—12 см. Она состоит из хрящевых полуколец, не позволяющих ей спадаться. Трахея делится на два *бронха*, которые входят в правое и левое легкие. В легких бронхи многократно ветвятся, и диаметр их постепенно уменьшается. На концах самых мелких бронхов — *бронхиол* — располагаются легочные пузырьки — *альвеолы*. Стенки трахеи и бронхов состоят из внутреннего эпителиального, наружного соединительнотканного и среднего слоя, содержащего хрящевые кольца и гладкие мышцы. Эпителий, выстилающий внутреннюю поверхность трахеи, бронхов, а также полости носа и гортани, носит название мерцательного. Клетки эпителия образуют выросты — реснички, колебательное движение которых (мерцание) приводит к удалению пыли, попавшей на слизистую оболочку. С уменьшением размеров бронхов в среднем слое из стенки исчезают хрящевые кольца.

Альвеолы, которыми заканчиваются бронхи, образованы одним слоем плоских эпителиальных клеток, густо оплетенных капиллярами малого круга кровообращения. Общая поверхность альвеол взрослого человека составляет около 100 м^2. Вокруг альвеол располагаются волокна соединительной ткани, которые могут сильно растягиваться. Мышечной ткани в легких нет, поэтому они пассивно растягиваются во время вдоха и спадаются во время выдоха. Снаружи легкие одеты двумя плевральными листками. Один из них покрывает легкие, другой выстилает внутреннюю поверхность грудной клетки. Плевральные листки образуют замкнутую полость с небольшим количеством жидкости, которая уменьшает трение легких о стенки грудной клетки при дыхании.

Процесс дыхания может быть разделен на ряд последовательных этапов: 1) внешнее дыхание — обмен газов между атмосферным и альвеолярным воздухом; 2) газообмен между альвеолярным воздухом и кровью, протекающей в легочных

капиллярах; 3) транспорт газов кровью; 4) газообмен между кровью и тканями.

Внешнее дыхание и жизненная емкость легких. Внешнее дыхание начинается с увеличения объема грудной клетки в вертикальном, передне-заднем и поперечном направлениях. Это происходит вследствие сокращения межреберных мышц и опускания диафрагмы. Благодаря сокращению межреберных мышц поднимаются и отводятся в стороны передние концы ребер, в результате чего размер грудной клетки в передне-заднем направлении увеличивается. Уплощение диафрагмы, в свою очередь, расширяет объем грудной полости в направлении сверху вниз. В процессе вдоха ткань легких растягивается вследствие того, что увеличивается разница между атмосферным давлением и давлением в плевральной полости. В плевральной полости давление всегда меньше, чем в атмосфере, поэтому его условно называют отрицательным. Во время вдоха оно еще больше снижается. В альвеолах давление воздуха также меньше атмосферного. Атмосферное давление, действуя на легкие изнутри, растягивает их, и легкие пассивно следуют за стенками грудной клетки. Воздух по воздухоносным путям поступает в альвеолы.

Во время выдоха ребра опускаются, купол диафрагмы поднимается, объем грудной клетки и легких уменьшается, воздух выходит наружу. При сокращении легких имеет значение и эластическая тяга соединительной ткани легких.

В состоянии покоя человек вдыхает и выдыхает около 500 мл (от 300 до 600 мл) воздуха – это *дыхательный* объем. После спокойного вдоха человек может вдохнуть еще 1500 мл – *дополнительный* объем воздуха, а после спокойного выдоха может выдохнуть еще 1500 мл – *резервный* объем воздуха. Совокупность дыхательного, дополнительного и резервного объемов воздуха называется *жизненной емкостью легких*. Это тот объем воздуха, который может максимально вдохнуть человек после максимального выдоха. Для взрослого здорового мужчины жизненная емкость легких в среднем составляет 3500–4000 мл.

Резервы внешнего дыхания, обеспечивающие вентиляцию легких, велики. Так, в покое частота дыхательных движений человека составляет 16–20 в 1 мин, дыхательный объем легких – 0,5 л, минутный объем – 8 л. При максимально возможном произвольном усилении вентиляции легких частота дыхания возрастает до 50–80 в 1 мин, дыхательный объем – до 2–4 л, а минутный – до 100–200 л. Дыхательный объем, т. е. глубина дыхания, зависит от определенного

уровня концентрации кислорода и двуокиси углерода в альвеолярном воздухе и обеспечивает нормальную концентрацию газов в артериальной крови.

Газообмен в легких. Концентрация газов в альвеолах отличается от концентрации газов в атмосферном воздухе. Атмосферный воздух содержит 20,94 % кислорода, 0,03 % двуокиси углерода, 79,03 % азота. Воздух же в альвеолах содержит 14,2 – 14,6 % кислорода, 5,5 – 5,7 % двуокиси углерода и 80 % азота.

Газообмен между альвеолярным воздухом и кровью в легких осуществляется вследствие разности парциального давления O_2 и CO_2 в альвеолах и напряжением этих газов в крови. (Парциальным давлением газа называют часть общего давления в смеси газов, которое приходится на долю данного газа. Парциальное давление газа в жидкости называют напряжением). Каждый из этих газов переходит из области более высокого парциального давления (напряжения) в область более низкого давления. Парциальное давление CO_2 в альвеолах меньше, чем в оплетающих их капиллярах, поэтому газ переходит из капилляров в альвеолы. Парциальное давление O_2 в альвеолах выше, чем в капиллярах легких, этим и объясняется переход O_2 из альвеол в капилляры легких. Эта разница в концентрациях как CO_2, так и O_2 имеет большое значение, так как определяет скорость газообмена в легких.

Транспорт газов кровью. Кислород из альвеолярного воздуха к тканям и двуокись углерода от тканей к легочным альвеолам переносит кровь. Газы могут находиться в жидкости как в состоянии физического растворения, так и в химически связанном виде. В 100 мл артериальной крови растворено 3 мл свободного кислорода и 19 мл связано гемоглобином. Двуокиси углерода в 100 мл артериальной крови физически растворено 2,5 мл, а в химически связанной форме находится 50 – 52 мл, в венозной крови – 55 – 58 мл. В плазме большая часть CO_2 содержится в форме солей угольной кислоты. Около 25 – 30 % выделяемой в легких двуокиси углерода переносит гемоглобин.

Количество оксигемоглобина в крови зависит от ряда условий. Так как интенсивно работающим тканям требуется кислород, то диссоциация оксигемоглобина будет тем интенсивнее, чем ниже в тканях парциальное давление O_2, выше парциальное давление CO_2 и чем больше водородных ионов в тканях.

Газообмен между кровью и тканями. Газообмен в тканях, так же как и в легких, происходит вследствие разности

напряжений O_2 и CO_2 в капиллярах и в тканях. Ткани поглощают O_2 и отдают CO_2. Газы переходят из области бо́льшего напряжения в область меньшего напряжения. На интенсивность газообмена влияют длина капилляров, разница напряжений, химический состав крови, скорость кровотока и т. д. Чем интенсивнее обмен в какой-либо ткани, органе или системе органов, тем больше требуется O_2. Необходимое количество кислорода, поступающего в кровь, будет обеспечено лишь при оптимальном соотношении CO_2 и O_2 в альвеолярном воздухе и в крови, омывающей легкие. Это соотношение поддерживается глубиной и частотой дыхания.

Регуляция дыхания

Дыхание регулируется *дыхательным центром*, который находится в продолговатом мозге. Разрушение этой области ведет к остановке дыхания. Дыхательный центр состоит из центров вдоха и выдоха. Кроме того, к дыхательному центру можно отнести также небольшую область в среднем мозге. Здесь находятся нейроны, контролирующие деятельность ниже расположенных центров продолговатого мозга, обеспечивая ритмичность вдоха и выдоха. Характерная особенность дыхательного центра – автоматия, т. е. обеспечение ритмических возбуждений входящих в его состав нейронов, даже если к ним не поступают нервные импульсы по центростремительным нейронам. *Автоматия* обусловливает ритмичность дыхания, которая может изменяться в зависимости от гуморальных факторов, нервных импульсов, поступающих по центростремительным нейронам и под влиянием вышележащих отделов мозга. От дыхательного центра нервные импульсы идут по центробежным нейронам к межреберным мышцам и диафрагме.

Регуляция дыхания обеспечивается взаимодействием гуморальных и рефлекторных механизмов.

Изменение концентрации CO_2 в значительно большей степени влияет на процесс дыхания, чем изменение концентрации O_2. Этот вывод основывается на следующем опыте. Собака помещалась в герметически замкнутую небольшую камеру. По мере того как в окружающем воздухе уменьшали концентрацию O_2 и увеличивали концентрацию CO_2, одышка ее усиливалась. Если же CO_2 поглощать натронной известью, то содержание O_2 в вдыхаемом воздухе может снизиться до 12%, причем заметного увеличения легочной вентиляции не наступает. Незначительное же изменение кон-

центрации CO_2 в альвеолярном воздухе вело к резкой одышке.

Влияние CO_2 на дыхательный центр осуществляется как гуморально (кровь омывает дыхательный центр), так и рефлекторно, при этом возбуждаются специальные рецепторы в зоне разветвления сонной артерии. Характер влияния избыточного количества CO_2 и недостатка O_2 на дыхательный центр неодинаков. Если в первом случае ритм дыхания учащается, то во втором – дыхание углубляется.

Дыхательный центр получает импульсы не только от рецепторов сосудистых зон. Особое значение в регуляции последовательности вдоха и выдоха имеют импульсы от рецепторов, находящихся в стенке альвеол. Возбуждение их происходит в момент вдоха. Расширение альвеол при вдохе ведет к механическому раздражению рецепторов, находящихся в их стенке. Растяжение этих рецепторов во время вдоха вызывает их возбуждение. Далее импульсы по центростремительным нейронам подходят к центру выдоха, возбуждая его и тормозя центр вдоха. Таким образом осуществляется ритмическое чередование вдоха и выдоха.

Помимо перечисленных безусловнорефлекторных механизмов, в регуляции дыхания принимают участие другие отделы центральной нервной системы, а также кора головного мозга.

Снабжение тканей O_2 и удаление из организма CO_2 осуществляется координированной работой систем дыхания, кровообращения и крови. Изменение интенсивности тканевого дыхания в работающих органах обеспечивается соответствующими изменениями вентиляции легких, работы сердца (частота, сила сокращений), количества циркулирующей крови. Происходит перераспределение крови между органами, чему способствует различная направленность сосудодвигательных реакций, изменяется капиллярный кровоток. Содержание O_2 и CO_2 в артериальной крови зависит от состава крови и в большой степени от систем, поддерживающих реакцию крови, так как увеличение водородных ионов ведет к усилению диссоциации гемоглобина.

ПИЩЕВАРЕНИЕ

Пищеварение – сложный физиологический процесс, в ходе которого пища, поступающая в организм, подвергается химическим и физическим изменениям и всасывается в кровь или лимфу.

Пищеварительная система начинается ротовой полостью, затем пища проходит в глотку, пищевод, желудок, тонкий

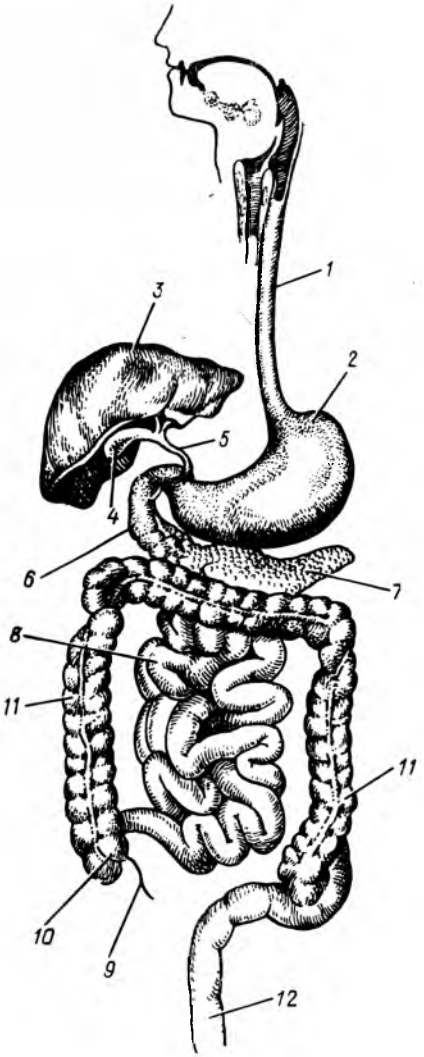


Рис. 83. Схема строения органов пищеварения:

1 – пищевод, *2* – желудок, *3* – печень, *4* – желчный пузырь, *5* – желчный проток, открывающийся в двенадцатиперстную кишку, *6* – двенадцатиперстная кишка, *7* – поджелудочная железа, *8* – тонкая кишка, *9* – червеобразный отросток, *10* – слепая кишка, *11* – толстая кишка, *12* – прямая кишка

и толстый кишечник (рис. 83). В двенадцатиперстную кишку – отдел тонкого кишечника – впадают протоки печени и поджелудочной железы.

Основные функции пищеварительной системы – *секреторная*, *моторная* и *всасывательная*. Секреторная функция заключается в выработке железистыми клетками пищеварительных соков, слюны, желудочного, кишечного соков и желчи. Моторная функция включает механическое измельчение пищи, передвижение пищи вдоль пищеварительного тракта и выделение отработанных продуктов. Всасывание белков, жиров, углеводов и т. д. происходит в кишечнике после механического измельчения и ферментативного расщепления пищи.

Строение органов пищеварения

Ротовая полость. Первичная обработка пищи происходит в ротовой полости, где осуществляется ее механическое измельчение с помощью языка и зубов и образуется пищевой комок. В каждой половине челюсти находится 2 резца, один клык, 2 малых коренных и 3 больших коренных зуба. Зуб состоит

из коронки, шейки и корня. Внутренняя его полость, заполненная сосудами и нервной тканью, называется пульпой. Поверхность зуба покрыта плотным веществом – эмалью и менее плотным – дентином. Пережевывание пищи сопровождается выделением секретов подчелюстной, подъязычной и околоушной желез.

В целом подчелюстная и подъязычная железы выделяют более вязкую и густую слюну, чем околоушная. Количество и состав слюны, выделяемой одной и той же железой, зависит от свойств пищи – ее консистенции, химического состава, температуры. Слюна – один из пищеварительных соков, она содержит фермент птиалин (амилазу), расщепляющий крахмал до ди- и моносахаридов. Вкус пищи определяется с помощью рецепторов, находящихся в ротовой полости на поверхности языка, неба.

Из полости рта пища попадает в *глотку* – полость, находящуюся позади мягкого неба и языка, где перекрещиваются пути дыхательной и пищеварительной систем. В глотку открываются ротовая полость, отверстия, ведущие в носовую полость, гортань, пищевод и две евстахиевы трубы.

Пищевод представляет собой трубку, соединяющую глотку с желудком. Он расположен между легкими позади сердца. Пройдя через диафрагму, он достигает желудка.

Желудок – толстостенный мышечный мешок, находящийся под диафрагмой в левой половине брюшной полости. Он состоит из трех частей: дна, тела и пилорической области. Путем перистальтических сокращений стенок желудка смешивается его содержимое. В слизистой стенке желудка сосредоточено множество микроскопических желез. Они выделяют желудочный сок, содержащий ферменты, и соляную кислоту. Реакция желудочного сока кислая.

Соляная кислота в желудке определяет концентрацию водородных ионов, при которой фермент пепсин максимально активен, а также вызывает денатурацию белка, способствуя его ферментативному расщеплению.

Фермент пепсин, вырабатываемый железами желудка, расщепляет белки в кислой среде. Активность желез желудка (продолжительность, интенсивность сокоотделения) зависит от химического состава пищи (белков, жиров и углеводов), ее консистенции и температуры. На желудочную секрецию оказывают влияние общее состояние организма, гормональные факторы. Между желудком и двенадцатиперстной кишкой находится мышечное кольцо, регулирующее поступление пищи в двенадцатиперстную кишку. На время нахождения пищи в желудке влияет объем, кислотность желудочного содержи-

мого, осмотическое давление пищевых масс, их качественный состав. В передний отдел тонкого кишечника – двенадцатиперстную кишку – поступает уже частично переваренная пища.

Тонкий кишечник делится на двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишку. Стенка кишечника состоит из трех слоев: внутреннего – слизистого, среднего – мышечного и наружного – соединительнотканного. Слизистая оболочка складчатая. Клетки эпителия кишечника образуют ворсинки, которые наряду со складками увеличивают всасывающую поверхность (рис. 84). Мышечный слой состоит из гладких мышц. Мускулатура большей части пищеварительного тракта имеет два слоя: внутренний, с кольцевым расположением волокон, и внешний, волокна которого идут в продольном направлении. Взаимосвязанные сокращения продольных и кольцевых мышц, т. е. перистальтические движения, способствуют прохождению содержимого кишечника. Стенки желудочно-кишечного тракта снабжены кровеносными и лимфатическими сосудами, к ним подходит большое количество отростков нервных клеток.

Из желудка пища попадает в *двенадцатиперстную кишку*, где подвергается действию поджелудочного сока, желчи, а также соков желез, находящихся в стенке двенадцатиперстной кишки. В отсутствие процесса пищеварения реакция содержимого двенадцатиперстной кишки щелочная. В составе поджелудочного сока находятся ферменты, действующие на белки (трипсин), жиры (липаза) и углеводы (мальтаза, лактаза и др.). Трипсин, расщепляющий белки, действует только в щелочной среде. В двенадцатиперстной кишке происходит расщепление основных пищевых продуктов.

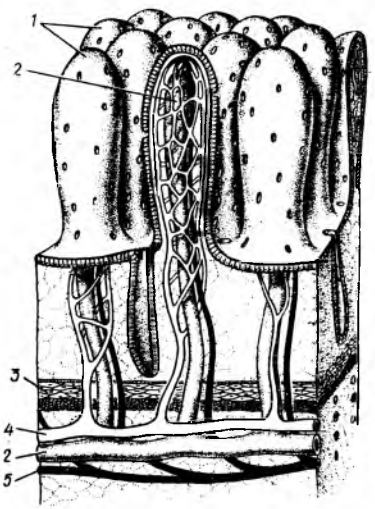


Рис. 84. Схема строения кишечных ворсинок:

1 – ворсинки, *2* – лимфатический сосуд, *3* – мышечный слой слизистой оболочки, *4* – вена, *5* – артерия

Пищевые массы, частично подвергнутые обработке в желудке и в двенадцатиперстной кишке, поступают в тощую кишку, где претерпевают дальнейшее расщепление. В кишечном соке тонкого кишечника находятся

ферменты, переваривающие белки, жиры, углеводы, нуклеиновые кислоты и т. д. Секреция кишечного сока стимулируется как механическим раздражением стенки кишечника пищевыми массами, так и веществами, образующимися в процессе расщепления пищевых масс.

В настоящее время считают, что поступившие в организм пищевые массы перевариваются как в полости кишечника, так и на поверхности его стенки. Первый путь расщепления называют *полостным*, т. е. не имеющим непосредственного контакта со слизистой кишечника, второй – *пристеночным или мембранным*. Они взаимосвязаны. Пищеварение, происходящее на поверхности кишечной стенки, активируется ферментами, сосредоточенными на поверхности мембран клеток.

В кишечнике через полупроницаемую мембрану ворсинок происходят процессы всасывания белков, жиров, углеводов, минеральных соединений, воды. Большую роль при этом играют осмос и диффузия этих веществ. Помимо осмоса и диффузии, осуществляется активное всасывание, которое может происходить против физического градиента концентраций с использованием энергии АТФ. Аминокислоты, образующиеся в ходе ферментативной обработки белков, и моносахариды – продукты расщепления углеводов – всасываются преимущественно в кровь. Основная масса продуктов расщепления жиров переходит в лимфу и только незначительная часть – в кровь. Непереваренная пища поступает в **толстый кишечник**, где всасывается вода и формируются каловые массы.

Печень – самая крупная железа человеческого организма. Она вырабатывает вещества, которые принимают участие во всех процессах его жизнедеятельности. Печень лежит справа под диафрагмой. Основные функции печени следующие:

1. Печень вырабатывает желчь, которая по протокам поступает в желчный пузырь. Здесь она накапливается и по мере надобности поступает в кишечник. При нарушении образования желчи или ее застое нарушается углеводный, жировой, витаминный, водный, пигментный и электролитный обмен веществ. Желчь играет важную роль в процессе всасывания жирных кислот, витаминов Д, Е, К, аминокислот, холестерина, солей кальция. Она тормозит размножение бактерий, предупреждая развитие гнилостных процессов, участвует в пристеночном пищеварении. Желчь эмульгирует жиры, т. е. дробит крупные капли на более мелкие, активирует фермент липазу, вырабатываемую поджелудочной железой, стимулирует сокращение стенок кишечника.

2. В печени синтезируется белок протромбин, играющий определенную роль в свертывании крови, белки плазмы крови и т. д.

3. Печень обезвреживает ядовитые вещества, образующиеся в процессе пищеварения и поступающие по венам из кишечника.

4. В клетках печени запасается гликоген.

Поджелудочная железа находится между желудком и двенадцатиперстной кишкой. В поджелудочной железе имеется два вида клеток. Одни вырабатывают сок, участвующий в пищеварении, другие – гормоны, регулирующие углеводный обмен, – инсулин и глюкагон. Сок поджелудочной железы содержит ферменты, расщепляющие белки, жиры, углеводы. На белки действует фермент трипсин, который поступает в двенадцатиперстную кишку и активируется лишь в щелочной среде. Жиры расщепляются ферментом липазой, активируемым в двенадцатиперстной кишке. Углеводы расщепляет фермент амилаза. В сутки выделяется 1 – 1,5 л сока поджелудочной железы.

Регуляция работы желудочно-кишечного тракта

Деятельность желудочно-кишечного тракта тонко приспособлена к условиям питания, качеству и количеству поступающей пищи. Процессы, происходящие в пищеварительном тракте, строго согласованы. При изменении характера питания перестраиваются системы, осуществляющие процессы секреции, сокращения стенок кишечника, всасывания, изменяется характер полостного и мембранного пищеварения. Уже при поступлении пищи в ротовую полость, в ответ на раздражение рецепторов рта, железы желудка начинают выделять желудочный сок. Спустя несколько секунд начинают вырабатываться секреты поджелудочной железой, печенью, железами кишечника, изменяется двигательная активность кишечника. Таким образом кишечник подготавливается к предстоящему перевариванию пищи. Поступившая в него пища обусловливает дальнейшую секрецию кишечного сока и активирует ферменты, находящиеся на поверхности по всей длине кишечника.

Регуляция работы желудочно-кишечного тракта осуществляется *рефлекторно* (центральными и местными нервными механизмами) и *гуморально*.

Великий русский ученый И. П. Павлов доказал, что важнейшую роль в секреции желез желудка (а также других отделов желудочно-кишечного тракта) играет нервная система.

Для этого он проделал следующие опыты. Он перерезал пищевод таким образом, чтобы пища, поступающая в ротовую полость, не попадала в желудок. Такое кормление называется *мнимым*. Отделение желудочного сока регистрировалось с помощью введенной в желудок фистулы. Рефлекторное сокоотделение начинается при возбуждении вкусовых рецепторов полости рта, а также под влиянием запахов пищи, звона посуды. Возбуждение вкусовых рецепторов передается по центростремительным нейронам к пищеварительному центру, находящемуся в продолговатом мозге. Отсюда возбуждение по центробежным нейронам направляется к железам желудка и стимулирует их деятельность.

Однако при мнимом кормлении продолжительность сокоотделения меньше, чем при нормальном кормлении животного. Рефлекторный характер сокоотделения доказывается тем, что при мнимом кормлении перерезка нервов, идущих к желудку собаки, прекращает выделение желудочного сока.

Для того чтобы определить характер секреции желудочного сока при нормальном кормлении собаки, у животного образовывали маленький желудочек из стенки большого. Фистулу вводили в малый желудочек, в который не попадала пища из большого. По фистуле желудочный сок выделялся наружу. Операция выделения малого желудочка производилась таким образом, чтобы не повредить сосуды и нервные волокна, связывающие его с большим желудком. При нормальном кормлении бóльшая продолжительность сокоотделения по сравнению с мнимым обусловливается гуморальными воздействиями: переваренные продукты всасываются в кровь, доставляются к железам желудка и химически возбуждают их деятельность.

Влияние нервной регуляции на деятельность желез кишечника заключается также в согласованности количества выделяемого сока, ферментов с работой ворсинок и сокращением стенок кишечника.

Помимо регуляции, осуществляемой центральной нервной системой, деятельность кишечника регулируется рефлексами, замыкающимися в ганглиях вегетативной нервной системы. Так, раздражение желудка ведет к усилению сокращений тонкой кишки. Механическое и химическое раздражение тонких кишок усиливает сокращение толстого кишечника.

Пищевые массы непосредственно влияют на стенку кишечника, в результате чего увеличивается или уменьшается содержание различных ферментов. Таким образом происходит адаптация ферментативных систем к характеру пищи.

ВЫДЕЛЕНИЕ. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПОЧЕК

Почки – органы выделения. Им принадлежит основная функция выделения продуктов распада и поддержания водно-солевого баланса организма. Через почки выводятся излишки воды и минеральных солей, аммиак, мочевина, мочевая кислота и некоторые другие вещества, образовавшиеся в организме или принятые с пищей. Почки поддерживают постоянную величину pH крови, регулируют содержание гемоглобина в крови. Кроме почек функцию выделения выполняют и другие органы тела человека. Через легкие удаляется двуокись углерода и вода. Потовые железы кожи выделяют воду, минеральные соли, небольшое количество органических веществ.

Строение почки. Нефрон. На поперечном разрезе почки можно видеть два отличающихся по цвету слоя – более светлый мозговой и более темный корковый. На ее внутренней поверхности находится почечная лоханка. Выделяемая почкой моча из лоханки по мочеточнику попадает в мочевой пузырь и выводится наружу.

Структурной и функциональной единицей почки является нефрон. Каждая почка состоит из 1 млн. нефронов. Нефрон начинается клубочком, состоящим из капилляров, погруженных в двустенную чашу – капсулу. Между стенками ее имеется полость, в которую фильтруется *первичная моча* (рис. 85). Первичная моча имеет тот же состав, что и плазма крови, за исключением белков. Она проходит извитой каналец первого порядка, петлю Генле, извитой каналец второго порядка и по собирательной трубке поступает в почечную лоханку. Кровоснабжение почки имеет некоторые особенности. Мелкая артерия, входящая в капсулу клубочка, – приносящий сосуд – распадается на несколько десятков капилляров, образующих клубочек. Капилляры вновь собираются в артерию – выносящий сосуд, по которому кровь оттекает от клубочка. Просвет выносящего сосуда уже просвета приносящей артерии, что создает повышенное давление крови в капиллярах. По выходе из капсулы выносящий сосуд вновь распадается на капилляры, которые густой сетью оплетают извитые почечные канальцы первого и второго порядков. Таким образом, артериальная кровь проходит через двойную сеть капилляров. Капилляры собираются в мелкие вены, которые при слиянии образуют почечную вену. Почечная вена впадает в нижнюю полую вену.

Образование мочи состоит из трех этапов: *фильтрации*, *обратного всасывания* и *канальцевой секреции*. Из капилляров

клубочков моча фильтруется через полупроницаемую мембрану капсулы. Этому процессу способствует то, что артериальное давление в капиллярах клубочков значительно больше, чем в капиллярах остальных органов, и составляет около 70 мм рт. ст. Это объясняется тем, что почечная артерия отходит от брюшной аорты, которая еще не разветвилась на большое число артерий, и тем, что длина почечной артерии невелика и давление падает в ней незначительно. К тому же диаметр выносящей артерии нефрона в два раза уже, чем приносящей.

С другой стороны, существуют факторы, препятствующие фильтрации. Так, гидростатическое давление фильтрата в полости капсулы клубочка составляет около 20 мм рт. ст. Присутствие в крови белков плазмы создает осмотическое

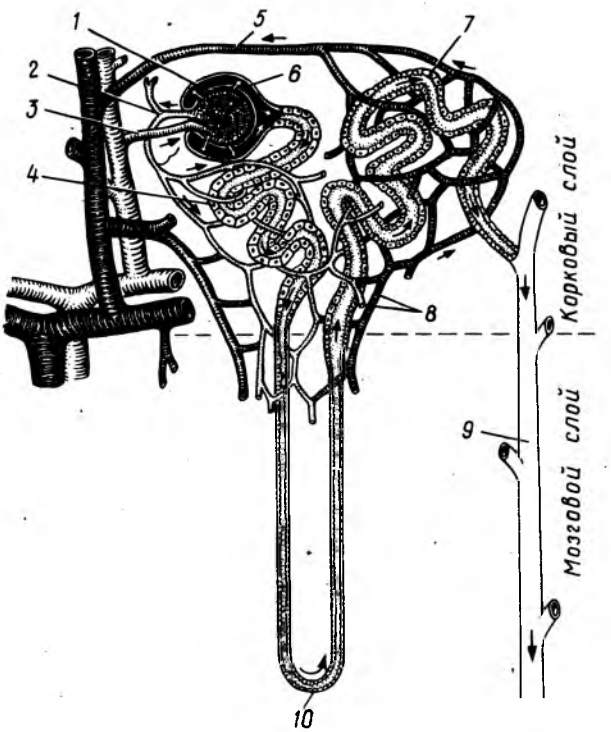


Рис. 85. Схема отдельного почечного канальца и его кровеносных сосудов:

1 – почечный клубочек, *2* – выносящая артериола, *3* – приносящая артериола, *4* – извитой каналец первого порядка, *5* – венула, *6* – капсула клубочка, *7* – извитой каналец второго порядка, *8* – сеть капилляров, *9* – собирательная трубка, *10* – петля Генле

давление, равное 30 мм рт. ст., которое удерживает воду в кровеносном русле. Таким образом, давление, обеспечивающее клубочковую фильтрацию, равно: $70-(20+30)=$ $=20$ мм рт. ст. В течение суток через почки протекает около 1700 л крови, а количество *первичной мочи* составляет 170 л в сутки. *Вторичной мочи* в сутки выделяется 1—2 л, следовательно, обратно всасывается 168 л жидкости. Обратное всасывание — это второй этап образования мочи. В канальцах вновь всасываются и поступают в кровь вода, глюкоза, многие аминокислоты, витамины, большая часть ионов натрия, кальция, калия, хлора. Вследствие этого осмотическое давление во второй капиллярной сети выше, чем в полости канальцев. Выводимые вещества — мочевина, мочевая кислота, сульфаты — почти не подвергаются обратному всасыванию. Обратное всасывание воды в нисходящей части петли Генле и канальцах первого порядка идет пассивно вследствие повышенного осмотического давления тканевой жидкости, окружающей канальцы. Нисходящая часть петли Генле для ионов натрия непроницаема. Повышенное осмотическое давление в межтканевой жидкости создается активными процессами всасывания ионов натрия в восходящей части петли Генле и в извитом канальце второго порядка. Для воды эта область также непроницаема. Канальцевая секреция имеет для человека небольшое значение. Благодаря ей из организма выделяются вещества, которые не поддаются клубочковой фильтрации. В клетках канальцев синтезируется аммиак, выделяющийся в виде аммонийных солей. Аммиак замещает ионы натрия и калия, которые сохраняются в организме.

Регуляция работы почек. Регуляция водно-солевого обмена осуществляется преимущественно гуморальным путем, хотя определенную роль играет нервный механизм. При введении или выведении большого количества жидкости изменяется уровень осмотического давления крови, что в конечном итоге ведет к выведению или задержке жидкости в организме. Существенную роль в механизме регуляции играют находящиеся в промежуточном мозге рецепторы, воспринимающие изменение осмотического давления, — *осморецепторы* — нервные клетки, в теле которых есть вакуоль, заполненная жидкостью. При повышении осмотического давления крови, омывающей осморецепторы, при недостаточном количестве поступающей в организм воды жидкость из вакуоли переходит в кровь, и нервная клетка сморщивается. Это увеличивает частоту генерируемых осморецептором нервных импульсов, которые поступают в гипофиз. В свою очередь, гипофиз выделяет антидиуретический гормон (диурез — выделение мо-

чи), который воздействует на клетки извитого канальца второго порядка и собирательных трубок, усиливая процесс обратного всасывания. В итоге количество выделяемой вторичной мочи уменьшается. Что касается нервной регуляции, которая имеет меньшее значение, то ее механизм сводится к уменьшению или увеличению просвета приносящих или выносящих артерий, вследствие чего меняется фильтрационное давление.

Активное всасывание ионов натрия в восходящей части петли Генле регулирует также гормон надпочечников альдостерон.

На ранних этапах эволюции, как только возникла вторичная полость тела (у кольчатых червей), процесс образования мочи стал состоять из двух этапов. Сначала продуцируется жидкость, являющаяся исходным материалом для получения мочи (образование первичной мочи у млекопитающих), а затем эта жидкость подвергается обратному всасыванию, в результате чего образуется вторичная моча. Уже в метанефридиях у кольчатых червей происходит обратное всасывание ионов натрия, а функция зеленой железы у раков заключается во всасывании ионов калия, кальция и др.

Наиболее полно принцип двухэтапного образования мочи наблюдается в почке позвоночных. Для них характерен клубочковый аппарат. В процессе эволюции артериальное давление увеличивалось, что и обусловило значительное усиление процессов фильтрации. Параллельно возрастало обратное всасывание, т. е. интенсифицировались оба этапа процесса мочеобразования.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система человека играет важнейшую роль в регуляции функций организма и в согласовании деятельности различных органов и систем. Она осуществляет также связь организма с внешней средой. Изучение функционирования нервной системы чрезвычайно важно для разработки правильного режима труда и отдыха, для предупреждения заболеваний человека.

Нервная система условно делится на *центральную*, представленную спинным и головным мозгом, и *периферическую*, которая включает нервы и нервные узлы.

С физиологической точки зрения нервную систему можно разделить на *соматическую*, которая регулирует деятельность всех мышц, кроме внутренних органов, сосудов и желез,

и *вегетативную*. Вегетативная нервная система контролирует согласованность функционирования сердечно-сосудистой, пищеварительной, выделительной систем, желез внешней и внутренней секреции.

Строение спинного мозга. Спинной мозг находится в позвоночном канале и имеет вид цилиндрического тяжа, который сверху переходит в продолговатый мозг. Внизу он оканчивается на уровне 1–2-го поясничного позвонка. На его передней и задней поверхности имеются продольные борозды, которые делят спинной мозг на правую и левую половины, а в центре проходит канал, заполненный спинномозговой жидкостью. Вокруг канала располагается серое вещество, имеющее на поперечном разрезе форму бабочки или буквы Н. Передние выступы серого вещества, широкие и округлые, называются *передними рогами*, задние, узкие и длинные, – *задними рогами*. На уровне нижнего шейного, грудного и верхнего поясничного отделов спинного мозга имеются боковые выступы – *боковые рога*. Серое вещество окружено белым веществом, состоящим из отростков нейронов. Отростки образуют проводящие пути, соединяющие нервные центры спинного мозга друг с другом и с нервными центрами головного мозга. От спинного мозга отходят 31–32 пары спинномозговых нервов. Каждый из них начинается двумя корешками – *передним* и *задним*. По ходу задних корешков располагаются вздутия – *спинномозговые узлы*, в которых лежат тела чувствительных или центростремительных нейронов. Один из отростков этих клеток идет на периферию (в кожу, мышцы, надкостницу) и заканчивается там рецептором. Другой отросток в составе заднего корешка вступает в спинной мозг и либо заканчивается в сером веществе, либо в составе белого вещества достигает продолговатого мозга.

Передние корешки включают отростки двигательных, или центробежных, нейронов, расположенных в передних рогах спинного мозга. Эти отростки в составе спинномозговых нервов доходят до мышц.

Спинной мозг (так же как и головной) снаружи одет оболочками. Между поверхностью спинного мозга и оболочками находится спинномозговая жидкость, предохраняющая головной и спинной мозг от сотрясений и других механических воздействий.

Функции спинного мозга. Спинной мозг выполняет две функции – *рефлекторную* и *проводниковую*. Он обеспечивает простые рефлексы, осуществляющиеся без участия головного мозга. Рассмотрим один из таких рефлексов – коленный. Его можно вызвать легким ударом по сухожилию четырех-

главой мышцы бедра ниже надколенника, если нога согнута в колене. Растяжение мышцы вызывает возбуждение находящихся в ней рецепторов. Возбуждение проводится по отросткам чувствительных нейронов в спинной мозг, где передается на двигательные нейроны. По отросткам центробежных нейронов двигательный импульс достигает исполнительного органа – мышцы, которая сокращается, разгибая ногу в колене. Путь, по которому возбуждение проходит от рецептора до исполнительного органа, называется рефлекторной дугой. Дуга коленного рефлекса включает рецептор, центростремительный нейрон, центробежный нейрон и исполнительный орган – эффектор. В большинстве случаев возбуждение передается не непосредственно на центробежный нейрон, а на один или два вставочных нейрона. Вставочные нейроны обеспечивают передачу возбуждения на двигательный нейрон и в вышележащие отделы центральной нервной системы. Схематически дуга рефлекса, замыкающегося на уровне спинного мозга, показана на рис. 72. Спинно-мозговые рефлексы одинаковы у особей одного вида и сохраняются в течение всей жизни. Эти рефлексы врожденные и называются безусловными.

Рефлекторная деятельность спинного мозга не исчерпывается рефлексами, вызывающими сокращение поперечнополосатой скелетной мускулатуры. В боковых рогах лежат тела первых нейронов (см. ниже) симпатической нервной системы, а в крестцовом отделе – первые нейроны парасимпатической нервной системы. Вследствие этого сосудистые рефлексы, рефлексы мочеполовой системы, прямой кишки, рефлексы, обеспечивающие деятельность потовых желез, осуществляются при участии спинного мозга.

Другая функция спинного мозга – проводниковая. Пучки нервных волокон, образующих белое вещество, соединяют различные отделы спинного мозга между собой и головной мозг со спинным, а через него – с рецепторами и исполнительными органами. Различают *восходящие* пути, несущие импульсы к головному мозгу, и *нисходящие* – от головного мозга к спинному. По первым возбуждение, возникающее в рецепторах туловища, шеи, конечностей и внутренних органов, проводится по спинномозговым нервам в задние корешки спинного мозга, далее достигает ствола, а затем коры больших полушарий. Нисходящие пути проводят возбуждение от головного мозга к двигательным нейронам спинного мозга. Отсюда возбуждение по спинномозговым нервам передается к исполнительным органам.

В процессе эволюции самостоятельность спинного мозга уменьшается, и у высших позвоночных он полностью контро-

лируется вышележащими отделами мозга. Если у земноводных конечности способны к движению после нарушения связи с продолговатым мозгом, то у млекопитающих это ведет к полному прекращению движений – параличу.

Строение головного мозга. В головном мозге различают *задний* мозг, в который входят продолговатый мозг, мост и мозжечок, *средний* мозг и *передний* мозг, образованный *промежуточным* мозгом и *большими полушариями*. Продолговатый мозг, мост, средний и промежуточный мозг объединяют в *ствол* мозга (рис. 86).

В стволе мозга лежат скопления серого вещества – ядра, регулирующие различные функции. От них отходит большинство черепномозговых нервов. К черепномозговым нервам относятся зрительный, слуховой, глазодвигательный, языкоглоточный, блуждающий и др.

Мозжечок расположен в затылочной части головного мозга над продолговатым мозгом. В нем различают среднюю часть и боковые отделы – полушария мозжечка. Поверхность мозжечка складчатая, снаружи он покрыт тонким слоем серого вещества – корой мозжечка. Мозжечок тремя парами ножек, в которых проходят отростки нервных клеток, соединен со всеми отделами ствола мозга.

Большие полушария головного мозга – высший отдел нервной системы у человека. Они состоят из *коры*, образованной серым веществом, подкорковых ядер серого и из белого вещества – отростков нервных клеток. Поверхность коры головного мозга складчатая, она делится щелевидными бороздами на извилины. Число и расположение извилин у всех людей одинаковое. Складчатость коры увеличивает ее поверхность, площадь которой достигает 2000–2500 $см^2$. 70 % коры скрыто в бороздах. По названиям костей черепа, к которым прилежат различные части больших полушарий, головной мозг делят на доли: лобные, теменные, затылочные и височные. Границей, отделяющей теменную долю от лобной, служит центральная борозда. Боковая борозда отграничивает височную долю (рис. 87). Правое и левое полушария соединены между собой перемычкой, или *спайкой*, которая состоит из нервных волокон, связывающих одноименные отделы мозга.

Функции головного мозга. В стволе мозга находятся центры жизненно важных рефлексов, представленные ядрами серого вещества. Нейроны, образующие ядра, делятся на двигательные, чувствительные и вставочные. Двигательные нейроны аналогичны ядрам передних рогов спинного мозга. Их отростки представляют собой двигательные волокна

черепномозговых нервов. Чувствительные соответствуют клеткам задних рогов спинного мозга. Вставочные нейроны связывают чувствительные и двигательные ядра. Центры, расположенные в стволовой части мозга, обеспечивают сложные безусловные рефлексы. Например, в *продолговатом мозге* находятся дыхательный и сосудодвигательный центры. Ядра серого вещества ствола мозга участвуют в образовании таких безусловных рефлексов, как глотание, чихание, слезотечение, слюноотделение, рвотный рефлекс и ряд других.

В *среднем* мозге находятся центры, обеспечивающие быструю ориентировку при световых и звуковых раздражениях. Импульсы, которые идут от среднего мозга к мышцам, поддерживают их в постоянном напряжении – тонусе.

Через *промежуточный* мозг проходят все чувствительные нервные пути, проводящие к коре больших полушарий импульсы от рецепторов тела. Следовательно, промежуточный мозг участвует в формировании ощущений. Этот отдел мозга регулирует сложные автоматические реакции (бег, плавание) и инстинктивные движения. Здесь согласуются безусловнорефлекторные и условнорефлекторные реакции, объединяясь в единый целостный акт поведения. В промежуточном мозге имеется область, регулирующая вегетативные функции: кровяное давление, водный, солевой, жировой обмены, поддержание постоянной температуры тела. Клетки этой об-

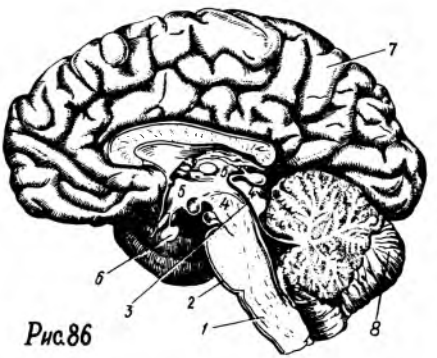


Рис.86

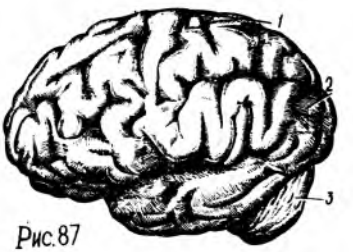


Рис.87

Рис. 86. Продольный разрез головного мозга:

1 – продолговатый мозг, *2* – мост, *3* – канал, проходящий внутри ствола, *4* – средний мозг, *5* – промежуточный мозг, *6* – гипофиз (нижний мозговой придаток), *7* – правое полушарие, *8* – мозжечок

Рис. 87. Кора больших полушарий головного мозга:

1 – центральная борозда, *2* – затылочная доля, *3* – мозжечок

ласти образуют секрет (нейросекрет), который по отросткам нервных клеток поступает в заднюю долю гипофиза. Нейросекрет содержит гормоны, в том числе антидиуретический (см. «Выделение»).

Мозжечок осуществляет безусловнорефлекторную регуляцию равновесия и координацию движений. Он связан со стволом мозга чувствительными и двигательными нервными волокнами. При повреждении мозжечка понижается тонус мышц, точность и скорость движений. Движения становятся неуклюжими, согласованность их нарушается. Например, собака с удаленным мозжечком прежде чем попасть мордой в кормушку несколько раз наклоняет и запрокидывает голову.

Подкорковые ядра серого вещества тесно связаны с корой. Они совместно с корой кобрдинируют произвольные движения.

Кора больших полушарий – высший отдел головного мозга. Она имеет толщину 2–4 мм и включает от 10 до 14 млрд. нервных клеток. Одни из них – чувствительные – воспринимают раздражение от органов чувств, другие – двигательные – посылают возбуждение к мышцам, третьи – вставочные – связывают своими отростками отделы коры между собой и с нижележащими отделами мозга. Различные участки коры выполняют неодинаковые функции. В связи с этим в ней выделяют ряд зон. В участке коры, расположенном по обе стороны от центральной извилины, находится кожно-мышечная зона. Здесь воспринимаются импульсы, поступающие от рецепторов кожи, мышц, суставных сумок, и формируются сигналы, регулирующие произвольные движения. При повреждении в области передней центральной извилины наступает обездвиживание – паралич, несмотря на функциональную полноценность мышц. В коре затылочной доли больших полушарий есть область, воспринимающая зрительные раздражения, – зрительная зона. В коре височной доли больших полушарий находится слуховая зона. Вкусовая и обонятельная зоны расположены на внутренней поверхности височной доли каждого полушария.

В коре головного мозга человека имеются участки, свойственные только ему и отсутствующие у животных. К таким участкам относятся зоны, контролирующие речь. Речь представляет собой специфическую функцию человека, возникшую в процессе коллективного труда как средство общения между людьми. Она неразрывно связана с развитием абстрактного мышления и поэтому является результатом деятельности всей коры головного мозга. Но некоторые ее

зоны в большей степени, чем другие, контролируют речевую функцию. К ним относится область второй и третьей лобных извилин. При поражении этой области коры утрачивается способность к координированной деятельности речевого аппарата, необходимой для произнесения слов. Другая зона – в области верхней височной извилины – контролирует различение слов. Поражение этой зоны ведет к словесной глухоте: человек слышит слова, но не понимает их.

Вегетативная нервная система осуществляет связь головного и спинного мозга с внутренними органами, всеми тканями организма. В ней различают симпатическую и парасимпатическую части. *Симпатическая* нервная система начинается нервными клетками, лежащими в боковых рогах спинного мозга (первый нейрон). Отростки этих клеток выходят вместе с передними корешками спинного мозга и направляются к нервным узлам, расположенным по обе стороны позвоночника (симпатическая нервная цепочка). В этих узлах начинается второй нейрон. Отсюда отростки нервных клеток или в составе спинномозговых нервов, или самостоятельно достигают гладких мышц внутренних органов, выводных протоков желез, стенок сосудов, кожи и других тканей.

Парасимпатическая нервная система начинается клеточными скоплениями в стволе мозга и покидает головной мозг в составе некоторых черепномозговых нервов, например блуждающего. Парасимпатические нервные клетки имеются также в крестцовом отделе спинного мозга, их отростки распространяются в тканях прямой кишки, мочевого пузыря, в стенках сосудов, снабжающих кровью тазовые органы.

Узлы парасимпатической нервной системы в отличие от симпатической находятся рядом с внутренними органами или в самих органах. В этих узлах осуществляется замыкание рефлекторных дуг так же, как в узлах симпатической нервной цепочки (местные рефлексы). Важная особенность вегетативной нервной системы – ее способность реагировать на химические раздражители. Благодаря этому она играет большую роль в поддержании постоянства внутренней среды организма.

По своему влиянию на физиологические функции симпатическая и парасимпатическая нервные системы – антагонисты. Так, возбуждение симпатической нервной системы вызывает учащение и усиление сокращений сердца, сужение кровеносных сосудов, расширение зрачка. Парасимпатическая система вызывает замедление и ослабление сокращений сердца, расширение сосудов в некоторых органах, сужение зрачка. Действуя

совместно, обе части вегетативной нервной системы осуществляют тонкую регуляцию физиологических функций, обеспечивая приспособление организма к изменению условий среды.

Рецепторы и анализаторы

Рецепторы – это специализированные окончания чувствительных нервных клеток, предназначенные для восприятия раздражений. Они преобразуют внешние раздражения в импульсы определенной последовательности и амплитуды, которые по центростремительным нейронам поступают в головной мозг и далее в кору. Возбуждение рецепторов в некоторых случаях усиливает ту или иную деятельность, в других случаях – тормозит. Импульсы от рецепторов постоянно поступают в мозг и поддерживают определенный уровень возбуждения центральной нервной системы. При подавлении деятельности рецепторов животное и человек впадают в сон.

Различают два вида рецепторов: внутренние и внешние. Первые находятся внутри организма – в сердце, сосудах, легких, кишечнике и т. д., а вторые расположены на поверхности кожи.

Совокупность клеток и проводящих путей, обеспечивающих восприятие и различение раздражений, И. П. Павлов назвал анализаторами. В их состав входят периферическая, средняя и центральная части нервной системы. Первая часть состоит из рецепторов, воспринимающих раздражение. Вторая, называемая также проводниковой, представлена чувствительными нервами, которые проводят возбуждение от рецепторов. Центральная часть образуется той или иной зоной коры больших полушарий – корковым отделом анализатора.

Различают зрительный, слуховой, кожно-мышечный, обонятельный и другие анализаторы.

Количество информации, поступающей от рецепторов, у человека и животных широко варьирует в зависимости от активности организма. Оно зависит от положения тела и его отдельных частей (поворот головы, глаз), от работы физиологических систем.

Существуют механизмы, регулирующие поток информации от рецепторов. Например, предохранением от чрезмерно сильных звуков может быть сокращение специальных мышц, которые изменяют как степень натяжения барабанной перепонки, так и взаимное движение трех косточек. Сужение зрачка – реакция, предохраняющая глаз от чрезмерной интен-

сивности света. Помимо периферических механизмов, каждое звено переработки информации в стволе мозга находится под контролем вышележащих отделов.

Центральная нервная система регулирует поток информации как по центростремительным, так и по центробежным путям.

Органы чувств и кожа

Органы вкуса и обоняния

Ощущение вкуса возникает в результате раздражения рецепторов языка специфическими веществами. В слизистой оболочке мягкого неба и языка находятся вкусовые почки, или луковицы. Каждая вкусовая луковица состоит из 30–80 чувствительных клеток. Вкусовые луковицы на языке входят в состав грибовидных сосочков. Поверхность языка проявляет неодинаковую чувствительность к различным вкусовым раздражителям. Сладкое лучше воспринимается кончиком языка и слабее у его основания, горькое – у основания, к соленому более чувствителен кончик языка, кислое лучше ощущается боковой поверхностью языка.

Ощущение вкуса возникает лишь в случае, когда вещество, входящее в контакт с вкусовой почкой, растворимо в воде. Вещества, не растворимые в воде, безвкусны.

Вкусовое восприятие не остается постоянным и зависит от состояния организма. При повышении или понижении содержания в крови определенных веществ меняются абсолютные пороги их восприятия.

В процессе эволюции вкус формировался как механизм, определяющий выбор пищи. Например, положительная реакция на сахар характерна для животных, питающихся растительной и смешанной пищей, плотоядные к сахару безразличны. Животные, поедающие насекомых, часто выделяющих горькие вещества, безразличны к этим веществам.

Органы обоняния находятся в эпителии верхней части полости носа. Частицы, вошедшие через ноздри, достигают этих органов путем диффузии через слизь, покрывающую чувствительные клетки. Обонятельные клетки располагаются поодиночке, от них отходят волоски, выступающие в слой слизи.

У животных различают пищевую, половую, охранительную, ориентировочную функции обоняния. У позвоночных – птиц, а из млекопитающих – у приматов обонятельный анализатор развит плохо.

Зрение

Функция зрения и строение глаза. Основная функция зрения состоит в различении яркости, цвета, формы, размеров наблюдаемых объектов. Наряду с другими анализаторами зрение играет большую роль в регуляции положения тела и в определении расстояния до объекта.

Глаз располагается в глазничной впадине лицевой части черепа. Мышцы, прикрепляющиеся к наружной поверхности глазного яблока, обеспечивают его движение. К вспомогательным защитным образованиям глаза относятся веки с ресницами и слезная железа, с помощью которых осуществляется увлажнение поверхности глаза и удаление инородных мелких частиц.

Форму глазного яблока определяет наружная белочная оболочка глаза – *склера*, переходящая спереди в прозрачную *роговицу* (рис. 88). Под ней находится сосудистая оболочка, кровеносные сосуды которой питают сетчатку. Спереди сосудистая оболочка переходит в радужную оболочку, регулирующую размер зрачка. Самый внутренний слой – *сетчатка*, состоящая из фоторецептивных клеток – колбочек и палочек. В месте пересечения сетчатки с оптической осью глаза располагается область наилучшего видения – *желтое пятно*, образованное громадным числом колбочек. Участок сетчатки, где сходятся отростки чувствительных нейронов, образующих зрительный нерв, лишен колбочек и палочек. Это место называется *слепым пятном*. Пространство между роговицей и хрусталиком заполнено жидкостью. *Хрусталик* расположен сзади зрачка и прилегает к радужке. К нему подходит ресничная мышца, которая изменяет его кривизну.

Глазное яблоко наполнено стекловидным телом. Это бес-

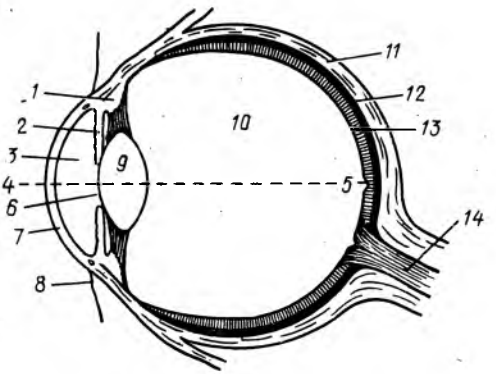


Рис. 88. Схематический разрез глаза человека:

1 – ресничная мышца, *2* – радужная оболочка, *3* – водянистая влага, *4 – 5* – оптическая ось, *6* – зрачок, *7* – роговица, *8* – конъюнктива, *9* – хрусталик, *10* – стекловидное тело, *11* – белочная оболочка, *12* – сосудистая оболочка, *13* – сетчатка, *14* – зрительный нерв

цветная прозрачная масса, напоминающая по консистенции студень.

Глаз человека пропускает и преломляет лишь лучи с длиной волны от 400 до 760 мкм.

Все преломляющие среды глаза, начиная с роговицы, поглощают ультрафиолетовые лучи.

В глазу имеются две преломляющие среды – роговица и хрусталик. Наличие двух преломляющих сред обусловлено тем, что фокусное расстояние ограничено размерами глаза. Благодаря изменению кривизны хрусталика получается четкое представление о наблюдаемых объектах.

Приспособление глаза к видению различно удаленных предметов называется *аккомодацией*. При аккомодации сокращаются мышцы, которые изменяют кривизну хрусталика. При постоянной избыточной кривизне хрусталика световые лучи преломляются перед сетчаткой, и в результате возникает близорукость. Если же кривизна хрусталика недостаточна, то световые лучи фокусируются за сетчаткой, возникает дальнозоркость, которую можно скорректировать очками с двояковыпуклыми линзами.

Светочувствительный аппарат глаза. Восприятие света начинается с возбуждения фоторецепторов – колбочек и палочек, им предшествуют специфические фотохимические реакции. В колбочках и палочках находятся светочувствительные пигменты. Функция колбочек заключается в восприятии цвета. Более чувствительны к свету палочки. Они могут обеспечивать зрение при слабом освещении. Полагают, что восприятие цвета колбочками связано с наличием трех их типов, которые соответственно реагируют на синий, зеленый и красный цвета. Промежуточные цвета воспринимаются при одновременном раздражении колбочек двух типов или более.

Глаз предохраняется от избыточной освещенности путем изменения величины зрачка. Помимо этого сама сетчатка способна компенсировать увеличение яркости: существуют колбочки и палочки, функционирующие в разных диапазонах яркостей, происходит перестройка рецептирующих областей, фотохимические сдвиги и т. д.

Эволюция органов зрения. Уже у одноклеточных встречаются особые аппараты для восприятия света. Наипростейшие из них имеют вид скопления мелкозернистого пигмента (светочувствительный глазок у эвглены). У кишечнополостных рецепторные клетки расположены на дне глазной ямки. В состав глаза ресничных червей входят светочувствительные клетки. У кольчатых червей глаза имеют форму бокала, дно которого образует сетчатка. У некоторых из них есть

роговица и своеобразный хрусталик, вплотную соприкасающиеся друг с другом. У ракообразных и насекомых фасеточные глаза состоят из огромного количества глазков. Каждый из них содержит всю совокупность светопреломляющих, светочувствительных и светоизолирующих элементов. Простейший аппарат зрения у некоторых медуз, личинок насекомых также состоит из светочувствительных клеток, расположенных на дне ямки разной глубины. Поскольку рецепторные клетки защищены непрозрачными стенками ямки от бокового света, такой аппарат уже позволяет определить направление лучей от каждого из достаточно удаленных друг от друга источников. В глазе некоторых головоногих моллюсков полость, выстланная внутри светочувствительными клетками, открывается во внешнюю среду лишь маленьким отверстием. Разрешающая сила, т. е. способность воспринимать близкие друг от друга мелкие детали порознь, у такого глаза много выше, чем у глазной ямки с широким отверстием. Однако, хотя при узком отверстии изображение на сетчатке содержит больше деталей, оно более темное, чем при широком. Разрешение этого противоречия намечается уже на ранних ступенях эволюции. Так, у некоторых медуз и у кольчатых червей полость глазной ямки заполняется прозрачным выделением эктодермы. Часть содержимого принимает вид двояковыпуклой линзы – хрусталика, показатель преломления которого превышает показатель преломления окружающей среды. Свет, попадающий в такой глаз от небольших объектов, фокусируется хрусталиком на небольшую часть светочувствительной поверхности сетчатки. Появление хрусталика в эволюции увеличило четкость изображения.

Глаза всех позвоночных имеют сходное строение. Однако многие свойства зрения и, в частности, оптического аппарата глаза, в подтипе позвоночных сильно варьируют. У рыб светопреломляющее тело – хрусталик глаза. В водной среде на границе воды и роговицы светопреломления не происходит, так как показатели преломления роговицы и воды почти одинаковы. Аккомодация у большинства рыб осуществляется благодаря подтягиванию хрусталика к сетчатке. У некоторых видов специализация к видению в воздушной и водной среде привела к появлению двойного зрачка.

У амфибий в воздушной среде по мере выхода на сушу значение светопреломления на поверхности роговицы резко возрастает. Она становится более выпуклой. В воздушной среде, вследствие ее прозрачности, создавались благоприятные условия для эволюции органов зрения. На суше возникли механизмы, препятствующие высыханию роговицы и поддер-

живающие ее во влажном состоянии с помощью специальных желез, а также защищающие ее от механических воздействий (подвижные веки). Аккомодация осуществляется так же, как у рыб.

У пресмыкающихся появляется новый механизм аккомодации. В ресничном теле развивается поперечнополосатая мускулатура, которая изменяет кривизну хрусталика. В целом зрение у пресмыкающихся развито неодинаково.

У птиц процессы аккомодации, адаптации к яркости освещения, восприятие движения, цветовое зрение развиты очень хорошо. Особенности строения зависят от образа жизни. Например, у водных птиц аккомодация, по-видимому, развита лучше, чем у других позвоночных, так как они одинаково хорошо могут видеть и в воде и в воздухе. У филинов, ястребов есть наружная роговичная мышца, которая деформирует роговицу, увеличивая ее кривизну. У птиц, схватывающих пищу на лету, имеются два желтых пятна на сетчатке. Сужение зрачков у птиц происходит намного быстрее, чем у человека, острота зрения их очень велика. В процессе эволюции позвоночных большие изменения претерпевает и сетчатка. Это сказывается на изменении числа палочек и колбочек.

СЛУХ

Человеческое ухо способно воспринимать звуки частотой от 20 до 20 000 Гц. Слуховой анализатор человека наиболее чувствителен к звукам с частотой 2000–4000 Гц. Физически звуки характеризуются частотой (числом периодических колебаний в секунду) и силой (амплитудой колебаний). Физиологически этому соответствуют высота звука и его громкость. Третья важная характеристика – звуковой спектр, т. е. состав дополнительных периодических колебаний (обертонов), возникающих наряду с основной частотой и превышающих его. Физиологически звуковой спектр выражается тембром звука. Именно так различают звуки разных музыкальных инструментов и человеческого голоса.

Строение органа слуха. Орган слуха состоит из наружного, среднего и внутреннего уха (рис. 89).

К *наружному* уху относятся слуховая раковина и наружный слуховой проход. Парные слуховые проходы позволяют точнее локализовать источник звука. У человека ушные раковины имеют небольшое значение, у животных их подвижность обеспечивает лучшую ориентировку по отношению к источнику звука. Наружное ухо можно сравнить с воронкой. Его

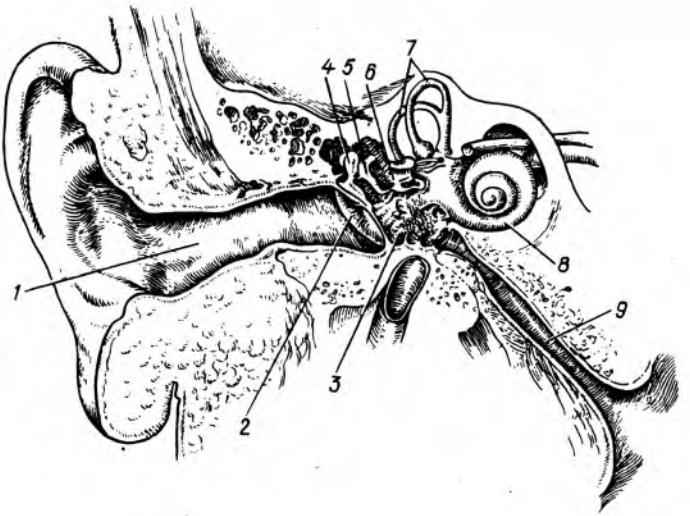


Рис. 89. Схема строения уха:

1 – наружный слуховой проход, *2* – барабанная перепонка, *3* – полость среднего уха, *4* – молоточек, *5* – наковальня, *6* – стремечко, *7* – полукружные каналы, *8* – улитка, *9* – евстахиева труба

строение существенно влияет на восприятие звуков. Слуховой проход представляет собой резонатор, собственная частота колебаний которого близка к 3000 Гц.

К *среднему* уху относятся евстахиева труба и три мелкие косточки – молоточек, наковальня и стремечко. Молоточек соединен с барабанной перепонкой, а стремечко – с мембраной овального окна, разграничивающей среднее и внутреннее ухо. Эти косточки образуют систему рычагов, которые преобразуют колебания воздуха в колебания жидкости. Причем малые силы, действующие на барабанную перепонку, преобразуются в значительные, действующие на жидкость улитки. Анатомическое строение среднего уха хорошо приспособлено для этой цели. Площадь барабанной перепонки в 20 раз больше площади овального окна. Вследствие этого давление на мембране овального окна в 20 раз больше, чем на барабанной перепонке.

Внутреннее ухо состоит из сложной системы сообщающихся между собой каналов и полостей, которую называют *лабиринтом*. Часть лабиринта представлена улиткой – спирально закрученной трубкой, состоящей из 2, 5 витков (рис. 90). На поперечном разрезе можно увидеть, что улитка состоит из трех каналов, разделенных двумя эластичными

тонковолокнистыми мембранами. Внутри каналов находится жидкость. Овальное окно располагается у основания одного из этих каналов. У основания другого канала есть закрытое перепонкой отверстие – круглое окно, которое ведет в среднее ухо. На основной мембране находятся рецепторы слуха – *кортиев* орган, состоящий из рецепторных клеток с выступающими над ними волосками. Над рецепторными клетками нависает другая мембрана – покровная. Колебания мембраны овального окна передаются жидкости, находящейся в каналах. В отсутствие мембраны круглого окна колебания жидкости были бы невозможны, так как жидкость несжимаема. Колебания жидкости передаются на эластические волокна основной мембраны и, следовательно, на рецепторные клетки. Соприкосновение последних с покровной мембраной ведет к возникновению в них импульсов, которые по слуховому нерву достигают подкорковых образований и далее поступают в височную область коры.

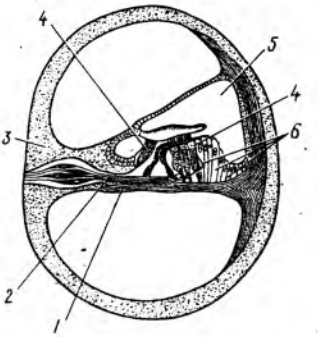


Рис. 90. Поперечный разрез через ход улитки:

1 – основная перепонка, *2* – волокна слухового нерва, *3* – стенка костного канала улитки, *4* – чувствительные клетки (рецепторы), *5* – ход улитки, *6* – поддерживающие клетки

Эволюция органов слуха. Диапазон слышимости у различных представителей классов позвоночных животных широко варьирует. Это объясняется филогенетическими различиями в строении органов, различиями в условиях существования (в воде или на суше) и экологическим значением звуков для данного вида. Структуры лабиринта, воспринимающего звуковые колебания, претерпели в эволюции очень резкие изменения. Изогнутый канал улитки с расположенным на нем кортиевым органом появляется только у высших позвоночных – рептилий и птиц и млекопитающих.

Способность рыб к восприятию звуков различной частоты зависит от экологических факторов. У видов, не обладающих плавательным пузырем, имеются ограничения в частотном диапазоне звуков. Плавательный пузырь служит весьма совершенным резонатором, он не только повышает общую чувствительность, но и расширяет воспринимаемый частотный диапазон.

У земноводных появляется среднее ухо. У амфибий есть единственная слуховая косточка – слуховой столбик, кортиева

органа нет, площадь рецепторных полей увеличилась. Многие амфибии имеют две области повышенной чувствительности в диапазонах низких и высоких частот. У амфибий передача звуков лабиринту осуществляется двумя путями – воздушным и водным, соответственно двум средам обитания: в воде они слышат лучше, чем в воздухе. Арсенал звуковых сигналов у амфибий невелик.

У рептилий прогрессивные изменения органа слуха выражаются в увеличении размера улитки, появлении круглого окна, затянутого перепонкой.

Возможности слуха птиц и млекопитающих по сравнению с предыдущими классами увеличиваются, и значение акустических сигналов у них резко повысилось. У представителей этих классов наблюдается дальнейшее увеличение длины лабиринта и основной мембраны.

Вестибулярный аппарат

Вестибулярный аппарат регулирует положение тела в пространстве. Рецепторы вестибулярного аппарата находятся в лабиринте – в *полукружных каналах* и двух *мешочках – овальном* и *круглом*. Вестибулярные чувствительные клетки млекопитающих и человека образуют пять рецептивных областей – по одной в полукружных каналах, а также в овальном и круглом мешочках. Раздражителем рецепторов полукружных каналов является ускоренное движение, а рецепторов, находящихся в мешочках, т. е. *отолитовых органах*, – изменение головы относительно направления силы гравитации и линейные ускорения.

Полукружные каналы располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, внутри которых имеется перепончатый канал. Внутри него и между внутренней стороной костного лабиринта и наружной оболочкой перепончатого находится жидкость. Изменение положения тела в пространстве приводит к движению жидкости, что вызывает возбуждение находящихся здесь рецепторных клеток.

Отолитовый аппарат имеет следующее строение (рис. 91). В мешочках располагаются рецепторные клетки, от которых отходят волоски; пространство между ними заполнено студнеобразной массой. Поверх нее находятся отолиты – кристаллики двууглекислого кальция. При изменении положения тела они оказывают давление на рецепторные клетки. В результате их механического раздражения возбуждаются рецепторы, и возбуждение передается в центральную нервную систему.

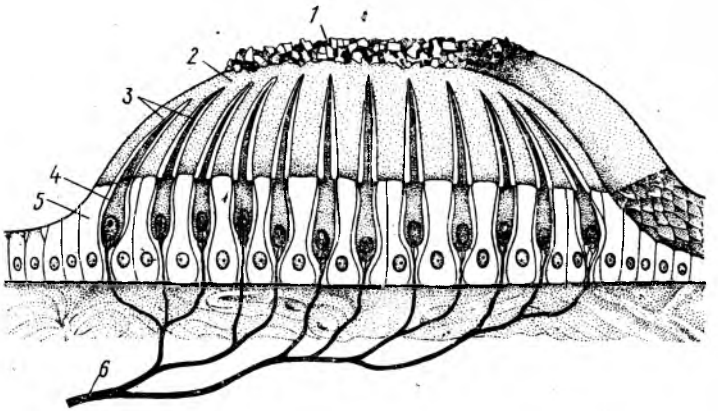


Рис. 91. Схема строения отолитового аппарата:

1 – отолиты, *2* – отолитовая мембрана, *3* – волоски рецепторных клеток, *4* – рецепторные клетки, *5* – опорные клетки, *6* – нервные волокна

Вестибулярный аппарат тесно связан с вегетативной нервной системой. Поэтому возбуждение вестибулярного аппарата при полете в самолете, плавании на пароходе, раскачивании на качелях и т. д. сопровождается различными вегетативными рефлексами – изменением артериального давления, дыхания, секреции, деятельности пищеварительных желез и т. д.

Кожа

Кожа является огромным рецепторным полем, посредством которого осуществляется связь организма с внешней средой. В коже находится большое количество нервных окончаний, особенно в пальцах рук, ладонях, подошвах, губах, наружных половых органах, что и обеспечивает их повышенную чувствительность. Наиболее распространенный

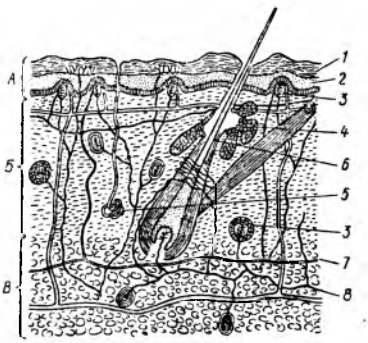


Рис. 92. Строение кожи человека. *А* – надкожица (эпидермис); *Б* – собственно кожа (дерма); *В* – подкожная жировая клетчатка:

1 – роговой слой надкожицы, *2* – слой живых клеток надкожицы, *3* – рецепторы кожи, *4* – сальные железы, *5* – потовые железы, *6* – корень волоса, *7* – кровеносный сосуд, *8* – нерв

вид кожных рецепторов – свободные нервные окончания. В коже имеются и специализированные рецепторные окончания, предназначенные для восприятия строго определенного раздражителя – холода, тепла, давления и т. д. (рис. 92).

В коже выделяют четыре вида чувствительности – болевую, тактильную (осязание и давление), холодовую и тепловую. Функция рецепторов кожи зависит от состояния всего организма и состояния внутренних органов. При заболевании внутренних органов нарушается чувствительность кожи в области, строго соответствующей конкретному органу.

Кожа с ее огромным количеством кровеносных сосудов и потовых желез играет большую роль в терморегуляции. Она является плохим проводником тепла и получает его от притекающей к ней крови. Теплоотдача регулируется изменением скорости кровотока, определяемой сужением и расширением сосудов. Терморегуляторная функция кожи зависит от состояния нервной системы и желез внутренней секреции. В различных отделах тела температура кожи неодинакова.

Кожа защищает организм и. от механических воздействий (давление, трение, разрывы, удары), что обусловлено ее эластичностью и наличием жировой клетчатки, а также от микроорганизмов.

Кожа предохраняет организм человека и от ультрафиолетового облучения путем увеличения количества пигмента (загар). При облучении ультрафиолетовыми лучами образуется витамин D, препятствующий заболеванию рахитом.

Условные и безусловные рефлексы

Большие полушария головного мозга с корой и подкорковыми образованиями являются высшим отделом центральной нервной системы. От их функционирования зависит поведение организма, которое представляет его высшую нервную деятельность.

Впервые представление о рефлекторном характере деятельности головного мозга было разработано И. М. Сеченовым в его книге «Рефлексы головного мозга». Идеи И. М. Сеченова получили развитие в трудах выдающегося физиолога И. П. Павлова, показавшего, что все рефлексы можно разделить на безусловные и условные. Безусловные рефлексы – это врожденные реакции организма, сложившиеся в процессе эволюции данного вида и передающиеся по наследству. Они относительно постоянны. Условные рефлексы обра-

зуются в процессе жизнедеятельности организма, его индивидуального опыта и являются преимущественно функцией коры больших полушарий.

В целостном поведении животного трудно выделить чисто безусловные рефлексы. На их проявление всегда большое влияние оказывает кора головного мозга.

Образование условных рефлексов. На любое внешнее воздействие – звук, свет, кожное раздражение и т. д. – можно выработать условный рефлекс. Условным раздражителем может стать любое внешнее воздействие или внутреннее состояние организма, которое сочетается во времени с безусловным раздражителем. Для того чтобы выработался условный рефлекс, условный раздражитель должен всегда предшествовать безусловному на несколько секунд. Например, для образования условного пищевого рефлекса на свет включение света экспериментатор должен сопровождать безусловным раздражителем – предъявлением пищи. В результате многократного одновременного повторения включения света и дачи пищи уже одно включение света будет приводить к выделению слюны, желудочного сока. Таким образом, образовывается условный рефлекс или временная связь. Образование временной связи объясняется тем, что при предъявлении светового раздражителя происходит возбуждение коркового отдела зрительного анализатора. При подкреплении зрительного раздражителя безусловным раздражителем возбуждается пищевой центр. Между двумя центрами образуется условная связь, и возбуждение от коркового конца зрительного анализатора распространяется в область пищевого центра. В дальнейшем лишь одно предъявление условного раздражителя ведет к выделению желудочного сока, так как импульсы от пищевого центра по центробежным волокнам подходят к желудку.

Удаление коры делает невозможной выработку временной связи. Условный рефлекс может образоваться лишь при условии целостности коры. В образовании временных связей играют роль также подкорковые образования.

Таким образом, условные рефлексы вырабатываются на базе безусловных. Причем величина условного рефлекса зависит как от силы безусловного раздражителя, так и от силы условного раздражителя.

Торможение условных рефлексов. В процессе адаптации человека и животных к внешней среде изменяется их поведение, следовательно, образуются новые и затормаживаются прежние условные рефлексы. Так, если водоем, который служил местом водопоя животного, пересох, то необходимо

торможение поведения, направленного на достижение этого водоема, в противном случае животное погибнет.

Различают два вида торможения – *внутреннее* и *внешнее*. Так, если в момент предъявления выработанного условного раздражителя, например света, сигнализирующего дачу пищи, подействовать сильным внешним раздражителем – громким звуком, необычным предметом, то условный раздражитель не вызовет в этом случае выделение желудочного сока. Особенность внешнего торможения заключается в том, что оно наступает сразу же и тормозит протекающие в этот момент физиологические процессы.

Внутреннее торможение возникает внутри дуги условного рефлекса, т. е. нервных структур, которые участвуют в осуществлении данного рефлекса. Условие, способствующее выработке внутреннего торможения, – неподкрепление условного раздражителя безусловным. Формами внутреннего торможения являются угасание, дифференцировка раздражений и др. Угасание возникает в случае неподкрепления условного раздражителя безусловным. Дифференцировка вырабатывается следующим образом. Если на какой-то раздражитель, например звук с частотой 1000 Гц, выработать пищевой рефлекс, то и звуки с частотой от 700 до 1200 Гц могут вызвать условнорефлекторную реакцию. Такое явление получило название генерализации. Если затем подкреплять раздражение звуком частотой лишь 1000 Гц, то через некоторое время только он будет вызывать условнорефлекторную реакцию. Такой процесс И. П. Павлов назвал дифференцированием раздражителей или дифференцировкой. Генерализацию условного рефлекса И. П. Павлов объяснял тем, что при действии условного раздражителя (например, звука) возбуждение распространяется на все клетки коркового конца зрительного анализатора, вовлекая их в образующуюся временную связь с центром безусловного рефлекса. В процессе же дифференцировки раздражителей внутреннее торможение ограничивает распространение возбуждения, способствуя его концентрации в определенных группах нейронов анализатора.

Благодаря внутреннему торможению осуществляется тончайшее приспособление организма к внешней среде, при этом тормозятся биологически нецелесообразные реакции. Сочетание возбуждения и торможения как единый нервный процесс позволяет организму приспосабливаться к внешней среде.

Открытие внутреннего торможения позволило разделить все условные сигналы на положительные, вызывающие физиологическую реакцию, и отрицательные, вызывающие условное (внутреннее) торможение.

В ходе эволюции процессы возбуждения и торможения постепенно усиливались, в результате чего у высших беспозвоночных и позвоночных стала возможной выработка самых разнообразных видов условных рефлексов, обеспечивающих приспособительное поведение особей.

Эволюция условнорефлекторной деятельности нервной системы. Уже у кишечнополостных удается выработать реакции, сходные с условнорефлекторными.

Была доказана возможность образования оборонительных условных рефлексов у планарии в виде сокращения тела в ответ на световой или другие сигналы, ранее возникавшие на действие электрического тока. Однако в результате формируется только примитивный слабо выраженный условный рефлекс в виде нестойкой реакции.

У кольчатых червей (у морских многощетинковых червей) образуются более четкие условные рефлексы, например стойкий пищевой рефлекс на свет.

У высших ракообразных (крабы и речные раки) наблюдаются уже́ сложные формы поведения, легко вырабатывается навык находить выход из простых и сложных лабиринтов. У краба пищевые условные рефлексы формируются на самые разнообразные раздражители.

У насекомых легко образуются сложные условные рефлексы. Так, у пчел вырабатывается не только общедвигательный рефлекс в виде прилета по сигналу на место кормления, но и пищедобывательный в виде вытягивания хоботка в ответ на цветовые условные раздражители.

У моллюсков можно выработать прочные рефлексы. Так, у осьминогов уже при 4—8 сочетаниях условного (зрительные, обонятельные) и безусловного (пища, удар электрическим током) раздражителей образуется временная связь. Рефлексы у этих моллюсков образуются на одиночные и сложные сигналы, в том числе на движущийся раздражитель. Таким образом, среди беспозвоночных наиболее высокого уровня развития условнорефлекторные реакции достигают у членистоногих и моллюсков.

У животных, относящихся к разным классам позвоночных, процессы торможения, возбуждения, подвижности нервных процессов значительно отличаются. В эволюционном ряду от рыб до млекопитающих наблюдается тенденция к усилению внутреннего торможения.

У рыб вырабатываются условные рефлексы на оптические, акустические, обонятельные раздражители, на изменения магнитного поля.

У амфибий также образуется много условных рефлексов,

но они вырабатываются с большим трудом и не достигают такой прочности, как у рыб. Это объясняется тем, что хотя филогенетически амфибии стоят выше рыб, функциональный уровень их головного мозга намного ниже.

У рептилий условные рефлексы гораздо разнообразнее, чем у амфибий. Наибольшего совершенства поведение достигает у птиц и млекопитающих.

При изменении условий среды наступает перестройка условных рефлексов. У высших млекопитающих эта перестройка осуществляется гораздо быстрее, чем у более низкоорганизованных животных.

Длительность сохранения условных рефлексов у животных зависит от уровня филогенетического развития, развития нервной системы, от тренировок и биологической значимости образованных временных связей. Так, у обезьян условные рефлексы могут сохраняться в течение ряда лет, у кроликов – 2–5 месяцев, у кур – до 3 месяцев, у черноморской акулы – в течение 10–15 дней.

В коре головного мозга постоянно происходят процессы анализа и синтеза раздражителей. Животные реагируют только на биологически значимые раздражители, изменяя поведение в зависимости от условий внешней среды.

Таким образом, учение И. П. Павлова позволяет экспериментально изучать поведение животных, стоящих на разных ступенях эволюционного развития.

ЖЕЛЕЗЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Наряду с нервной системой деятельность организма регулируется и гормональной системой. Свое название железы внутренней секреции получили из-за того, что они не имеют выводных протоков и образуемые ими гормоны выделяются непосредственно в кровь. К железам внутренней секреции относятся гипофиз, надпочечники, щитовидная, поджелудочная железы, паращитовидные, половые железы и некоторые другие (рис. 93).

Понятие о гормонах. Их действие на процессы жизнедеятельности. По химическому строению гормоны очень разнообразны и делятся на три большие группы: белки и пептиды; производные аминокислот; жироподобные вещества – стероиды. К белковым гормонам относятся инсулин, гормоны передней доли гипофиза. Производными аминокислот являются гормон щитовидной железы – тироксин и гормон надпочечников – адреналин. Сложные молекулы гормонов половых желез и коры надпочечников – производные стероидов.

Гормоны действуют в чрезвычайно малых концентрациях. Их особенность – специфическое влияние на строго определенный тип обменных процессов или на определенную группу клеток. Гормоны могут изменять интенсивность обмена веществ, влияют на рост и дифференцировку тканей, определяют наступление полового созревания.

Влияние гормонов на клетки осуществляется разными путями. Некоторые из них не проникают через наружную плазматическую мембрану и действуют на клетки, изменяя активность находящихся в мембране ферментов. Другие проникают в ядро, активируя определенные гены. Синтез информационной РНК и следующий за этим синтез ферментов изменяют интенсивность или направленность обменных процессов.

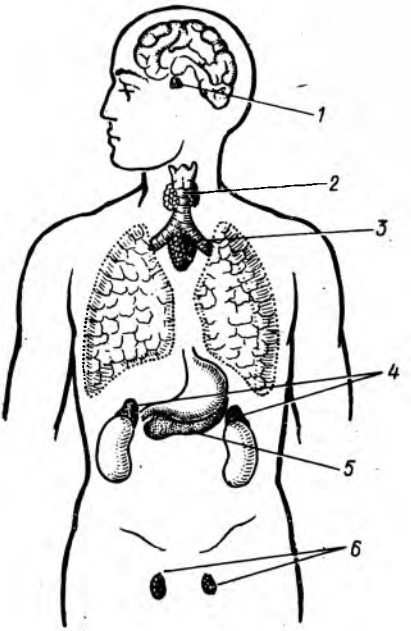


Рис. 93. Схема расположения главнейших желез внутренней секреции:
1 – гипофиз (нижний мозговой придаток), *2* – щитовидная железа, *3* – вилочковая железа, *4* – надпочечники, *5* – поджелудочная железа, *6* – половые железы

Гипофиз. Значение гипофиза в жизнедеятельности организма очень велико, так как он контролирует функции многих желез внутренней секреции. Гипофиз состоит из трех долей: передней, средней и задней.

Передняя продуцирует гонадотропные (гонады – половые железы, тропос – место) гормоны, стимулирующие деятельность мужских и женских половых желез, адренокортикотропный гормон, стимулирующий рост коры надпочечников и выработку им гормонов. Эта доля гипофиза выделяет также тиреотропный гормон, необходимый для функционирования щитовидной железы. Большую роль в ростовых процессах организма играет гормон роста. При недостаточном его выделении в детском возрасте процессы роста замедляются, и человек остается карликом. В случае избыточного

поступления в кровь гормона роста в период созревания развивается гигантизм. Избыточное выделение этого гормона у взрослых ведет к заболеванию, которое сопровождается увеличением в размерах костей лица, кистей и ступней ног, разрастанием надбровных дуг.

Задняя доля гипофиза вырабатывает гормон, который контролирует обратное всасывание воды из почечных канальцев.

Средняя доля гипофиза регулирует кожную пигментацию.

Щитовидная железа. Щитовидная железа располагается на передней стороне шеи, поверх щитовидного хряща. В ней образуется гормон тироксин. В состав этого гормона входит иод, концентрация которого в железе в сотни раз больше, чем в крови. Щитовидная железа способна извлекать иод из крови.

Действие гормона сводится, в основном, к усилению окислительно-восстановительных процессов. При увеличении выделения этого гормона повышается температура тела, человек худеет, несмотря на то что потребляет большое количество пищи. У него повышается артериальное давление, появляется мышечная дрожь, слабость, усиливается нервная возбудимость. Глаза у таких больных нередко неестественно выпучены. Это заболевание лечат хирургически – удаляют часть железы или применяются препараты, подавляющие синтез тироксина. При недостаточной деятельности щитовидной железы возникает микседема – заболевание, которое характеризуется понижением обмена веществ, падением температуры тела, замедлением пульса, вялостью движений. Масса тела увеличивается, хотя аппетит не изменяется, кожа становится сухой, отечной. Причиной этого заболевания может быть или недостаточная активность самой железы, или недостаток в пище иода. В последнем случае компенсация иодной недостаточности осуществляется путем увеличения самой железы, вследствие чего развивается зоб. Если недостаточность функции железы появляется в детском возрасте, то развивается болезнь – кретинизм. Дети, страдающие этим заболеванием, слабоумны, у них задерживается физическое развитие.

Паращитовидные железы в количестве двух пар располагаются на задней поверхности щитовидной железы. Они вырабатывают гормон, который регулирует количество кальция и фосфора в крови и тканях. Падение содержания кальция в крови приводит к усилению секреции паращитовидных желез, что способствует выделению в кровь кальция

из костей. Этот гормон обусловливает всасывание кальция в кишечнике, высвобождение его из костей и обратное всасывание из клубочкового фильтрата в почечных канальцах. Удаление или поражение паращитовидных желез ведет к спазмам мышц, судорогам. Объясняется это снижением концентрации кальция в крови.

Поджелудочная железа. Помимо участия в пищеварении, поджелудочная железа вырабатывает гормон инсулин, который регулирует количество глюкозы в крови. Повышение количества инсулина в крови ведет к увеличению потребления глюкозы клетками тканей и отложению в печени и мышцах гликогена, снижению концентрации глюкозы в крови. В результате избыточного выделения инсулина уровень сахара в крови падает, что ведет к потере сознания, резкому снижению артериального давления. Недостаточность эндокринной функции поджелудочной железы нарушает использование глюкозы тканями и повышает ее уровень в крови.

Клетки тканей начинают активно превращать белки в углеводы, а также использовать запасы жиров. Больной начинает худеть. Углеводный обмен восстанавливается при введении в организм инсулина. Поджелудочная железа вырабатывает также гормон, который действует прямо противоположно инсулину. Он необходим для расщепления гликогена до глюкозы. Секреция этого гормона приводит к повышению уровня глюкозы в крови.

Надпочечники. Эти железы находятся в брюшной полости над почками и состоят из двух слоев – мозгового и коркового.

Мозговое вещество выделяет гормон адреналин. Он повышает артериальное давление, учащает ритм сердечных сокращений, повышает содержание глюкозы в крови, уменьшает количество гликогена в печени и ускоряет свертывание крови. Адреналин вырабатывается и выделяется в кровь при усиленной мышечной работе или психическом напряжении.

Кора надпочечников вырабатывает несколько гормонов. В их числе есть гормоны, регулирующие водно-солевой обмен. Удаление коры надпочечников ведет к потере натрия с мочой, что через некоторое время приводит к смерти. Гормоны коры надпочечников оказывают влияние на углеводный, белковый и жировой обмен. Они предупреждают воспалительные процессы. Развитие и функцию коры надпочечников регулирует гормон гипофиза.

Регуляция деятельности желез внутренней секрецки. Физиологические процессы в организме характеризуются ритмич-

ностью, т. е. закономерной повторяемостью через определенные промежутки времени.

У млекопитающих и человека наблюдаются половые циклы, сезонные колебания физиологической активности щитовидной железы, надпочечников, половых желез, суточные изменения двигательной активности, температуры тела, частоты сердцебиения, обмена веществ и т. д. В осуществлении сложной инстинктивной деятельности животных большую роль играет нервно-гуморальная регуляция. От нее зависят добыча пищи, размножение, запасание корма, миграции и т. д.

Выделение гормонов железами внутренней секреции регулируется сложными нервно-рефлекторными и гуморальными механизмами. Центральная железа внутренней секреции — гипофиз — контролирует деятельность желез внутренней секреции, в свою очередь испытывая влияние промежуточного мозга. В промежуточном мозге находятся ядра, которые управляют обменом веществ и состоянием внутренней среды организма. Взаимодействие гипофиза с железами внутренней секреции осуществляется по принципу обратной связи. Так, усиленное образование гормона тироксина щитовидной железой тормозит выработку тиреотропного гормона гипофиза, который регулирует секрецию тироксина. Вследствие этого количество тироксина в крови падает. Уменьшение количества тироксина в крови ведет к прямо противоположному эффекту. Подобным же образом адренокортикотропный гормон гипофиза регулирует выработку гормонов корой надпочечников. Помимо этого важнейшим фактором, определяющим интенсивность образования гормона, является состояние контролируемых им процессов. Например, количество глюкозы в крови регулируется гормоном инсулином. При увеличении количества глюкозы в крови количество инсулина увеличивается, что определяется наличием обратной связи.

В ряде случаев два или несколько гормонов оказывают на функцию клетки или органа совокупное действие. Выше упоминалось, что в эндокринной части поджелудочной железы помимо инсулина образуется гормон, активирующий распад гликогена, — глюкагон. Таким же действием обладает адреналин. С другой стороны, гормоны могут влиять на какой-либо физиологический процесс прямо противоположно друг другу. Так, если инсулин снижает уровень сахара в крови, то адреналин повышает этот уровень. Биологические эффекты некоторых гормонов заключаются в том, что они создают условия для проявления действия другого гормона.

Помимо приведенных примеров влияния на обменные

процессы и жизнедеятельность организма, гормоны обладают многими другими свойствами. Следует помнить, что одна и та же клетка подвергается действию многих гормонов. Поэтому конечный биологический результат будет зависеть не от одного, а от многих гормональных влияний. Таким образом, эндокринная регуляция жизнедеятельности организма является комплексной и строго сбалансированной.

Эволюция эндокринной системы. Эндокринные железы имеют различное происхождение. Часть их образовалась из видоизмененных нервных клеток. Так, мозговое вещество надпочечников позвоночных представляет собой комплекс видоизмененных нервных клеток симпатических ганглиев. Некоторые железы внутренней секреции возникли из железистых органов, главной функцией которых была внешняя секреция.

У позвоночных, от рыб до млекопитающих, имеется идентичный набор желез внутренней секреции.

Гормоны позвоночных и беспозвоночных, регулирующие одинаковые функции, могут иметь совершенно различный химический состав. Гормоны насекомых участвуют в регуляции обмена веществ, линьке, метаморфозах, развитии яичников и придаточных желез полового аппарата. Они влияют на движение кишечника, мальпигиевых сосудов, яйцеводов и т. д.

Гормоны позвоночных животных оказывают влияние на процессы роста и развития, полового созревания и размножения, активность ферментов и интенсивность обмена веществ, регулируют водно-солевой обмен и другие функции организма. Изменения физиологических и биохимических реакций под действием гормонов способствуют приспособлению животных к постоянно меняющимся условиям внешней среды.

* * *

Как мог заметить читатель, учебный материал в этой книге распределяется неравномерно. Большое место отведено изложению общебиологических закономерностей как наиболее трудных для понимания. В остальных разделах приведены только самые необходимые сведения и понятия. Таким образом, книга не может полностью заменить учебник. Если настоящее пособие будет содействовать более глубокому пониманию процессов развития жизни на Земле, закономерностей наследственности как базы для эволюционных преобразований и исторической преемственности групп живых организмов, стоящих на разных уровнях организации, авторы сочтут свою задачу выполненной.

УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ И ТЕРМИНОВ

Австралопитеки 125
Авторегуляция 6
Агава мексиканская 146
Агроценозы 203
Адреналин 328, 331
АДФ 8, 23
Азот 7, 8, 11, 26, 130, 137, 141, 155, 176, 192, 198
Аккомодация 256, 261, 317
Актинии 136
Акулы 244, 246, 247, 328
Альвеолы 293, 297
Амеба 205–206 [1]
– первобытная 61
Аминокислоты 8, 9, 14, 15, 19, 21, 23, 35, 141, 176, 198, 306
Аммиак 8, 25, 122, 141, 176, 198, 248, 249, 304, 306
АМФ 8, 23
Амфибии (см. также Земноводные) 117, 250, 252, 321, 322, 327
–, личинка 59, 252
Анализаторы 314
Антибиоз **135**, 198, 200
Антибиотики 183, **200–201**
Антилопы 102
Антитела 288, 289, 290
Аорта 262, 281, 282, 305
Аппарат вестибулярный 322
Аппарат (комплекс) Гольджи 27, 33, 204
Ареал вида 95, 105
– популяции **96–97**
Ароморфозы 10, **106**, 114, 118, 119, 122, 131
– кольчатых червей 224
– круглых червей 221
– млекопитающих 262, 269
– плоских червей 212, 213
– позвоночных 243–244
– пресмыкающихся 255
– простейших 204
– птиц 262
– членистоногих 229
Артерии **283**, 305
Архозавры 259
Аскарида 220–221
Ассимиляция 5, 10, **19–21**
Асцидии 59
АТФ 7, 8, 16, **23–25**, 33

Бабочки 237
–, генетическое определение пола 80
–, рецепторы вкуса 103
Бактерии 24, 26, 27, 110, 113, 130, 142, 144, 155, **175–177**, 196, 248
– гнилостные 141, 176
– клубеньковые 155, 198
– нитрифицирующие 25, 141
– паразиты 176, 199
–, размножение 27, 177
– серные пурпурные 10
Бегемоты 265
Беззубка 136, **227–228**
Белки 7, 12, **14–16**, 17, 18, 19, 23, 40, 85, 132, 137, 141, 287, 288
– в составе хромосом 38
– плазмы крови 287–289, 305
–, структура вторичная 15
–, – первичная 14, 19
–, – третичная 15
–, функции 15–16, 19
Беспозвоночные 228, 261, 327
Бесчерепные 242–243
Биогеоценоз 128, 137, 139–140
Биологическая продуктивность 138
Биологические ритмы 7
Биолюминесценция 23
Биомасса 138, 140, 179, 180
Биосинтез 5, 7, 19, 21, 22, 23
Биосфера 140, 203
–, первичная продукция 133
Биоценоз 99, 105, 137–139, 140, 147, 183, 201, 202
Бластомеры 53, 54, 83
Бластула 53, 54, 55, 58
Блохи 236, 240

[1] На страницах, выделенных шрифтом, дано определение термина или его подробное описание.

Бобовые 141, 155, 196, 198
Борьба за существование 62, 89, **94–95**
Брюхоногие 225–227
Буферность клетки 14

Вакуоли пиноцитозные 33
– фагоцитозные 33
– в растительных клетках 40
Вакуоль пищеварительная 204, 205, 207
– сократительная 13, 43, 204, 207
Венерина мухоловка 103
Вены 283, **284**, 304
Верблюд 134, 266
Вид, изменяемость 93, 95
–, конкуренция 94
–, механизмы изоляции 96, 100
–, приспособление 47, 105
–, приспособленность 101
Виды организмов 46, 88, 89, 93, **95–96**, 101, 134, **143–144**
Вирусы 18, 26, 290
Витамин B_{12} 12
– D 132, 324
Витамины 132, 176, 181, 183, 306
Включения 28
Водная оболочка молекул 8, 9
Водоросли 112, 113, 130, 141, 147, 148, **177–181**, 196, 199, 202, 261
– бурые 177, 179–180
– зеленые 177
– колониальные 177, 180
– красные 177
– многоклеточные 177, 179, 180, 202
– одноклеточные 177, 180, 228
– синезеленые 10, 110, 144, 177
Волк 139, 266
Волны численности 100
Вши 135, 236
Вьюрки 93

Газообмен 226, 242, 244, 262, 293, **295–296**
Гамета 6, 69, 71, 97, 178, 180, 182
Гаметогенез 48–51
Гаметофит 180, **185–187**, 189, 190, 192, 195
Гаструла 56, 58
Гаструляция 52, **54–55**, 56, 58
Гевея бразильская 151
Гемоглобин 12, 15, 16, 55, 288, 289, 295, 297, 304
–, мутантная форма 98
Гемофилия 81
Ген 26, 34, 36, 45, 63–65, 143
–, проявление 65, 79, **86–87**
Генетический код 20, 41
Гены аллельные 64, 66, 67–68, 72
–, взаимодействие 77–79, 98
–, группы сцепления 76
–, дифференциальная активность 56
– доминантные 67
–, рекомбинация 47
– рецессивные 67
–, сцепленное наследование 74–77
–, частота мутаций 97, 99
Генотип 19, 47, **64**, 66, 67, 68, 70, 77, 84, 87, 90, 97, 98, 200
Генофонд 68, 88, 90, **99**, 102, 137
Гепард 266
Гепарин 290
Гермафродиты 225, 226
Гетерозиготность 66, 70, 91, 98, 110
Гетерозис 91
Гибриды 66, 69, 71, 96
Гибридизация 88, 90
Гибридологический метод изучения наследственности (см. Законы Менделя и Методы генетических исследований)
Гидра 47, **209–211**
Гипофиз 306, 312, 329–330
Гликоген 16, 28, 31, 145, 181, 213, 302
Гликолиз 23, 24
Глюкоза 7, 16, 22, 23, 272, 306, 331
Головоногие 225
Голуби 263
Гомозиготность 66, 70, 91, 200
Гомология зародышевых листков 56
– органов 121
Гормоны 12, 16, 17, 271, 282–283, 287, 312, 328–329

– растений 146, 152, 156
– половые 328
– –, влияние на фенотип 86
Горох 66, 167
Гребешок дальневосточный 228
Грибы 16, 26, 91, 135, 136, 145, 155, **181 – 183**, 196, 200, 248
– дрожжевые 23, 47
– паразиты 182, 199
– плесневые 182
–, размножение 182
Грудная клетка 256, 260, 274, 279, 285, 293
Группы крови 68, 98, 123
Губки 113
Гусеобразные 263

Давление артериальное 271, **284 – 286**, 305, 307, 323, 331
– осмотическое 13, 14, 40, 134, 154, 205, 206, 213, 239, 287, 306
Двустворчатые 225, **227 – 228**
Деревья 136, 140, 157, 193, 195, 199
– тропические 149, 154, 196
Диафрагма 264
Дивергенция 89, 120 – 121
Динозавры 117, 259
Дискретность живого 6, 46, 92
Диссимиляция 5, **22 – 26**
Диссоциация 8, 13
– воды 25
– оксигемоглобина 295
ДНК 5, **17**, 18, 20, 26, 33, 34, 35, 36, 40, 48, 63, 84
– в составе органоидов клетки 33, 34, 40
–, редупликация 41, 42
–, синтез **41 – 43**, 53
Доминирование 66
– неполное 67
Древесина 150, 151, 152, 158, 159, 193, 196
Дриопитеки 124
Дробление зиготы **52 – 53**, 83
Дрозофила 80, 86
Дыхание двойное у птиц 262

Ёж 104
Ель 146, 157, 193, 197, 199

Жаберные щели в глотке 59, 60, 62, 93, 114, 122, 242, 248
Жабры 223, 225, 228, 229, 230, 244, 249
Жабы 250, 252
Жгутиковые 136, 203, **206**
Железа поджелудочная 12, 55, 248, 253, 257, 268, 272, 298, 331
– щитовидная 12, 329, **330 – 331**
Железы внутренней секреции **328 – 333**
– надпочечные 282, 331
– паращитовидные 330 – 331
– паутинные 233, 234, 235
– половые 225, 226, 329
– потовые 265, 287, 304, 309, 323, 324
– сальные 323
– слюнные 226, 299
– ядовитые 233
Желток 51, 255
Жидкость межклеточная 271, 287
– спинномозговая 271
Жиры **16 – 17**, 23, 27, 28, 32, 131, 134, 292
Жук колорадский 241
Жуки 102, 140, 236
Закон биогенетический 60, **62 – 63**
– гомологических рядов наследственной изменчивости 89
– зародышевого сходства 60
– чистоты гамет 68 – 69
Законы Менделя 66 – 74
Земноводные 241, 243, 244, **251 – 255**, 310, 321
– безногие 250
Зигота 6, 45, 46, 51, 52, 61, 66, 70, 82, 85, 182, 185, 188, 189
–, дробление **52 – 53**, 83
Злаковые 89, 130, 132, 139, 169, 196, 199
Змеи 63, 103, 104, 139, 255, 257
Зооспора 178, 180, 182
Зубы 252, 257, 264, **298 – 299**

Иглокожие 113, 226
Идиоадаптации 106, **107**, 115, 136, 204, 236, 237
Изменчивость комбинативная 84, 88, 97, 168, 171, 208

Изменчивость модификационная 87
– наследственная 27, **84–87**, 89, 95
– ненаследственная 86–87
– эмбриональная 60
Иммунитет 290–291
Индукция эмбриональная 58
Инстинкт 260
Инсулин 7, 12, 56, 272, 328, 331
Инфузории 203, **206–208**

Кактусы 134, 166
Камбала 102, 106, 245, 249
Камбий 148, 158, 159, 195
Капилляры кровеносные 283, **284**, 288, 304
– лимфатические 291
Кариотип 36, 80, 85, 95
– человека 37, 38
Картофель 227
Каталитическая активность 9
– функция белков 15, 19
– – света 10
Каучук натуральный 151
Кедр 157
Кератин 19, 55
Кислота азотистая 25, 141
– азотная 25, 141
– молочная 8, 23, 24, 176, 287
– мочевая 122, 249, 257, 263, 287, 304
– муравьиная 8
– серная 26
– синильная 8
– угольная 288
– уксусная 8, 19, 24, 176
– фосфорная 23, 288
Кислоты нуклеиновые 12, 16, **17–19**, 23
Китообразные 265
Киты 17
– беззубые 62
– синие 264
Кишечнополостные 13, **209–212**, 327
Кишка задняя 225, 229
– передняя 225, 229
– средняя 225, 229
Клевер 135, 155
Клетка 23
–, деление 23, 34
–, жизненный цикл 40–45
–, отличия растительной клетки от животной 39–40, 45
–, химический состав 11
–, цитоплазма 13, 31
–, ядро 27, **34–39**
Клетки, дифференцировка 41, 55, 56, 58, 111, 208
Клетки половые 32, 36, 46, 52, 63, 69, 85, 111, 223
– – высших растений 186, 187
– –, деление редукционное 49
– – женские 47, 48, 50, 51, 52
– – мужские 47, 50, 51, 52
– –, развитие 48–51
– рецепторные 321, 322
– соматические 35, 36, 46, 63, 64, 111
– стрекательные 136, 209, 210
–, специализация 55
–, сцепленность 14
Клеточная мембрана 13, 15, 17, 26, 27, **28–31**, 175
– стенка 16, 26, 27, 40, 45, 145, 175
– теория **45–46**, 93
Клеточный центр 27, 33–34
Клещи 135, 233
Коацерваты 9
Кожа 131, 242, 244, 250
–, ороговение 117, 255, 259
– человека 323–324
Кожное дыхание 248, 254
Колибри, пищевая специализация 107, 259
Колючка верблюжья 154
Конвергенция 121–122
Конъюгация хромосом 49
Комплементарность 18, 20, 21
–, принцип 9, 19
Копытные 137, 201, 269
Кора 158, 159
Кораллы 113, **212**
Корень 148, 149, 150, **152–155**, 193
Корневые волоски 153
Корнеплоды 150, 154
Корневище 159, 189, 190, 192
Корни воздушные 154
Корка 149

Котилозавры 117
Кошка 103, 205
Крабы 229, 232, 327
Крахмал 16, 145, 154, 178
Креветки 229
Кровь 287–291
–, плазма 287–288, 304
–, свертывание 289–290
– сыворотка 290, 291
Крокодилы 118, 255, 257
Кролики 328
–, окраска шерсти 68, 77, 86
Кроссинговер 49, 76, 77, 84
Крот 202, 266
Крылья насекомых 235–236
Крыса 32, 104
Курообразные 263
Куры 328
–, яйценоскость 90
–, эмбриональное развитие 52–58

Лангусты 229
Ланцетник 62, 242–243
–, эмбриональное развитие 52–56
Ласточки 105
Лев, окраска тела 102
Легкие 225, 226, 229, 234, 244, 254, 257, 268, 287, 293, 304
Лейкоциты 289, 292
Лианы 145, 157, 160, 167, 199
Лизосомы 27, **33**
Липиды 7, 10, 12, 15, 137
Липоиды 12, 17
Лиса 139
Лист 146, 147, 150, 151, **160–167**
Листки зародышевые 55, 56
Лишайники 141, **183–185**, 196, 199
Лошадь 265, 266
Луб 151, 159
Лук репчатый 167
Люцерна 155
Лягушка 250, 253
–, эмбриональное развитие 52–58

Мальпигиевы сосуды 239, 229
Мантийная полость 225, 228
Мантия 225, 226, 227, 228
Медузы 209, **211–212**
Мезодерма 55, 56, 212, 213
Мейоз **49–51**, 70, 71, 85, 188
–, биологическая роль 50
–, нарушения 82, 96
–, отличия от митоза 50
Метаморфоз 59–60, 239, 240, 254
Метан 8, 176
Метанефридии 229
Методы генетических исследований 82–83
Миграция атомов биогенная 141–142
Мидия 228
Микориза 136, 198
Микроорганизмы 24, 27, 110, 130, 135, 142, 149, 288, 290
– как объект селекции 91
Микроэлементы 11, 141
Мимикрия 102
Миноги 113
Митоз 26, 35, 36, 39, 41, **43–45**, 46, 204
–, биологическое значение 45
Митотическое деление 7, 53, 180
Митотический цикл **41–43**, 54
Митохондрии 6, 23, 25, 26, 27, **32–33**, 204
Млекопитающие 63, 117, 131, 241, 243, 244, 259, **263–269**, 328
– происхождение 119–120, 263–264
Мозг головной 229
– позвоночных 243, 246, 255, 265
– человека 307, **310–315**, 324
– спинной 246, 280, 307, **308–310**
Мозжечок 246, 252, 256, 260, **310–312**
Мокрицы 229, 230
Моллюски 32, 113, 136, 140, 198, **224–228**, 254, 327
Москиты 237
Моховидные **187–189**, 196, 199, 202
Моча вторичная 306, 307
– первичная 304, 307
Мочевина 249, 257, 287, 304
Мул 96
Муравьеды 107, 268
Муравьи 140, 237, 240

Мускулатура гладкая 106
– поперечнополосатая 106, 229
Мутагенез искусственный 91
Мутации 47, 60, 63, 64, 67, **84–86**, 89, 91, 97, 110, 137
– генеративные 85
– генные 85
– доминантные 84
– индуцированные 89
– летальные 85, 98, 102
– полулетальные 85
– рецессивные 84, 98
–, свойства 85, 86
– спонтанные 89
– хромосомные 82, 85

Насекомые **235–241**, 327
– бескрылые 98, 101
– опылители 117
Наследственность 5, 63
Нефрон 304–306
Норма реакции 87, 90
Носороги 265
Нуклеотиды 5, 9, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 35, 51, 64, 65, 67

Обезьяны 328
Обмен веществ 5, 9, 19–26, 31, 34, 131
– – анаэробный 10, 23
– – аэробный 10, 24
– – бактерий 176
– – между ядром и цитоплазмой 34–35
– – пластический 19
– – энергетический 22–24
Общая дегенерация 106, **107**
Овогенез 50
Одомашнивание диких животных 87, 263
Озоновый экран 8, 140
Окраска тела покровительственная 101, 102, 103
– – предостерегающая 102
– – расчленяющая 102
Окунь 247
Омары 229
Онтогенез 52, 62, 63, 145, 146
Оплодотворение 47, 51, 167, 174, 187, 192, 193, 194, 209, 224, 225, 226, 228, 234, 239, 243, 249, 254, 258, 263, 269
– двойное у цветковых растений 117, 122, **171–173**
– перекрестное 225, 226
Опыление 167, 168, **170–171**
Органеллы клетки 5, 6, 13, 15, **26–28**, 46, 111, 203, 204, 206
Организмы автотрофные 24, 132, 137, 176, **196**
– гаплоидные 110
– гетеротрофные 24, 26, 137, 176, 196
– гомойотермные 130, 131, 265
– диплоидные 110
– многоклеточные 32, 40, 110, 111, 144, 148, 177, **208–209**
– –, происхождение 111–112
– одноклеточные 32, 111, **144**, 148, 177, **203–208**
– пойкилотермные 130, 131
Органы боковой линии 247, 252
– – – головастиков 59
– вкуса 247, 261, 299, 315
– выделения 225, 226, 228, **232**, 243, 248, 254, 257, 263
– дыхания 225, 229, 234, 254, 257
– – человека 292–297
– зрения 225, 228, 230, 234, 235, 236, 237, 247, 252, 256, 261, 266, **316–319**
– обоняния 230, 235, 247, 252, 257, 261, **315**
– осязания 226, 228, 230, 235
– отолитовые 322
– равновесия 225, 226, 228, 230, 247
– слуха 247, 252, 257, 261, 266, 319–322
– термолокации 256
– химического чувства 225, 228 230, 247
Осмос 12, 301
Осы 235, 240
Осьминоги 327
Отбор естественный 5, 61, 62, 63, 84, 87, **94–95**, 98, 99, **100–104**, 106, 108, 110, 114, 128, 129, 135, 158
– – движущий 101

Отбор естественный стабилизирующий 101
– искусственный 88, 90, 93
– – бессознательный 93
– – индивидуальный 90
– – массовый 90
– предбиологический 9
Папоротникообразные 113, 117, 150, 157, 190, **191–192**, 199
Паразитизм **135–137**, 181, 204, 214, 215, 226, 232
– временный 228
– – приспособления 217, 225, 226
Параподии 221, 222, 229
Паренхима животных 212, 213, 214
– растений 149, **150**, 153, 193
– – воздухоносная 150
– – запасающая 150
Партеногенез 51, 208, 258
Паук-крестовик 233
– птицеяд 233
Паукообразные 233–235, 240
Пеннета решетка 71–72
Пепсин 247, 299
Пептиды 9
Первозвери, или клоачные 264
Печень 225, 226, 228, 243, 244, 246, 248, 257, 288, 298, **301–302**
Пигменты 10, 12, 28, 132, 175, 223, 246
– в коже человека 79, 87
– дыхательные 248,
– растений 40, 133, 148, 177, 180
Пингвины 259
Пиноцитоз 28, 30, 205
Питание автотрофное 24, 176, 178, 203, 206
– гетеротрофное 24, 110, 145, 176, 181, 203, 206
– фототрофное 24, 176, 177
– хемотрофное 24, 176
Пихта 146, 157, 193
Пиявка медицинская 221
Плавательный пузырь 321
Плазмодий малярийный 98
Планария **214**, 327
Пластиды **40**, 178
– лейкопласты 40
– хлоропласты 24, 25, 26, 39, 40, 150, 165, 166, 189
– хроматофоры 178, 180
– хромопласты 40
Плауновидные 150, 157, **189–190**
Плауны 113, 117, 190
Плацентарные 264
Плод 150, 151, 155, **174–175**
Побег 155, **157**
Позвоночник 243, 245, 246, 248, 251, 255, 256, 259, 265, 274, 279
Позвоночные 60, 61, 123, **243–244**, 259, 263, 321
– бесчелюстные 113, 114
–, выход на сушу 104
–, появление конечностей 114
–, появление челюстей 106
Пол, генетическое определение 80
– гетерогаметный 80
– гомогаметный 80
Полинуклеотиды 9
Полипептиды 8, 9, 14, 21
Полиплоидия 85, 91, 204
Полисахариды 7, 23, 27, 32
Полость тела вторичная 223, 225, 229, 307
– – первичная 53, 219
Полупроницаемость 13, 28
Популяции, изоляция 100
– организмов **96–97**, 99–100, 105, 129, 137
– –, генетические процессы 99–100
– –, приобретение приспособлений 105
Породы домашних животных 88, **90**, 93
Почка, см. Органы выделения 225
Почка 145, 146, 155
– цветочная 156
Почкование 47, 182
Преадаптация 104
Пресмыкающиеся 134, 241, 243, 244, 250, **255–258**, 259
–, генетическое определение пола 80
Признак 63, 64, 65
Признаки доминантные 66
– количественные 78
– рецессивные 66
–, закономерности наследования 65–83

–, комбинирование в процессе селекции 90, 91
–, проявление у однояйцевых близнецов 83
Приматы 123, 124
Приспособленность организмов 101
Пробка 149, 158
Прогресс биологический 105, 204, 214, 221
– морфологический 106
Прокариоты 10, **26**, 144, 177
Проницаемость 10, 28
Простейшие 47, 144, 202, **203–204**, 228, 248
– паразитические 204, 206
Прудовик большой 226
– малый 227
Псилофиты 113, 150, 187, 189, 190, 191
Птицы 131, 241, 243, 244, **259–263**, 322, 328
– выводковые 263
–, окраска яиц 102
–, генетическое определение пола 80, 81
–, приспособления к полету 259–260
–, происхождение 118–119
– птенцовые 263
–, эмбриональное развитие 52–55, 62
Пчелы 237, 239, 240, 327
Пшеница, окраска зерен 78
Пыльца 194

Развитие 6, 46, 51
– прямое 58, 226, 232, 255
– с метаморфозом 58–60
– эмбриональное 33, 45, 51, **52–62**
Раздражимость 6, 13
Размножение **46–47**, 94, 95
– бесполое 46, 178, 179, 204, 206
– вегетативное 47, 178, 179, 189
– половое 47, 52, 69, 84, 88, 98, 99, 113, 122, 178, 179, 229
Рак-отшельник 136
Рак речной 229, **230–232**, 327
Раковина 225, 226, 227
Ракообразные **229–233**, 327
Растворы гипертонические 13
– гипотонические 13
– изоосмотические 13
– изотонические 13
Растения водные 146, 147, 155, 166
– голосеменные 113, 117, 150, 157, 186, **193–194**
– многолетние 146
– насекомоядные 103, 167
– однолетние 146
– паразиты 101, 107, 155, 199
– первые наземные 113
– светолюбивые 132, 147
– теневыносливые 132, 147
– тенелюбивые 147
– хвойные 159, 193, 196
– цветковые, или покрытосеменные 117, 146, 148, 151, 155, 157, 186, **194–196**
– – паразиты 199
– –, происхождение 194
– – эпифиты 199
– – однодольные 153, **196**
– – двудольные 153, 159, **196**
Растительные сообщества 147, **196–203**
Регресс биологический 105
Регуляция артериального давления 272
– водно-солевого обмена 272, 306–307
– гуморальная 271, 287, 302, 303, 307
– движения 272
– деятельности пищеварительной системы 302–303
– – сердца 282–283
– – сердечно-сосудистой системы 285–287
– дыхания 272, **296–297**
– нервная 271, 287, 302, 303, 307
Редупликация 7, 9
Репродукция 5
Рептилии (см. также Пресмыкающиеся) 63, 117–119, 122, 139, 255, 322, 328
Ресурсы биологические 129
Рефлекс 271, 303, 286, 308, 311

Рефлексы безусловные 252, 256, 260, 279, 309, 311, 324
– условные 236, 243, 252, 256, 260, 279, **324 – 328**
Рефлекторная дуга 271, 309
Рецепторы 271, 286, 303, 306, 308, 309, 312, 322
– кожные 324
– слуха 321
Рибосомы 6, 20, 21, 27, 31, 35, 39, 175, 204
РНК 7, 17, **18**, 20, 21, 31, 39, 40, 41, 51, 53, 56
Росянка 103, 167
Рыбы 228, 321, 327, 328
– антарктические 129
– двоякодышащие 115
– кистеперые 104, 139, 250, 251
– костные 114
– лучеперые 115
– промысловые 249 – 250
– хрящевые 155, 241, 243, 244 – 250

Саламандра исполинская 250
Саламандры 250
Сапрофиты 176, 181, 197
Саранча 102
Свекла 227
– сахарная 16
Связи водородные 12, 15
– двойные 11
– ковалентные 11, 15, 18, 22
– одинарные 11
Связь пептидная 14
Селекция **87 – 91**, 133, 263
Сельдь 249
Семя 145, 148, 155, 173 – 174, 194
Сердце 225, 226, 228, 229, 232, 234, 237, 242, 248, 254, 257, 265, 268
– человека 280 – 283
Сероводород 10, 26
Симбиоз 135, 139, 181, 198, 199
Симметрия тела двусторонняя 208, 213, 227, 242
– – лучевая 208, 209
Синтез аминокислот 8
– белков 18, **20 – 21**, 31
– матричный 5, 9, 20, 21, 41, 43
Синтеза реакции 9, 10
Система выделительная кольчатых червей 213
– – круглых червей 220
– – млекопитающих 268
– – моллюсков 225, 226
– – плоских червей 213
– – позвоночных 244
– – человека 304 – 307
– – членистоногих 229
– дыхательная 131, 244, **261 – 262**
– корневая 152 – 153
– кровеносная бесчерепных 243
– – земноводных 254
– – кольчатых червей 223
– – млекопитающих 268
– – моллюсков 225, 226, 228
– – насекомых 237
– – паукообразных 234
– – позвоночных 244
– – пресмыкающихся 257
– – птиц 262 – 263
– – ракообразных 232
– – рыб 248
– – человека 280 – 287
– – членистоногих 229, 230
– лимфатическая 291 – 292
– мышечная 212, 229, 236, 244, 246, 251, 256, 260
– – человека 277 – 280
– нервная вегетативная 282, 303, 308, **313 – 314**, 322
– – соматическая 307
– – земноводных 252
– – кишечнополостных 209, 211, 212
– – кольчатых червей 222 – 223
– – круглых червей 219
– – млекопитающих 264, 266
– – моллюсков 225, 226, 228
– – насекомых 236
– – паукообразных 234
– – позвоночных 243
– – пресмыкающихся 256
– – птиц 260
– – ракообразных 230
– – рыб 246
– – хордовых 242
– – человека 279 – 280, **307 – 315**
– – членистоногих 229

– пищеварительная земноводных 252 – 253
– – кольчатых червей 223 – 224
– – круглых червей 219 – 220
– – моллюсков 225, 226
– – млекопитающих 266 – 268
– – плоских червей 213
– – позвоночных 244
– – пресмыкающихся 257
– – птиц 261
– – рыб 247 – 248
– – человека 297 – 303
– – членистоногих 229, 232, 239
– половая кольчатых червей 224
– – круглых червей 220
– – плоских червей 213 – 214
– экологическая 128, 137, 139, 140, 141, 143, 183
Скаты 102, 107, 244, 245
Скелет внутренний земноводных 251
– – млекопитающих 265
– – пресмыкающихся 256
– – позвоночных 243
– – птиц 259 – 260
– – рыб 246
– – хордовых 241
– – человека 272 – 277
– наружный 16, 229, 230
Скорпион 233
Скрещивание анализирующее 73
– близкородственное 91, 100
– дигибридное 71 – 73
– межвидовое 91, 96
– моногибридное 66, 70
– полигибридное 71
Слизни 225, 227
Соболь 105
Сова 103, 139
Соловей 105
Сосальщики 215, 227
Сорт культурных растений 88, **90**, 91, 93
Сосна 139, 193, 199
Соцветия 169 – 170
Сперматогенез 48
Спора 6, 145, 177, 178, 182, 187
Спорангий 186, 188, 190, 193
Спорообразование 46, 192
– бактерий 27, 177
Спорофит 180, **185 – 187**, 188, 189, 192
Стебель 146, 148, 150, 151, **155 – 160**, 193
Стегоцефалы 116, 250
Страусы 259, 260, 263
Сульфаты 10, 142, 176
Сульфиды 142, 176
Сумчатые 264
Суслик 202

Табак 227
Таракан 239, 240
Термиты 136, 137
Тигр уссурийский 105
Тироксин 12, 328
Ткани растений выделительные 151
– – механические 151, 159, 166
– – образовательные 148, 153, 156
– – основные 150
– – покровные 148 – 149
– – проводящие 150 – 151
Торф 189
Травы 136, 147, **157 – 158**, 195, 197, 199
–, возникновение 119
Транскрипция 7, 20
Трансляция 20
Трахеи членистоногих 229, 234, 237
Трахея человека 293
Тридакна 227
Триплет 19 – 21
Тритоны 250
Тромбоциты 289
Трубка кишечная 52, 56, 242
– нервная 52, 56, 58, 59, 60, 122, 242
Тургор 13, 40, 151, 152, 165, 174
Тыква (окраска плодов) 78
Тюлени 17

Углеводы 12, **16 – 17**, 40, 131, 137, 181, 199
– моносахариды 16, 19
– полисахариды 16
Углерода диоксид 8, 12, 24, 137, 140, 142, 154, 160, 178, 179, 185,

248, 257, 283, 287, 288, 295–297, 304
Улитки 225
– виноградные 227
Улотрикс 180
Устрицы 228
Устьица 131, 149, **163–165**

Фагоцитоз 28, 30, 59, 111, 205, 289
Фенотип **65**, 67, 70, 73, 86, 90
Ферменты пищеварительные 228, 299, 300, 301
Филогенез 61, 62, 63, 114, 269
Фитоценозы 197, 198
Фосфор 141
Фотолиз 25
Фотопериод 131, **132–133**
Фотосинтез 10, 11, 24, 25, 40, 110, 132, 133, 138, 142, 147, 160, 165, 187, 195, 206
– бактерий 176–177

Хамелеон 102, 255
Хемосинтез 25, 176
Хвощевидные 190
Хвощи 113, 117
Хитин 16, 19, 145, 181, 229, 230, 236
Хищничество 136, 137
Хламидомонада 177, 180
Хлорелла 177, 180
Хлорофилл 12, 24, 40, 132, 177, 184, 199
Хорда 56, 59, 60, 62, 242, 243
Хордовые 59, 60, 122, 203, **241–242**
Хроматиды 49
Хроматин 35
Хромосомы 26, 35, 36, 63, 64
–, аутосомы 80
– бактерий 26, 33, 41
– гомологичные 36, 49, 64, 69, 76
– половые 80
– человека 37–38
– эукариот 35–39
Хромосомный набор 26, 36, 51, 85
– – гаплоидный 36, 48, 49, 50
– – диплоидный 36, 45, 48, 51, 64, 69, 80
– – инфузорий 206–207
Хрусталик глаза 58, 247, 256, 261
– – человека 317–317

Цветовое зрение 237, 256, 317
Цветок 151, **167–170**
Центр нервный 271
Центры многообразия и происхождения культурных растений 88–89
Целлюлоза 16, 40, 45, 145, 177, 179, 181
Центриоли 43
Цепень бычий 217–219
Цепи питания 138–139
Циклоп 233
Цисты 204, 217

Человек, генетическое определение пола 81
– положение в царстве животных 122–124
– расы 128
Черви 136
– дождевые 140, 202, 221
– кольчатые 115, **221–224**, 225, 229, 243, 307, 327
– круглые 181, 202, **219–221**
– ленточные 101, 107, **217–219**, 233
– плоские 212–219
Червь корабельный 228
Черепахи 134, 255, 256, 257
Чечевички 149, 154, 158
Чешуя костная 246
– роговая 63, 259
Чистая линия 65, **90**
Членистоногие 16, 19, 106, 113, 115, 134, 222, 228–241, 327
– происхождение 229

Шкала геохронологическая 108–110

Эвглена зеленая 206
Эвкалипт 147, 158
Эволюционная теория Дарвина 46, 92, 93–95
– – Ламарка 92
Эволюция биологическая 6, 7, 9, 10, 19, 26, 88, 100, 108, 110, 132,

139, 147, 160, 161, 170, 177, 185, 194, 203, 307, 321
– –, закономерности **91 – 128**
–, необратимость 122
– параллельная 134
– позвоночных 243 – 244
– приматов 124 – 127
– прогрессивная многоклеточных 213
– простейших 208
– условнорефлекторной деятельности 327 – 328
– химическая 10
Экологическая пирамида 138
Экологические факторы
– – абиотические 129, **130 – 135**, 146
– – антропогенные 129, 142 – 143
– – биотические 129, **135 – 140**
Экологический ограничивающий фактор 129, 130, 131, 133
Эктодерма 52, 55, 56, 111, 208, 209, 211
Эндоплазматическая сеть 27, 31, 32, 35, 40, 204
– –, контакты с митохондриями 33
Энтодерма 52, 55, 56, 111, 208, 209, 210, 211
Эпидермис животных 242, 244, 246, 250, 252, 255, 259
– растений 149, 158, 163, 166
Эпифиты 199
Эра архейская 10, 110
– кайнозойская 108, **119 – 120**
– мезозойская 108, 109, 117 – 119, 193, 250, 255, 259
– палеозойская 109, **113 – 117**, 187, 190, 191, 250, 255
– протерозойская 10, 110, **112 – 113**
Эритроциты 13, 268, 284, 288 – 289
Эукариоты 21, 26, 27, 41, 111, 177

Ящерицы 255, 257, 258

ВОПРОСЫ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

1. Какие основные признаки свойственны живым организмам?
2. Какие условия на раннем этапе существования Земли сделали возможным небиологический синтез органических соединений?
3. Изложите теорию возникновения жизни на Земле Опарина—Холдейна.
4. Какие неорганические и органические соединения входят в состав клетки?
5. Приведите примеры биологической роли микроэлементов.
6. Опишите строение нуклеиновых кислот и укажите их функции.
7. В чем сущность «принципа комплементарности» в расположении нуклеотидов в молекуле ДНК?
8. Как осуществляется синтез ДНК?
9. Опишите строение и функции белков. Как происходит их синтез?
10. Опишите строение и функции углеводов, жиров.
11. Каковы основные этапы энергетического обмена в клетке?
12. Напишите суммарную реакцию фотосинтеза и охарактеризуйте его световую и темновую фазы.
13. Почему в результате фотосинтеза выделяется свободный кислород?
14. Что такое хемосинтез? Приведите примеры.
15. Охарактеризуйте автотрофный и гетеротрофный типы питания.
16. Опишите строение прокариотической и эукариотической клеток.
17. Дайте определение органоида (органеллы) клетки.
18. Какие органоиды клетки содержат в своем составе ДНК и способны к размножению?
19. Чем отличается растительная клетка от животной?
20. Опишите митоз и митотический цикл клетки.
21. Каким образом при митозе поровну распределяются хромосомы между дочерними клетками?
22. Какова биологическая роль митоза?
23. Какие функции организма обеспечиваются митотическим делением клеток?
24. Сформулируйте основные положения клеточной теории строения организмов.
25. Какие формы размножения организмов вам известны?
26. Опишите стадии гаметогенеза.
27. Что такое конъюгация хромосом?
28. Что такое кроссинговер?
29. На каком этапе созревания половых клеток происходит редукция числа хромосом?
30. В чем заключается сущность 2-го деления созревания?
31. Каковы различия между митозом и мейозом?
32. Чем отличается сперматогенез от овогенеза?
33. В чем биологический смысл образования направительных телец при овогенезе?
34. Каков биологический смысл оплодотворения?
35. В чем заключаются эволюционные преимущества полового размножения по сравнению с бесполым?
36. Из каких этапов состоит эмбриональный период развития?
37. Что такое прямое развитие и развитие с метаморфозом?

38. Сформулируйте биогенетический закон Мюллера—Геккеля. Приведите примеры повторения в онтогенезе признаков предков.
39. Каково значение эмбриональной дивергенции признаков для понимания эволюции?
40. Что такое бластула, гаструла? Что такое зародышевые листки?
41. Что образуется в эмбриогенезе из эктодермы, энтодермы, мезодермы?
42. Что такое дифференцировка клеток в процессе эмбрионального развития?
43. В ходе эмбрионального развития из сравнительно однородных бластомеров образуются разнообразные ткани. Одинаковы ли хромосомные наборы в их клетках? Если одинаковы, объясните почему.
44. Дайте определение понятию «ген».
45. Что такое признак?
46. Дайте определение понятиям «генотип» и «фенотип».
47. Что такое наследственность и изменчивость?
48. Какие типы изменчивости вы знаете?
49. Что такое аллельные гены?
50. Какие хромосомы называются гомологичными?
51. Чем характеризуются доминантные и рецессивные признаки?
52. Что такое неполное доминирование?
53. Что такое гомозиготный и гетерозиготный организм?
54. Почему гетерозиготный организм образует гаметы различного типа?
55. Сформулируйте законы Менделя.
56. Чем объяснял Мендель явление расщепления потомства при скрещивании гибридов?
57. Каково наследование признаков при дигибридном скрещивании?
58. Покажите на рисунке, как должны располагаться в хромосомах пары аллельных генов при дигибридном скрещивании, чтобы они могли комбинироваться независимо друг от друга.
59. В каких случаях закон независимого комбинирования генов и соответствующих им признаков при дигибридном скрещивании не соблюдается?
60. Что такое анализирующее скрещивание?
61. Что такое сцепление генов?
62. Кто открыл явление сцепленного наследования?
63. Какое явление служит причиной нарушения сцепления генов?
64. Какие вы знаете примеры взаимодействия неаллельных генов?
65. Что такое кариотип?
66. Какие хромосомы называются половыми?
67. Приведите примеры гомогаметного и гетерогаметного пола.
68. Какие гены называются сцепленными с полом?
69. Опишите методы генетических исследований: а) гибридологический, б) цитогенетический, в) генеалогический, г) близнецовый. Какие сведения о закономерностях наследования признаков можно получить, используя эти методы?
70. Назовите типы наследственной изменчивости.
71. Чем отличается мутационная изменчивость от модификационной?
72. Какие мутагенные факторы вам известны?
73. Какое применение находит искусственный мутагенез в сельском хозяйстве и в медицине?

74. Что такое полиплоидия?
75. Что такое норма реакции?
76. Опишите методы селекции растений и животных.
77. Что такое сорт культурных растений и порода домашних животных?
78. Для чего применяется гибридизация в селекции?
79. Что такое гетерозис?
80. Каковы генетические последствия близкородственного скрещивания?
81. Чем объясняется бесплодие отдаленных гибридов?
82. Дайте определение понятиям «вид», «популяция».
83. Что такое естественный отбор?
84. Каковы причины борьбы за существование?
85. Какие основные формы борьбы за существование наблюдаются в природе?
86. Какой тип изменчивости служит основой естественного отбора?
87. Что такое искусственный отбор?
88. Какие формы искусственного отбора вы знаете? В чем их различие?
89. Какой тип изменчивости служит основой искусственного отбора?
90. Что такое биологический прогресс и какими путями виды организмов достигают биологического прогресса?
91. Когда растения и беспозвоночные животные освоили сушу?
92. Когда на суше появились позвоночные животные?
93. Какие животные были предками наземных позвоночных?
94. Каковы основные этапы эволюции приматов, приведшие к возникновению человека?
95. Что такое биогеоценоз?
96. Какие компоненты среды относятся к абиотическим, а какие — к биотическим?
97. Какие вы знаете формы взаимоотношений между организмами?
98. Что такое цепи питания?
99. Что такое «экологическая пирамида»?
100. Почему сезонные изменения в жизнедеятельности растений и животных регулируются изменениями фотопериода, а не температурой?
101. Что такое пойкилотермность? Что такое гомойотермность?
102. Что служит анатомической основой теплокровности птиц и млекопитающих?

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ 5

Основные свойства живого 5
Происхождение жизни на Земле 7
Учение о клетке 11
Химический состав клетки 11
Неорганические вещества клетки 12
Органические вещества клетки 14
Обмен веществ и преобразование энергии в клетке 19
Строение клетки 26
Прокариотическая клетка 26
Эукариотическая клетка 27
Отличия растительной клетки от животной 39
Жизненный цикл клетки 40
Клеточная теория строения организмов 45
Размножение и развитие организмов 46
Индивидуальное развитие организмов (онтогенез) 52
Эмбриональный период развития 52
Постэмбриональный период развития 58
Сходство зародышей и эмбриональная дивергенция признаков 60
Современные представления о биогенетическом законе . . 62
Генетика 63
Основные закономерности наследования признаков 65
Законы Менделя 66
Сцепленное наследование генов 74
Взаимодействие генов 77
Генетическое определение пола. Наследование признаков, сцепленных с полом 80
Методы генетических исследований 82
Закономерности изменчивости 84
Наследственная изменчивость 84
Зависимость проявления гена от условий внешней среды. Фенотипическая изменчивость 86
Селекция растений и животных 87
Центры многообразия и происхождения культурных растений. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова 88
Методы селекции 90
Закономерности биологической эволюции 91
Додарвиновские представления о происхождении и развитии жизни на Земле 92
Предпосылки возникновения учения Ч. Дарвина 93
Учение Дарвина о естественном отборе 94
Вид и его критерии 95
Популяции 96

Микроэволюция. Видообразование как результат микроэволюции. Эволюционная роль мутаций 97
Генетические процессы в популяциях 99
Естественный отбор и его формы 100
Приспособленность организмов к условиям внешней среды как результат действия естественного отбора 101
Относительность приспособленности организмов 104
Биологические последствия приобретения приспособлений. Биологический прогресс 105
Пути достижения биологического прогресса (главные направления эволюции) 106
Развитие жизни на Земле 108
Морфологические закономерности эволюции 120
Происхождение человека 122
Положение человека в системе животного мира 122
Эволюция приматов 124
Современный этап эволюции человека 127
Организм и среда 128
Экологические факторы 129
Взаимодействие факторов среды. Ограничивающий фактор . . 129
Абиотические факторы среды 130
Биотические факторы среды 135
Биосфера и человек 140
Система органического мира 143

БОТАНИКА 145

Общие свойства растений. Растение как целое 145
Роль света в жизни растения. Экология фотосинтеза 146
Ткани высших растений 148
Вегетативные органы высших растений 151
Корень 152
Стебель 155
Лист 160
Органы полового размножения высших растений 167
Цветок 167
Соцветия 169
Половое размножение цветковых растений 170
Семя 173
Плод 174
Основные систематические группы растений 175
Низшие растения 175
Отдел Бактерии 175
Водоросли 177
Отдел Бурые водоросли 179
Отдел Зеленые водоросли 180
Отдел Грибы 181
Отдел Лишайники 183
Высшие растения 185
Отдел Моховидные 187
Отдел Плауновидные 189
Отдел Хвощевидные 190
Отдел Папоротниковидные 191
Отдел Голосеменные 193
Отдел Покрытосеменные (цветковые) растения 194
Растительные сообщества 196

ЗООЛОГИЯ 203

Беспозвоночные животные 203
Подцарство Одноклеточные (простейшие) 203
Тип Саркожгутиконосцы 205
Класс Саркодовые, или Корненожки 205
Класс Жгутиковые 206
Тип Инфузории 206
Подцарство Многоклеточные 208
Тип Кишечнополостные 209
Класс Гидроидные 209
Класс Сцифоидные медузы 211
Класс Коралловые полипы 212
Тип Плоские черви 212
Класс Ресничные черви 214
Класс Сосальщики 215
Класс Ленточные черви 217
Тип Круглые, или Первичнополостные, черви 219
Тип Кольчатые черви 221
Тип Моллюски 224
Класс Брюхоногие 225
Класс Двустворчатые 227
Тип Членистоногие 228
Класс Ракообразные 229
Класс Паукообразные 233
Класс Насекомые 235
Позвоночные животные 241
Тип Хордовые 241
Подтип Бесчерепные 242
Подтип Позвоночные, или Черепные 243
Классы Хрящевые и Костные рыбы 244
Класс Земноводные, или Амфибии 250
Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии 255
Класс Птицы 259
Класс Млекопитающие, или Звери 263

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА 269

Анатомия и физиология как наука о строении и функциях организма 269
Регуляция физиологических функций 270
Скелет 272
Мышечная система 277
Кровообращение 280
Строение органов кровообращения 280
Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы . . . 285
Кровь 287
Лимфатическая система 291
Дыхание 292
Строение органов дыхания 292
Регуляция дыхания 296
Пищеварение 297
Строение органов пищеварения 298
Регуляция работы желудочно-кишечного тракта 302
Выделение. Строение и функции почек 304
Нервная система 307

Рецепторы и анализаторы 314
Органы чувств и кожа 315
Органы вкуса и обоняния 315
Зрение 316
Слух 319
Вестибулярный аппарат 322
Кожа 323
Условные и безусловные рефлексы 324
Железы внутренней секреции 328
Предметный указатель 334

Эдуард Викторович Семенов,
Сергей Григорьевич Мамонтов,
Валерий Львович Коган

БИОЛОГИЯ

Заведующий редакцией А. Г. Гаврилов
Редактор Н. А. Соколова
Младшие редакторы Е. И. Попова, Е. Г. Самойло
Художник Э. А. Марков
Художественный редактор Т. А. Коленкова
Технический редактор Л. А. Муравьева
Корректор С. К. Завьялова

ИБ № 3894

Изд. № Е-397. Сдано в набор 19.10.83. Подп. в печать 31.01.84. Формат 84×108/32. Бум. тип. № 3. Гарнитура Таймс. Печать высокая. Объем 18,48 усл. печ. л., 18,58 усл. кр.-отт., уч.-изд. л. 20,02. Тираж 350 000 экз. Зак. № 1120. Цена 70 коп.

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.